

中国特有蝙蝠大卫鼠耳蝠种群长距离殖民事件*

由玉岩^{1**} 杜江峰²

(¹ 东北师范大学城市与环境科学学院, 长春 130024; ² 中海油研究总院, 北京 100027)

摘要 2001-2009年,在全国范围内采集了14个地理种群总计126个样本,以线粒体控制区作为分子标记,分析大卫鼠耳蝠种群系统发育关系和殖民历史.根据线粒体控制区序列构建的TCS网络图,将大卫鼠耳蝠的14个地理种群划分成3个地理区域,分别为中东部平原区、西南高原区和南方丘陵区.在53个单倍型中,浙江的单倍型14、贵州的单倍型47、广东的单倍型50分别为3个地理区域的祖先单倍型.Geodis、错配分布和中性检验的分析结果表明,中东部平原区(76.12和79.17 ka BP)和西南高原区(69.12 ka BP)曾发生过种群扩张事件,并于61.24 ka BP发生了一次由西南高原向中东部平原区的长距离殖民事件.分子生物学、仿生学、解剖学和空气动力学的证据,共同揭示了大卫鼠耳蝠具有长距离的迁移能力.

关键词 特有种 d-loop 长距离殖民 种群统计学历史

文章编号 1001-9332(2011)03-0773-06 **中图分类号** Q95 **文献标识码** A

A long distance colonization event of Chinese endemic bat *Myotis davidii*. YOU Yu-yan¹, DU Jiang-feng² (¹College of Urban and Environmental Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China; ²CNOOC Research Institute, Beijing 100027, China). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2011, 22(3): 773-778.

Abstract: In order to reveal the population phylogenetic relationships and colonization history of Chinese endemic bat species *Myotis davidii*, a total of 126 samples from 14 populations in nationwide were collected in 2001-2009, taking the mitochondrial control region as the molecular marker. Based on the TCS network diagram of the mitochondrial DNA control region sequences, the 14 geographical populations were divided into three geographical regions, *i. e.*, mid-east plain region, southwest plateau region, and south hills region. In the 53 haplotypes, the No. 14 in Zhejiang Province, No. 47 in Guizhou Province, and No. 50 in Guangdong Province were the ancestors in the three regions, respectively. Based on Geodis analysis, mismatch distribution analysis, and neutrality test, the population expansion events were found in mid-eastern plain region (76.12 and 79.17 ka BP) and southwest plateau (69.12 ka BP). In 61.24 ka BP, a long distance migration event originated from the southwest plateau region to the mid-east plain region occurred. The evidences of molecular biology, bionics, anatomy, and aerodynamics all revealed the long-distance migration capability of *M. davidii*.

Key words: endemic species; d-loop; long distance colonization; demography history.

大卫鼠耳蝠(*Myotis davidii*)是中国特有蝙蝠物种^[1],据记载分布在华北和秦岭以南的少数省份^[1-4].大卫鼠耳蝠具有低翼载和低翼尖指数,这一形态特征使其飞行具有了典型的灵活性及长距离的飞行耐力^[5].大卫鼠耳蝠曾被陈述为一个“鲜为人知的物种”^[1].因对其研究资料的匮乏,世界自然保护联盟(IUCN)红色名录将其列为较少关注物种^[1],仅见其分类地位方面的研究^[3];有关其栖息生境特

征的描述止于2000年^[6].由于全球气候波动及冰期-间冰期旋回对物种分布产生了深远影响,加之我国青藏高原隆升的共同作用,孕育了具有中国特色的冰川发育、复杂地势条件和生态环境特征^[7].在这些因素的综合作用下,最终推动了我国动物类群的迁移^[7].在我国,已见少量以气候波动和中国复杂的地质历史为研究背景,通过分子生物学手段揭示一些脊椎动物,如鸟类^[8]、两栖类^[9]及一些蝙蝠物种^[10-11][大蹄蝠(*Hipposideros armiger*)和单角菊头蝠(*Rhinolophus monoceros*)]的殖民历史和扩散模式的研究.通常,蝙蝠因具有较好的飞行能力而表现

* 国家自然科学基金项目(30770361)资助.

