

我国翼手类分子系统地理学研究进展

林爱青 孙克萍 冯江*

(东北师范大学, 吉林省动物资源保护与利用重点实验室, 长春 130024)

摘要: 近 25 年, 分子系统地理学研究发展迅速, 成为进化及生态学领域一研究热点。翼手目动物具有独特的表型特征和生态属性。对其开展分子系统地理学研究有助于揭示该类种群遗传现状、地理分布格局及其形成过程。本文从研究种类、方法、内容及成果方面总结了我国翼手类分子系统地理学研究进展, 并分析了今后应完善的方面。

关键词: 蝙蝠; 生物地理; 遗传多样性; 遗传结构; 种群历史; 物种保护

中图分类号: Q958

文献标识码: A

文章编号: 1000 - 1050 (2014) 03 - 0298 - 09

Molecular phylogeography of bats in China

LIN Aiqing, SUN Keping, FENG Jiang*

(Jilin Key Laboratory of Animal Resource Conservation and Utilization, Northeast Normal University, Changchun 130024, China)

Abstract: Molecular phylogeography has grown explosively during the last twenty-five years and has been a pioneering field in evolution and ecology. The Chiroptera are characterized by special phenotypic traits and ecological attributes. Phylogeographical studies can shed light on the population genetic status, patterns of geographical distribution and corresponding causes in bats. This study summarizes molecular phylogeographical research on Chinese bats, especially focusing on the species studied, the methods used, the focal topics and the results achieved. We also address future directions for the field.

Key words: Bat; Biogeography; Genetic diversity; Genetic structure; Population history; Species conservation

分子系统地理学 (Molecular phylogeography) 是利用分子生物学手段, 结合系统发育生物学 (Phylogenetic biology)、种群遗传学 (Population genetics)、历史生物地理学 (Historical biogeography) 等多学科理论知识, 研究遗传谱系 (尤其是近缘物种间/内) 现有地理分布格局及其历史成因与过程的一门新兴学科 (Avice *et al.*, 1987; Avice, 2000; Crisci, 2001)。作为生物地理学 (Biogeography) 一分支学科, 分子系统地理学考虑了谱系空间分布的历史过程, 将种内微进化 (Microevolution) 和种以上水平的宏进化 (Macroevolution) 有机结合, 是对传统着重强调当前生态压力作用的生态生物地理学 (Ecological biogeography) 的重要补充与拓展。近 25 年, 该领域发展迅速 (Crisci, 2001; Avice, 2009), 研究对象几乎涉及各个分类

支系, 研究区域覆盖全球, 采用的核苷酸测序技术已从桑格测序法 (Sanger sequencing) 革新为高通量测序法 (High-throughput sequencing) (又称“下一代”测序技术, “Next-generation” sequencing technology), 分析软件不断更新, 理论体系日益完善, 成为进化及生态学领域一研究热点。

翼手目动物种类多、分布广, 是第二大哺乳动物类群。它们主要栖息在山洞、树林或家舍, 多数在林地捕食昆虫, 少数取食果实、花蜜、花粉等, 具有重要的生态与经济价值 (Boyles *et al.*, 2011)。蝙蝠对气候变化和环境退化敏感, 是良好的指示生物 (Jones *et al.*, 2009)。蝙蝠为研究外界环境 (如古气候波动、地理隔离、生境类型) 和物种内在属性 (如食性、扩散与迁徙方式) 对生物种群历史、遗传结构和地理分布格局影响提供

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (31030011, 31270414, 31370399); 高等学校博士学科点专项科研基金优先发展领域课题 (20120043130002)

作者简介: 林爱青 (1986 -), 男, 博士研究生, 主要从事动物分子生态学研究。

收稿日期: 2013 - 12 - 06; **修回日期:** 2014 - 05 - 14

* 通讯作者, Corresponding author, E-mail: fengj@nenu.edu.cn

了良好机会 (Flanders *et al.*, 2011; Lin *et al.*, 2014)。

我国蝙蝠资源丰富, 有 8 科 33 属 150 余种 (王应祥, 2003; 刘志霄等, 2013), 约占全球种类的 13% (Reeder *et al.*, 2007); 在动物地理区划上, 以西南、华中和华南区种类居多 (张荣祖, 1997, 2004; 王应祥, 2003); 物种分布密度一般随纬度和海拔升高而递减 (纪维红和陈服官, 1990; 张荣祖, 2004), 其中, 红岩、喀斯特地貌的物种密度最高 (李玉春等, 2005)。我国生物多样性高、地形复杂、生态环境梯度明显、古气候波动和古地质事件频繁, 横跨古北界和东洋界, 对开展蝙蝠分子系统地理学研究提供了良好条件。在 Web of Science, Scopus, Wiley Online Library 和中国知网 (CNKI) 中可查得相关研究论文仅 20 余篇 (表 1, 2)。本文对我国翼手目分子系统地理学研究现状进行综述, 旨在提高人们对我国该领域研究进展的认知, 并为今后相关研究提供参考意见。

