

中国鸟类生物地理学研究回顾与展望

雷富民^{①②} 宋刚^① 蔡天龙^① 屈延华^①

贾陈喜^① 赵义方^① 张德志^①

① 中国科学院动物研究所动物进化与系统学重点实验室 北京 100101; ② 中国科学院大学生命科学院 北京 100049

摘要: 本文回顾总结了我国鸟类生物地理学的产生、发展、重要成果和未来的发展趋势。主要论述了以下五个方面: 1. 中国动物地理学简史及鸟类生物地理学的萌芽; 2. 鸟类动物地理区划的发展, 并重点论述了岛屿鸟类区系调查与生物地理格局、中国台湾岛和海南岛与大陆鸟类区系的联系以及鸟类特有化现象; 3. 鸟类多样性的格局、形成与维持, 并重点归纳了几种重要的科学假说; 4. 鸟类的谱系生物地理格局、形成原因及影响因素; 5. 鸟类生物地理学研究的新进展和未来发展趋势, 重点阐述谱系生物地理学的发展、“地理格局-适应-基因”的整合分析方法对中国鸟类多样性格局形成机制的深度解析, 指出大数据和组学时代是中国乃至世界鸟类生物地理学的发展趋势。

关键词: 动物地理区划; 地理分布; 鸟类; 谱系地理; 区系; 适应进化; 物种多样性

中图分类号: Q958 **文献标识码:** A **文章编号:** 0250-3263 (2021) 02-265-25

Research Progress and Prospect on Biogeography of Birds in China

LEI Fu-Min^{①②} SONG Gang^① CAI Tian-Long^① QU Yan-Hua^① JIA Chen-Xi^①

ZHAO Yi-Fang^① ZHANG De-Zhi^①

① *Key Laboratory of Zoological Systematics and Evolution, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101;*

② *College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*

Abstract: In this paper we briefly reviewed the development history of zoogeography, and summarized the birth, progress, important achievements and future development trends of bird biogeography in China. This review article discussed five aspects: 1. The birth and development of the avian biogeography; 2. Zoogeographical regionalization, emphasizing fauna survey and biogeographical distribution pattern of island birds, the relationship of avifauna between Taiwan, Hainan and mainland neighboring regions, as well as avian endemism; 3. The distribution pattern of species richness and its maintenance, with focusing on several important hypotheses; 4. Phylogeographical pattern and its forming causes and influencing factors; 5. New progress and future development trends in bird biogeography, with focusing on new growing points due to the develop and contribution from studies of phylogeography and adaptive evolution, which is also the development trend of bird biogeography in China and all over the world in the era of big data and omics.

基金项目 国家自然科学基金项目 (No. 31630069, 31900320, 32070434), 第二次青藏高原综合科学考察研究项目 (No. 2019QZKK0304, 2019QZKK05010112), 新疆第三次综合科学考察典型区域预调查项目 (No. 2019FY100204);

第一作者简介 雷富民, 男, 研究员; 研究方向: 鸟类系统演化和生物地理学; E-mail: leifm@ioz.ac.cn.

收稿日期: 2020-09-20, 修回日期: 2020-12-31 DOI: 10.13859/j.cjz.202102013

Key words: Fauna; Geographical distribution; Bird; Phylogeography; Zoogeographical regionalization; Adaptive evolution; Species diversity

鸟类是物种极为丰富的陆生脊椎动物类群，我国是全球鸟类物种多样性最为丰富的国家之一。本文回顾总结了我国鸟类生物地理学的产生、发展、重要成果和未来的发展趋势，并就以下 5 个方面进行了简要概括：1. 中国动物地理学简史及鸟类生物地理学的萌芽；2. 鸟类动物地理区划的发展，岛屿鸟类区系与生物地理格局，中国台湾岛和海南岛与大陆鸟类区系的联系以及鸟类特有化现象；3. 鸟类多样性格局的形成与维持机制；4. 鸟类的谱系地理格局、形成原因及影响因素；5. 鸟类生物地理学研究的新进展和未来发展趋势。我们期待本文能够对我国鸟类生物地理学的发展里程进行简要总结，并在此基础上对中国乃至世界鸟类生物地理学的发展趋势予以展望。

1 中国动物地理学简史

中国对动物分布的记载历史可追溯至公元前 11 至 6 世纪的《诗经》，其中记述了 100 多种动物的分布情况。春秋战国时期的《禹贡》对中国动植物的记载被认为是中国乃至世界上最早的生物地理学文献（张荣祖 1954）。西汉末年的《五藏山经》也记载了我国当时丰富的动物地理学内容，包括了动物名称、地理分布及动物医学地理和动物灾害地理等多方面的知识（陈国生等 1998）。这些典籍堪称动物地理学学科的早期萌芽。文榕生（2013）的《中国古代野生动物地理分布》对古文献中记载的野生动物进行了重新鉴定、命名，并对形态、生活习性和地理分布等相关信息进行描述，为研究我国动物地理分布的演变历史提供了基础资料。在 2009 年版《中国珍稀野生动物分布变迁》的基础上，2018 年再版的《中国珍稀野生动物分布变迁（续）》（文榕生 2018）一书，其内容丰富而充实，堪称中国历史动物地理研究的经典，填补了历史时期动物地理分布与变迁的空

白，在历史动物地理学、地理学、气候学、环境与生态科学、动物学、地质学、地图学等诸多领域都有重要参考价值。

林奈《自然系统》的问世，开启了近代科学对动物分布的观察与思考。其中最典型的是 Sclater（1858）发表的“鸟类的地理分布”，首次基于鸟类提出了世界动物地理区（界）的划分。在 1859 年达尔文《物种起源》问世之后，受达尔文“物种起源”与“自然选择”思想的影响，动物地理学才得到了真正快速的发展。华莱士 1876 年出版的《动物的地理分布》是动物地理学的早期经典，提出了世界动物地理划界，奠定了现代动物地理区划的基础和格局，因而华莱士被称为“世界动物地理学之父”。前苏联在动物地理学方面，具有先进的理论与方法，对我国的动物地理学发展起到了重要的促进作用，如前苏联著名的动物学家库加金在我国的影响颇深（张荣祖 1954，1990）。

中华人民共和国成立之后，在动物资源调查、分类学发展以及动物区系研究的基础上，有关中国动物地理分布的研究取得了迅速的发展，如动物区系调查报告、各类群动物志、经济动物志、动物地理区划等，但是中国动物地理学研究依然缺乏足够及可靠的动物分布资料，尤其是关于无脊椎动物和部分脊椎动物类群。郑作新和张荣祖（1956）依据哺乳类和鸟类的分布特征将我国划分为古北和东洋两区（界）和东北、蒙新、西藏、华北、华中、西南及华南等 7 个动物地理亚区。他们发现喜马拉雅山脉以东至秦岭山系是有效的天然屏障，为两大动物地理界的分界线，而秦岭东西两侧、华北、华中及西南亚区均具有广泛的过渡性地带。由此，古北界与东洋界在我国东部地区的划界问题，以及华南亚区与西南亚区在横断山脉部分的划界问题成为当时最为关注的地理区划问题。1979 年《中国自然地理——动物地理》

(张荣祖 1979) 的出版, 成为当时国内少有的动物地理学专著。随后, 陈鹏 (1986) 编撰了《动物地理学》用作大学试用教材。直到 1999 年出版了《中国动物地理》(张荣祖 1999), 该书对各类动物的分布型、特有化及分化中心、自然条件与动物分布格局的关系以及动物地理区划等进行了系统详细的描述。

动物地理区划一直是我国动物地理学研究的核心内容之一, 随着统计模型、地理信息系统以及分子生物学技术的发展, 我国学者开始以定量分析的方法对动物地理学区划提出修订意见, 如 He 等 (2016) 依据陆栖脊椎动物的分布信息和栅格之间物种的相似性, 将我国划分为 10 个动物地理区。

进入 20 世纪 90 年代, 我国生物地理学的发展已从描述走向解释, 而动物地理学连同系统动物学一起仍是动物科学最重要的基础和理论学科之一, 而且两大学科之间高度融合 (陈宜瑜 1992)。结合地质历史过程的历史动物地理学已经成为当时人们关注的焦点, 并重点关注第三纪以后发生的重大地质事件, 如青藏高原隆起、全球气候变化和海陆变迁等地质事件。生态动物地理学也受到相应的关注, 如岛屿生物地理学、入侵生物地理学。在全球科学发展的背景下, 随着分子生物学、生物信息学、各种组学、地理信息系统学和空间统计学等新技术和新方法的运用, 极大地推动了我国动物地理学从定性到定量、从描述到模型建立的不断发展。我国学者围绕动物多样性分布规律、谱系地理学、岛屿生物地理学、入侵生物地理学和全球变化等方面开展了广泛的研究, 不断取得许多重要的成果, 使得动物地理学成为一个多学科交叉的前沿学科。2019 年中国动物学会生物地理学分会 (专业委员会) 的建立, 标志着中国的动物地理学研究已进入到一个新的历史时期。

2 中国鸟类生物地理学的萌芽

鸟类是所有动物类群中分类基础最为清楚

的类群之一, 这为动物地理学研究奠定了坚实的基础。中国有关鸟类的记载历史久远, 早在汉朝之前的新石器时代就有记载, 殷商时期的甲骨文也有记载, 《诗经》中对鸟的记载更为详细。明朝李时珍的《本草纲目》记载的鸟类达 77 种以上, 而明朝的《三才图会》列举鸟类多达 113 种。与分类学、生态学、行为学等学科相比, 鸟类生物地理学早期并未得到太多的重视, 鸟类学研究更多地是对物种名录和一些物种地理分布的粗略记载。郑作新 (1993a, b) 对中国古代和近代的鸟类学发展历史做了详细论述, 并对中国鸟类学发展史进行了标准划分, 即: 古代鸟类学史 (公元前 220 年至 1644 年), 近代鸟类学史 (1644 至 1949 年), 以及现代鸟类学的发展 (1949 年后) (郑作新 1997)。

总体来看, 近代鸟类学研究以考察居多, 且多被国外学者主导, 研究多为分类工作内容, 涉及区系报道和动物地理方面的内容较少。中国学者自己的研究工作始于 20 世纪早期。如寿振黄的《河北鸟类志》对我国河北省鸟类的生态、栖息地、地理分布等方面进行了详细记载, 是中国第一部鸟类志或地区鸟类志 (Shaw 1936)。郑作新 (1944) 发表的“三年来 (1938-1941) 邵武野外鸟类观察报告”, 对鸟类的分布、数量、居留类型等进行了比较全面的报道, 是我国关于野外观察鸟类数量统计的第一篇报道。直到 1947 年, 国内学者才编著了第一部《中国鸟类名录》(Checklist of Chinese Birds) (郑作新 1947a, b), 涉及 1999 个种与亚种。在此编目基础上, Cheng (1949) 和郑作新 (1950) 对隶属 388 属 82 科 20 目 1 087 种鸟类的地理分布特征进行了分析, 参照早期华莱士的世界动物地理区划基础, 将中国鸟类的分布格局划分为两个界 (古北界和东洋界) 和三个亚区 (蒙藏区 Mongolian Zone、华北区 North China Zone 和华南区 South China Zone), 建议将自喜马拉雅山系以东至陕西南部的秦岭山脉、经大别山、过江至闽浙山地作为两界的分界线。郑作新 (1947a, 1955, 1958) 的《中

国鸟类分布目录》(两卷)提供了全国所有鸟类物种的地理分布与居留状态,自此,中国的鸟类物种名录便由中国学者主导。Cheng (1987)主编出版的《中国鸟类区系纲要》(英文版),是中国鸟类宏观分类和区系地理学研究较为翔实的阶段性总结,为鸟类生物地理学的深入研究奠定了坚实的基础。《中国动物志-鸟纲》14卷系列自1978年的第一册(第四卷鸡形目)问世以来,其他卷册相继出版完成。上述有关鸟类学的编志、地方志、图谱、图鉴以及大量的地方性区系调查报告,为鸟类物种地理分布研究提供了丰富的基础资料。

值得指出的是,自20世纪50年代以来,由中国科学院组织的数十次大规模、多学科的综合考察,例如云南热带生物资源考察(1955至1957年)、新疆综合考察(1956至1960年)、南水北调考察(1959和1960年)、广西十万大山考察(1958和1959年)、西藏生物资源考察(1960和1961年)、西藏综合考察(1973至1976年)、新疆托木尔峰考察(1977和1978年)、青藏高原横断山区综合科考(1981至1984年)、西藏南迦巴瓦峰登山科考(1982和1983年)、西南武陵山区生物资源考察队(1987至1990年)、南方山地资源考察(1985年)、喀拉昆仑-昆仑山区和可可西里综合考察(1987至1990年)、雅鲁藏布江大峡谷考察(1998年)、海南岛及西沙群岛生物资源考察(2007至2011年)、藏东南动物资源综合考察与重要类群资源评估(2013至2017年)、武陵山区野生动物多样性综合考察(2013至2017年)等。这些考察填补了有关基础和本底资料的空白,获得大量珍贵动、植物标本,为我国动物地理学的研究提供了坚实可靠的基础。由此出版了一批重要的、具有很高学术价值的专著。1973年启动的《中国动物志》、《中国植物志》、《中国菌类志》的编写,进一步推进的各省动物志的研究和编写,为各级动物地理区划(亚界、区、亚区)提供了可靠的依据。其中,《中国动物志 鸟纲》系列丛书的出版为中国鸟类的地理区划提