** 通讯作者. E-mail: youy351@163.com

2010-08-24 收稿,2011-01-01 接受.

出与其他陆生动物所不同的进化历史^[12-13]. 然而, 由于蝙蝠具有栖息生境的隐秘性、夜行性行为 and 较强的飞行能力等特点, 我国对其进化历史研究十分贫乏^[10-12]. 本文以 mtDNA 作为分子标记, 阐明大卫鼠耳蝠遗传多样性, 并探讨中晚更新世以来大卫鼠耳蝠的种群长距离殖民事件及其可能成因.

1 材料与方法

1.1 样本采集

通过对中国特有蝙蝠大卫鼠耳蝠种群的长期野外踏查工作(2001-2009年), 最终确定10省, 总计14个地理种群(图1, 表1). 样本采集使用活检穿刺器对其翼膜进行非损伤取样(直径3 mm). 将采集的翼膜样本分别装于1.5 ml的塑料离心管, 保存于100%的无水乙醇溶液内用于分子生物学试验.

1.2 目的片段的获得

利用引物对 P (5'-TCCTACCATCAGCAC-CCAAAGC-3') 和 F (5'-GTTGCTGTTTCACGGAG-GTAG-3') 对 mtDNA 高变区 I (HVI) 进行扩增. PCR 反应总体积为 25 μ l, 模板浓度 30 ~ 50 ng, 75 mmol \cdot L⁻¹ Tris-HCl (pH 9.0), 50 mmol \cdot L⁻¹ KCl, 2.5 mmol \cdot L⁻¹ MgCl₂, 20 mmol \cdot L⁻¹ (NH₄)₂SO₄, 0.01% (V/V) Tween-20, 0.2 mmol \cdot L⁻¹ dNTP, 引物各 10 mmol \cdot L⁻¹, 1U 的 TaKaRa Taq DNA 聚合酶.

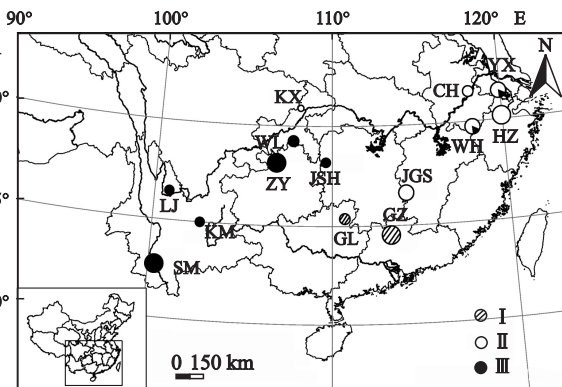


图1 中国特有蝙蝠大卫鼠耳蝠的14个地理种群

种群名称详见表1. 种群大小以圆圈大小表示. 其中江苏和安徽种群与云南种群具有共享单倍型. 不同标志的圆圈与巢式分析所得3个区域一致(图2) The names of populations were shown in Table 1. The size of the circle represented the number of individuals in each population. The haplotypes were shared among Jiangsu, Anhui and Yunnan populations. Circles with different signs in three regions were consistent with the results of the nested-clade analysis (Fig. 2).

I: 南方丘陵区 South hills region; II: 中东部平原区 Mid-east plain region; III: 西南高原区 Southwest plateau region. 下同 The same below.

表1 14个大卫鼠耳蝠种群的样本数及单倍型数

Table 1 Sample size and the numbers of the haplotypes of 14 *Myotis davidii* populations

省份 Province	市/县 City/county	缩写 Abbreviation	样本数 Samples	单倍型数 Haplotype No.
安徽 Anhui	巢湖 Chaohu	CH	7	6
安徽 Anhui	芜湖 Wuhu	WH	7	6
江苏 Jiangsu	宜兴 Yixing	YX	10	3
浙江 Zhejiang	杭州 Hangzhou	HZ	17	13
江西 Jiangxi	井冈山 Jinggangshan	JGS	11	8
重庆 Chongqing	开县 Kaixian	KX	2	1
重庆 Chongqing	武隆 Wulong	WL	7	1
湖南 Hunan	吉首 Jishou	JSH	6	5
贵州 Guizhou	遵义 Zunyi	ZY	13	6
云南 Yunnan	思茅 Simao	SM	13	2
云南 Yunnan	昆明 Kunming	KM	6	1
云南 Yunnan	丽江 Lijiang	LJ	6	1
广西 Guangxi	桂林 Guilin	GL	7	2
广东 Guangdong	广州 Guangzhou	GZ	14	4