1 研究的种类与方法

目前我国涉及分子系统地理学研究的蝙蝠共 4 科 15 种, 菊头蝠科 (Rhinolophidae) 和蝙蝠科 (Vespertilionidae) 物种居多, 多数属于洞栖、食虫蝙蝠 (表 1, 2)。采样范围集中在西南、华中和华南区; 亦有少数物种在华北区和东北区南部采集; 广阔的蒙新区、青藏区和大部分东北区尚未涉及。总体而言, 研究物种偏少, 研究区域有待进一步扩展。尽管如此, 近些年来研究种类趋于多样, 采样范围覆盖更广 (Lu *et al.*, 2013; Sun *et al.*, 2013; Lin *et al.*, 2014)。

采用的分子标记以线粒体控制区 (Control region, CR)、细胞色素 *b* (Cytochrome *b*, Cyt *b*) 序列和细胞核微卫星 (Simple sequence repeats, SSR) 居多。由单独的线粒体或核基因标记发展到两者相结合, 由单个标记发展到多个标记相结合 (Mao *et al.*, 2013a, 2013b)。这些研究表明不同分子标记可能反映不同的进化历史, 有必要采用多个标记 (Flanders *et al.*, 2009; Wei *et al.*, 2010)。

2 研究内容与成果

2.1 遗传多样性

我国蝙蝠物种普遍具有较高的遗传多样性。如菲菊头蝠 (*Rhinolophus pusillus*) CR 标记的单倍型

多样性高达 0.991 (张桢珍, 2011); 分布范围最小的角菊头蝠 (*R. monoceros*) 的 CR 标记单倍型多样性也达 0.918 (Chen *et al.*, 2006)。西南区和滇南山地亚区种群遗传多样性普遍比其他区域更高 (Xu *et al.*, 2010; Mao *et al.*, 2010a, 2013a), 大陆种群比岛屿种群遗传多样性更高 (Yu *et al.*, 2012; Lin *et al.*, 2014)。但也存在例外, 如小黄蝠 (*Scotophilus kuhlii*) 的 CR 标记核苷酸多样性只有 0.003 (Yu *et al.*, 2012); 华中区、闽广沿海丘陵地区的大卫鼠耳蝠 (*Myotis davidii*) 与西南、滇南区域种群同有高的遗传多样性 (You *et al.*, 2010); 日本伏翼 (*Pipistrellus abramus*) 海南岛种群比大陆其他种群遗传多样性更高 (Wei *et al.*, 2010)。

2.2 种群遗传结构

这些蝙蝠多数存在明显的种群遗传结构。例外的是, 华南地区的棕果蝠 (*Rousettus leschenaultia*)、海南岛与大陆的小黄蝠均无显著的种群遗传结构, 原因可能是种群间存在强的基因流 (Chen *et al.*, 2010; Yu *et al.*, 2012)。除云南菊头蝠 (*R. yunnanensis*) 未知外, 其他物种均存在显著的种群遗传结构。如广泛分布的马铁菊头蝠 (*R. ferromequinum*) 存在东北、华北—华东 (东部丘陵平原亚区)、西南 3 个明显分歧的谱系 (Rossiter *et al.*, 2007; Flanders *et al.*, 2009; Flanders *et al.*, 2011; Sun *et al.*, 2013); 大卫鼠耳蝠 (*Myotis davidii*) 存在西南、华中、华南 3 个谱系 (You *et al.*, 2010)。然而, 线粒体和核基因标记所得的遗传结构通常并不一致。如线粒体 CR 和 Cyt *b* 标记显示大蹄蝠 (*Hipposideros armiger*) 存在强的遗传结构, 可分为华东 (东部丘陵平原亚区)—华南 (海南与台湾亚区)、西部 (西部山地高原亚区)、西南、滇南谱系; 而 SSR 则显示较弱的结构, 其中海南与西部, 西南与滇南分别属同一谱系 (Lin *et al.*, 2014)。类似地, 核基因标记表明我国大陆中菊头蝠 (*R. affinis*) 分为两个谱系, 分别对应两个地理分布区域不同的亚种 *R. a. macrurus* 和 *R. a. himalayanus*; 而线粒体标记则表明 *himalayanus* 分为两个谱系, 其中一支与 *macrurus* 具有更近的亲缘关系 (Mao *et al.*, 2013a)。导致两类标记不同种群遗传结构的原因, 除了分子标记不同的有效种群大小 (Effective population size) 和突变速率