供了翔实的基础资料和重要的参考依据。

杨岚和雷富民(2009)对我国鸟类野外考察、物种名录变化、新种的发表等信息进行了综合分析,将中国鸟类的分类与区系地理学研究分为起步时期(1949年以前)、中华人民共和国成立之后的考察及宏观分类研究的总结整理时期(1950至2005年)和宏观与微观相结合的发展研究时期(1999年以后)等3个时期。他们评价郑作新的《中国鸟类分布名录》和《中国鸟类区系纲要》等系列专著,是中国鸟类宏观分类和区系地理学研究较为翔实的阶段性总结,因此郑作新院士堪称中国鸟类宏观分类与区系地理学的奠基人。此后,郑光美主编了《中国鸟类分类与分布名录》(2005, 2011, 2017),其中第三版收录了中国鸟类1445种,隶属于26目109科497属,并吸收了国际上分类系统研究的最新进展,对相关的目、科或亚科的分类地位作了修订,为现代中国鸟类学研究奠定了坚实的编目基础。我国的鸟类学研究在多样性与地理分布、特有化与多样性保护、谱系地理与分子生态、珍稀资源的保护与管理等方面都取得了长足的发展,极大地推动了中国鸟类生物地理学研究的发展(雷富民等2013)。下面就几个主要方面的重要进展予以简述和总结。

3 中国鸟类动物地理区划的发展

在中华人民共和国成立之后的40多年里,中国鸟类生物地理学研究关注的问题主要在鸟类区系报道和地理区划方面。郑作新和张荣祖(1956)依据鸟类和其他动物类群的分布规律提出了中国动物地理的区划原则,为我国动物地理学领域的研究与发展奠定了基础。陈鹏(1964)针对鸟类地理区划的原则和方法,提出了鸟类分布的基本区域分异规律的区系性、地带性和非地带性。并据此提出了鸟类地理区划的三大原则,即,生态-地理学原则、发生学原则、主导因素原则。

依据鸟类区系和自然景观的特点,郑作新(1997)建议在鸟类区划中需要综合考虑“历

史发展、生态适应和生产实践”的三原则。并要求在这些原则基础上充分考虑“特产种、优势种和经济种”三种不同类型的种类，作为区划的科学依据。基于此将中国的鸟类区系区划归属古北和东洋两大界，之下再区划为东亚、草漠、中亚、中印 4 个亚界，东北区、华北区、蒙新区、青藏区、西南区、华中区、华南区 7 个一级区，及 19 个二级区的深入划分。

在鸟类区划以及整个动物地理区划方面最重要的问题在于对古北界和东洋界分界线的看法。古北界与东洋界在我国境内的分界线，西部从喜马拉雅-横断山脉-秦岭一线是 100 多年前华莱士 (Wallace 1876) 首次提出，至今总体上仍被公认，只是在局部地带依据新的研究成果有所修改，这与我国学者的观点一致。中国学者郑作新和张荣祖 (1956) 基于鸟类和兽类的区系特点提出以中国的秦岭山脉作为两界的分界线，并被一直沿用至今，为中国鸟类动物地理区划研究奠定了基础 (郑作新 1997)。至于秦岭山脉以东的两界分界线，由于缺乏明显的自然屏障，划界却存在分歧。如，Wallace (1876) 主张南岭山脉；Sclater (1858) 主张黄河以北；La Touche (1925) 主张黄河与长江之间；Wilder (1930) 主张划界于太行山脉-燕山山脉。郑作新和张荣祖 (1964) 在对峨眉山鸟类垂直分布研究中，把不同高度山地间的种类相似率也作为标准进行了区划，并与植被关系进行了比较。中国动物学会 1962 年 11 月在广州召开专业学术讨论会，由郑作新任召集人，寿振黄、沈嘉瑞、马世骏、夏武平、林昌善、蒲蛰龙等组成筹委会，重点讨论了“动物数量变动和动物地理区划”。这一段历史可以表明我国动物学前辈对此领域的关切。

随着全球环境变化，全球气候变暖对我国现有及历史时期的鸟类区系和生物地理格局具有重要的影响 (孙全辉等 2000, 杜寅等 2009)。例如，气候变化对鸟类的影响表现在对鸟类分布、种群动态以及物候等方面的影响，据初步统计，我国有 120 种鸟类 (占全国鸟类的 9%)

的分布范围向北或向西扩张，而白头鹎是其中最显著的例子 (李东明等 2006, 杜寅等 2009)。王开锋等 (2010) 通过对 1976 年《中国鸟类分布名录》和 2005 年《中国鸟类分类与分布名录》中动物地理亚区鸟类分布与时空变化的分析，发现 30 年来鸟类物种丰富度在不同亚区出现明显的增加，尤以滇南山地亚区增加种类最多，而海南岛和台湾岛亚区变化较小，但是这些物种分布区的变化没有影响到动物地理区及亚区区划的格局改变，与郑作新 (1976, 1997)、张荣祖 (1999) 的动物地理区划格局基本一致，体现了我国鸟类区系演化的长期稳定性。最近的谱系地理学研究发现，我国华南地区不同地理亚区的自然分异可能受到第四纪冰期旋回和环境气候变化的重要影响 (Song et al. 2009)。基于 Holt 等 (2013) 最新的全球动物地理划界，古北界-中日界 (Sino-Japanese) 位于我国东北地区，其分异形成与冰期燕山山脉和合适的栖息地片段化的长期阻隔作用关系密切 (Song et al. 2016)。Hu 等 (2020) 基于中国鸟类分布点数据，开展了气候变化条件下中国鸟类分布范围变动以及鸟类保护重点区域的研究，为我国自然保护区体系和鸟类多样性资源保护提供了重要的科学依据。

3.1 中国鸟类特有种地理分布与特有化现象

特有种是一个地区的独特资源，具有适应该区域环境的特殊性状。特有化现象的研究对了解特定地区的区系性质、组成、特点、发生与演变具有重要意义，也是生物多样性保护优先性决策的重要依据 (Stattersfield et al. 1998, Myers 2000, Lei et al. 2003a, b)。不同分类阶元的特有化程度受到其区系历史的影响较大。如郑作新等 (1982) 认为，青藏高原缺乏鸟类特有种是因为青藏高原比较年轻，隆起的时间较短，物种的演化时间较短。早期的中国动物地理区划很大程度上也参考特有种的分布与特有化现象 (郑作新 1997)。

Lei 等 (2003a, b) 针对中国鸟类特有种多样性格局进行分析，揭示了特有种、种的多

多样性和地理分布热点。《中国鸟类特有种》(雷富民等 2006)对我国 105 种特有种研究的意义、名录确定、分布格局、特有化现象(分布特点、分布型、局限分布、局部和间断分布、岛屿特有化等)进行了系统分析,揭示了三个重要的热点地区:横断山区、川北-秦岭-陇南山地和台湾岛。基于动物地理亚区的分布栅格,Lei 等(2007a)发现,西南山地亚区分布有最多的鸟类特有种,认为横断山区是中国鸟类区系形成的“种源地”(Zhao et al. 2007)。Huang 等(2010)以支序生物地理学方法对中国特有鸟类的分布格局开展了研究,揭示了亚区特有化现象,发现青海、藏南、西南山地、台湾岛以及海南岛是中国鸟类的四个“特有化区”,推测生境的复杂性以及山地环境可能对中国鸟类的特有化起到了“历史和生态阻隔”的深远影响。并根据这种特有化现象提出中国鸟类多样性保护热点及优先性(秦岭-甘南山地、横断山地、台湾岛屿),对确立中国生物多样性保护的优先性具有重要的指导意义(雷富民等 2006)。鸟类特有化研究结果表明,我国西南山地可能是中国鸟类区系在第四纪冰期的“避难地”,为中国鸟类区系、生物地理格局的形成机制研究提出了科学问题,并为多样性保护措施制定提供了参考依据。该避难地假说后来得到更多鸟类谱系地理学研究的验证(Lei et al. 2014, 2015)。Liu 等(2012)以谱系地理学和生态位模型联合分析的方法揭示了中国鸟类特有化区形成的主要原因在于更新世避难地是源动力、隔离分化是后驱动力,而生态位保守性起到促进和维持特有化的作用。

3.2 台湾岛和海南岛与大陆鸟类区系的联系

岛屿的形成促进了物种的特有化和岛屿物种多样性格局的维持(张荣祖 1999, Lei et al. 2007b)。在中国,台湾岛和海南岛是距离大陆最近且面积最大的两个重要岛屿,两个岛屿上分布的鸟类与大陆鸟类区系具有密切的亲缘关系,但是具有不同程度的特有性。海南和台湾二岛特有亚种的数量都很多,体现了其与大陆

的相似种亲缘关系近,并受到不同环境的影响而导致其亚种分化(颜重威 2013)。台湾鸟类区系隶属东洋界华南区台湾亚区,而海南鸟类区系隶属东洋界华南区海南亚区,两个岛屿的区系关系密切,与我国大陆华南区的区系最为相似。台湾在第四纪曾多次与华南地区大陆连接。目前多数学者认为台湾亚区的鸟类是在台湾岛与大陆相连时期经由多个途径迁移而来(Hachisuka et al. 1950-51, 颜重威 1979, 1984, 郑作新 1986)。郑作新(1986)认为,台湾鸟类缺乏特有属主要是由于最早迁来的成分是在距今约 2 ~ 3 百万年之前的第四纪早期的古北界物种。这些早期迁入岛内的古北界寒带鸟类主要占据高海拔的栖息地,生境的隔离能够导致多种特有种和特有亚种的产生;而中、低海拔带的鸟类多来自东洋界的热带鸟类,分布到台湾的时间相对较晚,因而仅少数演化成特有种或亚种(Hachisuka et al. 1950-51)。

颜重威(2013)对比了中国台湾岛、海南岛及大陆物种的分布与组成,发现台湾岛与大陆共有而在海南没有分布的鸟类有 46 种,而海南与大陆共有但在台湾没有分布的有 87 种,可见海南与大陆鸟类的亲缘关系比台湾更为密切。海南有 78%的鸟类与大陆相同,40%的鸟类与台湾相同,预示着海南成为岛屿的时间比台湾晚。台湾分布的一些古北界寒带鸟类,在海南却没有分布;海南分部的诸多东洋界热带地区鸟类在台湾也没有分布。台湾的特有种鸟类比海南多,可能是由于台湾与大陆隔离的时间比海南与大陆隔离的时间更早(郑作新 1997)。此外,台湾的多山环境与明显的海拔垂直梯度比海南大,自然环境也比海南复杂也可能是导致这种格局的主要因素之一(张荣祖 1999)。对台湾岛特有物种的时空起源研究,认为尽管台湾与华南区共有的物种比例高,但是东喜马拉雅可能是台湾特有种最主要的起源地,岛上的特有种与岛屿的形成时间高度一致,在约 5 个百万年前(He et al. 2018)。从画眉科鸟类的分布可看出,台湾与大陆有密切的渊源

关系（郑作新 1986）。大陆与台湾画眉科鸟类的演化在气候变迁、植被环境变化等诸多因素的共同影响下，使某些属、种之间至今仍表现出密切的亲缘关系（刘如笋等 2000）。但是依然有诸多物种因为台湾海峡的地理隔离导致了物种分化，并形成新的岛屿物种，如台湾画眉（*Garrulax taewanus*）、台湾朱雀（*Carpodacus formosanus*）等（Li et al. 2006, Wu et al. 2011, Hung et al. 2014）

3.3 岛屿鸟类区系调查与生物地理格局

我国海域辽阔，从北向南跨越 38 个纬度，大陆海岸线绵延 1.8 万 km，拥有 6 500 多个岛（礁），蕴藏着丰富的鸟类资源。由于海上交通不便，极大限制了我国岛屿鸟类多样性的调查和研究。近年来，有关海洋岛屿鸟类的研究也开始步入起步阶段（陈水华 2010）。

纵观我国海洋岛屿的鸟类研究，目前依然处于摸家底打基础的阶段，主要涉及岛屿鸟类区系与分布调查。一是海洋岛屿鸟类资源多样性调查，研究地域涉及黄海（张国钢等 2006）和东海（Fan et al. 2011）；中国北回归线附近岛屿和广东南澳岛及其附近岛屿（孙泽伟等 2003, 2008）。同时，还有陆续报道一些海洋岛屿作为一些海洋鸟类和珍稀鸟类的重要繁殖场所，例如，白额鸢（*Calonectris leucomelas*）、扁嘴海雀（*Synthliboramphus antiquus*）和黑叉尾海燕（*Hydrobates monorhis*）在山东青岛沿海岛屿（大公岛、潮连岛、千里岩）繁殖（崔志军 1993, 刘岱基等 1993, 崔志军 1994, 1998）；在辽宁长山列岛同时发现有黑脸琵鹭（*Platalea minor*）和黄嘴白鹭（*Egretta eulophotes*）的繁殖种群（尹祚华等 1999, 2000）；在福建马祖列岛以及浙江韭山列岛和五峙山列岛发现中华凤头燕鸥（*Thalasseus bernsteini*）的繁殖地（Liang et al. 2000, 陈水华等 2005, Chen 2010）；在西沙群岛东岛上有红脚鲣鸟（*Sula sula*）和小军舰鸟（*Fregata minor*）繁殖（曹垒等 2003, Cao et al. 2005）。二是海洋岛屿不同季节鸟类资源调查，主要有：

辽宁沿海岛屿（温世生等 1998）、江苏前三岛（李悦民等 1994）、浙江舟山群岛和七星列岛（朱曦 1990, 顾重建等 2016）、福建沿海岛屿（江航东等 2005）、广西涠洲岛（舒晓莲等 2009）。值得一提的是，从 20 世纪 70 年代开始就有关于我国南海诸岛和西沙群岛鸟类资源的零星报道（中国科学院北京动物研究所等 1974, Cao et al. 2007, 唐杉 2009）。三是随着鸟类区系调查工作的深入和中国观鸟活动的普及，许多鸟类分布新记录种相继被发现（刘伯锋 2005, 刘小如等 2010, 刘阳等 2013），是对我国鸟类区系的重要补充和完善。