反应条件为: 起始变性 94 $^{\circ}$ C, 3 min; 每个循环为 94 $^{\circ}$ C 变性 1 min, 72 $^{\circ}$ C 延伸 1 min; 40 个循环; 72 $^{\circ}$ C 延伸 10 min, 4 $^{\circ}$ C 保存. 为防止污染, 所有 PCR 反应均设立空白对照.

1.3 系统发育重建

由于巢式枝系法在种群间的数据变异较少, 又具有祖先节点与后代节点共存等特点, 十分适合单一物种种群间关系的研究. 本文针对大卫鼠耳蝠 mtDNA 高变区 I (HVI) 运用巢式枝系法构建基因谱系网络图, 并对大卫鼠耳蝠种群进化历史进行推测. NCPA (automated nested clade phylogeographic analysis) 分析软件整合了软件 TCS 1.21 和软件 Geodis 2.6. 通过 TCS 1.21 软件可使用简约的统计计算方式构建 HVI 的序列网络基因谱系 (95% 置信区, CI). 插入/缺失被作为第五类特征. 网络图中的闭合环状结构根据基因频率、分枝的拓扑结构和地理学原则进行解链. Geodis 2.6 软件用于检测单倍型与地理学特征的关系, 该过程是通过嵌套的偶发性交换分析和巢式地理距离分析得以实现. 对于具有统计显著性的分枝, 可通过升级版本的推断检索表^[14]进行历史事件的推测.

1.4 种群扩张历史检测

种群扩张事件通过错配分布分析和中性检验进行检测. 错配分布分析通过 Harpending 平滑指数 (raggedness index, r) 及偏差平方和 (sum of squared deviations, SSD) 的显著性数值进行分析. 通常, 当 r 和 SSD 值的显著性 P_r 和 $P_{SSD} > 0.05$ 时, 符合种群扩张模型. 中性检验以无限位点模型 (infinite site

model) 为基础, 计算 Tajima D 和 Fu F_s 值是否显著偏离“0”, 当 P_D 和 $P_{F_s} < 0.05$ 时符合种群扩张模型. 种群扩张的时间通过等式 $\tau = 2\mu kt$ 进行计算^[12]. τ 为单位基因的扩张时间参数, μ 为核苷酸突变率, k 为核苷酸序列数, t 为种群扩张时间(以距今千年为单位, 即 ka BP 表示). 同时对种群扩张时间的 95% 置信区进行计算. 每百万年 (Ma) 的核苷酸突变率 (μ) 为 20%. 对种群的核苷酸多样性 (π) 和单倍型多样性 (h) 进行计算. 以上种群扩张检测和遗传多样性计算均使用软件 ARLEQUIN 3.1.