表1 我国翼手类分子系统地理学已研究物种及其生态特征
Table 1 The species and their ecological attributes reported in phylogeographical studies for bats in China

物种 Species	分类地位 Taxonomy	生态特征 (栖息生境、食性及扩散/迁徙方式) Ecological attributes (habitat, food habit, dispersal/migration patterns)	研究文献 Reference
大蹄蝠 <i>Hipposideros armiger</i>	蹄蝠科 Hipposideridae	洞穴; 食虫; 雄性主导扩散 Caves; Insectivory; Male mediated dispersal	Xu <i>et al.</i> , 2010; Lin <i>et al.</i> , 2014
马铁菊头蝠 <i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	菊头蝠科 Rhinolophidae	洞穴; 食虫; 雌性主导扩散 Caves; Insectivory; Male mediated dispersal	Rossiter <i>et al.</i> , 2007; Flanders <i>et al.</i> , 2009; Flanders <i>et al.</i> , 2011; Sun <i>et al.</i> , 2013
皮氏菊头蝠 <i>Rhinolophus pearsoni</i>	菊头蝠科 Rhinolophidae	洞穴; 食虫; 未知 Caves; Insectivory; unknown	Mao <i>et al.</i> , 2010a
云南菊头蝠 <i>Rhinolophus yunnanensis</i>	菊头蝠科 Rhinolophidae	洞穴; 食虫; 未知 Caves; Insectivory; unknown	Mao <i>et al.</i> , 2010a
中菊头蝠 <i>Rhinolophus affinis</i>	菊头蝠科 Rhinolophidae	洞穴; 食虫; 未知 Caves; Insectivory; unknown	Mao <i>et al.</i> , 2010b; Mao <i>et al.</i> , 2013a
中华菊头蝠 <i>Rhinolophus sinicus</i>	菊头蝠科 Rhinolophidae	洞穴; 食虫; 未知 Caves; Insectivory; unknown	Mao <i>et al.</i> , 2013b
菲菊头蝠 <i>Rhinolophus pusillus</i>	菊头蝠科 Rhinolophidae	洞穴; 食虫; 未知 Caves; Insectivory; unknown	张楨珍, 2011
单角菊头蝠 <i>Rhinolophus monoceros</i> *	菊头蝠科 Rhinolophidae	洞穴; 食虫; 雌性主导扩散 Caves; Insectivory; Male mediated dispersal	Chen <i>et al.</i> , 2006; Chen <i>et al.</i> , 2008, 2009
棕果蝠 <i>Rousettus leschenaultia</i>	狐蝠科 Pteropodidae	树林、洞穴; 未知 Forest, Caves; unknown	Chen <i>et al.</i> , 2010
尖蝠 <i>Cynopterus sphinx</i>	狐蝠科 Pteropodidae	树林、家舍; 未知 Forest, Buildings; unknown	Chen <i>et al.</i> , 2010
扁颅蝠 <i>Tylonycteris pachypus</i>	蝙蝠科 Vespertilionidae	树林、洞穴; 雌性主导扩散; 非迁徙 Forest, Caves; Male mediated dispersal; Nonmigratory	Hua <i>et al.</i> , 2013
小黄蝠 <i>Scotophilus kuhlii</i>	蝙蝠科 Vespertilionidae	家舍; 食虫; 未知 Buildings; Insectivory; unknown	Yu <i>et al.</i> , 2012
大足鼠耳蝠 <i>Myotis pilosus</i>	蝙蝠科 Vespertilionidae	洞穴; 食虫; 未知 Caves; Piscivory, Insectivory; Male mediated dispersal	Lu <i>et al.</i> , 2013
大卫鼠耳蝠 <i>Myotis davidii</i> *	蝙蝠科 Vespertilionidae	洞穴; 食虫; 雌性主导扩散 Caves; Insectivory; Male mediated dispersal	You <i>et al.</i> , 2010; Jiang <i>et al.</i> , 2013
日本伏翼 <i>Pipistrellus abramus</i>	蝙蝠科 Vespertilionidae	家舍、洞穴; 食虫; 未知 Buildings, Caves; Insectivory; unknown	Wei <i>et al.</i> , 2010

