

生命之树及其应用

鲁丽敏^{1,2} 孙 苗^{1,2} 张景博^{1,2} 李洪雷^{1,2} 林 立^{1,2}
杨 拓^{1,2} 陈 闽^{1,2} 陈之端^{1*}

1 (中国科学院植物研究所系统与进化植物学国家重点实验室, 北京 100093)

2 (中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 生命之树的概念由达尔文在1859年提出, 用以反映分类群的亲缘关系和进化历史。近30年来, 随着建树性状种类的多样化、数据量的快速增长以及建树方法的不断发展和完善, 生命之树的规模越来越大, 可信度也越来越高。分子生物学、生态学、基因组学、生物信息学及计算机科学等的快速发展, 使得生命之树成为开展学科间交叉研究的桥梁, 其用途日益广泛。本文综述了生命之树研究的历史和现状, 介绍了生命之树在以下几个方面的应用: (1)通过构建不同尺度的生命之树, 理解生物类群间的系统发育关系; (2)通过时间估算和地理分布区重建, 推测现存生物的起源和地理分布格局及其成因; (3)基于时间树, 结合生态、环境因子及关键创新性状, 探讨生物的多样化进程和成因; (4)揭示生物多样性的来源和格局, 预测生物多样性动态变化, 并提出相应的保护策略。最后, 本文评估了生命之树在目前海量数据情况下遇到的序列比对困难、基因树冲突、“流浪类群”干扰等建树难题, 并指出了构建“超大树”的发展趋势。

关键词: 生命之树, 系统发育, 基因树冲突, 生物地理, 生物多样性, 系统发育多样性

Tree of life and its applications

Limin Lu^{1,2}, Miao Sun^{1,2}, Jingbo Zhang^{1,2}, Honglei Li^{1,2}, Li Lin^{1,2}, Tuo Yang^{1,2}, Min Chen^{1,2}, Zhiduan Chen^{1*}

1 State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

2 Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: The term “Tree of Life” was first used by Charles Darwin in 1859 as a metaphor for describing phylogenetic relationships among organisms. Over the past three decades, the recognized tree of life has improved considerably in overall size and reliability due to an increase in diversity of character resources, a dramatic growth in useable data, and the development of tree-reconstruction methods. As a bridge connecting phylogeny, evolution and related disciplines, such as molecular biology, ecology, genomics, bioinformatics and computer science, the tree of life is increasingly widely used. In this paper, we review the history and progress of tree of life studies and focus on its application in the following fields: (1) the reconstruction of phylogenetic trees at different taxonomic hierarchies to understand phylogenetic relationships among taxa; (2) investigation of the origins of taxa and biogeographic patterns based on dating estimation and biogeographic reconstruction; (3) examination of species’ diversification and its causes by integrating dated trees, ecological factors, environmental variation and key innovations; (4) the study of the origin and patterns of biodiversity, predating biodiversity dynamics, and development of conservation strategies. Finally, we evaluate the difficulties from matrix alignment, gene tree incongruence and “rogue taxa” distraction in tree reconstruction due to massive increases of useable data and in the context consider “supertree” building in the future.

Key words: tree of life, phylogeny, gene tree incongruence, biogeography, biodiversity, phylogenetic diversity

收稿日期: 2013-07-22; 接受日期: 2014-01-06

基金项目: 国家自然科学基金国际(地区)合作交流项目(31061160184)和面上项目(31270268)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: zhidian@ibcas.ac.cn

1 生命之树简介

1.1 生命之树概念的提出和发展历史

生命之树(Tree of Life, 简称TOL)也称系统发育树(Phylogenetic Tree), 是指地球上的生命经历了38亿年的演化, 每一种生命形式都有其来源, 物种之间的关联及其进化历史就像是一棵树, 从单细胞的微生物到复杂的动物和植物, 每个物种都可以在这棵树上找到其最近缘物种和最近共同祖先, 或在根部, 或在主干, 或在某一个枝杈上。生命之树展现的是所有现存的以及绝灭的生物类群间的亲缘关系, 可以帮助我们理解生命的起源、各大门类生物的起源及其亲缘关系、生物进化的形式、现存生物多样性的存在方式和动态变化以及何种生物正处于灭绝的边缘。

尽管早在公元前600年的中国和公元前300年的古希腊, 人类就开始对生物进行分门别类, 且林奈在250年前就已尝试按照某些形态性状把生物排列起来(Linnaeus, 1753), 但建立在生物进化论基础上的生命之树概念则是由Darwin(1859)在其著作《物种起源》中首次明确提出的。生物进化论打破了“神创论”的束缚, 认为物种不是上帝创造的, 也不是固定不变的, 地球上的所有生命形式都是由其共同祖先逐渐进化而来的。如果所有的生命最终都可以追溯到同一个“根”上, 那么就不难想象整个生命世界就像一棵“树”, 每个物种都可以根据其最近的祖先找到它在这棵树上的位置。生命之树是《物种起源》中唯一的一幅插图, 达尔文结合该图对“物种”、“共同祖先”、“起源”、“竞争”、“自然选择”等概念进行了形象的阐述。最后他总结道: 枝桠上生长出新芽, 如果新芽足够健壮, 就会再分生出其他枝条遮盖四周较弱枝条, 巨大的“生命之树”随着时间不断进化出新的物种, 其中有的绝灭了, 有的存留至今。

既然生命之树的概念在150年前就已经提出了, 那么为何在最近的几十年才受到极大的关注? 这和系统与进化生物学的发展历史有关。在达尔文及其后很长的时期内, 人们一直利用形态性状来研究生物的分类、系统关系和进化过程, 并且从最初利用单个形态性状发展到后来采用多种性状进行研究。为了使分类学工作更为客观, 在20世纪50年代, 以Michener和Sokal为代表的学者提出了表征学

(phenetics)或数量分类学(numerical taxonomy)的概念(Michener & Sokal, 1957; Wiley *et al.*, 1991; Doolittle & Baptiste, 2007), 这些学者因此被称为表征学派。该学派采用数值方法对所研究类群的形态性状进行统计, 再借助统计学方法(如聚类分析)对这些数值进行客观的分析, 从而得出被研究类群之间的关系。这一方法为分类学提出了一个相对客观的理论框架, 但在性状的选择和描述过程中, 依旧无法避免主观因素的影响。更为重要的是, 该方法过分强调形态性状的相似性, 不能对性状在物种间的演化进行有效的分析(De Queiroz & Gauthier, 1992)。

基于Dobzhansky(1937)的思想, Hennig(1950)建立了分支分类学(Cladistics), Hennig及其追随者被称为分支学派。该学派强调研究类群的单系性(monophyly)和性状的同源性(homology), 对性状进行祖征(plesiomorphy)和衍征(apomorphy)的区分, 旨在重建一个单系类群的系统发育关系(也称谱系关系, phylogenetic relationship), 并通过分支图(cladogram)对类群关系进行展示(Richter & Meier, 1994; Doolittle & Baptiste, 2007)。区别于数量分类学, 分支分类学依赖实证法并严格遵循演化准则重建研究类群之间的关系, 而非根据形态相似性进行分门别类(De Queiroz & Gauthier, 1992)。可见, 具有演化思想的分支分类学为构建达尔文提出的生命之树提供了有效的研究手段。

20世纪60年代, 随着Sanger的蛋白质测序技术的成熟, 人们开始利用蛋白质序列差异来构建生物类群的系统发育关系, 如, 通过凝血纤维蛋白肽(blood-clotting fibrinopeptides)的氨基酸序列差异构建了脊椎动物的系统发育关系(转引自Doolittle, 1999), 利用线粒体细胞色素C蛋白研究了动物及真菌的系统发育关系(Fitch & Margoliash, 1967)。

1977年, Woese和Fox(1977)开创性地采用16S小亚基核糖体RNA的碱基序列构建了包括动物、植物和微生物的生命之树(Universal Tree of Life)。通过这棵树他们发现了古细菌域(Archaea), 并提出了对地球生命世界的三域划分, 即真细菌、古细菌、真核生物。与蛋白质和RNA序列相比, DNA序列具有更多的变异信息位点, 可以应用到更广泛的类群中。而后随着DNA测序和计算机技术的更新和发展, 重建生命之树的各种算法和软件不断涌现。在用于构建生命之树的分子数据选择上, 已经历了从单个

DNA片段、多DNA片段、质体或线粒体基因组到核基因组的发展。与形态性状相比,分子性状的变异在大尺度上(如界、门、纲、目、科)的同源性更易于区别,根据所研究的分类阶元的不同来选择相应的具有不同进化速率的分子片段,为准确构建包括更大范围类群的生命之树提供了可能,这使得生物分类、系统和进化领域进行大规模或大尺度的研究成为现实(Hillis *et al.*, 1994)。

目前,测序成本大幅度降低,序列数据海量增加。据统计,在GenBank数据库中,存储了上亿条DNA或蛋白序列,且这些序列每2–3年就会翻倍(Benson *et al.*, 2011)。因此,生命之树重建和基于生命之树而开展的研究正呈现出以下发展趋势: (1)大量的物种取样和更多的基因或DNA片段取样,并开始利用核基因组数据来构建大尺度的系统发育树(Bininda-Emonds, 2004; Cracraft & Donoghue, 2004; Hodkinson & Parnell, 2006); (2)利用基因组数据研究杂交/渐渗(hybridization/ introgression)、基因水平转移(horizontal gene transfer)和谱系筛选(lineage sorting)等因素对建树结果的影响,探讨基因树之间以及基因树与物种树之间的冲突(如Okuyama *et al.*, 2005; Sanderson & McMahon, 2007; Maureira-Butler *et al.*, 2008; Eaton & Ree, 2013); (3)分子生物学、生态学、基因组学、生物信息学、计算机科学等学科的快速发展和交叉综合,为构建全球范围的生命之树并深入挖掘其中的生命信息提供了前所未有的机遇和挑战。全球的科学家合作将能够建立一棵将所有现存的和灭绝的生物类群联系在一起的系统发育树。

总之,生命之树不仅能揭示生命的起源和生物类群间的亲缘关系,还可以阐明生物的地理分布式样、多样化进程、关键创新性状的演化等科学问题,从而为物种保护、生物多样性维持、环境改善等人类当前面临的严重问题提供科学依据和解决方案。

