

## 生物地理学的新认识及其方法在多样性保护中的应用

黄晓磊 乔格侠\*

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

**摘要** 近年来,众多分子证据和古生物学证据的出现促进了对生物地理学领域一些关键问题(如,扩散和隔离)的理解,并达成了较为统一的认识:1)扩散和隔离都是解释生物地理学格局的重要假说,并可能同时影响了生物的分布格局;2)历史生物地理学和生态生物地理学不是截然割裂的,两者结合起来有助于从不同层次上理解生物地理和生物多样性格局;3)不同的生物地理学研究方法应相互补充以揭示复杂的生物地理过程。学科思想的演变也使得生物地理学研究内容发生变化,本文还综述了当今生物地理学所关注的科学问题,并重点论述了生物地理学方法在生物多样性保护中的应用。

**关键词** 生物地理学,生物多样性,扩散,隔离,全球变化。

**中图分类号** Q958

从达尔文时代起到20世纪末,生物地理学的发展经历了以下几个代表时期:1)19世纪后半叶起,起源中心和扩散用于解释生物分布(Nelson and Platnick, 1984; Ebach and Humphries, 2003);2)20世纪60年代起,随着生态学具备了成熟的理论体系,岛屿生物地理学发展起来(MacArthur and Wilson, 1967; Whittaker, 1998);3)同样在20世纪60~70年代,随着板块构造学说和分支系统学理论的发展,隔离思想出现并促进泛生物地理学和隔离分化生物地理学的发展(Croizat, 1964; Briggs, 1987),后者后来被称为分支生物地理学(cladistic biogeography)(Humphries and Parenti, 1986);4)20世纪80年代末,在线粒体标记应用和溯祖理论(coalescent theory)的基础上,系统发生生物地理学(phylogeography)(由于中文翻译的差异,也被称为谱系地理学或谱系生物地理学)兴起并迅速发展(Avise et al., 1987)。这些时期生物地理学不同领域的发展,前人已有较多的总结(陈宜瑜和刘焕章, 1995; Avise, 2000, 2009; Posadas et al., 2006; Briggs, 2007)。

近年来,随着众多分子证据和古生物学证据的积累,有关扩散和隔离的争论有了新的进展,扩散在生物地理格局演化中的作用被重新认识(扩散的“反革命”)。同时,生物地理学不同领域的发展促进了笔者对一些关键问题的理解,并达成较为一致的认识。出于对当今生物地理学发展状况进行梳理

的考虑,本文总结了近年来有关扩散对生物地理格局演化作用的重要证据,就生物地理学领域一些关键问题进行了讨论;在此基础上,总结了当今生物地理学所关注的科学问题;同时,鉴于生物多样性保护研究的重要意义,本文还对生物地理学方法在多样性保护中的应用进行了综述,期望对将来的研究有所启示。

### 1 扩散的“反革命”

20世纪60年代之前,扩散一直是解释历史生物地理格局的首选。随着分支生物地理学综合了分支系统学和板块构造学说的思想而兴起,相关的研究迅速成为历史生物地理学研究的主流,隔离也成为解释生物地理学格局的首要选择(Humphries and Parenti, 1986; Briggs, 2007)。分支生物地理学家认为只有隔离导致的生物地理格局是可检验的(不同类群的一致性),而扩散是随机过程且在不同类群发生的情况不同,因此是不可检验的。

从逻辑上来说,分支生物地理学理论和研究框架存在两方面的问题。第1,过分关注于间断分布格局及寻找地区一致性关系,使其并不能适用于现实中所有的分布格局(如发生在特定类群的事件导致的非一致性格局),某些分布格局并不适合用分支生物地理学方法进行研究(Knapp, 2005; Briggs, 2007);第2,如同分支生物地理学批判扩散生物地理学将扩散作为先验性假定(a priori assumption)

国家自然科学基金重点项目(30830017)和青年科学基金项目(30900133),中国科学院知识创新工程领域前沿项目(KSCX3-1-DZ-0612),国家基础科学人才培养基金(NSFC-J0630964/J0109)和中国科学院动物进化与系统学重点实验室开放课题(O529YX5105)项目资助。

\*通讯作者, E-mail: qiaogx@ioz.ac.cn

收稿日期:2009-10-19, 修订日期:2009-11-17。

从而导致各不相同描述性的解释是不合理的一样, 分支生物地理学理论将隔离作为其先验性假定, 在理论上忽视了扩散在一致性生物地理格局形成中的作用 (Briggs, 2007)。