* 中国特有种

** Endemic to China

Table 2 Sampling regions covered and molecular markers used for the species reported in phylogeographical studies for bats in China. The sampling regions refer to those described in Zhang, 1997

物种 Species	文献 Reference	采样区物种分布范围/是否覆盖国内 Sampling region (the whole species distribution area/ whether covering Chinese, Yes (Y) or No (N))	分子标记 Marker	关键词 Key words
大蹄蝠 <i>Hipposideros armiger</i>	Lin <i>et al.</i> , 2014 Xu <i>et al.</i> , 2010	SWC, CC, SC, SEA (Y/Y) SWC, CC, SC (Y/N)	Cyt <i>b</i> , CR, SSR CR	Phylogeography Phylogeography
马铁菊头蝠 <i>Rhinolophus ferrumequinum</i>	Sun <i>et al.</i> , 2013 Flanders <i>et al.</i> , 2011 Flanders <i>et al.</i> , 2009 Rossiter <i>et al.</i> , 2007	NEC, NC, SWC, CC (Y/N) NEC, NC, SWC, CC, JP, EU, WA (Y/Y) NEC, NC, SWC, CC, JP, EU, WA (Y/Y) NC, SWC, JP, EU, WA (N/Y)	CR, SSR ND2, SSR ND2, SSR SSR	Phylogeography, echolocation, geographical variation Phylogeography, ecological niche modelling Phylogeography Phylogeography
皮氏菊头蝠 <i>Rhinolophus pearsoni</i>	Mao <i>et al.</i> , 2010a	SWC, CC, SC, SEA (N/N)	CR, Cyt <i>b</i> , Chd1, SWS1	Phylogeography, phylogenetic, speciation
云南菊头蝠 <i>Rhinolophus yunnanensis</i>	Mao <i>et al.</i> , 2010a	SWC, SEA (N/N)	CR, Cyt <i>b</i> , Chd1, SWS1	Phylogeography, phylogenetics, speciation
中菊头蝠 <i>Rhinolophus affinis</i>	Mao <i>et al.</i> , 2013a Mao <i>et al.</i> , 2010b	SWC, CC, SC, SEA (Y/N) SWC, CC, SC, SEA (Y/N)	CR, Chd1, SWS1, USP9x, SSR CR, Chd1, SSR	Phylogeography Phylogeography
中华菊头蝠 <i>Rhinolophus sinicus</i>	Mao <i>et al.</i> , 2013b	SWC, CC, SC (Y/N)	Cyt <i>b</i> , ND1, Chd1, SWS1, THY, USP9x, Dby, SSR	Phylogeography
菲菊头蝠 <i>Rhinolophus pusillus</i>	张植珍, 2011	NC, CC, SWC, SC (Y/N)	CR	Phylogeography
单角菊头蝠 <i>Rhinolophus monoceros</i>	Chen <i>et al.</i> , 2009 Chen <i>et al.</i> , 2008 Chen <i>et al.</i> , 2006	SC (Y/Y) SC (Y/Y) SC (Y/Y)	SSR CR, SSR CR,	Genetic differentiation, echolocation, geographical variation Phylogeography Phylogeography
棕果蝠 <i>Rousettus leschenaultia</i>	Chen <i>et al.</i> , 2010	SWC, SC, SA (Y/N)	Cyt <i>b</i> , SSR	Phylogeography
犬蝠 <i>Cynopterus sphinx</i>	Chen <i>et al.</i> , 2010	SWC, SC, SA, SEA (Y/N)	Cyt <i>b</i> , SSR	Phylogeography
扁蝠 <i>Tylonycteris pachypus</i>	Hua <i>et al.</i> , 2013	SC (N/N)	ND2, SSR	Phylogeography
小黄蝠 <i>Scotophilus kuhlii</i>	Yu <i>et al.</i> , 2012	SC (N/N)	CR	Phylogeography
大足鼠耳蝠 <i>Myotis pilosus</i>	Lu <i>et al.</i> , 2013	NC, SWC, CC, SC (Y/N)	CR, SSR	Phylogeography
大卫鼠耳蝠 <i>Myotis davidii</i>	Jiang <i>et al.</i> , 2013 You <i>et al.</i> , 2010	SWC, CC, SC (Y/Y) SWC, CC, SC (Y/Y)	CR, SSR CR, SSR	Genetic differentiation, echolocation, geographical variation Phylogeography
日本伏翼 <i>Pipistrellus abramus</i>	Wei <i>et al.</i> , 2010	NC, CC, SC (N/N)	Cyt <i>b</i> , SSR	Phylogeography