2 结 果

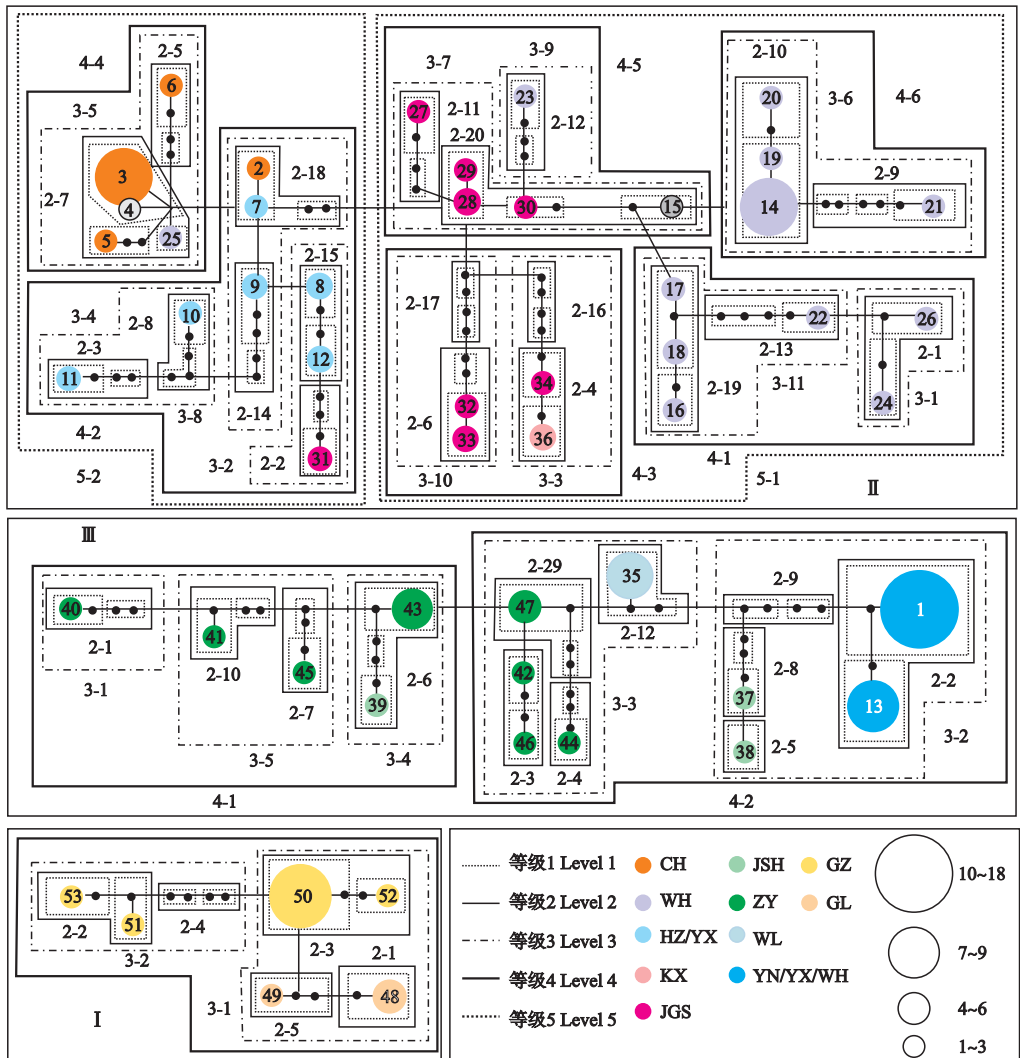
2001–2009 年对大卫鼠耳蝠种群调查结果表明, 其种群数量已较少, 且古分布范围远超过现有分

布记载.

2.1 巢式系统发育分析

鼠耳蝠属蝙蝠 HVI 通常包含 81 bp 的串联重复序列片段, 由于串联重复序列数在不同个体中具有极大的变异型, 本研究予以剔除^[15]. 通过对 14 个地理种群、126 只大卫鼠耳蝠样本 HVI (340 bp) 的分析, 结果表明有 53 个单倍型 (表 1; 基因库登录号: GU013475 ~ GU013527), 其中特有单倍型比例为 67.9% (28.6% 的个体); 17 个单倍型在种群内共享 (69.8% 的个体), 5 个单倍型在种群间共享 (38.9% 的个体). 总体平均核苷酸多样性 (π) 为 0.062 ± 0.007 , 单倍型多样性 (h) 为 0.997 ± 0.127 .