1.2 生命之树的类型

生命之树有很多分类方法。(1)根据拓扑结构是否置根可分为有根树(rooted tree)和无根树(unrooted tree)。有根树具有方向性,可以反映物种的共同祖先和性状的演化方向;无根树没有方向性(Yang, 2006)。(2)根据是否显示枝长可以用分支图(cladogram)和谱系图(phylogram)的形式来呈现。前者只表示亲缘关系而不表明分支长度,后者既表示亲缘关系,又显示分支长度。(3)根据建树所采用的

数据类型可分为形态树、分子树、分子形态联合树等。形态树是指根据类群形态性状构建的系统发育树,也是生命之树早期的划分形式(Sokal & Sneath, 1963; Sneath, 1995);分子树是近20–30年来生物学家根据DNA和蛋白质序列等分子数据所构建的系统发育树(Clegg, 1993; Williams *et al.*, 2012)。由于灭绝事件隐去了许多重要的进化痕迹,近年来有些科学家开始尝试结合化石证据构建分子形态联合树以探究特定类群甚至整个生物界完整的进化历史(Gatesy *et al.*, 2013)。(4)基于建树方法不同,有邻接(Neighbor Joining, NJ)树、最大简约树(Maximum Parsimony Trees, MPTs)、严格一致树(strict consensus tree)和多数一致树(majority consensus tree)等。这些树各有优缺点,应用时应根据类群和数据特点选择最优树或采用多种结果相互比较验证(Hall, 2005; Yang & Rannala, 2012)。(5)根据类群的分类阶元,可建立科、属、种水平以及居群水平的生命之树。(6)根据所反映的是物种间真实的进化关系还是某个基因的进化历史,又有物种树(species tree)和基因树(gene tree)之分。利用某一基因或者若干基因所承载的系统发育信息重建的系统发育树,称之为基因树,它代表了基因或者基因家族的进化历史;而反映物种间真实进化关系的系统发育树,称之为物种树,它代表了物种水平上的进化历史(Maddison, 1997)。由于物种的进化历史难以再现,因此我们很难获取绝对的物种树,只能利用现有的数据最大限度地缩小基因树与物种树间的差异。

随着测序技术的进步和越来越多的分子片段应用于系统发育重建,随之产生的基因组间、基因间的建树冲突成为系统发育研究中日益突出的问题(邹新慧和葛颂, 2008)。为此,生物学家们提出许多理论来解释这些冲突,如杂交/渐渗、基因水平转移和谱系筛选等,并创建了许多新的方法和模型以重建较为真实、可靠的系统发育关系(Liu, 2008; Burleigh *et al.*, 2011; Song *et al.*, 2012)。当然这并不说明物种树比基因树更重要,因为在研究多基因家族的进化时,基因树更有助于了解成员基因的进化历史和基因重复过程(Nei & Kumar, 2000)。

2 生命之树的应用

2.1 研究类群之间的亲缘关系

研究生物类群之间的亲缘关系一直以来都是

生命之树最直接和最根本的用途(陈之端和李德铎, 2013)。生命之树的发展历史就是人们利用不同手段研究生物类群间系统关系的过程。随着测序技术和生物信息技术的进步, 通过广泛地利用多源生物信息, 包括形态、化石、分子等数据, 建立所有有机体的生命之树已成为系统发育研究的重要方面(Morlon *et al.*, 2011)。例如, 自20世纪80年代以来, 根据形态性状, 完善的被子植物分类系统相继被提出(如Cronquist, 1988; Dahlgren, 1989; Takhtajan, 1997)。到了20世纪90年代, 人们开始利用分子数据, 特别是DNA序列, 来探讨被子植物各大类群之间的关系。随着植物分子系统学的快速发展, 系统学家针对被子植物大尺度的系统发育分析提出了APG系统, 并不断对其进行修订(APG, 1998; APG II, 2003; APG III, 2009); 同时也有大量针对目、科、属级水平的专门研究(Stevens, 2001; Wang *et al.*, 2009; Su *et al.*, 2012)。这些不同尺度的研究为重建生命之树积累了丰富的分子数据和理论借鉴。目前被子植物系统在目、科级水平上的框架基本稳定(Soltis *et al.*, 2011; 图1), 仅有部分类群的系统位置或内部关系不确定、支持率不高, 或根据不同基因组数据得出的拓扑结构不一致, 如第伦桃科(Dilleniaceae)、金虎尾目(Malpighiales)等(Soltis & Soltis, 2013)。

随着各类生物系统发育大框架的基本确立, 人们开始较多地关注生命之树中系统关系支持率不高或存在冲突的疑难类群, 如被子植物中的虎耳草目(Fishbein *et al.*, 2001; Jian *et al.*, 2008)、蔷薇类的COM分支(Zhu *et al.*, 2007; Qiu *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2012; Soltis & Soltis, 2013), 动物类群中的蜥蜴(Fu, 2000)、长尾猴(Guschanski *et al.*, 2013)等。目前已有不少探讨系统发育关系冲突原因及其解决方法的研究和综述(Maddison, 1997; Wendel & Doyle, 1998; Delsuc *et al.*, 2005; Degnan & Rosenberg, 2009)。Seelanan等(1997)根据冲突的显著与否, 将造成系统发育关系冲突的原因分为软冲突(soft incongruence)和硬冲突(hard incongruence)。软冲突主要包括人为因素和序列因素, 通常是由各种分析方法或实验设计(如取样不足)的缺陷所引起的数据异质性、系统发育信息“噪音”或非同源相似(homoplasy)而得出错误的基因树; 硬冲突一般出现在来自不同基因组的基因之间, 或者非连锁的核基因之间, 常常来自生物过程本身, 如杂交/渐渗、谱系筛选、基

因水平转移、基因重复/丢失、基因重组等(Rokas & Carroll, 2006; Galtier & Daubin, 2008; Degnan & Rosenberg, 2009; Simpson, 2012)。导致系统发育关系冲突的原因与对应的解决方案见表1。

2.2 研究生物地理分布格局及其形成历史

对地球上生物的扩散或迁移过程进行重建是生物学最基本的任务之一, 生物地理学就是研究生物在时间和空间上起源、分化和散布的学科。生命之树为生物地理学提供了新的研究思路。因为生命之树本来就包含着物种形成、分化和灭绝等信息, 例如, 生命之树上的各个节点反映了物种的分化和形成过程; 具有枝长的系统树代表了各类群的分化程度。因此, 如果给生命之树赋予时间和空间的度量, 就可以将物种在时间和空间上的演化过程更直观地展示出来。

在时间维度上, Zuckerkandl和Pauling(1965)提出了“分子钟”(molecular clock)的概念, 认为物种间DNA或蛋白质序列的差异和其分化时间遵从函数关系, 通过比较DNA或蛋白序列差异就能够估算出物种分化的时间。最初的分子钟分析是一种固定速率(one global rate)的严格分子钟(strict clock), 基于这种模型的分子钟假定整棵生命之树上各分支的演化速率相同。而自然界中生物的演化往往不遵守严格的分子钟, 个体世代的长短、新陈代谢水平差异、基因之间选择压差异及种群大小等因素都会导致类群间及基因间碱基替换速率的不同(Rutschmann, 2006)。松弛分子钟(relaxed clock)则允许生命之树各个支系之间的分子钟速率存在差异(Welch & Bromham, 2005), 可以更为合理地估算分化时间。

在空间维度上, 可以通过生命之树上现存类群(tips)的分布来推测各节点地理分布区的变化。在分支分类学出现之前, 生物地理学常根据物种的相似程度划分生物区系并推测物种的扩散历史(Wen *et al.*, 2013)。板块运动理论和分支分类学的兴起为生物地理学方法的发展提供了新视角。最初结合分支分类学的生物地理学研究认为具有相似分布范围和系统关系格局的不同类群应该经历了相似的生物地理历史过程, 故可通过比较不同物种的分布格局和系统关系推测其生物地理历史(Crisp *et al.*, 2011; Ronquist & Sanmartín, 2011; Wen *et al.*, 2013)。但物种分布区的形成是十分复杂的过程, 受