虽然有关隔离和扩散的争论一直伴随着生物地理学的发展过程, 越来越多的证据开始表明扩散在生物地理格局演化中的作用被低估了, 并且定向性的非随机扩散也是大量存在的 (McGlone et al, 2001; Renner, 2005; Cowie and Holland, 2006)。在蕨类植物和微生物中, 扩散一直被认为是形成这些类群生物地理格局的普遍原因 (Wilkinson, 2001; Wolf et al, 2001)。对于众多南半球间断分布生物地理格局的形成, 生物地理学家曾将其归结为隔离机制所致, 即冈瓦纳大陆的解体。然而, 近年来众多新的证据尤其是基于分子系统学和分子钟方法的生物地理学研究表明越洋扩散在南半球生物地理格局形成中扮演了非常重要的角色 (Briggs, 2003; de Queiroz, 2005)。变色龙 (Chamaeleoninae) 的越洋扩散是一个著名的例子, Raxworthy et al (2002) 利用分子、形态、行为等数据构建了变色龙的系统发育关系和地区分支图, 结果并不支持简单的冈瓦纳隔离假说, 却表明变色龙可能起源于马达加斯加, 然后经历了多次越洋扩散事件到达非洲大陆、塞舌尔以及科摩罗群岛等。de Queiroz (2005)、Cowie and Holland (2006) 分别在其综述中很好的总结了近些年越洋扩散和海洋岛屿生物区系形成的研究例证, 对于众多海洋岛屿 (火山岛或珊瑚岛起源, 与大陆没有发生过联系, 如夏威夷群岛为火山岛), 其生物区系可能只能通过扩散而形成 (Whittaker, 1998)。Yoder and Nowak (2006) 总结了有关马达加斯加众多生物类群的分子系统学研究, 发现大部分马达加斯加岛类群与非洲大陆类群呈现姐妹群关系, 分歧时间表明马达加斯加生物区系的起源很大程度上可以归因于新生代 (Cenozoic) 来自于非洲大陆的扩散。一些新的、基于分子钟计算的研究, 如 Barker et al (2007) 对山龙眼科 (Proteaceae) 植物分布格局的研究、Perrie and Brownsey (2007) 对新西兰羊齿 (pteridophyte) 植物区系的研究等, 都证明越洋扩散在分布格局和植物区系演化中起到了关键的作用。对于北半球陆生生物地理格局的演化, 扩散同样起到了重要作用。Zink et al (2000) 等利用线粒体 DNA 序列构建了北美干旱地区 6 个不同支系鸟类的系统发育树和地区分支图, 结果显示 6 个支系的地区分支图没有一致性; 虽然地理隔离是这些鸟类进化的主要模式, 仍有 25% 的物种形成事件是由于越

过先前存在的障碍的扩散所导致的。

扩散的“反革命”很大程度上是由于类群的分歧时间被应用到历史生物地理学研究中, 分子系统发育 (包括分歧时间的估计) 和系统发生生物地理学研究使得生物地理学家对扩散和隔离在生物地理格局形成中的作用有了新的认识, 也为生物地理学的发展带来新的契机。

## 2 当今生物地理学的基本认识

当今生物地理学在学科基础和一些关键问题上已经达成了较为统一的认识, 生物地理学家已经认识到自然界真实的生物地理过程具有时间和空间的复杂性 (Riddle, 2005)。充分了解这些统一的认识有助于研究者辨清生物地理学广泛的研究内容之间的关系, 并且更好的理解生物地理过程。

隔离和扩散的争论由来已久, 但随着越来越多的研究, 生物地理学家认识到两者都是解释生物地理学格局的理论框架的重要组成部分, 扩散生物地理学和分支生物地理学研究先验性的排斥两者之一是不合适的 (Briggs, 2009; Crisci and Katinas, 2009)。扩散和隔离的相对重要性根据所关注的生物地理学问题而有所不同: 在时间尺度上, 扩散可能对近期起源物种的分布格局有更重要的作用, 而对于高级阶元或演化历史久远的物种分布格局的形成, 隔离可能起更重要的作用 (Wilkinson, 2003); 在空间尺度上, 扩散可能对较小地理尺度的生物地理格局更重要, 隔离则对较大地理尺度, 如涉及不同板块的生物地理格局更重要。第四纪以来地球上最明显的事件是冰期-间冰期的巡回, 在此背景下, 扩散可能是物种应对气候变化的关键机制 (Huntley and Webb, 1989)。然而, 认为扩散在近期分布格局形成中起更重要的作用并不是否认其在较久远时间尺度的作用, 众多研究证明了第 3 纪扩散事件的存在 (Yoder & Nowak, 2006)。虽然两者的相对重要性不同, 但对于现生的生物类群, 真实的生物地理过程更多的是隔离和扩散的共同作用 (Donoghue and Moore, 2003; Wilkinson, 2003; Jaeger et al, 2005; Crisci and Katinas, 2009)。

生物地理学中另一个值得关注的问题是“历史”和“生态”生物地理学的分割。岛屿生物地理学理论和分支生物地理学的发展使得 19 世纪 de Candolle 简单提出的“历史”和“生态”生物地理学进一步分离。长期以来, 历史生物地理学往往关注地质事件等历史因素对生物分布的影响, 生态生物地理学往往关注较短时间尺度和较小空间尺度的生态因素对生物分布的影响。虽然生物多样性研究

