

## MARINE INCURSION AS DRIVING FORCE OF BIODIVERSITY

YANG Lu, HOU Zhong-E, LI Shu-Qiang\*

Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

**Abstract** Marine incursion has been recognized as a major driving force of present biodiversity. Marine incursion is considered to be one of the most productive ‘species pumps’ due to its division and

coalescence effects. Here we review the evidence for marine incursions and discuss their evolutionary and biogeographic implications for biotas.

**Key words** Marine-derived lineages, dispersal barriers, habitat transitions, endemic biodiversity.

## 海侵驱动的生物多样性增加

杨璐 侯仲娥 李枢强\*

中国科学院动物研究所 北京 100101

**摘要** 海侵是指大量海水侵入到陆地。海水的侵入造成陆地内部隔离,海侵结束后被淹没的区域又重新连通,这一过程也导致物种分化。海侵因此被认为是物种源泉,是增加生物多样性的驱动力。本文综述了海侵事件在生物进化和生物地理学方面的意义。

**关键词** 海洋起源生物,扩散隔离,生境通道,特有种。

中图分类号 Q951

1988 年在北京海淀区的稻田中发现了日本板跳钩虾 *Platorchestia japonica* 的分布,由于跳钩虾主要分布在海岸线,因此笔者对此现象感到困惑。最近, Yang 等 (2013) 提出这一分布格局是由中新世东亚海侵引发的,主要论据是:陆生跳钩虾的海洋姐妹种分布在太平洋西岸。陆生跳钩虾是海洋潮间带物种的衍生类群,在系统发育树上嵌在海洋板跳钩虾内;依据分子钟技术的进一步推算认为,陆生跳钩虾与其海洋姐妹种的分歧时间在 1700 万年前,是由中新世海平面增高以及东亚大陆东部的陆地持续沉降引起的。这是东亚大陆海侵事件的第一个生物学证据,相关研究得到广泛关注。

海侵被认为是重要的物种源泉 (species pumps) 之一,对生物多样性的形成以及生物地理格局发挥着重要作用 (Webb, 1995; Valenti, 2011)。前期在南美、北美以及非洲都证实了海侵的存在 (Lovejoy 等, 1998; Lemmon 等, 2007; Wilson 等, 2008)。本文拟综述相关研究进展,以期引起对东亚海侵的关注。

## 1 海侵对淡水生物的影响

海侵导致水体盐度增加。对大多数淡水生物来说,盐度的微小变化都是重要的生理限制 (Bloom & Lovejoy, 2011)。生活在低海拔地区的淡水生物可能被迫迁徙到海拔高的地区,高海拔避难区最终产生较多的特有物种;某些种类“蜷缩”在原有凹陷环境,四周高地使其水文环境没有受海侵影响,有可能在多个凹陷之间形成异域物种。

高海拔地区作为海侵发生时生物的避难地,海侵结束后避难地保存的种群又扩张到海侵发生地,这个过程被称为博物馆假说 (museum hypothesis)。Hubert & Renno (2006) 通过分布在南美的脂鲤目 Characiformes 鱼类验证了“博物馆假说”。海侵发生时生物的驱避过程在系统发育树上表现为高原种类位于系统发育树的基部,与低海拔地区的种类形成祖裔关系。

## 2 海侵对陆生生物的影响

海侵对陆生生物也有影响。如海平面升高导致加勒比海与太平洋海水进入南美西北部热带平原地

\* Corresponding author, E-mail: lisq@ioz.ac.cn

This research was supported by the National Natural Science Foundation of China (31172049, 31025023). (国家自然科学基金 (31172049, 31025023) 项目资助)

Received 10 Sep. 2013, accepted 23 Sep. 2013.

区,导致森林和旱生植被之间产生隔离。海侵发生时未被淹没的地区如群岛一样散布在热带平原(岛屿假说, island hypothesis),成为许多特有生物分布区。Nores (2004) 按照等高线比较鸟类分布模式,认为鸟类在未淹没的地区相互隔离。南美热带雨林丰富的鸟类多样性则很可能是海侵等多种因素共同作用的结果。

海侵对两栖动物的影响也得到验证。海侵作为分化动力,南美毒蛙 *Dendrobates* spp. 在安第斯山东部形成了多个高原类群。线粒体基因估算的物种分歧时间与海侵历史相吻合 (Noonan & Wray, 2006)。Lemmon 等 (2007) 报道了北美大陆第 1 个海侵地质假设的生物学证据,发现北美蛙类 *Pseudacris* spp. 的分子系统学研究结果与海侵假说相符合。海侵引发的地理隔离导致新物种的出现,海侵结束后在原来的隔离区形成二次接触带。