NEC: 东北; NC: 华北; SWC: 西南; SC: 华中; JP: 日本; EU: 欧洲; SEA: 东南亚; SA: 南亚; WA: 西亚

CR: Mitochondrial control region; Cyt *b*: Cytochrome *b*; ND1: NADH dehydrogenase 1; Chd1: Nucleosome remodelling factor gene; SWS1: Short-wave opsin gene; THY: Thyrotropin; USP9x: X-chromosomal ubiquitin-specific protease 9 X; Dby: DEAD box RNA helicase Y; SSR: Simple sequence repeats. NEC: Northeast China; NC: North China; SWC: Southwest China; SC: South China; CC: Central China; JP: Japan; EU: Europe; SEA: Southeast Asia; SA: South Asia; WA: West Asia

(Mutation rate) 外, 主要为雌雄两性不同的扩散方式 (雄性主导扩散) (Chen *et al.*, 2008; You *et al.*, 2010; Hua *et al.*, 2013; Lu *et al.*, 2013; Lin *et al.*, 2014) 和历史的性别偏倚基因渗透 (Mao *et al.*, 2010a, 2010b, 2013a, 2013b)。

2.3 种群历史

遗传分析表明这些物种的进化时间差异较大。中国马铁菊头蝠的最近共同祖先可追溯到 130 万年前更新世中期 (Flanders *et al.*, 2011), 而大卫鼠耳蝠的最近共同祖先距今只有约 20 万年 (You *et al.*, 2010)。尽管如此, 这些物种都显示复杂的进化历史, 发生过多次种群分歧 (Vicariance)、扩散 (Dispersal)、扩张 (Expansion) 或基因渗透 (Introgression) 事件。种群分歧事件多发生在气候寒冷的冰期, 包括我国第四纪主要冰期 Xixiabangma (1.17 - 0.80 百万年前)、Naynayxungla (0.72 - 0.50 百万年前)、Guxiang (0.30 - 0.13 百万年前) 和 Baiyu (0.01 - 0.07 百万年前)。如在 Xixiabangma 和 Naynayxungla 冰期, 大蹄蝠和中华菊头蝠 (*R. sinicus*) 可能都发生过谱系分歧事件 (Mao *et al.*, 2013b; Lin *et al.*, 2014)。种群扩散或扩张事件则发生在间冰期或冰期内气候相对温暖时期, 如末次冰期前 (8.0 - 7.0 万年前), 菲菊头蝠、大卫鼠耳蝠和日本伏翼均经历过种群扩张; 末次冰期 II 与 III 期间 (4.0 - 2.4 万年前), 角菊头蝠与马铁菊头蝠发生过种群扩张。与欧洲和北美物种不同 (Hewitt, 2000), 我国蝙蝠的这些扩散或扩张事件多发生在末次盛冰期 (2.5 - 1.5 万年) 前, 与同域其他动物类群相似, 如鸟类 (Huang *et al.*, 2010; Zhan *et al.*, 2011)。此外, 种群分歧事件也可能与地质事件或海平面的升降有关。如我国西南与华北—华东马铁菊头蝠的分歧可能由于青藏高原的抬升, 秦岭山脉隆起所形成的地理隔离导致的 (Flanders *et al.*, 2011); 大蹄蝠台湾与大陆种群的分歧原因可能由于近期的海平面上升阻碍了个体扩散 (Lin *et al.*, 2014)。

2.4 古气候变化与冰期避难所

研究环境对物种地理分布格局的影响是分子系统地理学的重要内容, 反之, 可通过对物种谱系进化过程的分析, 探索和证实古气候、植被和地理结构等环境因素的变化 (Che *et al.*, 2010)。对我国翼手类的研究支持第四纪气候存在多次剧烈变化这