除了海洋岛屿的鸟类区系与分布的调查工作之外，我国近年在浙江千岛湖陆桥岛屿的鸟类岛屿生物地理学的研究引人注目。基于千岛湖鸟类的长期调查监测数据，针对岛屿生物地理学的重要领域和核心问题进行了系列研究。例如，种-面积关系与小岛屿效应（Wang et al. 2012, Yu et al. 2012, Wang et al. 2016）；鸟类群落的功能多样性格局（Ding et al. 2013）；岛屿鸟类群落组成的嵌套格局（张竞成 2008, Wang et al. 2010）；岛屿鸟类群落的物种周转与 β 多样性（Si et al. 2014, 2015, Chen et al. 2018）；物种扩散能力对群落动态的影响（吴奕如等 2016）；群落多样性格局的季节动态（刘超等 2015）；岛屿鸟类群落的功能与谱系多样性结构（Si et al. 2017）；岛屿种-时间-面积关系及其形成机制（Song et al. 2018a）等。

4 中国鸟类多样性格局的形成与维持

中国鸟类物种多样性分布整体呈南高北低、西南地区最高的格局（Ding et al. 2006）。西南山地是我国鸟类物种多样性的中心，并以此向周围其他地区递减。其中，横断山区、川北-秦岭-陇南山地和藏东南地区的鸟类物种多样性最高，包含了中国约 70% 的鸟类物种（Fjeldså et al. 2012, Wu et al. 2014, Lei et al. 2015）。鸟类物种多样性格局及其形成机制的研究一直是中国鸟类学研究中的热点之一。早期

的研究主要关注鸟类的地理分布,并对多样性不均衡的原因进行初步探讨,取得了一些成果。如,早期的学者对中国的动物区系分化的探讨,指出横断山区鸟类区系复杂可能与该地区复杂的地形和气候有关(郑作新等 1956, 郑作新 1960, 1997);郑作新(1982)认为噪鹛属鸟类在横断山区物种丰富度高与该类群的在横断山区起源有关;唐蟾珠等(1996)对横断山区的鸟类物种多样性格局及其形成原因进行了初步研究,以及姚建初(1991)对陕西太白山 30 年来的鸟类区系垂直格局变化的研究等。进入 21 世纪,利用 GIS 等分析工具,结合环境因子和物种系统发育关系,对中国鸟类物种多样性格局进行了定量分析,并在其形成机制方面开展了广泛研究。目前,影响中国鸟类物种多样性格局的重要因子大致可归纳为:生境异质性、能量与降水、地质历史、更新世冰期循环、成种和扩散等生态因素和演化历史原因(Lei et al. 2003a, Ding et al. 2006, Lei et al. 2007a, 张成安等 2008, Fjeldså 2013, 刘澈等 2014, Lei et al. 2015, Zhang et al. 2016, Cai et al. 2018)。

4.1 地形异质性的影响

中国地势西高东低,呈三级阶梯状分布,海拔落差大,南北和东西走向的山脉众多,地形起伏较大,沿海拔梯度分布着多种自然气候带和生态区,为鸟类生存提供了各种适宜的栖息地,使得山区成为物种多样性的热点(Myers et al. 2000, Tang et al. 2006, Fjeldså et al. 2012, Favre et al. 2015)。中国鸟类物种丰富度最高的地区主要位于横断山区、秦岭、喜马拉雅山东部等山区(Ding et al. 2006, Zhang et al. 2016),这里属于东部平原-丘陵向青藏高原的过渡带,地势落差大、气候复杂,具有较高的地形异质性和生境异质性。如,海拔落差(代表地形异质性)是青藏高原鸟类丰富度分布格局的主要影响因素(Zhang et al. 2016)。如果从更大尺度范围(中国或亚洲东部)来分析,海拔落差同样能够很好地解释鸟类的物种多样性格局

(Ding et al. 2006, 刘澈等 2014, 权擎 2015)。可见,地形异质性可能是影响中国鸟类物种多样性格局的关键因素之一。

4.2 降水和能量的影响

在全球尺度上,与降水和能量相关的假说通常能够很好地解释物种多样性的格局(Wright 1983, Hawkins et al. 2003)。因为这些因素决定了一个地区的植被生产力,较高的植被生产力可以提供更多的食物资源和生态位空间,以增加物种的形成和存活率,从而增加区域内的物种数量(Wright 1983, Currie et al. 2004, Evans et al. 2005)。中国横跨热带、温带和寒带三个温度带,南方和西南山地温暖湿润,植被生产力高,鸟类物种丰富(中国科学院青藏高原综合考察队 1983, 唐蟾珠等 1996)。随着向北推移,年均温和年降水逐渐减少,植被生产力逐渐降低,鸟类物种数量也逐渐减少,尤其是中国西北荒漠区,由于喜马拉雅山和秦岭山脉阻断水汽输送,导致降水极少,植被稀疏,但是分布有少数长期适应荒漠和高原的特有物种,如地山雀(*Pseudospodoces humilis*)和雪雀(*Montifringilla* spp.)等(Qu et al. 2013, Lei et al. 2014)。研究发现,中国鸟类的物种多样性与植被生产力、年均温和年降水等与降水和能量相关的因子高度相关(刘澈等 2014, 权擎 2015, Zhang et al. 2016),表明降水-能量假说能够很好地解释中国鸟类的物种多样性格局的形成。

4.3 气候稳定性假说

“气候稳定性假说”常被用来解释中国脊椎物种多样性格局的形成原因。该假说认为,至中新世以来,中国西南山地及东部山区气候稳定、未受到冰期循环的影响,使得该地区成为寒带和温带物种在冰期时的避难地,保存了较高的物种多样性(Zhang 2004, Lei et al. 2015)。青藏高原的抬升塑造了中国现有的地势格局,导致亚洲季风气候的形成,青藏高原和秦岭不仅阻断了夏季来自太平洋和印度洋水汽向北输送,而且也阻断了冬季来自西伯利亚的

寒流，导致喜马拉雅山东部-横断山区-秦岭以南地区长期保持了温暖湿润的气候 (Miao et al. 2012, Favre et al. 2015)。在更新世冰期，东北、西北和青藏高原被冰川覆盖，但是华南和华中海拔低于 2 000 m 的山区却没有冰雪 (Shi et al. 1987)，甚至在西南山地的河谷中保存着常绿林 (Deng et al. 2014)，这使得中国西南山地和东部山区成为寒带和温带物种的避难地 (Zhang 2004, Lei et al. 2015)。根据现存物种的分布格局发现，一些雀形目鸟类在中国西南山地与东部山区及台湾岛之间存在间断分布的现象，如绿背山雀 (*Parus monticolus*)、酒红朱雀 (*Carpodacus vinaceus*)、栗臀鹇 (*Sitta nagaensis*) 等，这可能因为末次冰期时，这些物种南扩至中国西南山地和华东山区避难，而随着气候变暖，大部分种群向北扩张，其中部分种群已适应西南山地的气候环境而长期居留 (Wu et al. 2011, Wang et al. 2013, Zhao et al. 2018)。基于比较谱系地理学的研究发现，与邻近低地种群相比，4 种雀形目鸟类灰眶雀鹛 (*Alcippe morrisonia*)、红头穗鹛 (*Stachyridopsis ruficeps*)、红头长尾山雀 (*Aegithalos concinnus*) 和绿背山雀的西南山地种群内分化时间较长、遗传多样性更高，表明稳定的气候可能促进了该地区物种的持续分化和多样性产生，导致该地区具有更高的物种及遗传多样性 (Qu et al. 2014, Lei et al. 2015)。

4.4 接触带假说

“接触带假说”认为，中国西南山地物种多样性高可能与古北界物种向东洋界的南扩，而东洋界的物种向古北界渗透，使得东洋界和古北界动物区系在同一山区相互接触，增加接触区内物种数量有关 (张成安等 2008, Päckert et al. 2012)。中国包含了东洋界和古北界，通常认为这两个动物地理界的分界线位于喜马拉雅山-横断山-秦岭-淮河一线 (张荣祖 1999)。研究发现，东洋和古北界分界线附近动物区系相互渗透，横断山区和秦岭以东地区为这种渗透提供了通道，在温暖湿润的间冰期时，东洋

界的物种向古北界渗透，而在干燥寒冷的冰期时，古北界的物种向东洋界扩散，导致位于分界线地区的西南山地同时拥有古北和东洋两大界的物种成分 (Zhang 2002, Norton et al. 2011)，使得该地区成为物种多样性的中心 (Lei et al. 2015)。基于雀形目鸟类的分析发现，在东喜马拉雅-横断山区，由东南亚和古北界两个方向扩散来的雀形目祖先物种的快速辐射，导致该地区成为中国鸟类多样性的热点 (Fjeldså et al. 2012, Päckert et al. 2012)。同样，关于鸡形目的研究也支持相同的结论，认为西南山地鸡形目物种多样性高是由横断山地区山脉和山峰间有深谷相隔，自然地理及植被特征差异明显，使得东洋界物种沿山谷向北扩展，古北界物种沿山脊向南延伸导致的物种汇聚有关 (张成安等 2008)。

4.5 “山区物种泵” (montane species-pump) 假说

“物种泵”假说认为，一个地区物种多样性较高可能是物种快速分化、迅速产生新物种的结果，即高物种多样性的地区是物种演化的摇篮 (Rohde 1992, Mittelbach et al. 2007)。山区由于较高的地形异质性可能增加异域成种和邻域成种的机会，使得山区成为新物种的重要来源，因此山区常被当作“物种泵”或物种多样性的“演化摇篮”(evolutionary cradle) (Smith et al. 2007, Wiens et al. 2007)。在亚洲，物种的快速分化和积累常被认为与青藏高原抬升有关 (Che et al. 2010, Lei et al. 2014, 2015, Xing et al. 2017)。青藏高原的抬升导致西南山地河谷和山脉纵横、地势落差大，加之亚洲季风系统的影响，使得沿海拔梯度形成了复杂的气候区和植被带 (Favre et al. 2015)，这种复杂地势的地理障碍为种群隔离和特有化提供了有利条件，促进新物种的快速形成 (Fjeldså et al. 2012, Lei et al. 2015)。基于系统发育树的演化分析表明，西南山地的物种间或种群内存在明显的地理格局，山脉和河谷成为了种间或种内分化最主要的地理障碍 (Song et al. 2009, Che et al.

2010, Wang et al. 2013, Qu et al. 2014, 2015, Reddy et al. 2015), 物种形成的速率明显高于邻近的其他地区 (Cai et al. 2018, Dong et al. 2020)。因此, 山脉抬升导致物种快速分化可能是造成中国西南山地和华南山区鸟类物种多样性较高的主要原因之一。

4.6 “山区博物馆”(montane museum) 假说

“博物馆”假说认为, 一个地区物种多样性高是物种长时间演化并不断地缓慢积累的结果 (Rohde 1992), 即物种多样性中心是物种多样性的“博物馆”(Stebbins 1974, Stenseth 1984), 而这种由演化时间导致的物种多样性增加的过程叫做“时间-成种效应”(time-for-speciation effect) (Stephens et al. 2003)。热带或亚热带山区由于气候稳定、地形异质性高和植被带复杂多样, 成为被物种早期占据的主要栖息地, 随后这些祖先种新分化的后裔再向周围邻近的低地扩散, 使得山区成为物种多样性的“博物馆”(Smith et al. 2007, Wiens et al. 2007)。中国西南山地和东部山区主要位于亚热带地区, 这里山脉和河谷纵横、地形异质性高, 而且自中新世以来气候稳定, 受第四纪冰期的影响较少, 成为许多物种早期分化的理想栖息地 (López-Pujol et al. 2011, Lei et al. 2015)。研究发现, 许多中国鸟类在西南山地占据适宜的栖息地, 但起源自别的地方。如雉科鸟类从非洲起源, 随后扩散到西南山区, 并由此地再次扩散至中国其他地区 (Cai et al. 2018); 而雀形目鸟类多起源于东南亚, 随后扩散进入中南半岛、西南山地和中国东部山区, 然后再扩散至中国其他地区 (Päckert et al. 2012, Fjeldså 2013)。可见, 中国西南山地可能是中国许多鸟类物种的起源地, 这里稳定、适宜的栖息地有更长的时间积累更多的鸟类物种, 成为中国鸟类演化的“博物馆”。然而在青藏高原、西北、华北和东北等地由于受冰期循环的影响, 许多现存的鸟类来自冰期后避难地物种的种群扩张, 演化时间相对较短, 因而积累的物种多样性较低。如 Cai 等 (2020a) 对全球鹑类的研究

发现, 我国西南山地高的物种丰富度与“时间-成种效应”有关。

以上是针对不同区域和类群总结出的多个假说, 目前我国乃至全球尚没有一个统一的科学假说来解释其多样性格局的影响机制, 不同类群的多样性格局形成机制通常存在差异。例如, 基于古老的雉科鸟类的研究发现喜马拉雅-横断山区雉类物种多样性丰富是生态位空间增加导致物种快速分化的结果 (Cai et al. 2018); 而基于年轻的雀形目鸟类 (鹑类) 的分析发现, 喜马拉雅-横断山区物种多样性高是长时间演化缓慢积累较多物种的结果 (Cai et al. 2020a), 这一差异可能与该地区的地质历史对不同进化时间类群的影响不同有关。此外, 同一类群在不同地区的物种多样性热点的形成机制也可能不同。比如, 基于雀形目鸟类的谱系 (phylogenetic diversity) 多样性格局的分析发现, 萨尔温江-湄公河-珠江两侧谱系多样性格局的差异较大: 分界线西南地区 (东喜马拉雅-云南西南部-广西和广东南部) 物种的谱系多样性趋于离散、物种多样化较快, 而分界线东北 (川西北和秦岭南麓) 物种的谱系多样性趋于聚集、物种多样化较快, 表明萨尔温江-湄公河-珠江分界线西南地区雀形目鸟类物种多样性高与该地区山脉古老 (40 百万年达到 4 000 m)、气候稳定, 为物种长时间演化并积累较多的古老物种和年轻物种提供适宜的条件有关, 而东北地区多样性高是近期山脉 (10 百万年) 抬升促进物种快速分化的结果 (Cai et al. 2020b)。因此, 我们在研究物种多样性格局形成机制以及探讨一个地区物种区系演化时, 需要综合不同的类群, 对不同地质和气候历史的地区进行单独分析, 才能获得更加可靠的结论 (Cai et al. 2020b)。