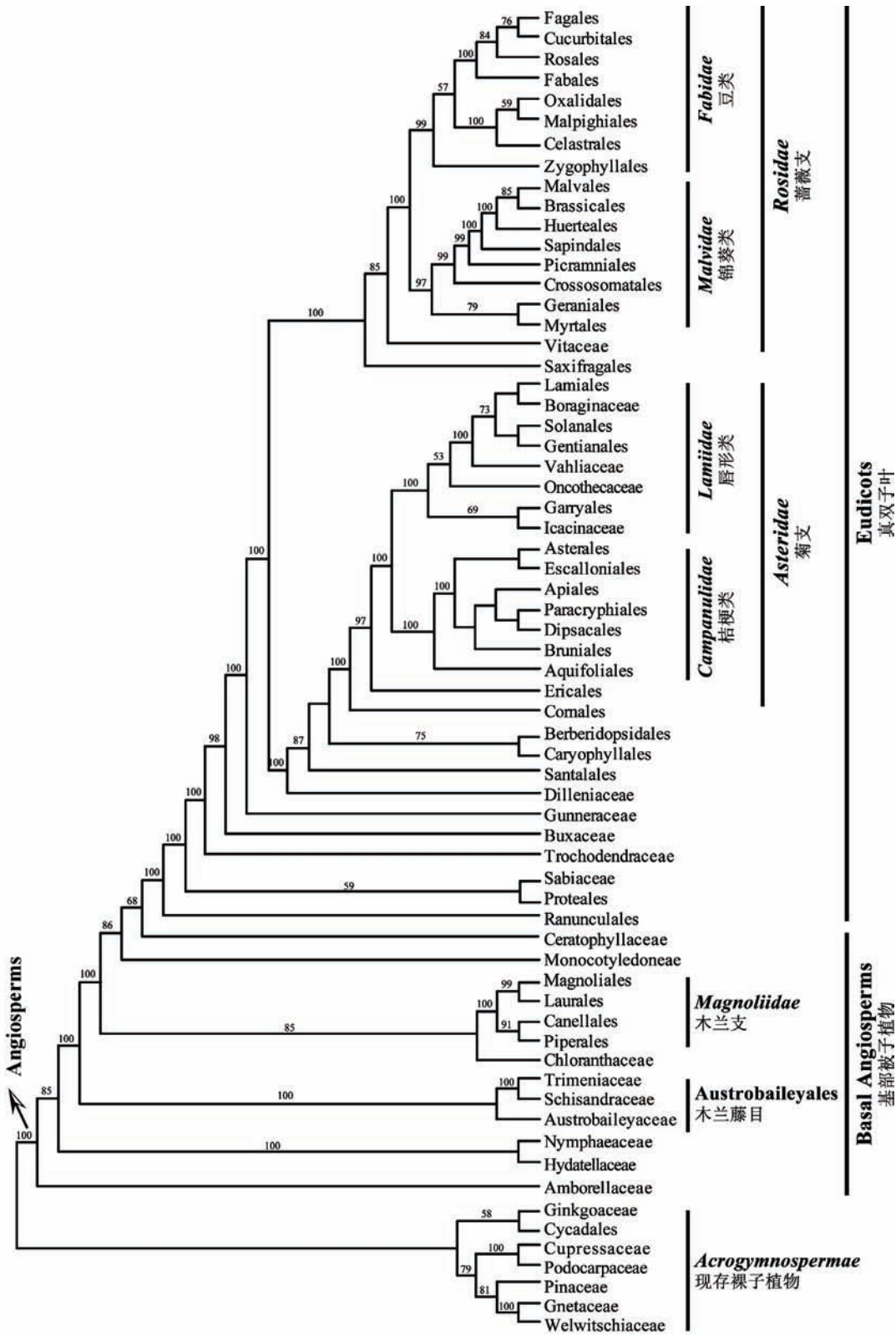


图1 被子植物目级水平的系统发育框架(根据Soltis *et al.*, 2011绘制)。图中的名称与范围与APG III (2009)和Cantino等 (2007)的系统一致; 枝上的数字表示最大似然法BS (bootstrap)支持率。

Fig. 1 Phylogenetic relationships of the angiosperms at the ordinal level (based on Soltis *et al.*, 2011). Names of the families, orders and other major clades follow APG III (2009) and Cantino *et al.* (2007). Numbers above branches are Maximum Likelihood bootstrap values.

表1 导致系统发育关系冲突的原因与解决方案

Table 1 Causes and resolutions for phylogenetic incongruences

冲突原因阐述		Description	解决方案	Solutions
软冲突(假冲突) Soft incongruence				
人为因素	Artificial factors	数据不足	Insufficient data	下一代测序技术; 系统发育基因组学; 取样代表性; 基因选择; 进化模型的选择 Next-generation sequencing technologies; phylogenomics; Taxon sampling; DNA regions selection; selection of substitution models
		取样偏差	Biased sampling	
		基因选择不当	Sub-optimized gene selection	
		测序错误	Sequencing errors	
序列因素	Sequencing factors	碱基组成成分偏差	Compositional bias	第三密码子排除; 氨基酸序列建树; RY编码; 快速进化位点移除; 一致网络分析法 3rd codon position exclusion; amino acid tree; RY coding; removing fast-evolving nucleotide sites; consensus networks
		长枝吸引	Long-branch attraction	
		进化速率异质性	Evolutionary rate heterogeneity	
		进化饱和	Evolutionary saturation	
硬冲突 Hard incongruence				
生物过程	Biological factors	快速辐射分化	Rapid diversification	最小遗传距离法; 融合法; 基因树简约法; 网状进化网络分析法 Minimum genetic distance method; coalescence-based methods; gene tree parsimony; reticulation networks
		杂交/渐渗	Hybridization/Introgression	
		不完全谱系筛选	Incomplete lineage sorting	
		基因水平转移	Horizontal gene transfer	
		并系基因	Paralogous genes	
		基因重复和/或丢失	Gene duplication and/or gene loss	
	基因重组	Gene recombination		

Box 1 利用生命之树研究类群之间亲缘关系的步骤:

(1)数据准备。目前,构建生命之树常用的数据包括形态数据和分子数据。形态数据主要通过对形态性状编码来获取;分子数据主要通过公共数据库(如GenBank; Benson *et al.*, 2011)下载或实验获取。选择合适的DNA片段对系统发育关系重建至关重要(De Queiroz *et al.*, 1995; Wendel & Doyle, 1998)。如果所选基因的进化速率太慢,提供的系统发育信息不足,系统发育关系可能得不到很好的解决;如果所选基因的进化速率太快,正确的系统发育信息常常会被大量的非同源相似信号淹没(Felsenstein, 1978)。

(2)序列拼接(assembly)。为了提高序列的准确性,往往需要对所测正反向序列进行拼接和校正,常用的拼接软件有Contig Express、Geneious (created by Biomatters, available at <http://www.geneious.com>)、Sequencher (Gene Codes Co., Ann Arbor, Michigan, U.S.A.)等。

(3)序列比对(alignment)。为了保证序列的同源性和所得系统发育关系的可靠性,需要对原始序列进行比对和校正。自动比对序列的软件包括Clustal (Thompson *et al.*, 1997; Larkin *et al.*, 2007)、MAFFT (Katoh *et al.*, 2002)、MUSCLE (Edgar, 2004)等;手工校对序列的软件有BioEdit (Hall, 1999)、Se-Al (Rambaut, 2002)、Geneious (created by Biomatters, available at <http://www.geneious.com>)等。

(4)模型选择(model selection)。在建树之前,通常要对矩阵的最佳模型进行评估。常用的软件有ModelTest (Posada & Crandall, 1998)、MrModelTest (Nylander, 2004)、jModelTest (Posada, 2008)等。ModelTest包含56种DNA替代模型,MrModelTest包含24种MrBayes中可用的模型,而jModelTest包含88种模型。熟悉各建树模型的优点与不足,根据数据特点有针对性地利用不同的模型,可以减少建树过程中出现的偏差(Yang & Rannala, 2012)。

(5)建树方法选择。当前最常用的建树方法有距离法、最大简约法(Maximum Parsimony, MP)、最大似然法(Maximum Likelihood, ML)和贝叶斯法(Bayesian Inference, BI) (Hall, 2008)。MP法认为进化历程中发生碱基替代次数最少的系统发育树为最优树(Fitch, 1971; Steel & Penny, 2000),常用的分析软件为PAUP*软件包(Swofford, 2003)。MP法由于不能对长枝的平行突变作出校正,可能会得到错误的拓扑结构。ML法基于碱基替代模型,认为似然值最大的系统发育树为最优树(Steel & Penny, 2000),常用的分析软件有GARLI、PHYML、RAXML (Stamatakis, 2006)等,目前应用较多的RAXML软件运算速度快、操作简单,使大矩阵建树成为可能。BI法采用与ML法一致的评分标准,但并不直接选取似然值最大的树,而是在马尔可夫链(Monte Carlo Markov Chain, MCMC)中取样,选取出现频率最高的系统发育树为最优树(Rannala & Yang, 1996; Mau *et al.*, 1999),常用的软件为MrBayes (Ronquist & Huelsenbeck, 2003; Ronquist *et al.*, 2012)。BI法通过后验概率(posterior probability, PP)来评估拓扑结构的可靠性,一般PP > 95%的分支可信度较高。相对于其他方法,BI法所得的多数一致树被认为更能真实反映类群间的系统关系(Hall, 2005)。

(6)树的显示与保存:常用的编辑和显示树图的软件有TreeView (Page, 1996)、FigTree (Rambaut, 2009)、MEGA (Tamura *et al.*, 2011)等。

到地质事件、气候因素、物种习性和偶然事件(如长距离传播等)的影响,要想客观准确地揭示生物地理历史的真实过程,就不能忽略形成现今分布格局的历史过程中可能发生的隔离、重复、扩散和灭绝等事件。利用统计学方法在生命之树上定位这些“事件”,即是生物地理重建的过程(Lamm & Redelings, 2009; Ronquist & Sanmartín, 2011)。

南水青冈属(*Nothofagus*)一直被视为理解南半球冈瓦纳大陆板块分裂过程的关键类群(Raven, 1996)。根据化石记录,该属植物在冈瓦纳大陆分裂前就已经出现并广泛分布于南半球(Cook & Crisp, 2005)。随着分子系统学的发展,许多研究利用叶绿体、线粒体及核基因序列重建了南水青冈属的系统关系(Martin & Dowd, 1993; Manos & Steele, 1997; Jordan & Hill, 1999; Li *et al.*, 2004),为该属的生物地理学研究提供了新的线索。分子钟结果显示,新西兰和澳大利亚的南水青冈物种分化大约发生于渐新世,晚于澳大利亚和南美洲物种的分化时间,这与新西兰约8,000万年前与冈瓦纳大陆分离,而澳大利亚和南美洲约3,500万年前才与冈瓦纳大陆分离的地质事件不符,说明长距离传播在该属的物种形成过程中发挥了更为重要的作用(Kodandaramaiah, 2010; Crisp *et al.*, 2011)。由此可见,南水青冈的生物地理学历史是极为复杂的过程,隔离在演化早期发挥了一定作用,而后伴随的多次长距离传播和灭绝事件是导致该属现存类群分布格局的重要因素(Manos, 1997; Knapp *et al.*, 2005; Kodandaramaiah, 2010; Crisp *et al.*, 2011)。

随着生物地理学理论和方法的发展,该领域研究的对象和关注的问题日益广泛,包括对某一特定类群散布和演化历史的研究,如探讨葡萄科(Vitaceae)乌荛莓属(*Cayratia*)在旧世界间断分布的成因(Lu *et al.*, 2013),探讨棕榈类植物形成全球热带地区间断分布的过程(Baker & Couvreur, 2013)以及鸟类在全球范围内分布区系的形成历史(Jetz *et al.*, 2012)。另外,也有研究关注不同地理区域间物种相似性及其形成历史,如讨论东亚和北美地区被子植物的相似性及两区域间物种的迁移历史等(Wen *et al.*, 2010)。