海侵对植物也会造成地理阻隔。Antonelli 等 (2009) 研究了南美茜草科植物 (Rubiaceae) 受安第斯山脉隆起与始新世海侵共同影响的结果。南美西部的海道成为安第斯山北部与南部高山生物的扩散障碍,分割成独立的分布区。至中新世中期海道的消失,安第斯山脉出现了由北向南的生物扩散。生物祖先分布区重建与物种分歧时间估算的结果表明:海侵与安第斯山的隆起对南美茜草植物的分布格局起了重要的奠基作用。海道成为南北分布区的阻隔,在海侵结束后北部物种得以扩散至中部地区。中新世中期至后期,加勒比海在亚马逊北部的海侵也成为安第斯山、圭亚那高地之间的扩散阻隔。

如前所述,海侵正如陆地生物多样性“引擎”一样,作为陆生生物扩散的地理障碍,将物种原有的连续分布分隔为间断的分布,是异域物种形成的天然实验室 (Webb, 1995)。

### 3 海侵为海洋生物进入内陆提供通道

海侵使河口环境盐度逐渐降低,为一些海洋生物进入淡水提供了可能 (Tuomisto, 2007; Hoorn 等, 2010)。淡水生物体液的浓度对环境通常是高渗性的,吸收盐度而弥散水分;海洋生物体液的浓度对环境是低渗性的,通过食物、代谢获得水,各种泌盐组织排出多余的盐分。虽然某些淡水生物能够耐受低盐度的咸水环境,水体中的盐度影响生物的分布 (Smith & Bermingham, 2005)。

南美亚马逊流域拥有丰富的海洋起源生物 (marine derived lineages, MDLs),包括一些石首鱼 Sciaenidae、颌针鱼 Belontiidae、鯰科鱼 Engraulidae 等鱼类,海豚、海牛等哺乳动物,以及虾、蟹、软体

动物和各种海洋起源的寄生生物 (Lovejoy 等, 2006)。既然海洋生物在进入淡水环境时面临严峻的生理限制,那么这些海洋生物是如何进入亚马逊流域的呢? Roberts (1972) 认为海洋祖先直接通过海水进入亚马逊河的低洼地区。这一观点很难验证,因为不同物种的系统发育关系与生物地理格局很难有一致的结果。海洋生物可能在不同的时期侵入到不同的淡水水系。入侵事件与外部地质事件的区别在于入侵过程的随机性,在不同的生物类群中产生不同的系统发育关系与生物地理格局。另外如果受多次的入侵过程影响,某些特定的海洋起源生物类群可能不成为单系。

不少地质及孢粉学综合证据支持中新世加勒比海海侵假设,即中新世时期大量海水通过哥伦比亚、委内瑞拉的亚诺斯盆地 (Llanos Basin) 涌入亚马逊地区北部。Webb (1995), Lovejoy 等 (1998), Lovejoy 等 (2006) 假设海侵事件将海洋物种隔离于南美内陆地区。中新世加勒比海海侵假设的推论包括: 1) 海洋起源的内陆物种,其海洋姐妹类群的分布区域应该包括加勒比海、大西洋西岸 (中新世海侵通道); 2) 内陆淡水物种的起源时间应该与海侵时间相吻合; 3) 不同海洋起源的内陆生物应保留类似的生物地理格局特点。

中新世加勒比海海侵事件与亚马逊生物多样性关系的研究还包括对南美鱼类的研究。亚马逊地区的一些鲽形目 Pleuronectiformes、鲑形目 Tetraodontiformes 和鯰科鱼类 Engraulidae 都是海洋起源的类群。基于分子系统学分析与亚马逊地区古地理重建,Lovejoy 等 (1998) 认为淡水鱼中的某些海洋起源类群是中新世 (15~23 百万年前) 亚马逊北部地区海水侵入的产物。Lovejoy 等 (2006) 进一步证实,一些鲽形目 Pleuronectiformes、鲑形目 Tetraodontiformes 和鯰科鱼 Engraulidae 等,均具有对此地质事件一致的生物学响应,如淡水支系与太平洋-大西洋支系互为姐妹类群。这意味着单一起源的淡水生物由古地理分化事件产生,而不是随机的生物入侵形成。

海侵为海洋生物进入内陆提供了机遇,这一事件催生了亚马逊内陆的许多海洋起源类群。海洋起源的河豚有 4 属,间断分布在不同的江河流域中。第三纪地球高海平面引发了南美亚马逊、巴拉那河、亚洲长江及印度恒河流域海侵。晚第三纪海平面的下降,内陆大面积的河海沼泽地为海侵时迁入的海豚提供了广阔的水域环境,分别向各自不同的适应方向发展进化 (Hamilton 等, 2001)。