对巢式单倍型简约网络图进行分析, 得出 3 个不相连的单倍型网络图 (图 2), 根据自然地理



特征,将这3个区域分别命名为中东部平原区(包含6个种群)、西南高原区(包含6个种群)和南方丘陵区(包含2个种群).这3个区域分别包含33、14和6个单倍型.其中来自浙江杭州(HZ)的单倍型14、贵州遵义(ZY)的单倍型47和广东广州(GZ)的单倍型50,分别为中东部平原区、西南高原区和南方丘陵区的祖先单倍型.中东部平原区的安徽芜湖(WH)和巢湖(CH)的单倍型在似然网络图的较高等级上聚集在一起(进化枝5-2,图2).在中东部平原区,江西和浙江各有一个单倍型与安徽的两个种群亲缘关系较近.其中,江西井冈山(JGS)的单倍型31通过两个突变过程与安徽芜湖(WH)的单倍型12相连(进化枝3-2,图2).浙江杭州(HZ)的单倍型25与安徽巢湖(CH)的单倍型(单倍型3-5)聚集在一起(进化枝2-7,图2).中东部平原区的其余单倍型聚集在进化枝5-1中.西南高原区内的单倍型除云南种群(SM、LJ、KM;进化枝2-2,图2)外,各种群的单倍型出现混合聚集的模式而未呈现出一定规律.南方丘陵区内广西桂林(GL)的单倍型49和

48与广东广州(GZ)的单倍型50和52的亲缘关系较近.

2.2 种群进化历史推断

Geodis分析表明(表2),中东部平原区的种群快速扩张事件发生在进化枝5-1中,进化枝5-2中检测到种群的隔离事件.西南高原区的进化枝4-2经历了长距离殖民事件,进化枝3-3呈现出地理距离隔离而导致了基因流受限.其他进化枝的历史事件尚无定论.

通过错配分布分析和中性检验对Geodis分析的历史事件进行进一步检测.结果表明,中东部平原区的进化枝5-1和西南高原区的进化枝4-2的Tajima's D和Fu's Fs的数值均为显著的负值(表3),表明此区域的种群遵循种群扩张模型,即曾发生种群扩张事件.根据每百万年(Ma)20%核苷酸突变率(μ)对种群扩张时间进行计算,得出中东部平原区的进化枝5-1和西南高原区的进化枝4-2的扩张时间分别为76.12 ka BP(95%置信区173.87~45.81 ka BP)和61.24 ka BP(95%置信区80.99~

表2 Geodis分析对种群历史事件的检测

Table 2 Geodis analysis detected the population historical events

区域 Region	进化枝 Cladogram	卡方检测 Permutation χ^2 statistic	概率 Probability	历史事件推测 Historical events presumed
中东部平原区 Mid-east plain	5-1	11.48	0.003*	邻近区域的扩张 Contiguous range expansion
	5-2	8.69	0.017*	种群地理距离隔离事件 Population isolation by distance events
	总体 Total	26.89	0.324	无确定结果 Inconclusive outcome
西南高原区 Southwest plateau	3-3	14.00	0.046*	地理距离隔离导致的基因流受限 Restricted gene flow with isolation by distance
	4-2	7.54	0.029*	长距离殖民事件 Long distance colonization
	总体 Total	19.49	0.072	无确定结果 Inconclusive outcome
南方丘陵区 South hills	总体 Total	2.92	0.430	无确定结果 Inconclusive outcome

* $P < 0.05$.

表3 大卫鼠耳蝠种群扩张事件检测

Table 3 Detection of population expansion events of Myotis davidii

区域 Region	进化枝 Cladogram	Tajima's D 检验 Tajima's D test		Fu's Fs 检验 Fu's Fs test		错配分布分析 Mismatch distribution analysis		τ (CI=95%)	t (ka BP) (CI=95%)
		Tajima's D	P_D	F_s	P_{Fs}	P_{SSD}	P_r		
中东部平原区 Mid-east plain	5-1	-2.12	0.01	-3.28	0.01	0.55	0.49	10.37 (23.65~6.23)	76.12 (173.87~45.81)
	5-2	-1.53	0.06	-2.57	0.40	0.02	1.00	-	-
	总体 Total	-2.10	0.01	-8.86	0.03	0.33	0.28	10.77 (23.82~4.26)	79.17 (175.17~31.35)
西南高原区 Southwest plateau	3-3	-0.46	0.84	0.15	0.06	0.04	0.14	-	-
	4-2	-0.15	0.02	-15.09	0.02	0.43	0.21	8.34 (11.03~3.65)	61.24 (80.99~26.78)
	总体 Total	-0.59	0.05	-21.98	0.05	0.16	0.08	9.40 (13.08~4.77)	69.12 (96.18~35.08)
南方丘陵区 South hills	总体 Total	-1.40	0.08	-11.08	0.20	0.04	0.23	-	-