5 中国鸟类的谱系生物地理格局与形成机制

5.1 谱系生物地理学在生物地理学中的角色与作用

种群是物种存在的有效形式 (Mayr 1942),

除了种群分布范围、数量大小等宏观特征外，种群的遗传多样性指数、支系分化程度和地理结构复杂性等遗传特征，也是种群自然属性的重要方面。与地理分布特征类似，种群的遗传特征也受到生境、气候、地形障碍、物种生物学特征等因素的影响。而谱系生物地理学就是整合种群遗传学、系统发育、地理学、地质学及考古学等学科，来综合分析探讨种群水平和近缘物种水平的遗传结构、支系分化、种间杂交等物种形成过程相关的模式、过程及其驱动因子的交叉学科 (Avise 2000)。

作为生物地理学的分支，“谱系生物地理学”（简称为“谱系地理学”，Phylogeography）借助于中性分子标记，基于分子进化中性假说，探讨谱系分支的地理分布特征和演化历史原因。谱系地理学的研究成果，对于系统分类学、进化生物学和保护生物学中的应用实践，如隐存种的发现与鉴定、有效管理单元的确定、物种形成等具有重要的指导意义。总体来讲，对于生物地理学和生物多样性研究，谱系地理学有两个方面的重要贡献：一是能够在遗传多样性层面给出更多的定量信息，另一个方面是搭建了研究物种演化与环境变化的桥梁，在此基础上我们能够更加深入地了解地理生境特征、地质历史事件及气候环境变迁对物种种群遗传格局的影响。

5.2 中国鸟类谱系地理研究历史

谱系地理学相关的研究最早可追溯到 20 世纪 70 年代 (Brown et al. 1974, 1979)。Avise 等 (1987) 在回顾以往十几年以线粒体为标记物开展的种下支系分化和遗传格局研究的综述中，首次提出了谱系地理学的概念。在此后的 20 年间，谱系地理学研究蓬勃发展，并以线粒体基因为分子标记，开展了针对于各种生物类群的研究 (Avise et al. 1998, Beheregaray 2008, Riddle 2009)。Phylogeography: The History and Formation of Species 的出版 (Avise 2000)，标志着谱系地理学的理论体系和方法论的成熟和确立。

中国谱系地理学的研究最早以线粒体细胞色素 *b* (Cyt *b*) 和控制区 (D-Loop) 基因片段为标记物对台北树蛙 (*Rhacophorus taipeianus*) 的研究 (Hui et al. 1994)。此后，应用谱系地理学的研究方法也开展了对银鲴 (*Xenocypris argentea*) 和云南兔 (*Lepus comus*) 的种群遗传结构研究 (Wu et al. 2000, Xiao et al. 2000)。在鸟类研究方面，早期的谱系地理学研究重点关注极端环境中的鸟类物种，例如，对石鸡 (*Alectoris chukar*) 和藏雪鸡 (*Tetraogallus tibetanus*) 的谱系分化与环境气候影响的研究 (Wei et al. 2002, Huang et al. 2004, 张立勋等 2005)，以及对白腰雪雀 (*Onychostruthus taczanowski*)、棕颈雪雀 (*Pyrgilauda ruficollis*) 和地山雀谱系地理结构与种群历史的研究 (Qu et al. 2005, Yang et al. 2006a, b) 等。在中国鸟类谱系地理学研究中，学者们提出了关于鸟类多样性分布格局的系列科学假说，获得了许多重要的发现。例如，对中国南方地区多种鸟类的谱系地理学研究发现了多支系分化的谱系格局，并推测这种格局可能在我国南方居留鸟类中普遍存在 (Li et al. 2009, Song et al. 2009, Liu et al. 2012)。更多的谱系地理学研究集中在我国生物多样性热点地区，如横断山区、台湾岛及东南半岛等区域 (Dong et al. 2010, 2013, 2014, Hosner et al. 2015, Klicka et al. 2015, Lim et al. 2015, Dong et al. 2017)，这些结果反映出了地形异质性、地理障碍隔离对物种的支系分化具有重要的影响。另外，对跨大陆分布的鸟类广布种的谱系地理学研究也开展了不少工作，例如对于环颈雉 (*Phasianus colchicus*)、白鹡鸰 (*Motacilla alba*)、大山雀 (*Parus major*) 和喜鹊 (*Pica pica*) 等 (Zhao et al. 2012, Li et al. 2016, Kayvanfar et al. 2017, Song et al. 2018b) 的研究，揭示了在大的地理尺度上影响支系分化的地理障碍隔离作用，例如青藏高原、中亚干旱化区等对谱系分化的地理隔离影响。针对于同一区域多个物种的比较谱系地理学研究，则更好地揭示了地形障碍或地质事件对区域内

不同物种的种群遗传分化的共性影响作用 (Qu et al. 2009a, b, Song et al. 2016, Dong et al. 2017)。研究方法和技术经历了从单个的线粒体基因到线粒体基因与微卫星标记联合、线粒体基因与多个核基因联合、简化基因组测序以及基因组重测序的发展历程。关注的科学问题也从最初的物种谱系格局的描述与成因探讨,到物种分化模式、种群历史动态的模型检验等方面 (Li et al. 2010, Qu et al. 2012, Lei et al. 2014)。目前已开展了基于高通量基因组数据的地山雀物种分化的基因组特征及环境适应相关形态特征及物种形成的遗传机制探讨 (Jiang et al. 2019),以及线粒体与核基因谱系分支格局不一致的形成原因探究 (Zhang et al. 2019)。

5.3 中国鸟类谱系地理格局与影响因素

尽管基于分子进化系统发育学的研究显示,现生鸟类物种的辐射演化发生在更新世之前 (Brusatte et al. 2015, Santiago et al. 2015),但更新世冰期循环引起的环境变化无疑对鸟类物种的地理分布和谱系分化具有重要的影响 (Hewitt 2000)。鸟类在高等脊椎动物中具有更好的体温调节能力和较强的活动能力,在冰期的扩张与退缩过程中种群的分布范围和种群大小也随之变化,进而在种群遗传层面留下相应的印迹 (Avise et al. 1998, Klicka et al. 1999)。中国幅员辽阔、经纬跨度大、地形地貌复杂,因此也导致了丰富多样的鸟类谱系地理格局。诸多研究显示,在中国南方地区由于地形的复杂性,冰期时环境气候较为温和,因此存在多个古老的地理支系 (Song et al. 2009, Liu et al. 2012)。冰期-间冰期的海平面上升与下降,也导致了台湾岛、海南岛与大陆的隔离和连接,从而也形成了明显的深度分化支系 (Liu et al. 2010, Wu et al. 2011, 2012, Wang et al. 2016, Zhang et al. 2019)。

青藏高原对中国鸟类的谱系地理格局具有深远的影响,主要集中在三个方面:一是在高原腹地高寒、低氧、强紫外线的极端环境,可能导致了在此环境中的鸟类遗传多样性降低和

缺乏支系分化 (Yang et al. 2006b, Qu et al. 2009b, c);二是在青藏高原的东部边缘和喜马拉雅地区,由于板块挤压导致这些区域存在高山与深谷的强烈垂直海拔变化。印度洋的水汽受高山阻隔后沿横断山区峡谷进入内陆,从而为这些区域的植被发育创造了良好的条件,也因此造就了该地区鸟类复杂的支系分化与小尺度的地理结构 (Päckert et al. 2012, 2015)。三是在青藏高原北部边缘,由于高原阻挡使得海洋水汽无法抵达,内陆环境更趋于干旱荒漠化,对许多鸟类物种造成地理障碍,因此在遗传上呈现出河西走廊以西的种群与东部种群较为明显的谱系分化 (Zhang et al. 2012, Luo et al. 2014, Song et al. 2016)。

除了青藏高原之外,我国还有其他一些较为显著的高大山系和复杂的地形结构阻碍了种群间的基因交流,例如对于环颈雉的研究发现,六盘山、黄土高原对种群支系分化和物种形成具有重要的影响 (Qu et al. 2009c, Liu et al. 2010)。秦岭-淮河是我国传统的动物区系分界线,最近对戈氏岩鹀 (*Emberiza godlewskii*) 的研究发现,该物种的种群被西秦岭山脉分为南北两个深度分化的分支 (Li et al. 2019)。对我国东部地区两种山雀和银喉长尾山雀 (*Aegithalos caudatus*) 的研究结果显示,也存在一致性的南北谱系分化,但分化的界限位于燕山-内蒙古高原一线,与新近提出的世界动物区划中“古北界/喜马拉雅-中国日本界”的区系界限比较重合 (Song et al. 2016)。对于更大地理尺度上的广布鸟类谱系地理学研究 (Li et al. 2016, Song et al. 2016, Kayvanfar et al. 2017) 揭示了两个影响广布物种遗传分化的重要地理单元:中亚地区的干旱荒漠化生境和青藏高原,而这两个地理单元又具有内在的联系,显示出自 5 000 万年前以来印度板块与欧亚板块碰撞的造山运动,不仅是亚洲鸟类物种辐射演化的重要影响因素,同时依然持续驱动着种下水平的遗传分化与新种形成过程。

谱系地理格局不仅受到环境气候变化的影

响，也受物种自身的生物学特性的影响。虽然在我国留鸟中广泛发现了多支系深度分化的格局 (Song et al. 2009, Liu et al. 2012)，但在白头鹎 (*Pycnonotus sinensis*) 和领雀嘴鹎 (*Spizixos semitorques*) 中，线粒体基因并未发现显著的地理支系分化，地理种群间存在充分的基因流 (Gao et al. 2011, Song et al. 2013)，而这两种鸟类都具有近期分布区扩张的现象。大多数山雀科鸟类由于对森林植被的依赖和有限的活动能力，一般都呈现出深度分化的地理支系，但是黄腹山雀 (*Periparus venustulus*) 并不符合这种谱系地理模式。雪鸡是栖息于我国西北和青藏高原的树线以上的高山物种，对于暗腹雪鸡 (*T. himalayensis*) 和藏雪鸡的谱系格局比较发现，这对姊妹种在种群结构和历史上的有效种群大小变化都存在明显的差异，可能与两种雪鸡的生活史特征，尤其是与栖息地选择的海拔高度差异有关 (An et al. 2020)。这些研究结果提示，在研究冰期对物种谱系格局影响的地域性差异时，应选取遗传背景接近的同一物种或种组进行分析。对喜鹊种组和大山雀种组的研究表明，末次冰期气候变化的影响在两个物种的各个地理支系中都有发现，但是有效种群的波动程度在地理支系间存在差异。而且同一个地理区域所在进化支系的演化历史，与物种的生物学特性和地区环境气候特征密切相关。例如大山雀东亚地区种群的支系显示出更为悠久的种群演化历史 (Song et al. 2020)，但是喜鹊东亚地区支系的演化历史则晚于欧亚大陆北部的支系，提示在末次冰期时东亚地区的喜鹊受到环境气候变化的影响比大陆西北部的种群更为剧烈 (Song et al. 2018b)。

5.4 鸟类谱系地理学的发展趋势

随着高通量测序技术和生物信息分析技术的飞速发展，越来越多的研究选用覆盖整个基因组的遗传标记。虽然不同的高通量测序研究策略，如基因分型测序 (genotyping-by-sequencing, GBS) (Alcaide et al. 2014)、限制性酶切相关位点测序 (restriction site-associated

DNA sequencing, RAD-Seq) (Rheindt et al. 2013)、超保守原件测序 (ultra-conserved element sequencing, UCE) (Faircloth 2012) 和全基因组测序 (whole genomic sequencing, WGS) (Ellegren 2014) 在基因组数据的覆盖深度不同，但获得的种群多样性信息比传统基因片段获得的信息均有指数级的增长。高通量数据具有更高的分辨率，不仅能够准确记录谱系地理分支，对浅度的地理分化也有很好的探测能力。利用基因组数据能够对早期研究中存在的线粒体-核基因、线粒体-微卫星遗传分化的不一致性进行深入研究。大数据分析能够对物种分化、种间杂交、形态功能性状演化及极端环境适应等方面开展深入研究 (Ellegren et al. 2012, Qu et al. 2013, Lamichhaney et al. 2015)。

随着谱系地理和种群遗传学的深度交叉，谱系地理学研究已不拘泥于对种群谱系分支的发现、归纳和成因探讨。在中性基因研究结果的基础上，对于功能基因的分子地理变异的研究可能会更好地反应地理种群适应不同环境条件的遗传学基础，即适应性谱系地理学。近期的一些研究结果显示，功能基因的分子地理变异格局是环境适应与种群历史动态综合作用的结果 (Storz 2016, Zhu et al. 2018a)。而对于同一物种不同地理环境种群的基因组格局比较分析，为我们研究鸟类适应不同环境的遗传学基础提供了有效手段 (Qu et al. 2015)。可见，谱系地理学研究已步入新的组学时代，作为新的学科增长点，谱系地理组学 (Phylogeogenomics) 将会在种群历史、种群分化、物种形成、适应演化等各个方向得到全面的发展。