分子钟分析常用的软件有r8s (Sanderson, 2003)、MULTIDIVTIME (Thorne & Kishino, 2002;

Yang, 2004)、Beast (Drummond & Rambaut, 2007)、MCMCTree (Yang, 2007)、Phylobayes (Lartillot *et al.*, 2009)、treePL (Smith & O'Meara, 2012)等。r8s和treePL都基于罚分似然法(penalized likelihood)原理,要求用户提供带枝长的系统树。模拟分析显示这两个软件在处理大数据上均有良好表现,而专门针对大矩阵开发的treePL运算速度比r8s快得多(Smith & O'Meara, 2012)。基于贝叶斯算法的Phylobayes软件引入了更为丰富的核苷酸或氨基酸替代模型。MCMCTree软件是Yang(2007)开发的PAML软件包中的一个模块,其算法与MULTIDIVTIME相似,均通过综合贝叶斯方法及化石校正来对物种分化时间进行估算;不同之处在于确定化石标定时,MULTIDIVTIME采用“刚性”限界(“hard” lower and upper bounds),而MCMCTree考虑到化石的不确定性,采用“柔性”限界(“soft” bounds or arbitrary statistical distributions) (Yang, 2006)。Beast对计算能力要求较高,但具界面友好、引入了多种时间标定分布模型、考虑类群关系的不确定性等优点,目前应用最为广泛(Thomas & Ware, 2011)。Beast进行分子钟分析的主要步骤见Box 2。

常用的生物地理分布区重建软件有基于Dispersal-Vicariance Analysis (DIVA)模型的DIVA (Ronquist, 1997, 2001)、S-DIVA (Yu *et al.*, 2010)、Bayes-DIVA (Harris & Xiang, 2009)、RASP (Ali *et al.*, 2012),基于Dispersal-Extinction-Cladogenesis (DEC)模型的Lagrange (Ree & Smith, 2008),以及基于Fitch简约法的Mesquite(Maddison & Maddison, 2009)等。DIVA强调隔离分化对分布区变化的贡献大于扩散和灭绝事件。S-DIVA和RASP在DIVA的基础上进行了优化,S-DIVA可以进一步估算拓扑结构的不确定性对地理重建的影响,而RASP则整合了多种软件,可以对DIVA、Bayes-DIVA及DEC等算法进行实时比较。Mesquite常用于祖先形态性状重建,近年来由于算法(如Fitch简约法和最大似然法)的不断完善而在生物地理重建中被广泛应用。Lagrange不仅可以重建祖先节点的地理分布式样,还可以根据古地质或古环境事件调整分布区之间不同时期的扩散和灭绝事件的先验值,从而对扩散方向和扩散途径加以限制。Lagrange的使用方法见Box 3。

Box 2 Beast进行分子钟分析的主要步骤:

(1)在BEAUti中设置各种参数。在Data Partitions界面下载入nexus格式的数据矩阵; 点击Taxon Sets设置祖先节点; 在Site Models下选择替代模型; 在clock models中进行分子钟模型设置; 点击Trees设置起始树(starting tree)和Tree Prior; 点击Priors设置祖先节点的时间标定; 最后点击MCMC, 根据数据大小设置搜索链长度, 更改生成的文件名等。其中, 对生命之树进行标定的信息来源可分为4类:

(i)通过已知的替换速率将一个或多个分支的枝长转换成相关节点的时间(Weir & Schluter, 2008); (ii)通过相关类群化石出现的时间限制相关节点的最小时间; (iii)根据类群分布区的变化推测相关的地质事件, 再根据地质事件发生时间进行相关节点标定(Weir & Schluter, 2008); (iv)根据相关类群分子钟研究的结果进行二次标定。

目前化石标定应用最为广泛(Sauquet, 2013; Zhang *et al.*, 2013)。除了利用化石对相关节点进行最小时间限定外, 还需对生命之树进行一个最大时间的限定, 从而保证整个生命之树的所有节点在一个较为合理的时间尺度上评估。

(2)在Beast中执行BEAUti生成的文件。

(3)运算完成后将log文件导入tracer; 检查重要参数的ESS值, 如果小于200, 则需增加运算代数, 使分析达到平衡。

(4)在treeAnnotator中输入Beast生成的trees文件, 去掉25%的burnin后运算得到tree格式的时间树。

(5)在Figtree中查看结果, 可以展示时间中值或平均值、置信区间和后验概率等。

Box 3 Lagrange的使用方法:

(1)通过Lagrange Configurator平台(<http://www.reelab.net/lagrange/configurator/index>)输入nex格式的时间树, 导入或自行输入现存物种的分布信息, 根据类群设置相关参数, 在线生成python脚本。

(2)在自己电脑上运行python脚本。

(3)解读Lagrange生成的文本文件, 通过作图软件将每个祖先节点的分布区及概率展示在时间树上, 以直观地表达重建的地理分布信息。

2.3 研究生物多样化过程及其影响因素

具有时间标定的系统发育树(时间树)不仅可以揭示生物的地理分布格局和历史, 还可以关联各种地球环境因子以研究生物的起源和多样化过程(FitzJohn *et al.*, 2009; Benton, 2010; Hoorn *et al.*, 2010; Stadler, 2011)。近年来生命科学、地球科学、古气候和古地质学等多学科领域的交叉和渗透, 大大促进了生物多样化研究的发展(Near *et al.*, 2005; Wu *et al.*, 2012; Benton, 2013)。多样化分析不仅能够阐明生命演化过程所展现出的不同式样, 而且可以揭示参与塑造这一过程的诸多因素及生物对不同地质时期地质变迁和气候变化的响应(Donoghue, 2008; Gehrke & Linder, 2011)。

一个分类群物种多样性高可能是由物种的快速多样化(Haffer, 1969)、较低的灭绝速率(Stebbins, 1974)或古老支系多样性的长期积累造成的(Couvreux *et al.*, 2011)。目前有关物种快速多样化的研究多数归因于生态机会(ecological opportunity), 如气候变化、地质变化、栖息地和生境的转变及外

界生物因素等(Bouchenak-Khelladi *et al.*, 2009; Yoder *et al.*, 2010; Hou *et al.*, 2011; Schweizer *et al.*, 2011)。在生命演化过程中, 全球气候的变化常常导致新的生态系统的形成, 从而造成部分物种的绝灭和新物种的产生。如白垩纪晚期, 小行星撞击地球引起的全球变冷和光照不足等关键环境因素的改变致使陆地生态系统发生了巨大变化, 最终导致了著名的K-Pg Boundary生物大灭绝事件(Schulte *et al.*, 2010)。许多动、植物类群在K-Pg Boundary之后占据了空白生态位, 发生了辐射进化, 从而形成了现今的多样化格局。O’Lear等(2013)认为白垩纪晚期恐龙的绝灭、地球环境的变化及食谱的变化促进了有胎盘类哺乳动物在K-Pg Boundary之后发生快速辐射。Töpel等(2012)的研究认为古新世以来, 北美地区的气候变化促进了蔷薇科(Rosaceae)植物的快速多样化。近年来也有利用某一植被类型指示成分的多样化来探讨该植被类型的起源与演化的研究。如: De-Nova等(2012)对裂榄属(*Bursera*)的研究发现, 中美洲季节性干旱森林的演化与中新世气候

的干旱密切相关; Wang等(2012)通过研究热带雨林指示植物防己科(Menispermaceae)的起源和多样化, 推测现代热带雨林于约6,500万年前在3个热带区域几乎同时出现。

生物类群所栖息的生态环境的变化是物种的快速多样化所必需的外因条件, 然而外界环境的剧变并不能直接导致物种的快速多样化, 类群本身还必须通过进化创新来响应环境的变化(Renaud *et al.*, 2005; Blackledge *et al.*, 2009; Burbrink *et al.*, 2012; Puzey *et al.*, 2012)。只有阐明了关键创新和生态机会之间的相互联系, 才能真正理解物种多样性的进化历史或动态变化规律。生命之树是连接生物自身与外界环境的桥梁。在探讨协同演化的问题时需要比较两棵树(如宿主和寄主, 植物和传粉者)的分化时间, 才能确定两者之间是否真的存在着协同演化关系(Cruaud *et al.*, 2012)。基于生命之树的形态性状重建发现, 毛茛科(Ranunculaceae)耬斗菜属(*Aquilegia*)植物蜜腺距的长度和弯曲式样与传粉者密切相关, 随着传粉者从蜂类到蜂鸟、天蛾的转变, 其距的长度也呈现伸长的趋势; 此外, 花被的颜色和花的生长方向也随着传粉者的偏好而不同。正是由于发展了创新性状来适应不同的传粉者和生境, 耬斗菜属植物在北美才发生了快速多样化(Hodges & Derieg, 2009; Kramer, 2009)。

目前, 生物多样化分析主要基于Birth-death模型。该模型假定物种在固定时间间隔内以恒定的概率发生分化与灭绝(Nee, 1994), 通过基于似然值的模型分析来判断物种的多样化速率是否发生改变(Rabosky, 2006a)。相关分析软件主要包括R语言平台下的APE (Paradis, 2004)和LASER (Rabosky, 2006b)软件包等。在多样化研究中, 取样缺失是一个普遍存在的问题。目前有许多方法致力于研究不同程度取样缺失情况下如何正确评估生物多样化(Magallón & Sanderson, 2001)。其中R语言平台下的MEDUSA软件包在解决取样缺失和优化分析结果方面均有良好表现, 成为当下的主流分析方法(Alfaro *et al.*, 2009)。目前更多的研究倾向于探寻影响生物多样化的内因与外因, 相应的模型和分析手段也在迅速发展。在R语言环境下的diversitree软件包能综合分析性状、地理分布等因素与生物多样化速率的关系, 有助于进一步阐明生物多样化的规律(Maddison *et al.*, 2007; Goldberg *et al.*, 2011)。