26.78 ka BP). 此外, 通过错配分布分析和中性检验对巢式分析所得到的 3 个区域进行种群扩张检测, 结果表明中东部平原区和西南高原区分别发生了种群扩张事件, 其扩张时间分别为 79.17 ka BP (95% 置信区 175.17 ~ 31.35 ka BP) 和 69.12 ka BP (95% 置信区 96.18 ~ 35.08 ka BP). 各区域的种群扩张时间早于区域内分枝的扩张时间. 以上结论也得到了不显著的 P_{SSD} 和 P_r 值的进一步验证 (表 3). 通过 Geodis、错配分布分析和中性检验的结果得出了相似的种群历史事件检测的结果; 且 3 种种群历史检测的方法均未推测出南方丘陵区种群的任何历史事件.

3 讨 论

更新世冰川循环贯穿了整个第四纪的历史进程^[16]. 在中晚更新世时期, 剧烈的冰期-间冰期循环已经对很多物种的种群历史产生了深远影响^[8-12]. 处于同一时期的中国特有蝙蝠物种大卫鼠耳蝠, 同样也受到冰期循环、气候波动和中国特殊地势的影响. 与大鼠耳蝠 (*Myotis myotis*, 平均核苷酸多样性 π 为 0.006)^[12,17] 和墨西哥长尾蝠 (*Tadarida brasiliensis mexicana*, 平均核苷酸多样性 π 为 0.045)^[12,18] 相比, 大卫鼠耳蝠具有更高的平均核苷酸多样性 (平均核苷酸多样性 π 为 0.062 ± 0.007) 和单倍型多样性 (0.997 ± 0.127), 这一结果暗示大卫鼠耳蝠经历了较长期的进化历史^[19].

更新世期间, 大卫鼠耳蝠种群的历史事件均与当时的气候波动有着直接或间接的联系. 中东部平原区的大卫鼠耳蝠种群经历了种群扩张事件. 扩张事件分别发生在大约 76.12 和 79.17 ka BP (表 3). 该扩张事件发生的时间恰处于更新世的较温暖的末次间冰期 (130 ~ 75 ka BP)^[20]. 由于间冰期气温升高, 导致冰川融化、海平面上升, 处于沿海区域的中东部平原区经历了数次大规模的海侵事件导致生态环境改变^[21], 进而通过食物链及环境重塑等作用促进了动物类群的种群迁移和扩张^[18]. 作为环境的指示物种, 蝙蝠表现出对环境改变的敏感性^[22]. 因此, 在复杂地质历史事件驱动下, 大卫鼠耳蝠种群由中东部平原区逐步向邻近区域扩散. 同时, 巢式分支分析结果表明, 中东部平原区在各种群间呈现单倍型相互聚集的显现 (图 2), 进一步暗示以浙江种群 (祖先单倍型) 为中心向相邻近区域的扩散.

在西南高原区, 大约 61.24 ka BP 发生了大卫鼠耳蝠种群的长距离殖民事件 (表 3). 这次长距离迁移事件恰处于末次冰期的早冰阶 (72 ~ 60 ka