#### 4 海侵结束后对陆地生物的生态分化作用

海侵发生时成为陆地生物扩散的障碍,同时也是海洋生物进入内陆的通道。海侵对生物的生态影响在海侵结束后并没有停止,海侵的发生改变了当地的土壤特性与水质特点。海侵带来的局部环境变化,提高了环境的异质性,有助于激发和维持当地的陆生生物多样性(Wesselingh等,2006)。亚马逊西部地区的海退后,为陆生生物的种群建立与发展提供了广阔的陆上栖息地。随后,这片地势低洼地区的土壤异质性又促进了陆生生物的分化(Wesselingh,2006)。海侵带来的水质环境变化也导致了南美淡水鱼的物种分化。研究者对5种南美淡水石首鱼Sciaenidae进行了种间与种群水平的遗传学研究(Cooke等,2012)发现,广布种种群单倍型与水质颜色之间显著关联,种群结构依不同的水体环境存在显著区别。进一步的分析验证,海侵为海洋石首鱼祖先种适应淡水环境提供了机遇。海侵结束后(中新世晚期),随着现代亚马逊水系的形成,淡水石首鱼经历了快速的分化过程。亚马逊现代水系的形成很可能有助于该种的种群与分布范围扩张。另外,亚马逊庞大的河流水系具有复杂且不同的水文化学特性,这是石首鱼广布种种群之间基因交流的生态障碍。该研究阐释了内陆水体环境在海侵结束后的变化,通过生态选择激发水生生物多样性的作用机制。

#### 5 小结

海侵地质事件作为研究模型受到一些限制因素的影响,包括祖先分布区重建时会形成一些数据不明确的推论(Bloom & Lovejoy,2011)。随着各种新方法的出现与地质研究的充实,都将推进海侵事件对生物多样性与生物地理分布的影响研究。最近东亚大陆的海侵对生物多样性驱动作用的研究,为我国东部的生物地理研究,为我国特有物种多样性的起源开辟了新的研究思路(Yang等,2013)。受海侵这一地质事件的影响,内陆的海洋起源生物都保持着不同的生物学印迹。

致谢 承中国科学院海洋研究所李新正、沙忠利、山西师范大学安建梅、中国科学院动物研究所赵亚辉等专家学者审阅并提出宝贵意见,在此一并致谢!

#### REFERENCES

Bloom, D. D. and Lovejoy, N. R. 2011. The Biogeography of Marine Incursion in South America. In: Albert, J. S. and Reis, R. E. (eds.), *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. University of California Press, California. 137-144.

Cooke, G. M., Chao, N. L. and Beheregaray, L. B. 2012. Marine incursions, cryptic species and ecological diversification in Amazonia: the biogeographic history of the croaker genus *Plagioscion* (Sciaenidae). *Journal of Biogeography*, 39: 724-738.

Hamilton, H., Caballero, S., Collins, A. G. and Brownell, R. L. 2001. Evolution of river dolphins. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 268: 549-556.

Hoorn, C., Wesselingh, F. P., ter Steege, H., Bermudez, M. A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T. and Antonelli, A. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, 330: 927-931.

Hubert, N. and Renno, J. F. 2006. Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, 33: 1414-1436.

Lemmon, E. M., Lemmon, A. R. and Cannatella, D. C. 2007. Geological and climatic forces driving speciation in the continentally distributed trilling chorus frogs (*Pseudacris*). *Evolution*, 61: 2086-2103.

Lovejoy, N. R., Albert, J. S. and Crampton, W. G. R. 2006. Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences*, 21: 5-13.

Lovejoy, N. R., Bermingham, E. and Martin, A. P. 1998. Marine incursion into South America. *Nature*, 396: 421-422.

Noonan, B. P. and Wray, K. P. 2006. Neotropical diversification: the effects of a complex history on diversity within the poison frog genus *Dendrobates*. *Journal of Biogeography*, 33: 1007-1020.

Nores, M. 2004. The implications of Tertiary and Quaternary sea level rise events for avian distribution patterns in the lowlands of Northern South America. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 149-161.

Roberts, T. R. 1972. Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 143: 117-147.

Smith, S. A. and Bermingham, E. 2005. The biogeography of lower Mesoamerican freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, 32: 1835-1854.

Tuomisto, H. 2007. Interpreting the biogeography of South America. *Journal of Biogeography*, 34: 1294-1295.

Valentí, R. 2011. Neotropical biodiversity: timing and potential drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, 26: 508-513.

Webb, S. D. 1995. Biological implications of the middle Miocene Amazon seaway. *Science*, 269: 361-362.

Wesselingh, F. P. 2006. Miocene long-lived lake Pebas as a stage of mollusc radiations, with implications for landscape evolution in Western Amazonia. *Scripta Geologica (Leiden)*, 133: 1-17.

Yang, L., Hou, Z-E and Li, S-Q 2013. Marine incursion into East Asia: a forgotten driving force of biodiversity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280: 20122892.