2.4 在生物多样性理论研究和保护方面的应用

生物多样性是生物与环境形成的生态复合体以及与此相关的各种生态过程的总和, 重要的有遗传多样性、物种多样性和生态系统多样性三个层次(Hawksworth, 1996)。近年来, 中国在生物多样性研究领域取得了重要进展(马克平, 2013), 如对于中国特有木本种子植物多样性的研究(如Huang *et al.*, 2012), 基于代谢理论(Metabolic Theory of Ecology)对物种多样性分布规律的解释(如王志恒等, 2009; Wang *et al.*, 2009), 以及对中国山地生物多样性分布格局的研究(Tang *et al.*, 2006)。然而, 生物多样性在不同区域丰富度的变化不仅受到该区域的生态环境和历史地理因素(包括隔离、保存、迁移和绝灭)的深刻影响, 而且与生物类群的系统发育和进化过程密切相关。对于物种不均匀分化程度较强的地区, 在解释气候生态因子与生物多样性之间的关联度时, 就要充分考虑到进化过程的影响(Francis & Currie, 2003)。如中国东喜马拉雅和横断山地区在1,000万年内迅速抬升, 导致物种的快速分化, 对生物多样性格局产生了巨大影响。

由于物种在科水平上的分化时间比在属和种水平上的分化时间长, 因此, 在不同的分类阶元上, 环境因子对生物多样性的解释能力也存在差异。在科水平上, 大尺度环境的解释能力要强于属、种水平(Mao, 2013)。传统的生物多样性研究一般都聚焦在物种丰富度上, 但是由于在系统进化上比较孤立的物种通常携带有更多稀有的基因和生物性状, 因此人们有时很难对基于物种数量的生物多样性作出正确评估和量化(Vane-Wright *et al.*, 1991; Rosauer & Moors, 2013)。此外, 并不是每一个物种或者类群(或地域)都需要同等程度的保护, 这就要求人们寻找合理有效的方法对物种的分类等级和特异性进行分辨和排序(Vane-Wright *et al.*, 1991; Faith, 1992)。因此, 当前的生态学研究迫切需要通过系统树和时间树了解群落中物种间的进化关系及多样性格局的形成时间; 系统发育研究也希望引入生态因子及相关分析方法, 结合关键创新来探讨生物多样性的成因。生命之树为学科间的综合研究提供了很好的平台, 使得人们能从一个全新的角度理解生物多样性, 并为今后生物多样性的维持和保护提供新的指标。

近十年来, 基于生命之树框架的系统发育多样

性(phylogenetic diversity, PD)研究备受关注(Mace *et al.*, 2003; Santamaria & Mendez, 2012; Winter *et al.*, 2013)。系统发育多样性也称作进化多样性(evolutionary diversity), 是基于系统发育关系(或物种的进化历史)衡量物种间距离, 对某一特定关联类群进化的独特性或基因和功能的多样性进行评估的重要指标(Hartmann & Andre, 2013; Winter *et al.*, 2013)。对于有限的保护资源来说, 系统发育多样性保护策略比盲目地汇集或单纯保护特有物种的数量更有效(Faith, 1992)。系统发育多样性不仅能提供许多物种多样性无法反映的重要信息, 还可以准确评估和预测生态系统的稳定性, 对于未来生物多样性中心的确定具有重要指导意义(Vane-Wright *et al.*, 1991; Faith, 1992)。根据物种的分类阶元, 可以建立科水平(APG, 1998; APG II, 2003; APGIII, 2009)、属水平(Wang *et al.*, 2009; 苏俊霞, 2012)、种水平(DNA条形码)及居群水平的生命之树(任保青和陈之端, 2010)。不同层次生命之树的构建将为全面评估与预测生物多样性提供更好的平台。

目前, 已经有不少学者依据系统发育多样性指数对部分生物多样性热点地区展开了研究, 并提出一系列相关的分析方法(Redding & Mooers, 2006; Cadotte *et al.*, 2010)。例如, 南非好望角有明显的东西部植被分区界限, 在西部, 由于全年降雨(包括冬季), 其植被覆盖度是东部的两倍之多, 在物种丰富度上极具优势。Forest等(2007)利用*rbcL*序列重建了好望角735属本土特有物种的生命之树, 发现物种数量丰富和类群多样的区域在系统发育多样性上不一定占优势。因此, 在制定生物多样性保护策略时不仅要依据物种丰富度, 还要考虑生物在基因和功能等方面特有的进化属性。另外, 在系统发育多样性指数(Faith, 1992)和进化特异性指数(Isaac *et al.*, 2007)的基础上, 系统发育特有性指数(Rosauer *et al.*, 2009)和地理空间权重进化特异性指数(Cadotte *et al.*, 2010)分别被提出, 完善了生物多样性的评估指标。

利用生命之树来解释群落中物种组成和共存机制是生物多样性研究领域一个新的生长点, 这一交叉学科被称为群落系统发育学或系统发育群落生态学(Phylogenetic Community Ecology, 米湘成等, 2013)。对于影响现存群落物种共存格局的因素, 生态学者关注最多的是生境过滤(habitat filtering)、

竞争排除、随机灭绝等, 直到Webb等(2002)提出系统发育群落生态学的概念之后, 人们才开始利用系统发育途径来探讨物种共存和生物多样性的维持机制(葛学军, 2013), 其中物种生态位的系统发育保守性(phylogenetic niche conservatism, PNC)奠定了从群落系统发育角度出发研究物种共存机制的理论基础(Wiens & Graham, 2005; Donoghue, 2008), 且相关研究也证实了群落系统发育格局对物种共存的影响(Kemmel & Hubbell, 2006; Silvertown *et al.*, 2006)。另一方面, 生态相关性状的系统发育保守性近来也引起人们的极大兴趣(葛学军, 2013), 如Zhang等(2011)对中国境内98个样点618种树木的木材性状进行了研究, 发现11个性状的空间分布格局均与系统发育相关, 受到生境和系统发育的共同影响。

群落生态学与进化生物学的融合为理解群落物种组成和多样化格局提供了新的角度(米湘成等, 2013)。Mi等(2012)对亚洲、美洲温带和热带地区的15个森林动态样地的长期观测和分析发现: 在6个干扰较小的森林(gap-dominated forest)中, 稀有种具有较高的系统发育多样性指数, 与优势种关系较远, 这种结果支持生态位分化(niche differentiation)假说, 说明稀有种在时空上多样的生态位使其获得了与优势种共存的机会; 而在6个干扰较大的森林(disturbance-dominated forest)和3个干扰较小的森林中, 稀有种的系统发育多样性指数相对较低, 与优势种关系较近, 该结果支持生境过滤在群落的构建中起主导作用的观点。Pei等(2011)利用*matK*、*rbcL*和*trnH-psbA*对广东鼎湖山20公顷大样地183个木本植物的群落系统发育关系重建的结果表明: 近缘物种倾向于在低海拔山谷生境共存, 生境过滤在群落构建中起主导作用; 在陡坡及山脊生境, 群落由远缘物种组成, 物种间的竞争排斥在群落构建中起主导作用。这些研究对于生物多样性保护政策的制定和可持续发展战略的实施具有重要指导意义, 也可用来预测全球变化对群落物种组成的影响(Graham & Fine, 2008; Cavender-Bares *et al.*, 2009)。

用于系统发育多样性分析的常用软件有Biodiverse(Laffan *et al.*, 2010)和基于R语言的Picante软件包(Kemmel *et al.*, 2010)等。计算系统发育多样性指数通常需要进化树、物种名称、地理分布、物种性状等数据, 分析过程常需要建立模型和

进行统计检验。Picante可以方便地导入来自其他软件的数据,且可以与R其他软件包(如Phylocom, Webb *et al.*, 2008)整合使用,最重要的是,除了系统发育多样性指数外, Picante还可以计算其他很多种指数,如系统发育beta多样性指数、Comdist (地点A与B内部物种两两之间系统发育距离的平均值)、Phylosor (地点A与地点B内部物种共有枝长占总枝长的比值)等。目前,系统发育多样性研究的许多模型和算法还处于摸索阶段,该领域最新的模型和统计方法几乎都是在R中实现的。

在系统发育群落生态学中,简易的群落系统发育关系可以通过在线软件PhyloMatic获取(Webb & Donoghue, 2005)。该软件基于APG系统,使用时只需要输入物种名录,即可方便快速地得到这些物种的系统发育树。但APG系统仅在科的水平上提供被子植物系统发育树,数据量有限,当群落中同属甚至同科的物种较多时,它们将形成多歧分支(polytomies),因此系统树的分辨率较低(葛学军, 2013)。随着植物DNA条形码技术的发展,最近的研究采用DNA条形码序列构建群落内物种的系统发育树,且树的分辨率和可靠性优于PhyloMatic建树(Kress *et al.*, 2009; Pei *et al.*, 2011; 裴男才等, 2011; 裴男才, 2012)。

3 展望

3.1 超大树构建方法的革新

由于测序技术的快速发展,尤其是二代测序技术(如Roche 454, Illumina Solexa, ABI SOLiD)的日益成熟,大规模分子数据的获取已经不再是进行系统发育分析的难题,因此系统学领域对大尺度系统发育树的构建也逐渐关注(Bininda-Emonds, 2004; Cracraft & Donoghue, 2004; Hodkinson & Parnell, 2006)。基于大量物种取样所进行的系统发育研究已经解决了许多进化上的问题,例如类群的起源、快速辐射以及多样化过程等(Bininda-Emonds *et al.*, 2007; Christin *et al.*, 2008; Magallón & Castillo, 2009; Springer *et al.*, 2012)。目前,构建超大数据系统发育树主要有两类方法:超树方法和超矩阵方法(Sanderson *et al.*, 1998; De Queiroz & Gatesy, 2007)。超树方法利用一系列基于不同基因、具有部分共同物种的基因树,得到最终的物种树;而超矩阵方法直接将各类数据整合为“supermatrix”而构建物种树,