BP)^[23]. 大卫鼠耳蝠在西南高原区的云南省和东部平原区的安徽巢湖-江苏宜兴种群间, 有 21.4% 的个体共享了 2 个单倍型, 形成单倍型不连续分布的现象. 这与中国境内分布的蛙类^[8] 和大蹄蝠^[10] 的研究结果相似. 根据巢式分析和 Geodis 的分析结果, 推测此次长距离殖民事件起源于西南高原区相对高海拔地区 (1000 ~ 2000 m), 终到较低海拔 (200 ~ 400 m) 的中东部平原区. 外在因素和内在因素共同塑造了大卫鼠耳蝠的长距离殖民的历史事件. 首先, 从外在因素而言, 西南高原区 (72 ~ 60 ka BP) 相对海拔在 1000 ~ 2000 m, 为低纬度热带-亚热带气候. 近 200 ka BP 以来, 西南高原区虽历经 2 ~ 3 次冰期, 但气候湿热波动微小^[24]. 72 ~ 60 ka BP^[23] 为末次冰期早冰阶, 气候骤冷导致海拔较高的地区雪线下移, 西南高原区内的高海拔地区最先受到影响, 促使部分种群或个体向中低海拔地区、甚至向中东部平原区进行长距离殖民. 在东亚季风带 (East Asia Monsoon) 的作用下, 中东部平原区气候温暖湿润^[12,21], 与其他区域相比, 环境条件更温和, 这为脊椎动物在冰期寒冷的气候条件下提供了庇护所^[8,12]. 与大蹄蝠研究结果相比, 大卫鼠耳蝠西南区域的种群同样经历了长距离迁移, 但迁移时间较大蹄蝠 (10.70 ka BP) 早很多^[10]. 在相似的研究区域内, 鸟类 (0.2 ~ 0.4 Ma)^[8] 和蛙类 (0.012 Ma)^[9] 的种群扩张时间早于大卫鼠耳蝠. 其次, 从蝙蝠自身因素而言, 由于大卫鼠耳蝠的翼型具有低翼载和低翼尖指数的特点, 使其飞行具有了典型的长距离飞行耐力^[5]. 同时, 蝙蝠生理学的研究也表明, 体形较小的蝙蝠因其较小的体质量、相对高的心肺活力以及能量补偿机制而比体形较大蝙蝠更具长距离扩散能力^[25]. 已有研究表明, 印第安纳鼠耳蝠 (*Myotis sodalis*)^[26]、杂色蝙蝠 (*Vespertilio murinus*)^[27] 和霜灰毛尾蝠 (*Lasiurus cinereus*)^[28] 等蝙蝠科蝙蝠均具有长距离飞行的能力 (迁移距离 400 ~ 2000 km). 本研究中, 大卫鼠耳蝠长距离迁移最大范围达到了近 2000 km.

一直以来, 因资料缺乏而没有大卫鼠耳蝠生态学研究, 如长距离迁移的报道. 通过本文的分子生物学以及早期的仿生学^[29]、解剖学^[25] 和空气动力学^[5] 等证据, 证明了大卫鼠耳蝠具有长距离的迁移能力.

致谢 感谢冯江教授和孙克萍讲师在撰写本文过程中的悉心指导. 感谢王磊、刘森、江廷磊、卢冠军和李时等博士对野外样本采集工作的帮助. 感谢王静博士对种群分布图的绘制.