一结论 (Shi, 2002)。如大蹄蝠和中华菊头蝠的谱系分歧事件支持 Xixiabangma 和 Naynayxungla 冰期存在; 菲菊头蝠、大卫鼠耳蝠和日本伏翼等检测到的种群扩张则支持 8.0 - 7.0 万年前和 4.0 - 2.4 万年前气候相对温暖。古气候变化及其引起的植被环境变化对生物类群的生存形成严峻的挑战 (Hewitt, 2003)。翼手类的研究表明我国独特的地质和气候条件为蝙蝠提供了诸多冰期避难所, 如东北地区南部、秦岭山脉、四川盆地及周围山脉、横断山地区、滇南山地、南岭以及东部丘陵地区、台湾山脉 (Chen *et al.*, 2006; Flanders *et al.*, 2009; You *et al.*, 2010; Lin *et al.*, 2014)。这些避难所并不局限于低纬度地区, 也并非都是隔离的, 如秦岭山脉与四川盆地及周围山脉, 南岭与东部丘陵地区可能联在一起。总体而言, 我国可能存在 3 个蝙蝠物种主要的冰期避难所, 即中部、西南和东部避难所 (Sun and Feng, 2013)。

2.5 扩散能力及扩散方式

我国存在许多阻碍物种扩散的地理障碍。蝙蝠研究结果却表明虽然多数物种存在显著的种群遗传结构, 然而区域间仍然存在明显基因流 (Chen *et al.*, 2010; You *et al.*, 2010; Lin *et al.*, 2014)。台湾和海南岛与大陆被台湾海峡和琼州海峡所隔, 但是海峡两岸的大蹄蝠仍然存在基因流 (Lin *et al.*, 2014); 类似地, 海南与大陆的小黄蝠也检测到基因流 (Yu *et al.*, 2012)。虽然所检测到的基因流可能由于台风所导致, 但也支持海南岛与大陆的基因流由蝙蝠主动扩散引起。这些结果表明蝙蝠有着很强的扩散能力。另一方面, 多数哺乳动物具有雄性主导扩散的特征 (Greenwood, 1980)。分子系统地理学的研究也表明大蹄蝠、单角菊头蝠、扁颅蝠、大卫鼠耳蝠和大足鼠耳蝠 (*Myotis pilosus*) 存在这一特征 (Chen *et al.*, 2008; You *et al.*, 2010; Hua *et al.*, 2013; Lu *et al.*, 2013; Lin *et al.*, 2014)。雌雄两性不同的扩散方式很大程度上导致了雌性遗传标记和双亲遗传标记不同的种群遗传结构, 即线粒体基因标记显示强遗传结构, 而核基因标记显示弱的遗传结构。古环境的变化通常塑造了不同谱系的形成, 而蝙蝠的这一生态属性则加深了雌性谱系的分歧; 同时雄性主导的扩散又促进了种群间的基因流。此外, 同域分布的多数蝙蝠的种群遗传结构相似, 且与我国的宏地理结构基本一

致,但也存在一些差异。例如大蹄蝠、菲菊头蝠、马铁菊头蝠、皮氏菊头蝠、中华菊头蝠和大卫鼠耳蝠的遗传谱系基本可分为华北、西南、西部山地高原、东部丘陵平原、滇南山地或闽广沿海枝系;而大足鼠耳蝠的华北、西南、西部山地高原和闽广沿海种群却属于同一谱系,与东部丘陵平原谱系分歧明显(Lu *et al.*, 2013)。这一结果可能是大足鼠耳蝠独特的种群历史或食性导致的。这些研究很好地体现了物种现有的种群遗传结构和分布格局是外界环境、种群历史和物种内在生态属性共同塑造的结果。

2.6 物种保护

分子系统地理学的研究可为物种保护提供理论依据,其中保护管理单元的划分可参考物种种群遗传结构和谱系分歧的结果。You 等(2010)根据大卫鼠耳蝠线粒体数据所确认的3个谱系,将该物种划分为3个保护管理单元。Xu 等(2010)根据我国大蹄蝠线粒体遗传结构的结果将其分为5个管理单元。种群遗传多样性水平也可用于保护策略的划分,由于祖先种群一般具有高的核苷酸多样性,因此遗传多样性高的种群通常建议优先保护。虽然这些研究中只有少数明确提出保护建议,但其他的遗传分析结果对保护策略的制定都具有重要意义。

3 展望

我国翼手目分子系统地理学的研究起步较晚,研究种类偏少。尽管如此,这些研究解释了种群分歧、基因渗透、性别偏倚扩散等诸多科学问题,为蝙蝠保护和同域其他类群类似研究提供了参考,加深了人们对中国蝙蝠种群进化历史、分布格局及其形成原因的了解,研究水平得到国际同行的认可。这些工作也奠基了我国翼手目分子生态学领域的研究。在今后的研究中,目前存在的以下问题有待完善。