谱系地理学之父，Avise (个人通讯 2017) 认为，未来整个脊椎动物，也包括无脊椎动物和植物类群的整合分析，将会有大的突破，当然核基因和细胞质基因组将会受到严格的检验。通过全球的努力对整个生命之树进行更广泛的重建。然后针对每一个物种、每个区域的生物群，我们将获得对从几万到几百万年时间跨度的基因组和种群历史的全面了解。这

种对谱系历史的深入了解将反过来为物种形成和种群基因组等进化生物学基础提供强有力的知识框架。

6 中国鸟类生物地理学研究的新进展和未来展望

6.1 谱系地理学发展催生新的学科增长点

我国鸟类的谱系地理学研究已经取得了丰硕成果, 基于基因组及大数据分析拓展了新的学科增长点。随着测序技术的发展, 谱系地理学的研究得到快速发展, 从早期单一的线粒体分子标记过渡到全基因组数据。线粒体基因的快速进化特性使其在研究物种或近缘种之间的谱系格局时比单个核基因更有效 (Zink et al. 2008)。然而线粒体由于其母系遗传的特点, 某种程度上仅能反应线粒体本身的演化历史, 而不能正确代表种群或物种。另外, 线粒体的种间渐渗也会为谱系地理的研究带来困扰。近缘物种之间的杂交是一个很普遍的现象 (Mallet 2005), 早期的研究预测大约 10% 的鸟类存在种间杂交现象 (Grant et al. 1992), 最近的研究估计自然界有 16.4% 以上的鸟类具有杂交现象 (Ottenburghs et al. 2015)。比如, 国内学者在棕颈钩嘴鹛 (*Pomatorhinus ruficollis*) 和台湾钩嘴鹛 (*P. Musicus*) (Dong et al. 2014)、黑眉长尾山雀 (*Aegithalos bonvaloti*) 和银脸长尾山雀 (*A. fuliginosus*) (Wang et al. 2014, Zhang et al. 2017) 等研究体系当中均发现了线粒体渐渗的现象。随着二代测序技术的普及, 全基因组的信息将能更加深刻地理解这种普遍存在的线粒体-核基因谱系格局不一致的现象 (Toews et al. 2012)。通过对线粒体基因组和核基因组的对比, Zhang 等 (2019) 发现喜马拉雅地区的黄腹柳莺 (*Phylloscopus affinis*) 和分布于青藏高原东部的华西柳莺 (*P. occisinensis*) 之间具有极浅的核基因分化, 然而其线粒体基因的分化时间却超过了两个百万年, 进一步推测黄腹柳莺的线粒体是由一个已经灭绝的近缘种通过杂交而获得。这种物种内部或者近缘种之间在核

基因分化很浅甚至没有分化的情况下出现两个或多个深度分化的线粒体基因的现象在鸟类学的研究当中并不罕见。除了上文提到的黄腹柳莺和华西柳莺的研究体系, 在红头长尾山雀 (Dai et al. 2011, 2013) 和灰眶雀鹛 (Song et al. 2009, Qu et al. 2014) 中也有发现, 进一步的全基因组测序将有可能揭示隐藏在这种现象背后的演化故事。所以, 只有结合线粒体基因组以及核基因组的分析结果才能呈现出全貌的、真实的物种谱系地理格局, 而谱系地理组学研究将会步入到一个新的组学和大数据时代。

谱系地理学最初研究的是单个物种的空间分布格局, 逐渐过渡到研究多个物种, 即比较谱系地理学 (Riddle 2009, Avise et al. 2016)。通过比较不同物种的空间分布格局及其成因, 能够揭示一些形成这种格局的潜在共因 (Qu et al. 2015, Song et al. 2016)。谱系地理学结合群体遗传学, 成为揭示物种形成、支系分化与物种界定以及生态适应的研究基础, Rissler (2016) 对谱系地理学在以上三个研究方向的应用做了详尽的阐述。国内学者在应用谱系地理学方法研究物种形成 (Zhang et al. 2017, Jiang et al. 2019)、支系分化 (Zhao et al. 2012, Li et al. 2016, Zhang et al. 2019) 和生态适应 (Jiang et al. 2019, Qu et al. 2020) 等方面也提出了不少新的见解。随着测序技术、进化、生态、各类组学等学科的发展和融合, 以及模型和大数据分析方法的发展, 谱系地理学会深入到其他多个学科, 并促进这些学科的发展, 比如, 保护生物学、生物系统学、群体遗传学、生物地理学等, 和这些学科的有机结合将成为谱系地理学的未来发展方向 (Avise et al. 2016)。

6.2 “地理格局-适应-基因”的组学研究, 促进了对鸟类多样性格局形成机制的解析

鸟类多样性及地理分布格局的形成与维持, 是其物种经历长期演化与生态环境适应的结果。鸟类可通过调节自身状态以适应周围环境的变化, 进而在漫长的演化过程中形成最佳

的适应策略和遗传基础，获得最大的生存适合度。为此，鸟类在性状、遗传、行为、生理等各个方面都发生了显著的变化。随着多组学技术、方法的发展，从基因型特化、调控管理机制出发，结合生理、形态适应特征，利用整合分析方法揭示调控元件和关键基因，探讨鸟类物种如何适应目前分布的地理环境，从而解析形成目前分布格局的适应进化机制。

熊鹰等（2019）对鸟类高海拔适应进化中从表型到基因组的研究进展进行了总结分析，提出表型（形态、生理、行为等）和基因型（如血红蛋白基因、细胞色素 C 氧化酶基因等）都能揭示鸟类的演化证据。近年随着高通量测序技术的发展，大规模比较基因组与转录组分析正逐步揭示鸟类高海拔适应的遗传机制。朱筱佳等（2016）从个体和系统发育两个层次总结了血红蛋白基因的分子进化及功能适应研究进展和发展趋势，强调了鸟类适应高海拔低氧环境的趋同和趋异演化特征，强调了功能验证、分子、细胞和系统水平整合研究方案的必要性，同时也强调了系统发育和种群演化历史在适应进化研究中的重要意义，并为未来高海拔低氧适应进化及高原医学研究提出新的思考和建议。适应性趋同进化是适应进化领域的研究热点，在细胞、解剖、形态、生化和行为等多个方面都很重要。最近研究发现，适应趋同可能起因于不同层级的特定遗传机制，从相同的核苷酸或氨基酸替换到生物功能或通路。在这些遗传机制中，蛋白质编码基因的氨基酸位点变化在适应表型特征趋同进化中起着非常重要的作用。Hao 等（2019a）通过对该领域发展趋势的分析，认为适应性趋同进化研究在未来会包含大量的表型特征和遗传特征，以及实验设计对其发现科学假说的精准验证，而基因表达的趋同、选择性剪接和调控区域将会得到广泛的重视，并建议了开展适应性氨基酸位点趋同研究的方法。

青藏高原平均海拔 4 000 m 以上，被誉为“地球第三极”，低温、低氧、强紫外线的选择

压力是其最显著的极端环境特征。我国在解析鸟类对青藏高原高海拔极端环境的适应与演化研究中，发表了系列亮点成果（熊鹰等 2019）。通过比较基因组、转录组等方法，从鸟类个体水平的基因变异、群体水平的适应进化以及转录水平的基因表达，并结合生理性状、功能验证等方法，获得鸟类适应青藏高原低氧环境的系列成果，在国际上亦具有重要的影响力。Hao 等（2019b）通过对同一个系统发育背景下 3 种山雀与其各自近缘的低海拔物种的 5 个组织的比较转录组学分析，发现 3 种高海拔山雀可能以序列和表达水平协同改变的方式实现其对高海拔环境的适应。这是在国内首次开展野生鸟类多物种、多组织、多尺度的比较转录组研究，拓展了人们对鸟类高海拔特殊环境适应机理的理解。

在基因层面，通过对高、低海拔分布山雀类的血红蛋白功能表型和分子结构比较，发现高海拔山雀和长尾山雀的血红蛋白氧亲和力比低海拔近缘种高。以祖先蛋白重塑和定点诱变的方法，在实验室证明了决定高海拔同域分布物种血红蛋白氧亲和力增加的平行氨基酸替代位点。并通过同源蛋白结构模拟证明，该位点的氨基酸替代增加了其 α 和 β 亚基间的氢键数量，从而使四聚体血红蛋白的氧化态构象相对于去氧化构象更加趋于稳定。另一个趋同增加氧亲和力的替代发生在黑眉长尾山雀和远缘的斑头雁（*Anser indicus*）的单独替代位点 $\alpha^A P119A$ ，与 $\alpha^A A34T$ 不同，该位点降低了氧化态血红蛋白的稳定性（Zhu et al. 2018a）。通过与其他高海拔鸟类血红蛋白分子适应机制的比较，Zhu 等（2018b）认为，鸟类大多数海拔相关的血红蛋白功能变化都是由不同的氨基酸替代所致，极少数源于相似表型效应的平行氨基酸替代，而不同物种的相似表型是由独立的遗传背景所决定的。

通过对地山雀近缘种大山雀的高、低海拔种群比较基因组研究，发现西南山地大山雀加速了碳水化合物代谢和低氧诱导因子 1 α

(HIF-1 α) 调节通路 (PI3K-akt、mTOR 和 MAPK 信号通路) 上的基因演化, 以适应高海拔的环境变化。该结果与地山雀的高海拔适应不同, 后者是加速了脂类代谢与直接调控低氧诱导因子 1 α 通路 (HIF-1 α 信号通路) 上基因的演化。两种山雀同分布于高海拔环境, 但是具有不同的“脂类-碳水化合物”代谢策略以获取适合的能量补给 (Qu et al. 2013, 2015)。

结合转录组测序 (RNA-seq)、功能实验以及定量实时聚合酶链锁反应 (Q-PCR) 等方法, 发现了控制地山雀喙型发育的基因通路, 通过这些基因不同的表达来调控成骨细胞和破骨细胞的平衡, 从而调控喙的长度和弯曲度, 以适应用嘴挖掘取食和掘洞栖息的习性 (Cheng et al. 2017)。Chen 等 (2018) 也尝试通过对大山雀心肌纤维细胞的培养和微小 RNA (miRNA) 在不同氧环境中的表达变化, 来验证大山雀在细胞水平的高原适应。该研究阐明了正选择基因调控非模式鸟类物种高原适应的重要机制, 为其他动物低氧适应的正选择介导机制研究奠定了基础。这些工作是我国首次结合细胞培养、胚胎发育、功能验证等方法来解析鸟类对高原环境适应的研究。

Qu 等 (2020) 对树麻雀 (*Passer montanus*) 的基因组研究发现, 在约 2 000 ~ 4 000 年前树麻雀伴随人类农耕文明拓殖到青藏高原, 并在短短的数千年里, 其心肌、飞行肌等系列与低氧、低温适应相关的性状发生了明显的适应性改变, 如体型变大、肌肉增重。而多个和表型密切相关的基因位点同时出现频率改变, 驱动了肌肉等表型特征的快速适应。该研究首次提出了在高原适应早期阶段的“多基因适应 (polygenic adaptation)”机制。

综上所述, 通过基因组、转录组、基因与性状的整合分析, 解析了鸟类对青藏高原低氧、低温、强紫外线选择压力的适应。这些机制的基因组研究已逐渐成为微进化研究的发展趋势, 同样需要候选基因筛选及相应功能实验提供注释的依据和功能验证。分析基因型的变化

情况, 涉及调控网络的修饰, 以及分析同一通路上一组基因的序列变化和表达谱差异是确定适应结果和调控机制的途径。目前高寒低氧环境适应方面的能量代谢策略、表型可塑性, 以及复杂性状遗传解析, 并整合各种组学手段, 功能实验与同质园实验的科学验证, 是未来解析鸟类高海拔适应的重要研究方向 (熊鹰等 2019)。

步入新基因组时代, 各种组学研究也越来越多地应用到物种的形成、分化及多样性格局研究等各个方面, 如环颈雉 (Liu et al. 2019)、环颈鸻 (*Charadrius alexandrinus*) (Sadanandan et al. 2019)、企鹅 (*Pygoscelis* spp.) (Pan et al. 2019a)、朱鹮 (*Nipponia nippon*) (Feng et al. 2019) 等的组学报道。在对环颈鸻种组的研究中, 重测序数据揭示了两个物种的群体结构、历史动态、种群间二次接触产生的基因流 (Sadanandan et al. 2019, Wang et al. 2019)。通过对比历史种群和现生种群之间的遗传结构及遗传多样性, 揭示朱鹮种群数量减少的原因是由于遗传漂变和较高的近亲交配比例 (Feng et al. 2019)。企鹅高质量的基因组, 揭示了现存企鹅的亲缘关系、种群结构以及对南极的适应 (Pan et al. 2019a)。48 只鸟类的基因组, 揭示了飞翔能力不同的鸟类, 在生理上利用能量的异同 (Pan et al. 2019b)。性染色体在物种的分化中占重要地位, 在对 11 种鸣禽性染色体的研究中, 揭示了鸟类性染色体演化的机制 (Xu et al. 2019)。这些新的研究成果, 都体现了基因组大数据对鸟类物种及地理分布格局的重大影响, 各种组学技术的应用以及大数据分析能力, 将会为鸟类适应、物种形成、地理格局的研究带来新的契机, 并可能催生出新的学科发展方向, 如谱系地理组学。

致谢 感谢两位匿名审稿专家对本文初稿提出的宝贵修改意见。感谢郑作新院士对开展鸟类宏观生物地理学研究方面的早期资料积累。感谢陈宜瑜院士、郑光美院士、杨岚先生、刘迺发先生、张荣祖先生、马勇先生、冯祚建先