目前得到了更广泛的应用(Marjoram & Tavaré, 2006)。

以超矩阵为主要手段的系统学研究取得了丰硕的成果,但同时研究中也出现了一些问题:(1)多序列比对困难。超矩阵中序列的来源十分广泛,序列间显著的长度差异和遗传距离差异给多序列比对造成了困难。已经有许多研究致力于解决这一问题,如:在蛋白质水平进行分析(Driskell *et al.*, 2004);只将相似序列进行比对,以控制序列间的异质性(McMahon & Sanderson, 2006)。(2)基因树与物种树的冲突。通常超矩阵方法假设所有基因都经历了相同的进化历程。然而,由于杂交、基因水平转移和基因重复等原因,这个假设并不总是符合实际情况(Maddison, 1997)。(3)在超矩阵中,存在一些被称为“流浪类群”(rogue taxa)的物种,它们的系统位置对于树的似然值等评价标准影响很小,在多次重复分析中其系统位置并不固定(Sanderson & Shaffer, 2002)。导致流浪类群出现的原因主要有错误鉴定、信息位点稀少等原因。一些研究表明,移除“流浪类群”有助于提高系统发育树的可靠性(Thorley & Wilkinson, 1999; Thomson & Shaffer, 2010)。(4)取样缺失。在大尺度下的系统发育研究,不同程度的取样缺失是一个普遍现象。许多研究表明,在取样不完全的情况下,超矩阵方法可能对系统发育关系产生错误的估计(Kearney & Clark, 2003; Degnan & Rosenberg, 2009),而在这种情况下,超树得出的结果通常更为精确(Salamín *et al.*, 2002; Bininda-Emonds *et al.*, 2007; Degnan & Rosenberg, 2009)。系统发育基因组学(Phylogenomics)对计算能力和分析方法提出了新的挑战(Soltis *et al.*, 2009; Soltis & Soltis, 2013)。

3.2 生命之树的广泛应用

除了在系统发育、生物地理、生物多样化和生物多样性保护等方面的应用之外,生命之树还具有一定的教育、文化、娱乐和美学价值。在生物多样性的教学和科普过程中,一棵完整的生命之树有着不可替代的作用,其直观、可视性与宏大的背景有助于科学家走出象牙塔,与公众进行更广泛、深入的交流,使公众对系统与进化生物学的理解不仅局限于对生物名称和进化论的浅显认知,更趋向于了解并追踪系统与进化生物学的发展及应用。生命之树的文化价值也是不容忽视的。孔子的“诗教”理论

提到读诗可以“多识于鸟兽草木之名”，体现的就是我国文化自古以来倡导人与自然和谐共存的精神。通过生命之树的相关研究，结合科学技术史学的证据，我们可以从别样的角度理解人类认识自然的文化进程，所谓“寻根达杪”以求“十分之见”矣。在物质文明高速发展，精神文明和生态文明共同进步的今天，公众的精神追求日益提高，追求返璞归真，寄情于山水之间。以生命之树为框架搭建的信息平台，包含着物种描述、照片、食/药用价值、地理分布诸多条目。这些海量的信息结合多媒体终端随时随地丰富、快速地呈现，让对生物感兴趣的人在获取知识的同时，对生命展示出的美有更深刻的认识；在获得身心愉悦的同时，对这个神奇的地球和浩瀚的宇宙发出由衷的赞叹“仰观宇宙之大，俯察品类之盛，所以游目骋怀，足以极视听之娱，信可乐也”。

致谢： 特别感谢中国科学院华南植物园葛学军研究员、中国林业科学院黄继红博士、中国科学院植物研究所米湘成博士和四川农业大学姚入宇提供宝贵修改建议。

参考文献

- Alfaro ME, Santini F, Brock C, Alamillo H, Dornburg A, Rabosky DL, Carnevale G, Harmon LJ (2009) Nine exceptinoal radiations plus high turnover explain species diversity in jawed vertebrates. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **106**, 13410–13414.
- Ali SS, Yu Y, Pfosser M, Wetschnig W (2012) Inferences of biogeographical histories within subfamily Hyacinthoideae using S-DIVA and Bayesian binary MCMC analysis implemented in RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies). *Annals of Botany*, **109**, 95–107.
- APG (1998) An ordinal classification for the families of flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **85**, 531–553.
- APG II (2003) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **141**, 399–436.
- APG III (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **161**, 105–121.
- Baker WJ, Couvreur TL (2013) Global biogeography and diversification of palms sheds light on the evolution of tropical lineages. I. Historical biogeography. *Journal of Biogeography*, **40**, 274–285.
- Benton MJ (2010) The origins of modern biodiversity on land. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **365**, 3667–3679.
- Benton MJ (2013) Origins of biodiversity. *Palaeontology*, **56**, 1–7.
- Benson DA, Karsch-Mizarchi I, Lipman DJ, Ostell J, Sayers EW (2011) GenBank. *Nucleic Acids Research*, **39**, D32–D37.
- Bininda-Emonds ORP (2004) *Phylogenetic Supertrees: Combining Information to Reveal the Tree of Life*. Kluwer Academic Publishing, Dordrecht.
- Bininda-Emonds ORP, Cardillo M, Jones KE, MacPhee RDE, Beck RMD, Grenyer R, Price SA, Vos RA, Gittleman JL, Purvis A (2007) The delayed rise of present-day mammals. *Nature*, **446**, 507–512.
- Blackledge TA, Scharff N, Coddington J, Szűts T, Wenzel J, Hayashi C, Agnarsson I (2009) Reconstructing web evolution and spider diversification in the molecular era. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **106**, 5229–5234.
- Bouchenak-Khelladi Y, Verboom GA, Hodkinson TR, Salamin N, Francois O, Chonghaile GN, Savolainen V (2009) The origins and diversification of C₄ grasses and savanna-adapted ungulates. *Global Change Biology*, **15**, 2397–2417.
- Burbrink FT, Ruane S, Pyron RA (2012) When are adaptive radiations replicated in areas? Ecological opportunity and unexceptional diversification in West Indian dipsadine snakes (Colubridae: Alsophiini). *Journal of Biogeography*, **39**, 465–475.
- Burleigh JG, Bansal MS, Eulenstein O, Hartmann S, Wehe A, Vision TJ (2011) Genome-scale phylogenetics: inferring the plant tree of life from 18,896 gene trees. *Systematic Biology*, **60**, 117–125.
- Cadotte MW, Jonathan Davies T, Regetz J, Kembel SW, Cleland E, Oakley TH (2010) Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters*, **13**, 96–105.
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PV, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, **12**, 693–715.
- Chen ZD (陈之端), Li DZ (李德铎) (2013) On Barcode of Life and Tree of Life. *Plant Diversity and Resources* (植物分类与资源学报), **35**, 675–681. (in Chinese with English abstract)
- Christin PA, Besnard G, Samaritani E, Duvall MR, Hodkinson TR, Savolainen V, Salamin N (2008) Oligocene CO₂ decline promoted C₄ photosynthesis in grass. *Current Biology*, **18**, 37–43.
- Clegg MT (1993) Chloroplast gene sequences and the study of plant evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **90**, 363–367.
- Cook LG, Crisp MD (2005) Not so ancient: the extant crown group of *Nothofagus* represents a post-Gondwanan radiation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**, 2535–2544.

- Couvreux TLP, Forest F, Baker WJ (2011) Origin and global diversification patterns of tropical rain forests: inferences from a complete genus-level phylogeny of palms. *BMC Biology*, **9**, 44.
- Cracraft J, Donoghue MJ (2004) *Assembling the Tree of Life*. Oxford University Press, Oxford.
- Crisp MD, Treweek SA, Cook LG (2011) Hypothesis testing in biogeography. *Trends in Ecology and Evolution*, **26**, 66–72.
- Cronquist A (1988) *The Evolution and Classification of Flowering Plants*, 2nd edn. New York Botanical Garden, New York.
- Cruaud A, Rønsted N, Chantarasuwan B, Chou LS, Clement WL, Couloux A, Cousins B, Genson G, Harrison RD, Hanson PE (2012) An extreme case of plant–insect codiversification: figs and fig-pollinating wasps. *Systematic Biology*, **61**, 1029–1047.
- Dahlgren G (1989) An updated angiosperm classification. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **100**, 197–203.
- Darwin C (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.
- De-Nova JA, Medina R, Montero JC, Weeks A, Rosell JA, Olson ME, Eguiarte LE, Magallón S (2012) Insights into the historical construction of species-rich Mesoamerican seasonally dry tropical forests: the diversification of *Bursera* (Burseraceae, Sapindales). *New Phytologist*, **193**, 276–287.
- Degnan JH, Rosenberg NA (2009) Gene tree discordance, phylogenetic inference and the multispecies coalescent. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**, 332–340.
- Delsuc F, Brinkmann FH, Philippe H (2005) Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life. *Nature Reviews Genetics*, **6**, 361–375.
- De Queiroz K, Gauthier J (1992) Phylogenetic taxonomy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **23**, 449–480.
- De Queiroz A, Donoghue MJ, Kim J (1995) Separate versus combined analysis of phylogenetic evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **26**, 657–681.
- De Queiroz A, Gatesy J (2007) The supermatrix approach to systematics. *Trends in Ecology and Evolution*, **22**, 34–41.
- Dobzhansky TG (1937) *Genetics and the Origin of Species*. Columbia University Press, New York.
- Donoghue MJ (2008) A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **105**, 11549–11555.
- Doolittle WF (1999) Phylogenetic classification and the universal tree. *Science*, **284**, 2124–2128.
- Doolittle WF, Bapteste E (2007) Pattern pluralism and the Tree of Life hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **104**, 2043–2049.
- Driskell AC, Ane C, Burleigh JG, McMahon MM, O'Meara BC, Sanderson MJ (2004) Prospects for building the tree of life from large sequence databases. *Science*, **306**, 1172–1174.
- Drummond AJ, Rambaut A (2007) BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, **7**, 214.
- Eaton DAR, Ree RH (2013) Inferring phylogeny and introgression using RADseq Data: an example from flowering plants (*Pedicularis*: Orobanchaceae). *Systematic Biology*, **62**, 689–706.
- Edgar RC (2004) MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, **32**, 1792–1797.
- Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, **61**, 1–10.
- Felsenstein J (1978) Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Zoology*, **27**, 401–410.
- Fishbein M, Hibscher-Jetter C, Soltis DE, Hufford L (2001) Phylogeny of Saxifragales (Angiosperms, Eudicots): analysis of a rapid, ancient radiation. *Systematic Biology*, **50**, 817–847.
- Fitch WM, Margoliash E (1967) Construction of phylogenetic trees. *Science*, **155**, 279–284.
- Fitch WM (1971) Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology*, **20**, 406–416.
- FitzJohn RG, Maddison WP, Otto SP (2009) Estimating trait-dependent speciation and extinction rates from incompletely resolved phylogenies. *Systematic Biology*, **58**, 595–611.
- Forest F, Grenyer R, Rouget M, Davies TJ, Cowling RM, Faith DP, Balmford A, Manning JC, Proches S, der Bank M, Reeves G, Hedderson TAJ, Savolainen V (2007) Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature*, **445**, 757–760.
- Francis AP, Currie DJ (2003) A globally consistent richness–climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist*, **161**, 323–336.
- Fu J (2000) Toward the phylogeny of the family Lacertidae—why 4708 base pairs of mtDNA sequences cannot draw the picture. *Biological Journal of the Linnean Society*, **71**, 203–217.
- Galtier N, Daubin V (2008) Dealing with incongruence in phylogenomic analyses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **363**, 4023–4029.
- Gatesy J, Geisler JH, Chang J, Buell C, Berta A, Meredith RW, Springer MS, McGowen MR (2013) A phylogenetic blueprint for a modern whale. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **66**, 479–506.
- Ge XJ (葛学军) (2013) Community phylogeny and DNA barcoding. In: *Frontier in Plant DNA Barcoding* (植物DNA条形码前沿探讨) (ed. Shen AM (沈爱民)), pp. 11–21. China Science and Technology Press, Beijing. (in Chinese)
- Gehrke B, Linder HP (2011) Time, space and ecology: why some clades have more species than others. *Journal of Biogeography*, **38**, 1948–1962.
- Goldberg EE, Lancaster LT, Ree RH (2011) Phylogenetic inference of reciprocal effects between geographic range evolution and diversification. *Systematic Biology*, **60**, 451–465.
- Graham CH, Fine PV (2008) Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, **11**, 1265–1277.