首先,研究种类偏少,采样范围有待拓宽。只有约10%的物种得以研究,其中以菊头蝠科居多;假吸血蝠科(Megadermatidae)、长翼蝠科(Miniopteridae)、犬吻蝠科(Molossidae)和鞘尾蝠科(Emballonuridae)尚未涉及。另一方面,研究物种以洞栖、食虫蝙蝠居多,缺乏对主要栖息在家舍、树林,取食花蜜、花粉和鸟类,以及具有迁徙行为物种的研究。这些不同生态属性的物种是否有不同的种群进化历史和地理分布演化过程仍不清楚。另

外,我国多数蝙蝠物种也分布在邻国,如菊头蝠科和蹄蝠科蝙蝠普遍分布在东南亚地区。已有的研究采样范围基本局限在国内,除两例特有种的研究外,只有两例研究是在整个物种已知分布范围内采样(表2)。完整的采样计划对全面了解物种的进化历史有着重要意义。因此,今后的研究应完善种类选择和采样计划。

其次,分子标记偏少,分析手段有待完善。分子标记的选择对分子系统地理学的研究至关重要。不同的分子标记可能有不同的进化背景,少数几个标记可能并不能体现物种真正的进化历史(Hare, 2001; Hurst and Jiggins, 2005; Flanders *et al.*, 2009; Wei *et al.*, 2010)。因此,有必要采用多个基因相结合。目前我国研究人员已注意这一问题(Mao *et al.*, 2013a, 2013b)。尽管如此,随着测序技术的高速发展,高通量测序法已成新趋势,并在进化分析、系统发生学、比较基因组学等领域得到应用。与第一代测序法(桑格法)相比,高通量测序法可以获得成千上万的基因片段,能够提供更多的遗传信息;并且相对成本远低于传统测序法。该技术在系统发生学和分子系统地理学领域将有着广泛的应用前景(McCormack *et al.*, 2011; Carstens *et al.*, 2012)。基于该技术可获得众多超保守序列作为新的核DNA标记,用于大尺度系统发育研究,能够更真实地反映谱系间进化历程(Faircloth *et al.*, 2012; Smith *et al.*, 2013)。同样,该技术结合 reduced-representation library 法可获得用于非模式物种上千个种内高变异位点,用于分子系统地理学研究(Lemmon and Lemmon, 2012)。这无疑为分子系统地理学研究提供更丰富的遗传信息和更准确真实的结果。虽然高通量测序技术的广泛应用还存在一些难题,如所获得的序列在应用前需要大量的处理工作(Carstens *et al.*, 2012),但仍将是今后高水平研究发展的趋势。此外,目前多数研究的数据分析基于传统的种群遗传学理论与方法。Flanders 等(2011)整合了传统的系统发生学分析方法和生态位模型,研究了历史事件对马铁菊头蝠种群遗传结构的影响;结果更加直观、可信。采用新的技术手段和多学科方法有望提高研究结果的准确性。

再次,科学问题有待升华。已有研究多数属于描述性研究,仅限于阐明物种的种群遗传结构、进

化历史及可能的影响因素。虽然也具有科学价值,但不免雷同和缺乏创新。升华研究的科学问题是有效的解决途径。Mao 等 (2013a, 2013b) 对中菊头蝠和中华菊头蝠的研究,促进了我们对基因渗透事件的遗传效应的认知。另外,分子系统地理学的研究成果有助于解释其他进化和生态学问题。近期,我国蝙蝠这方面的研究结果已用于解释回声定位声波地理变化的形成原因 (Chen *et al.*, 2009; Jiang *et al.*, 2013; Sun *et al.*, 2013)。合理利用这些研究成果对解释其他学科问题,提高研究水平有重要作用。

最后,蝙蝠的保护管理未得到重视。分子系统地理学的研究可揭示种群遗传现状、遗传结构、基因流水平和地理分布格局等,为物种濒危等级的评估、保护管理单元的划分等保护策略的制定提供理论依据。然而我国现有的翼手类研究中仅有 2 例明确提出了保护建议,多数致力于解释进化或生态学问题。导致这一现状的原因,除了科研人员的兴趣外,还包括蝙蝠保护在我国未得到重视。濒危程度的评估是物种保护的重要一环,然而我国绝大多数蝙蝠种类的濒危等级未得以确切评估 (汪松, 1998; 王应祥, 2003; Smith 和解焱, 2009)。分子系统地理学研究的种群遗传水平、隔离程度、有效种群大小等结果可为此提供基础数据。物种间研究结果的整合还可为类群保护区/站的建立提供参考。另外,蝙蝠也是 SARS 等许多病毒的自然宿主 (Calisher *et al.*, 2006)。蝙蝠种群间的基因流水平以及扩散方向与范围可用于对流行病毒的监测与评估。鼓励今后研究成果应用于保护管理中。