生、卢汰春先生等老一辈科学家一直以来对开展中国鸟类系统演化、生物地理研究等方面提出宝贵的指导和建议。特此致谢！

参 考 文 献

- Alcaide M, Scordato E S C, Price T D, et al. 2014. Genomic divergence in a ring species complex. *Nature*, 511(7507): 83–85.
- An B, Zhang L, Wang Y, et al. 2020. Comparative phylogeography of two sister species of snowcock: Impacts of species-specific altitude preference and life history. *Avian Research*, 11(1): 1–12.
- Avise J C. 2000. *Phylogeography, the History and Formation of Species*. Cambridge, Massachusetts, USA; London, England: Harvard University press.
- Avise J C, Arnold J, Ball R M, et al. 1987. Intraspecific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 489–522.
- Avise J C, Bowen B W, Ayala F J. 2016. In the light of evolution x: Comparative phylogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(29): 7957–7961.
- Avise J C, Walker D E. 1998. Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 265(1395): 457–463.
- Beheregaray L B. 2008. Twenty years of phylogeography: The state of the field and the challenges for the southern hemisphere. *Molecular Ecology*, 17(17): 3754–3774.
- Brown W M, Vinograd J. 1974. Restriction endonuclease cleavage maps of animal mitochondrial DNAs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 71: 4617–4621.
- Brown W, Wright J. 1979. Mitochondrial DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic lizards (genus *Cnemidophorus*). *Science*, 203(4386): 1247–1249.
- Brusatte S L, O'Connor J K, Jarvis E D et al. 2015. The origin and diversification of birds. *Current Biology*, 25: R888–R898.
- Cai T, Fjelds  J, Wu Y, et al. 2018. What makes the Sino-Himalayan mountains the major diversity hotspots for pheasants? *Journal of Biogeography*, 45(3): 640–651.
- Cai T, Quan Q, Song G, et al. 2020b. Ecological and evolutionary constraints on regional avifauna of passerines in China. *Current Zoology* (In press).
- Cai T, Shao S, Kennedy J D, et al. 2020a. The role of evolutionary time, diversification rates and dispersal in determining the global diversity of a large radiation of passerine birds. *Journal of Biogeography*, 47(7): 1612–1625.
- Cao L, Pan Y, Liu N. 2007. Waterbirds of the Xisha Archipelago, South China Sea. *Waterbirds the International Journal of Waterbird Biology*, 30(2): 296–300.
- Cao L, Pang L Y, Liu N F. 2005. Red footed booby on the Xisha Archipelago, China Sea. *Waterbirds*, 28: 411–419.
- Che J, Zhou W W, Hu J S, et al. 2010. Spiny frogs (Paini) illuminate the history of the Himalayan region and southeast Asia. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(31): 13765–13770.
- Chen S. 2010. A new breeding site of the critically endangered Chinese Crested Tern *Sterna bernsteini* in the Wuzhishan archipelago, eastern China. *Forktail*, 26(26): 132–134.
- Chen X, Qu Y, Cheng Y, et al. 2018. Mir-19b-3p regulates MAPK1 expression in embryonic fibroblasts from the great tit (*Parus major*) under hypoxic conditions. *Cellular Physiology & Biochemistry*, 46(2): 546–560.
- Cheng T H. 1949. On the geographical distribution of birds in china. *Peking Natural History Bulletin*, 18: 45–57.
- Cheng T H. 1987. *A Synopsis of the Avifauna of China*. Beijing, Hamburg and Berlin: Science Press and Paul Parey Scientific Publishers.
- Cheng Y, Gao B, Wang H, et al. 2017. Evolution of beak morphology in the Ground Tit revealed by comparative transcriptomics. *Frontiers in Zoology*, 14(1): 58.
- Currie D J, Mittelbach G G, Cornell H V, et al. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, 7(12): 1121–1134.
- Dai C, Wang W, Lei F. 2013. Multilocus phylogeography (mitochondrial, autosomal and z-chromosomal loci) and genetic consequence of long-distance male dispersal in black-throated tits (*Aegithalos concinnus*). *Heredity*, 110(5): 457–465.

- Dai C, Zhao N, Wang W, et al. 2011. Profound climatic effects on two east asian black-throated tits (Ave: Aegithalidae), revealed by ecological niche models and phylogeographic analysis. *PLoS One*, 6(12): e29329.
- Deng X D, Li J W, Vasconcelos P M, et al. 2014. Geochronology of the Baye Mn oxide deposit, southern Yunnan Plateau: Implications for the late Miocene to Pleistocene paleoclimatic conditions and topographic evolution. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 139: 227–247.
- Ding T, Yuan H, Geng S, et al. 2006. Macro-scale bird species richness patterns of the east Asian mainland and islands: energy, area and isolation. *Journal of Biogeography*, 33(4): 683–693.
- Ding Z, Feeley K J, Wang Y, et al. 2013. Patterns of bird functional diversity on land-bridge island fragments. *Journal of Animal Ecology*, 82(4): 781–790.
- Dong F, Hung C M, Li X L, et al. 2017. Ice age unfrozen: severe effect of the last interglacial, not glacial, climate change on east Asian avifauna. *BMC Evolutionary Biology*, 17(1): 244.
- Dong F, Hung C M, Yang X J. 2020. Secondary contact after allopatric divergence explains avian speciation and high species diversity in the Himalayan-Hengduan Mountains. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 143: 106671.
- Dong F, Zou F S, Lei F M, et al. 2014. Testing hypotheses of mitochondrial gene-tree paralogy: Unravelling mitochondrial capture of the streak-breasted scimitar babbler (*Pomatorhinus ruficollis*) by the Taiwan scimitar babbler (*Pomatorhinus musicus*). *Molecular Ecology*, 23(23): 5855–5867.
- Dong L, Heckel G, Liang W, et al. 2013. Phylogeography of Silver Pheasant (*Lophura nycthemera*) across China: Aggregate effects of refugia, introgression and riverine barriers. *Molecular Ecology*, 22(12): 3376–3390.
- Dong L, Zhang J, Sun Y, et al. 2010. Phylogeographic patterns and conservation units of a vulnerable species, Cabot's Tragopan (*Tragopan caboti*), endemic to southeast China. *Conservation Genetics*, 11(6): 2231–2242.
- Ellegren H. 2014. Genome sequencing and population genomics in non-model organisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 29: 51–63.
- Ellegren H, Smeds L, Burri R, et al. 2012. The genomic landscape of species divergence in *Ficedula* flycatchers. *Nature*, 491(7426): 756–760.
- Evans K L, Warren P H, Gaston K J. 2005. Species-energy relationships at the macroecological scale: A review of the mechanisms. *Biological Reviews*, 80(1): 1–25.
- Faircloth B C. 2012. Ultraconserved elements anchor thousands of genetic markers spanning multiple evolutionary timescales. *Systematic Biology*, 61(5): 717–726.
- Fan Z, Chen C, Chen S, et al. 2011. Breeding seabirds along the Zhejiang coast: Diversity, distribution and conservation. *Chinese Birds*, 2(1): 39–45.
- Favre A, Packert M, Pauls S U, et al. 2015. The role of the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau for the evolution of Tibetan biotas. *Biological Reviews*, 90(1): 236–253.
- Feng S, Fang Q, Barnett R, et al. 2019. The genomic footprints of the fall and recovery of the Crested Ibis. *Current Biology*, 29: 340–349.
- Fjeldså J. 2013. The global diversification of songbirds (oscines) and the build-up of the Sino-Himalayan diversity hotspot. *Chinese Birds*, 4(2): 132–143.
- Fjeldså J, Bowie R C K, Rahbek C. 2012. The role of mountain ranges in the diversification of birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43(1): 249–265.
- Gao B, Yu L, Qu Y, et al. 2011. An unstructured phylogeographic pattern with extensive gene flow in an endemic bird of south china: Collared finchbill (*Spizixos semitorques*). *International Journal of Molecular Sciences*, 12(6): 3635–3647.
- Grant P R, Grant B R. 1992. Hybridization of bird species. *Science*, 256(5054): 193–197.
- Hachisuka M, Udagawa T. 1950–51. Contributions to the ornithology of Formosa. *Quarterly Journal of the Taiwan Museum*, 3(4): 187–280, 1950; 4(1/2): 1–180, 1951.
- Hao Y, Qu Y, Song S, et al. 2019a. Genomic insights into adaptive convergent evolution. *Current Genomics*, 20(2): 81–89.
- Hao Y, Xiong Y, Cheng Y, et al. 2019b. Comparative transcriptomics of three pairs of tits reveals convergence on high-altitude adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116: 11851–11856.
- Hawkins B A, Field R, Cornell H V, et al. 2003. Energy, water, and

- broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 84(12): 3105–3117.
- He J, Gao Z, Su Y, et al. 2018. Geographical and temporal origins of terrestrial vertebrates endemic to Taiwan. *Journal of Biogeography*, 45: 2458–2470.
- He J, Kreft H, Gao E, et al. 2016. Patterns and drivers of zoogeographical regions of terrestrial vertebrates in China. *Journal of Biogeography*, 44: 1172–1184.
- Hewitt G M. 2000. The genetic legacy of the quaternary ice ages. *Nature*, 405(6789): 907–913.
- Holt B G, Lessard J P, Borregaard M K, et al. 2013. An update of wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*, 339(6115): 74–78.
- Hosner P A, Liu H, Peterson A T, et al. 2015. Rethinking phylogeographic structure and historical refugia in the rufous-capped babbler *Cyanoderma ruficeps* in light of range-wide genetic sampling and paleodistributional reconstructions. *Current Zoology*, 61: 901–909.
- Hu R C, Gu Y Y, Luo M, et al. 2020. Shifts in bird ranges and conservation priorities in China under climate change. *PLoS One*, 15(10): e0240225.
- Huang X L, Qiao G X, Lei F M. 2010. Use of parsimony analysis to identify areas of endemism of Chinese birds: Implications for conservation and biogeography. *International Journal of Molecular Sciences*, 11(5): 2097–2108.
- Huang Z, Liu N. 2004. Molecular phylogeographic structure of chukar partridges *Alectoris chukar* in the loess plateau of eastern gansu, china. *Acta Zoologica Sinica*, 50(4): 576–582.
- Hui C F, Lin Y S, Wu J L, et al. 1994. Variation in mitochondrial DNA and population structure of the Taipai treefrog, *Rhacophorus taipeianus* in Taiwan. *Molecular Ecology*, 2: 219–228.
- Hung C, Hung H, Yeh C, et al. 2014. Species delimitation in the Chinese Bamboo Partridge *Bambusicola thoracica* (Phasianidae; Aves). *Zoologica Scripta*, 43(6): 562–575.
- Jiang Z, Gao B, Lei F, et al. 2019. Population genomics reveals that refugial isolation and habitat change lead to incipient speciation in the Ground Tit. *Zoologica Scripta*, 48: 277–288.
- Kayvanfar N, Aliabadian M, Niu X, et al. 2017. Phylogeography of the common pheasant *Phasianus colchicus*. *Ibis*, 159(2): 430–442.
- Klicka J, Zink R M. 1999. Pleistocene effects on north American songbird evolution. *Proceedings Biological Sciences*, 266(1420): 695–700.
- Klicka L B, Campillo L C, Manthey J D, et al. 2015. Comparative phylogeography and niche modeling for three species complexes of SE China (*Paradoxornis* sp., *Pycnonotus* sp., *Spizixos* sp.). *Current Zoology*, 61(5): 943–950.
- La Touche J D D. 1925. A Handbook of the Birds of Eastern China (Chihli, Shantung, Kiangsu, Anhwei, Kiangsi, Chekiang, Fohkien and Kwangtung provinces). London: Taylor & Francis.
- Lamichhaney S, Berglund J, Almen M S, et al. 2015. Evolution of Darwin's finches and their beaks revealed by genome sequencing. *Nature*, 518(7539): 371–375.
- Lei F M, Qu Y H, Lu J L, et al. 2003a. Conservation on diversity and distribution patterns of endemic birds in China. *Biodiversity & Conservation*, 12(2): 239–254.
- Lei F M, Wei G A, Zhao H F, et al. 2007a. China subregional avian endemism and biodiversity conservation. *Biodiversity & Conservation*, 16(4): 1119–1130.
- Lei F, Qu Y, Song G, et al. 2015. The potential drivers in forming avian biodiversity hotspots in the east Himalaya mountains of southwest China. *Integrative Zoology*, 10(2): 171–181.
- Lei F, Qu Y, Song G. 2014. Species diversification and phylogeographical patterns of birds in response to the uplift of the Qinghai-Tibet Plateau and Quaternary glaciations. *Current Zoology*, 60(2): 149–161.
- Lei F, Qu Y, Tang Q, et al. 2003b. Priorities for the conservation of avian biodiversity in China based on the distribution patterns of endemic bird genera. *Biodiversity & Conservation*, 12(12): 2487–2501.
- Lei F, Zhao H, Yin Z. 2007b. Distribution pattern of endangered bird species in china. *Integrative Zoology*, 1(4): 162–169.
- Li J W, Yeung C K, Tsai P W, et al. 2010. Rejecting strictly allopatric speciation on a continental island: Prolonged postdivergence gene flow between Taiwan (*Leucodioptron taewanus*, passeriformes Timaliidae) and Chinese (*L. canorum canorum*) Hwameis. *Molecular Ecology*, 19(3): 494–507.