更多的关注当代气候变化等的影响,但越来越多的研究发现不考虑长时期的历史因素不可能完全理解生物多样性的空间大尺度格局 (Wiens and Donoghue, 2004; Hawkins et al, 2005); 另一方面,历史可以被看作由一系列环境变化或环境演替组成,从而导致了不同生物的物种分化、灭绝和扩散等的空间差异 (Diniz-Filho, 2005)。随着众多新证据的出现(系统发育和古生物学证据),研究者发现岛屿生物区系的形成具有历史复杂性,这与岛屿生物地理学领域(生态生物地理学的代表)传统的“动态平衡理论”存在较大矛盾,使得岛屿生物地理学开始重新思考并修订其理论 (Brown and Lomolino, 2000; Whittaker, 2000)。实际上,生态和历史生物地理学的分离更多的是因为研究方法的限制使其只局限在某一方面,而不是概念上的根本分歧 (Riddle, 2005)。当代生物地理学界已充分认识到结合历史和生态因素理解生物地理格局是必须的 (Crisci and Katinas, 2009),生物地理学需要突破的两点是:发展能够更全面揭示生物地理过程的整合性研究方法;利用多方面证据而不是先验性的思维来解释生物地理格局。

关于生物地理学不同的研究方法也有很多的争论,尤其是分支生物地理学家过分强调其研究方法的优点 (Ebach et al, 2003),过分关注于地区间关系使其忽略了生物地理学广泛的研究内容 (McDowall, 2004)。不同的研究方法分别侧重于不同层次的生物地理学问题,比如分支生物地理学关注于揭示地区间关系和隔离事件的影响,对于微生物生物地理学研究可能是不适用的,因为扩散在微生物分布格局的形成中具有普遍作用 (Wilkinson, 2001)。生物区系和生物地理格局的演化过程具有时间和空间复杂性,要理解这些过程需要从不同层次开展研究 (Riddle, 2005; Morrone, 2007)。研究方法的多样性正是生物地理学的优势,为了揭示地球上丰富的(与地理分布有关的)生物进化历史,不同的方法应该相互补充,发挥各自的优点 (Wilkinson, 2003; McDowall, 2004; Knapp, 2005; Morrone, 2007)。这其中,系统发生生物地理学无论在理论(例如完善多个基因座位的溯祖理论)和应用(例如应用于更多类群)研究上都将有很大的发展空间 (Avisé, 2009);同时,发展能够更全面揭示生物地理过程的整合性(如隔离 & 扩散;历史 & 生态等)研究方法也是必须的。

### 3 当今生物地理学所关注的科学问题

#### 3.1 生物类群相关问题

主要指以特定生物类群(从种下到种上;现生类群和化石类群)为研究重点,关注类群相关的科学问题。可能因为大部分研究者的研究模型为特定类群,他们首先会关注类群本身的生物地理学问题,生物地理学领域的大部分研究属于类群生物地理研究。关注的科学问题包括以下方面:1)地理分布格局,主要指特定生物类群以及相关性状(如形态性状、个体大小、遗传组成等)的空间格局 (Blackburn et al, 1999; Noonan, 1999; Judas et al, 2002; 乔格侠等, 2003);2)格局演化,主要指特定类群分布格局的历史演化过程,可应用分支生物地理学、系统发生生物地理学等方法进行研究 (Lucchini et al, 2001; Raxworthy et al, 2002; Rawlings and Donnellan, 2003);3)物种形成,生物地理格局演化研究可以揭示物种形成尤其是异域物种形成,系统发生生物地理学研究更有助于揭示地理隐存种及理解物种进化机制 (Brown et al, 2002; Buhay and Crandall, 2005);4)分布范围 (geographical range) 相关问题,包括分布范围的大小、形状、内部结构,以及生物性状与分布范围的关系等 (Brown et al, 1996; Lloyd et al, 2003)。

#### 3.2 区域相关问题

主要指以特定区域(从地区到全球)为研究重点,通过众多类群的共同分析,关注区域普遍性问题。关注的科学问题包括以下方面:1)生物区系和区划,包括生物物种组成,以及基于生物组成和分布特点的区划研究 (Rojas-Soto et al, 2003; Edgar et al, 2004; Proche 2005),此类研究可应用统计分析(如聚类分析)、特有性简约分析 (parsimony analysis of endemism, PAE)、泛生物地理学等方法;2)区域生物地理格局及演化,包括区域分布格局、特有化格局、遗传组成格局、不同类群一致性格局、地区间历史关系等,可应用分支生物地理学、比较系统发生生物地理学、特有性简约分析、泛生物地理学方法进行研究 (Turner et al, 2001; Sanmartín and Ronquist, 2004; Huang et al, 2006, 2008);3)区系演化相关问题,包括避难所效应(物种组成、遗传组成)、冰期间冰期旋回及其他区域性地质事件的影响、区域物种形成模式、区系来源及演化历史等,主要通过多类群的综合比较分析而得出一般性规律,可以应用泛生物地理学、比较系统发生生物地理学等方法进行研究 (Bernatchez and Wilson, 1998; Hewitt, 1999; Stewart and Lister, 2001; Cheddadi et al, 2006; Schmitt, 2007);4)岛屿生物地理学相关问题,包括物种—面积关系、物种定居与扩散、岛屿物种形成模式、

岛屿生物区系演化等 (Whittaker, 1998; Whittaker et al., 2000; Price, 2004; Gentile and Argano, 2005)。