- Guschanski K, Krause J, Sawyer S, Valente LM, Bailey S, Finstermeier K, Sabin R, Gilissen E, Sonet G, Nagy ZT, Lenglet G, Mayer F, Savolainen V (2013) Next-generation museomics disentangles one of the largest primate radiations. *Systematic Biology*, **62**, 539–554.
- Haffer J (1969) Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, **165**, 131–137.
- Hall TA (1999) BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, **41**, 95–98.
- Hall BG (2005) Comparison of the accuracies of several phylogenetic methods using protein and DNA sequences. *Molecular Biology and Evolution*, **22**, 792–802.
- Hall BG (2008) *Phylogenetic Trees Made Easy*. Sunderland, Mariland.
- Harris A, Xiang QYJ (2009) Estimating ancestral distributions of lineages with uncertain sister groups: a statistical approach to Dispersal–Vicariance Analysis and a case using *Aesculus* L. (Sapindaceae) including fossils. *Journal of Systematics and Evolution*, **47**, 349–368.
- Hartmann K, André J (2013) Should evolutionary history guide conservation? *Biodiversity and Conservation*, **22**, 449–458.
- Hawksworth DL (1996) *Biodiversity: Measurement and Estimation*. Springer, New York.
- Hennig W (1950) *Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- Hillis DM, Huelsenbeck JP, Cunningham CW (1994) Application and accuracy of molecular phylogenies. *Science-AAAS-Weekly Paper Edition-including Guide to Scientific Information*, **264**, 671–676.
- Hodges SA, Derieg NJ (2009) Adaptive radiations: from field to genomic studies. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **106**, 9947–9954.
- Hodkinson TR, Parnell JAN (2006) *Reconstructing the Tree of Life: Taxonomy and Systematics of Species Rich Taxa*. CRC Press, Boca Raton.
- Hoorn C, Wesselingh FP, ter Steege H, Bermudez MA, Mora A, Sevink J, Sanmartín I, Sanchez-Meseguer A, Anderson CL, Figueiredo J, Jaramillo C, Riff D, Negri FR, Hooghiemstra H, Lundberg J, Stadler T, Sarkinen T, Antonelli A (2010) Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science*, **330**, 927–931.
- Hou Z, Sket B, Fiser C, Li S (2011) Eocene habitat shift from saline to freshwater promoted Tethyan amphipod diversification. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **108**, 14533–14538.
- Huang JH, Chen B, Liu CR, Lai JS, Zhang JL, Ma KP (2012) Identifying hotspots of endemic woody seed plant diversity in China. *Diversity and Distributions*, **18**, 673–688.
- Isaac NJ, Turvey ST, Collen B, Waterman C, Baillie JE (2007) Mammals on the EDGE: conservation priorities based on threat and phylogeny. *PLoS ONE*, **2**, e296.
- Jetz W, Thomas GH, Joy JB, Hartmann K, Mooers AO (2012) The global diversity of birds in space and time. *Nature*, **491**, 444–448.
- Jian S, Soltis PS, Gitzendanner MA, Moore MJ, Li RQ, Hendry TA, Qiu YL, Dhingra A, Bell CD, Soltis DE (2008) Resolving an ancient, rapid radiation in Saxifragales. *Systematic Biology*, **57**, 38–57.
- Jordan GJ, Hill RS (1999) The phylogenetic affinities of *Nothofagus* (Nothofagaceae) leaf fossils based on combined molecular and morphological data. *International Journal of Plant Sciences*, **160**, 1177–1188.
- Katoh K, Misawa K, Kuma K, Miyata T (2002) MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research*, **30**, 3059–3066.
- Kearney M, Clark JM (2003) Problems due to missing data in phylogenetic analyses including fossils: a critical review. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**, 263–274.
- Kembel SW, Hubbell SP (2006) The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, **87**, S86–S99.
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO (2010) Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, **26**, 1463–1464.
- Knapp M, Stöckler K, Havell D, Delsuc F, Sebastiani F, Lockhart PJ (2005) Relaxed molecular clock provides evidence for long-distance dispersal of *Nothofagus* (southern beech). *PLoS Biology*, **3**, e14.
- Kodandaramaiah U (2010) Use of dispersal–vicariance analysis in biogeography—a critique. *Journal of Biogeography*, **37**, 3–11.
- Kramer EM (2009) *Aquilegia*: a new model for plant development, ecology, and evolution. *Annual Review of Plant Biology*, **60**, 261–277.
- Kress WJ, Erickson DL, Jones FA, Swenson NG, Perez R, Sanjurjo O, Bermingham E (2009) Plant DNA barcodes and a community phylogeny of a tropical forest dynamics plot in Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **106**, 18621–18626.
- Laffan SW, Lubarsky E, Rosauer D F (2010) Biodiverse, a tool for the spatial analysis of biological and related diversity. *Ecography*, **33**, 643–647.
- Lamm KS, Redelings BD (2009) Reconstructing ancestral ranges in historical biogeography: properties and prospects. *Journal of Systematics and Evolution*, **47**, 369–382.
- Larkin MA, Blackshields G, Brown NP, Chenna R, McGettigan PA, McWilliam H, Valentin F, Wallace IM, Wilm A, Lopez R, Thompson JD, Gibson TJ, Higgins DG (2007) Clustal W and Clustal X version 2.0. *Bioinformatics*, **23**, 2947–2948.
- Lartillot N, Lepage T, Blanquart S (2009) PhyloBayes 3: a Bayesian software package for phylogenetic reconstruction and molecular dating. *Bioinformatics*, **25**, 2286–2288.
- Linder HP (2003) The radiation of the Cape flora, southern Africa. *Biological Reviews*, **78**, 597–638.
- Linnaeus C (1753) *Species Plantarum*, Vol. 2. Stockholm, Sweden.
- Li RQ, Chen ZD, Lu AM, Soltis DE, Soltis PS, Manos PS (2004) Phylogenetic relationships in Fagales based on DNA sequences from three genomes. *International Journal of Plant Sciences*, **165**, 311–324.