- Li J, Song G, Liu N, et al. 2019. Deep south-north genetic divergence in godlewski's bunting (*Emberiza godlewskii*) related to uplift of the Qinghai-Tibet Plateau and habitat preferences. *BMC Evolutionary Biology*, 19: 161.
- Li S H, Li J W, Han L X, et al. 2006. Species delimitation in the Hwamei *Garrulax canorus*. *Ibis*, 148(4): 698–706.
- Li S, Yeung C, Feinstein J, et al. 2009. Sailing through the late Pleistocene: Unusual historical demography of an east Asian endemic, the Chinese Hwamei (*Leucodioptron canorum canorum*), during the last glacial period. *Molecular Ecology*, 18(4): 622–633.
- Li X, Dong F, Lei F, et al. 2016. Shaped by uneven Pleistocene climate: Mitochondrial phylogeographic pattern and population history of White Wagtail *Motacilla alba* (aves: Passeriformes). *Journal of Avian Biology*, 47(2): 263–274.
- Liang C, Chang S, Fang W. 2000. Little known oriental bird: Discovery of a breeding colony of Chinese Crested Tern. *OBC Bulletin*, 32: 18.
- Lim H, Zou F, Sheldon F. 2015. Genetic differentiation in two widespread, open-forest bird species of southeast Asia (*Copsychus saularis* and *Megalaima haemacephala*): Insights from ecological niche modeling. *Current Zoology*, 61(5): 922–934.
- Liu H, Wang W, Song G, et al. 2012. Interpreting the process behind endemism in China by integrating the phylogeography and ecological niche models of the *Stachyris ruficeps*. *PLoS One*: e46761.
- Liu Y, Liu S, Zhang N, et al. 2019. Genome assembly of the Common Pheasant *Phasianus colchicus*: A model for speciation and ecological genomics. *Genome Biology and Evolution*, 11(12): 3326–3331.
- Liu Y, Zhan X, Wang N, et al. 2010. Effect of geological vicariance on mitochondrial DNA differentiation in Common Pheasant populations of the Loess Plateau and eastern China. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 55(2): 409–417.
- López Pujol J, Zhang F M, Sun H Q, et al. 2011. Centres of plant endemism in China: Places for survival or for speciation? *Journal of Biogeography*, 38(7): 1267–1280.
- Luo S, Wu Y, Chang Q, et al. 2014. Deep phylogeographic divergence of a migratory passerine in Sino-Himalayan and Siberian forests: The Red-flanked Bluetail (*Tarsiger cyanurus*) complex. *Ecology and Evolution*, 7(4): 977–986.
- Mallet J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(5): 229–237.
- Mayr E. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.
- Miao Y, Herrmann M, Wu F, et al. 2012. What controlled mid-late Miocene long-term aridification in central Asia?—global cooling or Tibetan Plateau uplift: A review. *Earth-Science Reviews*, 112(3): 155–172.
- Mittelbach G G, Schemske D W, Cornell H V, et al. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: Speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 10(4): 315–331.
- Myers N. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772): 853–858.
- Myers N, Mittermeier R A, Mittermeier C G, et al. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772): 853–858.
- Norton C J, Jin C, Wang Y, et al. 2011. Rethinking the Palearctic-Oriental biogeographic boundary in quaternary China//Norton C J, Braun D R. *Asian Paleoanthropology*. Dordrecht: Springer, 81–100.
- Ottenburghs J, Ydenberg R C, Hooft P V, et al. 2015. The avian hybrids project: Gathering the scientific literature on avian hybridization. *Ibis*, 157(4): 892–894.
- Päckert M, Martens J, Sun Y H, et al. 2012. Horizontal and elevational phylogeographic patterns of Himalayan and southeast Asian forest passerines (Aves: Passeriformes). *Journal of Biogeography*, 39: 556–573.
- Päckert M, Martens J, Sun Y H, et al. 2015. Evolutionary history of passerine birds (Aves: Passeriformes) from the Qinghai-Tibetan Plateau: From a pre-quaternary perspective to an integrative biodiversity assessment. *Journal of Ornithology*, 156(1): 355–365.
- Pan H, Cole T L, Bi X, et al. 2019a. High-coverage genomes to elucidate the evolution of penguins. *Gigascience*, 8(9): 1–17.
- Pan S, Lin Y, Liu Q, et al. 2019b. Convergent genomic signatures of flight loss in birds suggest a switch of main fuel. *Nature*

- Communication, 10: 2756.
- Qu J, Liu N, Bao X, et al. 2009c. Phylogeography of the ring-necked pheasant (*Phasianus colchicus*) in china. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 52(1): 125–132.
- Qu Y H, Zhao H W, Han N J, et al. 2013. Ground Tit genome reveals avian adaptation to living at high altitudes in the Tibetan Plateau. *Nature Communications*, 4: 2071.
- Qu Y, Chen C, Xiong Y, et al. 2020. Rapid phenotypic evolution with shallow genomic differentiation during early stages of high elevation adaptation in Eurasian Tree Sparrows. *National Science Review*, 7(1): 113–127.
- Qu Y, Ericson P G P, Quan Q, et al. 2014. Long-term isolation and stability explain high genetic diversity in the eastern Himalaya. *Molecular Ecology*, 23(3): 705–720.
- Qu Y, Ericson P G, Lei F M, et al. 2005. Postglacial colonization of the Tibetan Plateau inferred from the matrilineal genetic structure of the endemic Red-necked Snow Finch, *Pyrgilauda ruficollis*. *Molecular Ecology*, 14(6): 1767–1781.
- Qu Y, Lei F. 2009a. Comparative phylogeography of two endemic birds of the Tibetan Plateau, the White-rumped Snow finch (*Onychostruthus taczanowskii*) and the Hume's Ground Tit (*Pseudopodoces humilis*). *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 51(2): 312–326.
- Qu Y, Lei F, Zhang R, et al. 2009b. Comparative phylogeography of five avian species: Implications for Pleistocene evolutionary history in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Molecular Ecology*, 19(2): 338–351.
- Qu Y, Song G, Gao B, et al. 2015. The influence of geological events on the endemism of east Asian birds studied through comparative phylogeography. *Journal of Biogeography*, 42(1): 179–192.
- Qu Y H, Zhang R Y, Quan Q, et al. 2012. Incomplete lineage sorting or secondary admixture: disentangling historical divergence from recent gene flow in the Vinous-throated Parrotbill (*Paradoxornis webbianus*). *Molecular Ecology*, 21(24): 6117–6133.
- Reddy S, Sharief S, Yohe L R, et al. 2015. Untangling taxonomic confusion and diversification patterns of the Streak-breasted Scimitar Babblers (Timaliidae: *Pomatorhinus ruficollis* complex) in southern Asia. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 82: 183–192.
- Rheindt F E, Fujita M K, Wilton P R, et al. 2013. Introgression and phenotypic assimilation in Zimmerius Flycatchers (Tyrannidae): Population genetic and phylogenetic inferences from genome-wide SNPs. *Systematic Biology*, 63(2): 134–152.
- Riddle A B. 2009. Phylogeography: Retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, 36(1): 3–15.
- Rissler L J. 2016. Union of phylogeography and landscape genetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(29): 8079–8086.
- Rohde K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, 65(3): 514–527.
- Sadanandan K R, Küpper C, Low G W, et al. 2019. Population divergence and gene flow in two east Asian shorebirds on the verge of speciation. *Scientific Reports*, 9: 8546.
- Santiago, Claramunt, Joel, et al. 2015. A new time tree reveals earth history's imprint on the evolution of modern birds. *Science Advances*, 1: e1501005.
- Sclater P L. 1858. On the general geographical distribution of the members of the class Aves. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 2(7): 130–136.
- Shaw T H. 1936. *The Birds of Hopei Province*. Beijing: Fan Memorial Institute of Biology.
- Shi Y, Cui Z, Li J. 1987. Reassessment of quaternary glaciation problems in east china. *Earth Sciences*, 2: 45–54.
- Si X, Andrés B, Ping D, et al. 2015. Revealing beta-diversity patterns of breeding bird and lizard communities on inundated land-bridge islands by separating the turnover and nestedness components. *PLoS One*, 10(5): e0127692.
- Si X, Cadotte M W, Zeng D, et al. 2017. Functional and phylogenetic structure of island bird communities. *Journal of Animal Ecology*, 86(3): 532–542.
- Si X, Pimm S L, Russell G J, et al. 2014. Turnover of breeding bird communities on islands in an inundated lake. *Journal of Biogeography*, 41(12): 2283–2292.
- Smith S A, de Oca A N, Reeder T W, et al. 2007. A phylogenetic perspective on elevational species richness patterns in middle American treefrogs: Why so few species in lowland tropical rainforests? *Evolution*, 61(5): 1188–1207.

- Song G, Qu Y, Yin Z, et al. 2009. Phylogeography of the *Alcippe morrisonia* (Aves: Timaliidae): Long population history beyond late Pleistocene glaciations. *BMC Evolutionary Biology*, 9: 143.
- Song G, Yu L, Gao B, et al. 2013. Gene flow maintains genetic diversity and colonization potential in recently range-expanded populations of an oriental bird, the light-vented bulbul (*Pycnonotus sinensis*, aves: Pycnonotidae). *Diversity and Distributions*, 19: 1248–1262.
- Song G, Zhang R, Alström P, et al. 2018b. Complete taxon sampling of the avian genus *Pica* (magpies) reveals ancient relictual populations and synchronous late-Pleistocene demographic expansion across the northern hemisphere. *Journal of Avian Biology*, 49: e01612.
- Song G, Zhang R, Machado-Stredel F, et al. 2020. Great journey of Great Tits (*Parus major* group): Origin, diversification and historical demographics of a broadly distributed bird lineage. *Journal of Biogeography*, 47: 1585–1598.
- Song G, Zhang R, Qu Y, et al. 2016. A zoogeographic break between the Palearctic and Sino-Japanese realms documented by consistent north/south genetic divergences in three woodland birds in eastern China. *Journal of Biogeography*, 43: 2099–2112.
- Song X, Holt R D, Si X F, et al. 2018a. When the species–time–area relationship meets island biogeography: Diversity patterns of avian communities over time and space in a subtropical archipelago. *Journal of Biogeography*, 45: 664–675.
- Stattersfield A, Crowby M, Long A, et al. 1998. Endemic bird areas of the world: Priorities for biodiversity conservation. Cambridge: Birdlife International.
- Stebbins G L. 1974. Flowering Plants: Evolution above the Species Level. Cambridge, UK: Harvard University Press.
- Stenseth N C. 1984. The tropics: Cradle or museum? *Oikos*, 43(3): 417–420.
- Stephens P R, Wiens J J. 2003. Explaining species richness from continents to communities: The time-for-speciation effect in emydid turtles. *American Naturalist*, 161(1): 112–128.
- Storz J F. 2016. Causes of molecular convergence and parallelism in protein evolution. *Nature Reviews Genetics*, 17: 239–250.
- Tang Z, Wang Z, Zheng C, et al. 2006. Biodiversity in China's mountains. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(7): 347–352.
- Toews D P L, Brelsford A. 2012. The biogeography of mitochondrial and nuclear discordance in animals. *Molecular Ecology*, 21(16): 3907–3930.
- Wallace A. 1876. *The Geographical Distribution of Animals*. New York: Harper and Brothers.
- Wang W, Dai C, Alström P, et al. 2014. Past hybridization between two east Asian Long-tailed Tits (*Aegithalos bonvaloti* and *A. fuliginosus*). *Frontiers in Zoology*, 11(1): 40.
- Wang W, McKay B D, Dai C, et al. 2013. Glacial expansion and diversification of an east Asian montane bird, the Green-backed Tit (*Parus monticolus*). *Journal of Biogeography*, 40(6): 1156–1169.
- Wang X J, Maher K H, Zhang N, et al. 2019. Demographic histories and genome-wide patterns of divergence in incipient species of shorebirds. *Frontiers in Genetics*, 10: 919.
- Wang Y P, Zhang M, Wang S Y, et al. 2012. No evidence for the small-island effect in avian communities on islands of an inundated lake. *Oikos*, 121: 1945–1952.
- Wang Y, Bao Y, Yu M, et al. 2010. Nestedness for different reasons: The distributions of birds, lizards and small mammals on islands of an inundated lake. *Diversity & Distributions*, 16(5): 862–873.
- Wang Y, Millien V, Ding P. 2016. On empty islands and the small-island effect. *Global Ecology & Biogeography*, 25: 1333–1345.
- Wei M, Hou P, Huang Z, et al. 2002. Effects of environmental factors on the population genetic structure in *Alectoris magna*. *Acta Ecologica Sinica*, 22(4): 528–534.
- Wiens J J, Parra-Olea G, Garcia-Paris M, et al. 2007. Phylogenetic history underlies elevational biodiversity patterns in tropical salamanders. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1612): 919–928.
- Wilder G D. 1930. The breeding birds of Peking as related to the Palearctic and Oriental life regions. (showing that the maritime plain of east China belongs not to the Palearctic but to the Oriental region). *Auk*, 47(2): 194–204.
- Wright D H. 1983. Species-energy theory: An extension of species-area theory. *Oikos*, 41(3): 496–506.
- Wu C H, Li H P, Wang Y X, et al. 2000. Low genetic variation of the