### 3.3 全球变化相关问题

主要关注全球变化 (global change), 如全球气候变化 (包括第四纪以来的气候变化)、全球变暖、森林退化及片断化、土壤退化, 以及人类活动在不同空间尺度上对生物分布和生物多样性的影响。关注的科学问题包括以下方面: 1) 物种分布的响应, 主要关注第四纪全新世以来全球变化 (气候、生境) 对生物空间分布的影响 (Ramil-Rego et al., 1998; Duckworth et al., 2000; Konvicka et al., 2003; Cumming and van Vuuren, 2006); 2) 全球变化对生物多样性格局的影响, 包括多样性组成、空间格局等 (Parody et al., 2001; H-Acevedo and Currie, 2003; Hawkins and Porter, 2003); 3) 人类活动对生物分布的影响 (Sorte and Boecklen, 2005)。

### 3.4 生物多样性问题

生物地理学主要关注生物多样性格局及其历史成因。关注的科学问题包括以下方面。1) 物种多样性格局, 利用生物地理学在空间格局分析上的优势研究多样性格局, 包括大空间尺度及全球多样性梯度 (Contreras-Medina et al., 2001; Lei et al., 2003; Hawkins and Diniz-Filho, 2004); 2) 遗传多样性的空间格局, 包括遗传多样性的地理格局、格局的历史成因、揭示隐存多样性等 (Buhay and Crandall, 2005; Iyengar et al., 2005; ); 3) 大尺度多样性格局的历史机制, 关注地质运动、生境保守性、灭绝事件等历史事件对大尺度多样性格局的影响 (Whittaker et al., 2001; Jansson, 2003; Wiens and Donoghue, 2004)。

## 4 生物地理学方法在生物多样性保护中的应用

岛屿生物地理学理论对保护生物学的发展一直有深远影响 (Simberloff and Abele, 1976; Higgs, 1981; Whittaker, 1998)。“物种—面积关系”在 20 世纪 80 年代前一直是生物保护区设计所参考的中心依据 (Higgs, 1981), 现在仍是评估本地物种多样性和生境片断化对多样性影响的有效指标 (Rosenzweig, 2004; Harcourt and Doherty, 2005), 且被认为对海洋保护区的设计有重要价值 (Neigel, 2003)。另外, 基于岛屿生物地理学理论发展的“栖息地走廊 (habitat corridors)”是解决生境片断化的有效手段 (Bennett, 1990; Beier and Noss, 1998)。

泛生物地理学的轨迹分析和结点分析可以发现生物分布的一致性格局和关键地区, 在多样性保护研究中也有一定的优势 (Craw et al., 1999)。Vega et al. (2000) 利用轨迹分析方法分析了墨西哥生物多样性热点地区的云雾林中 967 种维管植物的分布, 确定了与该地区有关的一般性轨迹, 并将有 3 条一般性轨迹汇合的 Chapulhuac 地区确定为优先保护地区。利用泛生物地理学方法对北美西部、东亚和澳洲东部地区裸子植物属的分布数据进行分析, 发现其特有分布区、分布结点以及可能的避难所存在明显的一致性格局, 这些关键结点是具有多重意义的生物多样性保护热点地区 (Contreras-Medina et al., 2001)。PAE 方法可以用于在不同的空间尺度确定特有分布区, 不但有助于揭示生物多样性和生物地理格局, 而且特有分布区本身对于保护策略的制定有重要的应用价值 (García-Barros et al., 2002; da Silva et al., 2005; Huang et al., 2008)。基于 GIS 的方法由于其突出的数据处理和显示优势, 在确定生物多样性格局及分布预测方面也有较广的应用 (Millington et al., 2001; Lei et al., 2003; Raxworthy et al., 2003; Huang et al., 2008)。

系统发生生物地理学主要研究基因谱系的地理格局及其演化, 也可以理解为生物遗传多样性的格局及其演化机制, 实际上, 系统发生生物地理学研究与保护遗传学研究向来有密切联系 (Taberlet and Bouvet, 1994; Avise and Hamrick, 1995; Eizirik et al., 2001; Balakrishnan et al., 2003)。系统发生生物地理学既可以研究遗传多样性格局, 还可以揭示隐存的多样性信息。例如, 对北美东部阿巴拉契亚山脉珍稀的洞穴小龙虾 (*Orconectes*) 的系统发生生物地理学研究发现这种一贯被认为是单一物种的广布种实际上包含两个独立的谱系, 从而揭示了一个更为古老且珍稀物种的存在, 所以在物种保护策略制定中要针对性的同时考虑两个谱系的保护 (Buhay and Crandall, 2005); 应用系统发生生物地理学方法对该地区 *Eurycea bislineata* 蜥蜴基因谱系的研究同样揭示了隐存的物种多样性, 并且水系的历史演变而不是现在的格局对基因谱系的分化及其地理格局起了决定性作用 (Kozak et al., 2006)。众多的研究表明系统发生生物地理学和比较系统发生生物地理学是确定保护优先地区 (Avise, 1995; Moritz and Faith, 1998) 以及进化关键单元 (ESU, evolutionarily significant units) (Ryder, 1986; Moritz, 1994; Crandall et al., 2000) 的重要方法。比较系统发生生物地理学可以同时研究不同的物种或类群, 对于理解遗传多样性的区域分化以及综合

多方面信息 (系统发育、遗传、形态等) 确定保护优先地区更有价值 (Bernatchez and Wilson, 1998; Moritz and Faith, 1998; Smith et al, 2000)。