参考文献:

- Avise J C, Arnold J, Ball R M, Bermingham E, Lamb T, Neigel J E, Reeb C A, Saunders N C. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annu Rev Ecol Syst*, **18**: 489 - 522.
- Avise J C. 2000. Phylogeography: The History and Formation of Species. Cambridge: Harvard University Press.
- Avise J C. 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. *J Biogeogr*, **36**: 3 - 15.
- Boyles J G, Cryan P M, McCracken G F, Kunz T H. 2011. Economic importance of bats in agriculture. *Science*, **332**: 41 - 42.
- Calisher C H, Childs J E, Field H E, Holmes K V, Schountz T. 2006. Bats: important reservoir hosts of emerging viruses. *Clin Microbiol Rev*, **19**: 531 - 535.
- Carstens B, Lemmon A R, Lemmon E M. 2012. The promises and pitfalls of next-generation sequencing data in phylogeography. *Syst Biol*, **61**: 713 - 715.
- Che J, Zhou W, Hu J, Yan F, Papenfuss T J, Wake D B, Zhang Y. 2010. Spiny frogs (Paini) illuminate the history of the Himalayan region and Southeast Asia. *Proc Natl Acad Sci USA*, **107**: 13765 - 13770.
- Chen J, Rossiter S J, Flanders J R, Sun Y, Hua P, Miller-Butterworth C, Liu X, Rajan K E, Zhang S. 2010. Contrasting genetic structure in two co-distributed species of Old World fruit bat. *PLoS ONE*, **5**: e13903.
- Chen S F, Jones G, Rossiter S J. 2008. Sex-biased gene flow and colonization in the Formosan lesser horseshoe bat: inference from nuclear and mitochondrial markers. *J Zool*, **274**: 207 - 215.
- Chen S F, Jones G, Rossiter S J. 2009. Determinants of echolocation call frequency variation in the Formosan lesser horseshoe bat (*Rhinolophus monoceros*). *Proc R Soc London, Ser B*, **276**: 3901 - 3909.
- Chen S F, Rossiter S J, Faulkes C G, Jones G. 2006. Population genetic structure and demographic history of the endemic Formosan lesser horseshoe bat (*Rhinolophus monoceros*). *Mol Ecol*, **15**: 1643 - 1656.
- Crisci J V. 2001. The voice of historical biogeography. *J Biogeogr*, **28**: 157 - 168.
- Faircloth B C, McCormack J E, Crawford N G, Harvey M G, Brumfield R T, Glenn T C. 2012. Ultraconserved elements anchor thousands of genetic markers spanning multiple evolutionary timescales. *Syst Biol*, **61**: 717 - 726.
- Flanders J, Jones G, Benda P, Dietz C, Zhang S, Li G, Sharifi M, Rossiter S J. 2009. Phylogeography of the greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*: contrasting results from mitochondrial and microsatellite data. *Mol Ecol*, **18**: 306 - 318.
- Flanders J, Wei L, Rossiter S J, Zhang S. 2011. Identifying the effects of the Pleistocene on the greater horseshoe bat, *Rhinolophus ferrumequinum*, in East Asia using ecological niche modelling and phylogenetic analyses. *J Biogeogr*, **38**: 439 - 452.
- Greenwood P J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim Behav*, **28**: 1140 - 1162.
- Hare M P. 2001. Prospects for nuclear gene phylogeography. *Trends Ecol Evol*, **16**: 700 - 706.
- Hewitt G M. 2003. Ice ages: their impact on species distributions and evolution. In: Rothschild L J, Lister A M eds. Evolution on Planet Earth. New York: Academic Press, 339 - 361.
- Hewitt G M. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, **405**: 91 - 97.
- Hua P, Zhang L, Guo T, Flanders J, Zhang S. 2013. Dispersal, mating events and fine-scale genetic structure in the lesser flat-headed bats. *PLoS ONE*, **8**: e54428.
- Huang Z, Liu N, Liang W, Zhang Y, Liao X, Ruan L, Yang Z. 2010. Phylogeography of Chinese bamboo partridge, *Bambusicola thoracica*