- Yunnan Hare (*Lepus comus* g. Allen 1927) as revealed by mitochondrial cytochrome b gene sequences. *Biochemical Genetics*, 38(5/6): 149–155.
- Wu H C, Lin R C, Hung H Y, et al. 2011. Molecular and morphological evidences reveal a cryptic species in the Vinaceous Rosefinch *Carpodacus vinaceus* (Fringillidae; Aves). *Zoologica Scripta*, 40(5): 468–478.
- Wu Y, Colwell R K, Han N, et al. 2014. Understanding historical and current patterns of species richness of babblers along a 5000-m subtropical elevational gradient. *Global Ecology and Biogeography*, 23(11): 1167–1176.
- Wu Y, Huang J, Zhang M, et al. 2012. Genetic divergence and population demography of the Hainan endemic Black-throated Laughingthrush (Aves: Timaliidae, *Garrulax chinensis monachus*) and adjacent mainland subspecies. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 65(2): 482–489.
- Xiao W H, Zhang Y P. 2000. Mitochondrial DNA diversity in populations of *Xenocypris argentea* as revealed by restriction analysis. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 24: 1–10.
- Xing Y, Ree R H. 2017. Uplift-driven diversification in the Hengduan Mountains, a temperate biodiversity hotspot. *proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(17): E3444.
- Xu L, Auer G, Peona V, et al. 2019. Dynamic evolutionary history and gene content of sex chromosomes across diverse songbirds. *Nature Ecology & Evolution*, 3(5): 834–844.
- Yang S J, Yin Z H, Ma X M, et al. 2006a. Phylogeography of Ground Tit (*Pseudopodoces humilis*) based on mtDNA: Evidence of past fragmentation on the Tibetan Plateau. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 41(2): 257–265.
- Yang S, Lei F, Qu Y, et al. 2006b. Intraspecific phylogeography of the white-rumped snowfinch (*Onychostruthus taczanowskii*) endemic to the tibetan plateau based on mtDNA sequences. *Journal of Zoology*, 268: 187–192.
- Yu M, Hu G, Feeley K J, et al. 2012. Richness and composition of plants and birds on land-bridge islands: Effects of island attributes and differential responses of species groups. *Journal of Biogeography*, 39(6): 6654–6665.
- Zhang C, Quan Q, Wu Y, et al. 2016. Topographic heterogeneity and temperature amplitude explain species richness patterns of birds in the Qinghai–Tibetan Plateau. *Current Zoology*, 63(2): 131–137.
- Zhang D, Song G, Gao B, et al. 2017. Genomic differentiation and patterns of gene flow between two Long-tailed Tit species (*Aegithalos*). *Molecular Ecology*, 26(23): 6654–6665.
- Zhang D, Tang L, Cheng Y, et al. 2019. “Ghost introgression” as a cause of deep mitochondrial divergence in a bird species complex. *Molecular Biology and Evolution*, 36(11): 2375–2386.
- Zhang R. 2002. Geological events and mammalian distribution in China. *Acta Zoologica Sinica*, 48(2): 141–153.
- Zhang R. 2004. Relict distribution of land vertebrates and Quaternary glaciation in China. *Acta Zoologica Sinica*, 50(5): 841–851.
- Zhang R, Song G, Qu Y, et al. 2012. Comparative phylogeography of two widespread magpies: Importance of habitat preference and breeding behavior on genetic structure in China. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 65(2): 562–572.
- Zhao H F, Lei F M, Qu Y H, et al. 2007. Conservation priorities based upon studies of avian subspecific differentiation of endemic species. *Acta Zoologica Sinica*, 55(7): 501–516.
- Zhao M, Chang Y, Kimball R T, et al. 2018. Pleistocene glaciation explains the disjunct distribution of the Chestnut-vented Nuthatch (Aves, Sittidae). *Zoologica Scripta*, 48: 33–45.
- Zhao N, Dai C, Wang W, et al. 2012. Pleistocene climate changes shaped the divergence and demography of Asian populations of the Great Tit *Parus major*: Evidence from phylogeographic analysis and ecological niche models. *Journal of Avian Biology*, 43(4): 297–310.
- Zhu X, Guan Y, Qu Y, et al. 2018b. Elevational divergence in the Great Tit complex revealed by major hemoglobin genes. *Current Zoology*, 064(004): 455–464.
- Zhu X, Guan Y, Signore A V, et al. 2018a. Divergent and parallel routes of biochemical adaptation in high-altitude passerine birds from the Qinghai-Tibet Plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115: 1865–1870.
- Zink R M, Barrowclough G F. 2008. Mitochondrial DNA under siege in avian phylogeography. *Molecular Ecology*, 17(9): 2107–2121.
- 曹垒, 张苏芳, 史洪泉, 等. 2003. 西沙群岛东岛小军舰鸟繁殖种

- 群的初步观察. 动物学研究, (6): 57-61.
- 陈国生, 易泽丰. 1998. 《五藏山经》记载的动物地理学知识. 中国科技史杂志, (1): 76-81.
- 陈鹏. 1964. 试论鸟类地理区划的原则和方法. 动物学杂志, (2): 66-68.
- 陈鹏. 1986. 动物地理学. 北京: 高等教育出版社.
- 陈水华. 2010. 中国海域繁殖海鸟的现状与保护. 生物学通报, 45(3): 1-4.
- 陈水华, 颜重威, 范忠勇, 等. 2005. 浙江韭山列岛的黑嘴端凤头燕鸥繁殖群调查初报. 动物学杂志, 40(1): 96-97.
- 陈宜瑜. 1992. 系统动物学和动物地理学的发展趋势及我国近期的发展战略. 动物学杂志, 27(3): 50-56.
- 崔志军. 1993. 扁嘴海雀繁殖及迁徙的研究. 动物学杂志, 28(4): 27-30.
- 崔志军. 1994. 白额鸕生态及迁徙的研究. 动物学杂志, 29(3): 29-32.
- 崔志军. 1998. 黑叉尾海燕繁殖及迁徙的研究. 动物学杂志, 33(5): 19-22.
- 杜寅, 周放, 舒晓莲, 等. 2009. 全球气候变暖对中国鸟类区系的影响. 动物分类学报, 34(3): 664-674.
- 顾重建, 余海, 肖徐进, 等. 2016. 浙江七星列岛省级海洋特别保护区鸟类多样性. 四川动物, 35(3): 466-470.
- 江航东, 林清贤, 林植, 等. 2005. 福建沿海岛屿水鸟考察报告. 动物分类学报, 30(4): 852-856.
- 雷富民, 卢汰春. 2006. 中国鸟类特有种. 北京: 科学出版社.
- 雷富民, 张春兰. 2013. 鸟类多样性资源及其保护. 生物多样性保育卷 // 李文华. 中国当代生态学研究. 北京: 科学出版社, 116-132.
- 李东明, 王爱真, 雷富民. 2006. 青海省鸟类新纪录——白头鹇. 动物学杂志, 41(4): 70.
- 李悦民, 孙江, 邓仲浩. 1994. 江苏省前三岛鸟类调查报告. 南京师大学报: 自然科学版, 17(2): 79-88.
- 刘伯锋. 2005. 中国鸟类一新纪录种——黑背信天翁(鸕形目, 信天翁科). 动物分类学报, 30(4): 859-860.
- 刘超, 丁志锋, 丁平. 2015. 千岛湖陆桥岛屿鸟类集团对栖息地片段化的敏感性及其季节变化. 生态学报, 35(20): 193-202.
- 刘澈, 郑成洋, 张腾, 等. 2014. 中国鸟类物种丰富度的地理格局及其与环境因子的关系. 北京大学学报: 自然科学版, 50(3): 429-438.
- 刘岱基, 王希明. 1993. 青岛沿海岛屿白额鸕和黑叉尾海燕的环志研究初报. 四川动物, 12(4): 32-33.
- 刘如笋, 徐延恭. 2000. 中国大陆与台湾画眉亚科鸟类渊源初探. 动物分类学报, 25(1): 106-113.
- 刘小如, 丁宗苏, 方伟宏, 等. 2010. 台湾鸟类志, 第二版. 台北: 台湾农业委员会林务局.
- 刘阳, 危蹇, 董路, 等. 2013. 近年来中国鸟类野外新纪录的解析. 动物学杂志, 48(5): 750-758.
- 权擎. 2015. 欧亚大陆东部鸟类多样性格局研究. 北京: 中国科学院大学博士学位论文.
- 舒晓莲, 李一琳, 杜寅, 等. 2009. 广西涠洲岛鸟类自然保护区的鸟类资源. 动物学杂志, 44(6): 54-63.
- 孙全辉, 张正旺. 2000. 气候变暖对我国鸟类分布的影响. 动物学杂志, 35(6): 45-48.
- 孙泽伟, Lewthwaite R W, 余日东, 等. 2008. 中国北回归线附近岛屿及沿海初夏鸟类报告. 动物分类学报, 33(1): 217-222.
- 孙泽伟, 卢文华, Lewthwaite R W, 等. 2003. 南澳岛及其附近岛屿夏季鸟类的初步调查. 汕头大学学报: 自然科学版, 18(3): 1-6.
- 唐蟾珠, 徐延恭, 杨岚. 1996. 横断山区鸟类. 北京: 科学出版社.
- 唐杉. 2009. 我国南海热带珊瑚礁岛屿生物多样性研究. 合肥: 中国科学技术大学硕士学位论文.
- 王开锋, 张继荣, 雷富民. 2010. 中国动物地理亚区繁殖鸟类地理分布格局与时空变化. 动物分类学报, 35(1): 145-157.
- 温世生, 刘明玉. 1998. 辽宁海岛的脊椎动物资源. 野生动物学报, 19(1): 20-23.
- 文榕生. 2013. 中国古代野生动物地理分布. 济南: 山东科学技术出版社.
- 文榕生. 2018. 中国珍稀野生动物分布变迁(续). 济南: 山东科学技术出版社.
- 吴奕如, 斯幸峰, 陈传武, 等. 2016. 千岛湖陆桥岛屿繁殖鸟类的扩散能力差异对群落动态的影响. 生物多样性, 24(10): 1135-1145.
- 熊鹰, 雷富民. 2019. 鸟类对高海拔环境的适应性演化: 从表型到基因组. 中国科学: 生命科学, 49(4): 75-84.
- 颜重威. 1979. 瀛台飞羽: 台湾的特有鸟类. 台湾: 铼德出版社.
- 颜重威. 1984. 台湾的野生鸟类——留鸟. 台湾: 渡假出版社有限公司.
- 颜重威. 2013. 台湾、海南与大陆鸟类的亲缘关系. 动物学杂志,

- 48(5): 790–796.
- 杨岚, 雷富民. 2009. 鸟类宏观分类和区系地理学研究概述. *动物分类学报*, 34(2): 316–328.
- 姚建初. 1991. 陕西太白山地区鸟类三十年变化情况的调查. *动物学杂志*, 26(5): 21–31.
- 尹祚华, 雷富民, 丁文宁, 等. 1999. 中国首次发现黑脸琵鹭的繁殖地. *动物学杂志*, 34(6): 31–32.
- 尹祚华, 雷富民, 丁长青, 等. 2000. 长山列岛发现黄嘴白鹭的繁殖种群. *动物学杂志*, 35(5): 40–42.
- 张成安, 丁长青. 2008. 中国鸡形目鸟类的分布格局. *动物分类学报*, 33(2): 317–323.
- 张国钢, 梁余, 江红星, 等. 2006. 辽宁长山群岛及东部沿海夏季水鸟资源调查. *动物学杂志*, 41(3): 90–95.
- 张竞成. 2008. 千岛湖岛屿脊椎动物群落结构嵌套分析. 浙江大学硕士学位论文.
- 张立勋, 阮禄章, 安蓓, 等. 2005. 西藏雪鸡青海亚种的种群遗传结构和地理变异. *动物学报*, 51: 1044–1049.
- 张荣祖. 1954. 我对于动物地理学的内容及其任务的初步认识. *地理学报*, 20(3): 359–365.
- 张荣祖. 1979. 中国自然地理——动物地理. 北京: 科学出版社.
- 张荣祖. 1990. 动物地理学的景观学派——为纪念导师库加金而作. *东北师大学报: 自然科学版*, (3): 127–171.
- 张荣祖. 1999. 中国动物地理. 北京: 科学出版社.
- 郑光美. 2005. 中国鸟类分类与分布名录. 北京: 科学出版社.
- 郑光美. 2011. 中国鸟类分类与分布名录. 2版. 北京: 科学出版社.
- 郑光美. 2017. 中国鸟类分类与分布名录. 3版. 北京: 科学出版社.
- 郑作新. 1944. 邵武鸟类三年野外考察报告(1938–1941). *协大生物学报*, 4: 63–150.
- 郑作新. 1947a. 中国鸟类地理分布之初步研究. *科学*, 30: 139.
- 郑作新. 1947b. 中国鸟类名录. *中国科学社论文专刊*, 9: 49–84.
- 郑作新. 1950. 中国鸟类地理分布的研究. *中国动物学杂志*, 4: 83–108.
- 郑作新. 1955. 中国鸟类分布名录 i 非雀形目. 北京: 科学出版社.
- 郑作新. 1958. 中国鸟类分布名录 ii 雀形目. 北京: 科学出版社.
- 郑作新. 1960. 中国动物地理区划和主要经济动物的分布. *动物学杂志*, (4): 32–33, 10.
- 郑作新. 1976. 中国鸟类分布名录. 2版. 北京: 科学出版社.
- 郑作新. 1982. 中国噪鹛属的演化及其起源地和边缘区之种类的比较研究. *动物学报*, (3): 205–210.
- 郑作新. 1986. 台湾省鸟类区系及其与附近地区的比较. *武夷科学*, 6: 257–265.
- 郑作新. 1993a. 中国古代鸟类学发展的探讨. *自然科学史研究*, 12(2): 159–165.
- 郑作新. 1993b. 中国近代鸟类学发展史考证. *武夷科学*, 10: 95–102.
- 郑作新. 1997. 中国动物志: 鸟纲 第一卷. 北京: 科学出版社.
- 郑作新, 张荣祖. 1956. 中国动物地理区域. *地理学报*, 22(1): 93–109.
- 郑作新, 张荣祖. 1964. 三十年来的中国动物地理学(1934—1964). *动物学杂志*, (6): 24–25.
- 中国科学院北京动物研究所, 中国科学院南海海洋研究所, 北京自然博物馆. 1974. 我国南海诸岛的动物调查报告. *动物学报*, 20(2): 7–24.
- 中国科学院青藏高原综合考察队. 1983. 青藏高原研究——横断山考察专集 1. 昆明: 云南人民出版社.
- 朱曦. 1990. 舟山群岛鸟类生态地理学研究. *浙江林学院学报*, 7(2): 153–160.
- 朱筱佳, 管玉艳, 雷富民. 2016. 血红蛋白与脊椎动物高海拔适应进化. *中国科学: 生命科学*, 46(1): 84–102.