地球上的生物多样性正面临着巨大危机已是全球性的共识, 保护和管理生物多样性以防止其最快的流失是全球性的课题。确定生物多样性格局、理解多样性维持机制是制定有效的保护策略前提 (Myers et al, 2000; Ome et al, 2005), 实际上, 这些内容在生物地理学中都有体现。作为研究生物多样性分布形式和机制的学科, 生物地理学方法可以为多样性保护研究提供重要的帮助 (Grehan, 1993)。Whittaker et al (2005) 提议将 '保护生物地理学 (conservation biogeography)' 作为保护生物学的一个分支, 并着重从理论上论述了其框架。挖掘不同生物地理学方法的优势, 从时间和空间的不同尺度上对生物多样性问题开展研究, 将有重要的科学和社会意义。

#### REFERENCES (参考文献)

- Avisé, J. C. 1995. Toward a regional conservation genetics perspective: phylogeography of faunas in the southeastern United States. In: Avisé, J. C. and Hamrick, J. L. (eds), Conservation Genetics: Case Histories from Nature. Chapman & Hall, New York. pp. 431-470.
- Avisé, J. C. 2000. Phylogeography: the History and Formation of Species. Harvard University Press, Cambridge.
- Avisé, J. C. 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography*, 36: 3-15.
- Avisé, J. C. and Hamrick, J. L. 1995. Conservation Genetics: Case Histories from Nature. Springer, Berlin.
- Avisé, J. C., Arnold, J., Ball, R. M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J. E., Reed, C. A. and Saunders, N. C. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 489-522.
- Balakrishnan, C. N., Monfort, S. L., Gaur, A., Singh, L. and Sorenson, M. D. 2003. Phylogeography and conservation genetics of Eld's deer (*Cervus eldi*). *Molecular Ecology*, 12: 1-10.
- Barker, N. P., Weston, P. H., Rutschmann, F. and Sauquet, H. 2007. Molecular dating of the 'Gondwanan' plant family Proteaceae is only partially congruent with the timing of the breakup of Gondwana. *Journal of Biogeography*, 34: 2012-2027.
- Beier, P. and Noss, R. F. 1998. Do habitat corridors provides connectivity? *Conservation Biology*, 12: 1241-1252.
- Bennett, A. F. 1990. Habitat corridors and the conservation of small mammals in a fragmented forest environment. *Landscape Ecology*, 4: 109-122.
- Bernatchez, L. and Wilson, C. C. 1998. Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes. *Molecular Ecology*, 7: 431-452.
- Blackburn, T. M., Gaston, K. J. and Loder, N. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions*, 5: 165-174.
- Briggs, J. C. 1987. Biogeography and plate tectonics, Development in Palaeontology and Stratigraphy, 10. Elsevier Science Publishers, Amsterdam.
- Briggs, J. C. 2003. Fishes and birds: Gondwana life rafts reconsidered. *Systematic Biology*, 52: 548-553.
- Briggs, J. C. 2007. Panbiogeography: its origin, metamorphosis and decline. *Russian Journal of Marine Biology*, 33: 273-277.
- Briggs, J. C. 2009. Darwin's biogeography. *Journal of Biogeography*, 36: 1011-1017.
- Brown, J. H. and Lomolino, M. V. 2000. Concluding remarks: historical perspective and future of island biogeography theory. *Global Ecology and Biogeography*, 9: 87-92.
- Brown, J. H., Stevens, G. C. and Kaufman, D. M. 1996. The geographic range: size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27: 597-623.
- Brown, R. P., Suárez, N. M. and Pestano, J. 2002. The Atlas mountains as a biogeographical divide in North-West Africa: evidence from mtDNA evolution in the agamid lizard *Agama impakaris*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 24: 324-332.
- Buhay, J. E. and Randall, K. A. 2005. Subterranean phylogeography of freshwater crayfishes shows extensive gene flow and surprisingly large population sizes. *Molecular Ecology*, 14: 4259-4273.
- Cheddadi, R., Vendramin, G. G., Litt, T., François, L., Kageyama, M., Lorentz, S., Laurent, J. M., de Beaulieu, J. L., Sadori, L., Jost, A. and Lunt, D. 2006. Imprints of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris*. *Global Ecology and Biogeography*, 15: 271-282.
- Chen, Y-Y and Liu, H-Z. 1995. New trends in biogeography. *Bulletin of Biology*, 30 (6): 1-4. [陈宜瑜, 刘焕章, 1995. 生物地理学的新进展. *生物学通报*, 30 (6): 1-4]
- Contreras-Medina, R., Morrone, J. J. and Vega, J. L. 2001. Biogeographic methods identify gymnosperm biodiversity hotspots. *Naturwissenschaften*, 88: 427-430.
- Cowie, R. H. and Holland, B. S. 2006. Dispersal is fundamental to biogeography and evolution of biodiversity on oceanic islands. *Journal of Biogeography*, 33: 193-198.
- Crandall, K. A., Bininda-Emonds, O. R. P., Mace, G. M. and Wayne, R. K. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 290-295.
- Craw, R. C., Grehan, J. R. and Heads, M. I. 1999. Panbiogeography: tracking the history of life. Oxford biogeography series No. 11. Oxford University Press, New York.
- Crisci, J. V. and Katinas, L. 2009. Darwin, historical biogeography, and the importance of overcoming binary opposites. *Journal of Biogeography*, 36: 1027-1032.
- Croizat, L. 1964. Space, Time, form: the Biological Synthesis. Published by the Author, Caracas, Venezuela.
- Cumming, G. S. and van Vuuren, D. P. 2006. Will climate change affect ectoparasite species ranges? *Global Ecology and Biogeography*, 15: 486-497.
- da Silva, J. M. C., Rylands, A. and da Fonseca, G. A. B. 2005. The fate of the Amazonian areas of endemism. *Conservation Biology*, 19: 689-694.
- de Queiroz, A. 2005. The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 68-73.
- Diniz-Filho, J. A. F. 2005. A nice step towards the final frontier. *Journal of Biogeography*, 32: 1287-1288.
- Donoghue, M. J. and Moore, B. R. 2003. Towards an integrative historical biogeography. *Integrative and Comparative Biology*, 43: 261-270.
- Duckworth, J. C., Bunce, R. G. H. and Malloch, A. J. C. 2000. Vegetation gradients in Atlantic Europe: the use of existing phytosociological data in preliminary investigations on the potential effects of climate change on British vegetation. *Global Ecology and Biogeography*, 9: 187-199.
- Ebach, M. C. and Humphries, C. J. 2003. Ontology of biogeography. *Journal of Biogeography*, 30: 959-962.
- Ebach, M. C., Humphries, C. J. and Williams, D. M. 2003. Phylogenetic biogeography deconstructed. *Journal of Biogeography*, 30: 1285-1296.
- Edgar, G. J., Banks, S., Fariña, J. M., Calvoñina, M. and Martı́nez, C. 2004. Regional biogeography of shallow reef fish and macro-invertebrate communities in the Galapagos Archipelago. *Journal of Biogeography*, 31: 1107-1124.
- Eizirik, E., Kim, J. H., Mennitt-Raymond, M., Crawshaw, P. G.,