参考文献

- [1] IUCN. IUCN Red List of Threatened Species [EB/OL]. (2008-04-16) [2010-06-08]. www.iucnredlist.org
- [2] Allen GM. The Mammals of China and Mongolia. New York: American Museum of Natural History Press, 1938
- [3] Kawai K, Nikaido M, Harada M, *et al.* The status of the Japanese and East Asian bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) based on mitochondrial sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2003, **28**: 297–307
- [4] Phillips CJ, Wilson N. A collection of bats from Hong Kong. *Journal of Mammalogy*, 1968, **49**: 128–133
- [5] Norberg UM, Rayner JMV. Ecological morphology and flight in bats (Mammalia: Chiroptera): Wing adaptations, flight performance, foraging strategy and echolocation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, 1987, **316**: 335–427
- [6] Liu M-Y (刘明玉), Xie Y-H (解玉浩), Ji D-M (季达明). The List of Chinese Vertebrates. Shenyang: Liaoning University Press, 2000 (in Chinese)
- [7] Zhang D, Fengquan L, Jianmin B. Eco-environmental effects of the Qinghai-Tibet Plateau uplift during the quaternary in China. *Environmental Geology*, 2000, **39**: 1352–1358
- [8] Song G, Qu Y, Yin Z, *et al.* Phylogeography of the *Alcippe morrisonia* (Aves: Timaliidae): Long population history beyond late Pleistocene glaciations. *BMC Evolutionary Biology*, 2009, **9**: 143–154
- [9] Zhang H, Yan J, Zhang G, *et al.* Phylogeography and demographic history of Chinese black-spotted frog populations (*Pelophylax nigromaculata*): Evidence for independent refugia expansion and secondary contact. *BMC Evolutionary Biology*, 2008, **8**: 21–37
- [10] Xu L, He C, Feng J, *et al.* Phylogeography and population genetic structure of the great leaf-nosed bat (*Hipposideros armiger*) in China. *Journal of Heredity*, 2010, **101**: 562–572
- [11] Chen SF, Rossiter SJ, Faulkes CG, *et al.* Population genetic structure and demographic history of the endemic Formosan lesser horseshoe bat (*Rhinolophus monoceros*). *Molecular Ecology*, 2006, **15**: 1643–1656
- [12] You YY, Sun KP, Xu LJ, *et al.* Pleistocene glacial cycle effects on the phylogeography of the Chinese endemic bat species, *Myotis davidii*. *BMC Evolutionary Biology*, 2010, **10**: 208–220
- [13] Webb NJ, Tidemann CR. Mobility of Australian flying-foxes, *Pteropus* spp. (Megachiroptera): Evidence from genetic variation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 1996, **263**: 497–502
- [14] Templeton AR. Statistical phylogeography: Methods of evaluating and minimizing inference errors. *Molecular Ecology*, 2004, **13**: 789–809
- [15] Wilkinson GS, Mayer F, Kerth G, *et al.* Evolution of repeated sequence arrays in the D-loop region of bat mitochondrial DNA. *Genetics*, 1997, **146**: 1035–1048
- [16] Bond G, Showers W, Cheseby M, *et al.* A pervasive millennial-scale cycle in North Atlantic Holocene and glacial climates. *Science*, 1997, **278**: 1257–1266
- [17] Ruedi M, Castella V. Genetic consequences of the ice ages on nurseries of the bat *Myotis myotis*: A mitochondrial and nuclear survey. *Molecular Ecology*, 2003, **12**: 1527–1540
- [18] Russell AL, Medellín RA, McCracken GF. Genetic variation and migration in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Molecular Ecology*, 2005, **14**: 2207–2222
- [19] Grant WAS, Bowen BW. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: Insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *Journal of Heredity*, 1998, **89**: 415–426
- [20] Liu D-S (刘东生), Shi Y-F (施雅风). Table of the Chinese quaternary stratigraphic correlation remarked with climate change. *Quaternary Sciences* (第四纪研究), 2000, **20**(2): 108–128 (in Chinese)
- [21] Voris HK. Maps of Pleistocene sea levels in Southeast Asia: Shorelines, river systems and time durations. *Journal of Biogeography*, 2000, **27**: 1153–1167
- [22] Jones G, Jacobs DS, Kunz TH, *et al.* Carpe noctem: The importance of bats as bioindicators. *Endangered Species Research*, 2009, **8**: 93–115
- [23] Shi Y-F (施雅风). A suggestion to improve the chronology of quaternary glaciations in China. *Journal of Glaciology and Geocryology* (冰川冻土), 2002, **24**(6): 687–692 (in Chinese)
- [24] Huang Z-G (黄镇国), Zhang W-Q (张伟强). On the amplitude of climatic fluctuation during quaternary in tropical China. *Tropical Geography* (热带地理), 2005, **25**(1): 1–9 (in Chinese)
- [25] Canals M, Atala C, Grossi B, *et al.* Relative size of hearts and lungs of small bats. *Acta Chiropterologica*, 2005, **7**: 65–72
- [26] Kurta A, Murray SW. Philopatry and migration of banded Indiana bats (*Myotis sodalis*) and effects of radio transmitters. *Journal of Mammalogy*, 2002, **83**: 585–589
- [27] Masing M. A long-distance flight of *Vespertilio murinus* from Estonia. *Myotis*, 1989, **27**: 147–150
- [28] Cryan PM, Bogan MA, Rye RO, *et al.* Stable hydrogen isotope analysis of bat hair as evidence for seasonal molt and long-distance migration. *Journal of Mammalogy*, 2004, **85**: 995–1001
- [29] Holland RA, Kirschvink JL, Doak TG, *et al.* Bats use magnetite to detect the earth's magnetic field. *PLoS One*, 2008, **3**: e1676

作者简介 由玉岩,女,1981年生,博士.主要从事动物生态学研究. E-mail: youyy351@163.com

责任编辑 肖红