- O'Brien, S. J. and Johnson, W. E. 2001. Phylogeography, population history and conservation genetics of jaguars (*Panthera onca*, Mammalia, Felidae). *Molecular Ecology*, 10: 65-79.
- García-Barros, E., Gurrea, P., Lucifora, M. I., Cano, J. M., Munguira, M. L., Moreno, J. C., Sainz, H., Sanz, M. J. and Simón, J. C. 2002. Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *Journal of Biogeography*, 29: 109-124.
- Gentile, G. and Argano, R. 2005. Island biogeography of the Mediterranean Sea: the species-area relationship for terrestrial isopods. *Journal of Biogeography*, 32: 1715-1726.
- Grehan, J. R. 1993. Conservation biogeography and the biodiversity crisis: a global problem in space/time. *Biodiversity Letters*, 1: 134-140.
- H Acevedo, D. and Currie, D. J. 2003. Does climate determine broad-scale patterns of species richness? A test of the causal link by natural experiment. *Global Ecology and Biogeography*, 12: 461-473.
- Harcourt, A. H. and Doherty, D. A. 2005. Species-area relationships of primates in tropical forest fragments: a global analysis. *Journal of Applied Ecology*, 42: 630-637.
- Hawkins, B. A. and Diniz-Filho, J. A. F. 2004. 'Latitude' and geographic patterns in species richness. *Ecography*, 27: 268-272.
- Hawkins, B. A. and Porter, E. E. 2003. Relative influences of current and historical factors on mammal and bird diversity patterns in deglaciated North America. *Global Ecology and Biogeography*, 12: 475-481.
- Hawkins, B. A., Diniz-Filho, J. A. F. and Soeller, S. A. 2005. Water links the historical and contemporary components of Australian bird diversity. *Journal of Biogeography*, 32: 1035-1042.
- Hewitt, G. M. 1999. Post-glacial recolonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, 68: 87-112.
- Higgs, A. J. 1981. Island biogeography: theory and nature reserve design. *Journal of Biogeography*, 8: 117-124.
- Huang, X-L, Lei, F-M and Qiao, G-X. 2008. Areas of endemism and patterns of diversity for aphids of the Qinghai-Tibetan Plateau and the Himalayas. *Journal of Biogeography*, 35: 230-240.
- Huang, X-L, Qiao, G-X and Lei, F-M. 2006. Diversity and distribution of aphids in the Qinghai-Tibetan Plateau-Himalayas. *Ecology Entomology*, 32: 608-615.
- Humphries, C. I. and Parenti, L. R. 1986. *Claustic biogeography, monographs in biogeography, No. 2*. Clarendon Press, Oxford.
- Huntley, B. and Webb, T. 1989. Migration: species response to climatic variations caused by changes in the Earth's orbit. *Journal of Biogeography*, 16: 5-19.
- Iyengar, A., Babu, V. N., Hedges, S., Venkataraman, A. B., Maclean, N. and Morin, P. A. 2005. Phylogeography, genetic structure, and diversity in the dhole (*Cuon apinus*). *Molecular Ecology*, 14: 2281-2297.
- Jaeger, J. R., Riddle, B. R. and Bradford, D. F. 2005. Cryptic Neogene vicariance and Quaternary dispersal of the red-spotted toad (*Bufo punctatus*): insights on the evolution of North American warm desert biotas. *Molecular Ecology*, 14: 3033-3048.
- Jansson, R. 2003. Global patterns in endemism explained by past climatic change. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 270: 583-590.
- Knapp, S. 2005. Biogeography-space, form and time. *Journal of Biogeography*, 32: 3-4.
- Konvicka, M., Maradova, M., Benes, J., Fric, Z. and Kepka, P. 2003. Uphill shifts in distribution of butterflies in the Czech Republic: effects of changing climate detected on a regional scale. *Global Ecology and Biogeography*, 12: 403-410.
- Kozak, K. H., Russell, A. B. and Larson, A. 2006. Gene lineages and eastern North American paleodrainage basins: phylogeography and speciation in salamanders of the *Eurycea bislineata* species complex. *Molecular Ecology*, 15: 191-207.
- Lei, F-M, Qu, Y-H, Lu, J-L, Liu, Y and Yin, Z-H. 2003. Conservation on diversity and distribution patterns of endemic birds in China. *Biodiversity and Conservation*, 12: 239-254.
- Lloyd, K. M., Wilson, J. B. and Lee, W. G. 2003. Correlates of geographic range size in New Zealand *Chionochloa* (Poaceae) species. *Journal of Biogeography*, 30: 1751-1761.
- Lucchini, V., Högglund, J., Klaus, S., Swenson, J. and Randi, E. 2001. Historical biogeography and a mitochondrial phylogeny of grouse and ptarmigan. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 20: 149-162.
- MacArthur, R. H. and Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- McDowall, R. M. 2004. What biogeography is: a place for process. *Journal of Biogeography*, 31: 345-351.
- McGone, M. S., Duncan, R. P. and Heenan, P. B. 2001. Endemism, species selection and the origin and distribution of the vascular plant flora of New Zealand. *Journal of Biogeography*, 28: 199-216.
- Millington, A. C., Walsh, S. J. and Osborne, P. E. 2001. GIS and Remote Sensing applications in biogeography and ecology. Kluwer Academic Publishers, Norwell.
- Moritz, C. 1994. Defining 'evolutionarily significant units' for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 9: 373-375.
- Moritz, C. and Faith, D. P. 1998. Comparative phylogeography and the identification of genetically divergent areas for conservation. *Molecular Ecology*, 7: 419-429.
- Morrone, J. J. 2007. Towards an evolutionary biogeography. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80: 509-520.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., da Fonseca, G. A. B., Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403: 853-859.
- Neigel, J. E. 2003. Species-area relationships and marine conservation. *Ecological Applications*, 13: S138-S145.
- Nelson, G. and Platnick, N. 1984. *Biogeography*. Carolina Biology Readers, Burlington.
- Noonan, G. R. 1999. GIS analysis of the biogeography of beetles of the subgenus *Anisodactylus* (Insecta: Coleoptera: Carabidae: genus *Anisodactylus*). *Journal of Biogeography*, 26: 1147-1160.
- Omme, C. D. L., Davies, R. G., Burgess, M., Eigenbrod, F., Pickup, N., Olson, V. A., Webster, A. J., Ding, T. S., Rasmussen, P. C., Ridgely, R. S., Stattersfield, A. J., Bennett, P. M., Blackburn, T. M., Gaston, K. J. and Owens, I. P. F. 2005. Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat. *Nature*, 436: 1016-1019.
- Parody, J. M., Cuthbert, F. J. and Decker, E. H. 2001. The effect of 50 years of landscape change on species richness and community composition. *Global Ecology and Biogeography*, 10: 305-313.
- Perrie, L. and Brownsey, P. 2007. Molecular evidence for long-distance dispersal in the New Zealand pteridophyte flora. *Journal of Biogeography*, 34: 2028-2038.
- Posadas, P., Crisci, J. V. and Katinas, L. 2006. Historical biogeography: a review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments*, 66: 389-403.
- Price, J. P. 2004. Floristic biogeography of the Hawaiian Islands: influences of area, environment and paleogeography. *Journal of Biogeography*, 31: 487-500.
- Proche, S. 2005. The world's biogeographical regions: cluster analyses based on bat distributions. *Journal of Biogeography*, 32: 607-614.
- Qiao, G-X, Xu, X-Q, Qu, Y-H, Zhang, G-X and Lei, F-M. 2003. Species diversity and geographical distribution patterns of Drepanosiphidae in China. *Acta Zootaxonomica Sinica*, 28 (3): 416-427. [乔格侠, 徐晓群, 屈延华, 张广学, 雷富民, 2003. 中国斑蚜科物种多样性及地理分布格局. *动物分类学报*, 28 (3): 416-427.]
- Ramírez-Rego, P., Rodríguez-Gutiérrez, M. and Muñoz-Sobrino, C. 1998. Sclerophyllous vegetation dynamics in the north of the Iberian peninsula during the last 16000 years. *Global Ecology and Biogeography*, 7: 335-351.
- Rawlings, L. H. and Donnellan, S. C. 2003. Phylogeographic analysis of the green python, *Morelia viridis*, reveals cryptic diversity.

- Molecular Phylogenetics and Evolution, 27: 36-44.
- Raxworthy, C. J., Forstner, M. R. and Nussbaum, R. A. 2002. Chameleon radiation by oceanic dispersal. *Nature*, 415: 784-787.
- Raxworthy, C. J., Martinez-Meyer, E., Horning, N., Nussbaum, R. A., Schneider, G. E., Ortega-Huerta, M. A. and Peterson, A. T. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature*, 426: 837-841.
- Renner, S. S. 2005. Relaxed molecular clocks for dating historical plant dispersal events. *Trends in Plant Science*, 10: 550-558.
- Riddle, B. R. 2005. Is biogeography emerging from its identity crisis? *Journal of Biogeography*, 32: 185-186.
- Rojas-Soto, O. R., Alcántara-Ayala, O. and Navarro, A. G. 2003. Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, Mexico: a parsimony analysis of endemism and distributional modelling approach. *Journal of Biogeography*, 30: 449-461.
- Rosenzweig, M. L. 2004. Applying species-area relationships to the conservation. In: Lomolino, M. V. and Heaney, L. R. (eds), *Frontiers of biogeography: new directions in the geography of nature*. Sinauer Associate Inc, Sunderland. pp. 325-343.
- Ryder, O. A. 1986. Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. *Trends in Ecology and Evolution*, 1: 9-10.
- Sanmartín, I. and Ronquist, F. 2004. Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Systematic Biology*, 53: 216-243.
- Schmitt, T. 2007. Molecular biogeography of Europe: Pleistocene cycles and postglacial trends. *Frontiers in Zoology*, 4: 11.
- Silberloff, D. S. and Abele, L. G. 1976. Island biogeography theory and conservation practice. *Science*, 191: 285-286.
- Smith, T. B., Holder, K., Gimran, D., O'Keefe, K., Larison, B. and Chan, Y. 2000. Comparative avian phylogeography of Cameroon and equatorial Guinea mountains: implications for conservation. *Molecular Ecology*, 9: 1505-1516.
- Sorte, F. A. L. and Boecklen, W. J. 2005. Temporal turnover of common species in avian assemblages in North America. *Journal of Biogeography*, 32: 1151-1160.
- Stewart, J. R. and Lister, A. M. 2001. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 608-613.
- Taberlet, P. and Bouvet, J. 1994. Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear *Ursus arctos* in Europe. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 255: 195-200.
- Turner, H., Hovenkamp, P. and van Welzen, P. C. 2001. Biogeography of Southeast Asia and the West Pacific. *Journal of Biogeography*, 28: 217-230.
- Vega, I. L., Ayala, O. A., Morrone, J. J. and Organista, D. E. 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Diversity and Distributions*, 6: 137-143.
- Whittaker, R. J. 1998. *Island biogeography*. Oxford University Press, Oxford.
- Whittaker, R. J. 2000. Scale, succession and complexity in island biogeography: are we asking the right questions? *Global Ecology and Biogeography*, 9: 75-85.
- Whittaker, R. J., Araújo, M. B., Jepson, P., Ladle, R. J., Watson, J. E. M. and Willis, K. J. 2005. Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11: 3-23.
- Whittaker, R. J., Field, R. and Parton, J. 2000. How to go extinct: lessons from the lost plants of Krakatau. *Journal of Biogeography*, 27: 1049-1064.
- Whittaker, R. J., Willis, K. J. and Field, R. 2001. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.
- Wiens, J. J. and Donoghue, M. J. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 639-644.
- Wilkinson, D. M. 2001. What is the upper size limit for cosmopolitan distribution in free-living microorganisms? *Journal of Biogeography*, 28: 285-291.
- Wilkinson, D. M. 2003. Dispersal, cladistics and the nature of biogeography. *Journal of Biogeography*, 30: 1779-1780.
- Wolf, P. G., Schneider, H. and Ranker, T. A. 2001. Geographic distributions of homosporous ferns: does dispersal obscure evidence of vicariance? *Journal of Biogeography*, 28: 263-270.
- Yoder, A. D. and Nowak, M. D. 2006. Has vicariance or dispersal been the predominant biogeographic force in Madagascar? Only time will tell. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 37: 405-431.
- Zink, R. M., Blackwell-Rago, R. C. and Ronquist, F. 2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267: 497-503.

## NEW TRENDS IN BIOGEOGRAPHY AND APPLICATIONS OF BIOGEOGRAPHICAL APPROACHES IN BIODIVERSITY CONSERVATION

HUANG Xiao-Lei, QIAO Ge-Xia\*

Key Laboratory of Zoological Systematics and Evolution, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

**Abstract** Recently, rapid accumulation of molecular and paleontological evidences increase our understanding of some key points (e.g. dispersal & vicariance) in biogeography, and certain consensus appear to be achieved: 1) both dispersal and vicariance are important processes that modify the biogeographical patterns; 2) integration of historical and ecological biogeography will finally contribute to

**Key words** Biogeography, biodiversity, dispersal, vicariance, global change

understand biogeographical and biodiversity patterns at different spatial and temporal levels; 3) different approaches in biogeography are complementary rather than opposed to reveal complicated biogeographical processes. This paper also summarizes the scientific issues the current biogeography focuses on, with an emphasis on the applications of biogeographical approaches in biodiversity conservation.

\* Corresponding author