- Liu L (2008) BEST: Bayesian estimation of species trees under the coalescent model. *Bioinformatics*, **24**, 2542–2543.
- Lu LM, Wang W, Chen ZD, Wen J (2013) Phylogeny of the non-monophyletic *Cayratia* Juss. (Vitaceae) and implications for character evolution and biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **68**, 502–515.
- Ma KP (马克平) (2013) A mini review on the advancement of biodiversity research in China in 2012. *Biodiversity Science* (生物多样性), **21**, 1–2. (in Chinese)
- Mace GM, Gittleman JL, Purvis A (2003) Preserving the tree of life. *Science*, **300**, 1707–1709.
- Maddison WP (1997) Gene trees in species trees. *Systematic Biology*, **46**, 523–536.
- Maddison WP, Maddison D (2009) Mesquite: a modular system for evolutionary analysis, version 2.74. Available at <http://mesquiteproject.org>.
- Maddison WP, Midford PE, Otto SP (2007) Estimating a binary character's effect on speciation and extinction. *Systematic Biology*, **56**, 701–710.
- Magallón S, Sanderson MJ (2001) Absolute diversification rates in angiosperm clades. *Evolution*, **55**, 1762–1780.
- Magallón S, Castillo A (2009) Angiosperm diversification through time. *American Journal of Botany*, **96**, 349–365.
- Manos P (1997) Systematics of *Nothofagus* (Nothofagaceae) based on rDNA spacer sequences (ITS): taxonomic congruence with morphology and plastid sequences. *American Journal of Botany*, **84**, 1137.
- Manos P, Steele K (1997) Phylogenetic analyses of “higher” Hamamelididae based on plastid sequence data. *American Journal of Botany*, **84**, 1407.
- Mao LF (毛岭峰) (2013) *Difference of Relationships Between Spatial Pattern and Environment for Seed Plant Diversity in China* (中国种子植物多样性的空间格局-环境关系分异研究). PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract)
- Marjoram P, Tavaré S (2006) Modern computational approaches for analyzing molecular genetic variation data. *Nature Reviews Genetics*, **7**, 759–770.
- Martin P, Dowd J (1993) Using sequences of *rbcL* to study phylogeny and biogeography of *Nothofagus* species. *Australian Systematic Botany*, **6**, 441–447.
- Mau B, Newton MA, Larget B (1999) Bayesian phylogenetic inference via Markov Chain Monte Carlo methods. *Biometrics*, **55**, 1–12.
- Maureira-Butler IJ, Pfeil BE, Muangprom A, Osborn TC, Doyle JJ (2008) The reticulate history of *Medicago* (Fabaceae). *Systematic Biology*, **57**, 466–482.
- McMahon MM, Sanderson MJ (2006) Phylogenetic supermatrix analysis of GenBank sequences from 2228 papilionoid legumes. *Systematic Biology*, **55**, 818–836.
- Mi XC, Swenson NG, Valencia R, Kress WJ, Erickson DL, Pérez AJ, Ren HB, Su SH, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Hao ZQ, Ye WH, Gao M, Suresh HS, Dattaraja HS, Sukumar R, Ma KP (2012) The contribution of rare species to community phylogenetic diversity across a global network of forest plots. *The American Naturalist*, **180**, 17–30.
- Mi XC (米湘成), Pei NC (裴男才), Ma KP (马克平) (2013) On phylogenetic community ecology. In: *The New Biology Yearbook 2013* (新生物年鉴2013) (ed. Pu MM (蒲慕明)), pp. 266–289. Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Michener CD, Sokal RR (1957) A quantitative approach to a problem in classification. *Evolution*, **11**, 130–162.
- Morlon H, Parsons TL, Plotkin JB (2011) Reconciling molecular phylogenies with the fossil record. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **108**, 16327–16332.
- Near TJ, Meylan PA, Shaffer HB (2005) Assessing concordance of fossil calibration points in molecular clock studies: an example using turtles. *The American Naturalist*, **165**, 137–146.
- Nee S, May RM, Harvey PH (1994) The reconstructed evolutionary process. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **344**, 305–311.
- Nei M, Kumar S (2000) *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford University Press, Oxford.
- Nylander JA (2004) *MrModeltest. Version 2*. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Center, Uppsala University, Uppsala.
- Okuyama Y, Fujii N, Wakabayashi M, Kawakita A, Ito M, Watanabe M, Murakami N, Kato M (2005) Nonuniform concerted evolution and chloroplast capture: heterogeneity of observed introgression patterns in three molecular data partition phylogenies of Asian *Mitella* (Saxifragaceae). *Molecular Biology and Evolution*, **22**, 285–296.
- O'Leary MA, Bloch JJ, Flynn JJ, Gaudin TJ, Giallombardo A, Giannini NP, Goldberg SL, Kraatz BP, Luo Z-X, Meng J, Ni X, Novacek MJ, Perini FA, Randall ZS, Rougier GW, Sargis EJ, Silcox MT, Simmons NB, Spaulding M, Velazco PM, Weksler M, Wible JR, Cirranello AL (2013) The placental mammal ancestor and the post-K-Pg radiation of Placentals. *Science*, **339**, 662–667.
- Page RDM (1996) TreeView: an application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer Applications in the Biosciences*, **12**, 357–358.
- Paradis E, Claude J, Strimmer K (2004) APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, **20**, 289–290.
- Pei NC (裴男才) (2012) Building a subtropical forest community phylogeny based on plant DNA barcodes from Dinghushan plot. *Plant Diversity and Resources* (植物分类与资源学报), **34**, 263–270. (in Chinese with English abstract)
- Pei NC, Lian JY, Erickson DL, Swenson NG, Kress WJ, Ye WH, Ge XJ (2011) Exploring tree-habitat associations in a Chinese subtropical forest plot using a molecular phylogeny generated from DNA barcode loci. *PLoS ONE*, **6**, e21273.
- Pei NC (裴男才), Zhang JL (张金龙), Mi XC (米湘成), Ge XJ (葛学军) (2011) Plant DNA barcodes promote the development of phylogenetic community ecology. *Biodiversity Science* (生物多样性), **19**, 284–294. (in Chinese with English abstract)
- Posada D, Crandall K (1998) MODELTEST: testing the model

- of DNA substitution. *Bioinformatics*, **14**, 817–818.
- Posada D (2008) jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, **25**, 1253–1256.
- Puzey JR, Gerbode SJ, Hodges SA, Kramer EM, Mahadevan L (2012) Evolution of spur-length diversity in *Aquilegia* petals is achieved solely through cell-shape anisotropy. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **279**, 1640–1645.
- Qiu YL, Li LB, Wang B, Xue JY, Hendry TA, Li RQ, Brown JW, Liu Y, Hudson YH, Chen ZD (2010) Angiosperm phylogeny inferred from sequences of four mitochondrial genes. *Journal of Systematics and Evolution*, **48**, 391–425.
- Rabosky DL (2006a) Likelihood methods for detecting temporal shifts in diversification rates. *Evolution*, **60**, 1152–1164.
- Rabosky DL (2006b) LASER: a maximum likelihood toolkit for detecting temporal shifts in diversification rates from molecular phylogenies. *Evolutionary Bioinformatics*, **2**, 247–250.
- Rambaut A (2002) *Se-Al: Sequence Alignment Editor*. Available at <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/seal/>.
- Rambaut A (2009) *FigTree 1.3.1*. Available at <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.
- Rannala B, Yang Z (1996) Probability distribution of molecular evolutionary tree: a new method of phylogenetic inference. *Journal of Molecular Evolution*, **43**, 304–311.
- Raven P (1996) Preface. In: *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests* (eds Veblen TT, Hill RS, Read J), pp. vii, Yale University Press, New Haven.
- Redding DW, Mooers AO (2006) Incorporating evolutionary measures into conservation prioritization. *Conservation Biology*, **20**, 1670–1678.
- Ree RH, Smith SA (2008) Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, **57**, 4–14.
- Ren BQ (任保青), Chen ZD (陈之端) (2010) DNA barcoding of plant life. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学报), **45**, 1–12. (in Chinese with English abstract)
- Renaud S, Michaux J, Schmidt D, Aguilar J, Mein P, Auffray J (2005) Morphological evolution, ecological diversification and climate change in rodents. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **272**, 609–617.
- Richter S, Meier R (1994) The development of phylogenetic concepts in Hennig's early theoretical publications (1947–1966). *Systematic Biology*, **43**, 212–221.
- Rokas A, Carroll SB (2006) Bushes in the Tree of Life. *PLoS Biology*, **4**, e352.
- Ronquist F (1997) Dispersal–Vicariance Analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, **46**, 195–203.
- Ronquist F (2001) *DIVA version 1.2. Computer Program for MacOS and Win32*. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University. Available at <http://www.ebc.uu.se/systzoo/research/diva/diva.html>.
- Ronquist F, Huelsenbeck J (2003) MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, **19**, 1572–1574.
- Ronquist F, Sanmartín I (2011) Phylogenetic methods in biogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **42**, 441.
- Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard MA, Huelsenbeck JP (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, **61**, 539–542.
- Rosauer D, Laffan SW, Crisp MD, Donnellan SC, Cook LG (2009) Phylogenetic endemism: a new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. *Molecular Ecology*, **18**, 4061–4072.
- Rosauer DF, Mooers AO (2013) Nurturing the use of evolutionary diversity in nature conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, **28**, 322–323.
- Rutschmann F (2006) Molecular dating of phylogenetic trees: a brief review of current methods that estimate divergence times. *Diversity and Distributions*, **12**, 35–48.
- Salamin N, Hodkinson TR, Savolainen V (2002) Building supertrees: an empirical assessment using the grass family (Poaceae). *Systematic Biology*, **51**, 136–150.
- Sanderson MJ, Purvis A, Henze C (1998) Phylogenetic supertrees: assembling the trees of life. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 105–109.
- Sanderson MJ, Shaffer HB (2002) Troubleshooting molecular phylogenetic analyses. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 49–72.
- Sanderson MJ (2003) r8s: inferring absolute rates of molecular evolution and divergence times in the absence of a molecular clock. *Bioinformatics*, **19**, 301–302.
- Sanderson MJ, McMahon MM (2007) Inferring angiosperm phylogeny from EST data with widespread gene duplication. *BMC Evolutionary Biology*, **7**, S3.
- Santamaria L, Mendez PF (2012) Evolution in biodiversity policy—current gaps and future needs. *Evolutionary Applications*, **5**, 202–218.
- Sauquet H (2013) A practical guide to molecular dating. *Comptes Rendus Palevol*, **6**, 355–367.
- Schulte P, Alegret L, Arenillas I, Arz JA, Barton PJ, Bown PR, Bralower TJ, Christeson GL, Claesys P, Cockell CS, Collins GS, Deutsch A, Goldin TJ, Goto K, Grajales-Nishimura JM, Grieve RAF, Gulick SPS, Johnson KR, Kiessling W, Koeberl C, Kring DA, MacLeod KG, Matsui T, Melosh J, Montanari A, Morgan JV, Neal CR, Nichols DJ, Norris RD, Pierazzo E, Ravizza G, Rebolledo-Vieyra M, Reimold WU, Robin E, Salge T, Speijer RP, Sweet AR, Urrutia-Fucugauchi J, Vajda V, Whalen MT, Willumsen PS (2010) The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous–Paleogene boundary. *Science*, **327**, 1214–1218.
- Schweizer M, Seehausen O, Hertwig ST (2011) Macroevolutionary patterns in the diversification of parrots: effects of climate change, geological events and key innovations. *Journal of Biogeography*, **38**, 2176–2194.
- Seelanan T, Schnabel A, Wendel JF (1997) Congruence and consensus in the cotton tribe (Malvaceae). *Systematic Botany*, **22**, 259–290.

- Silvertown J, Dodd M, Gowing D, Lawson C, McConway K (2006) Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. *Ecology*, **87**, S39–S49.
- Simpson MG (2012) Plant systematics. In: *Introgression, Hybridization and Polyploidy*, 2nd edn. pp. 653–655. Science Press, Beijing.
- Smith SA, O'Meara BC (2012) treePL: divergence time estimation using penalized likelihood for large phylogenies. *Bioinformatics*, **28**, 2689–2690.
- Sneath PHA (1995) Thirty years of numerical taxonomy. *Systematic Biology*, **44**, 281–298.
- Sokal RR, Sneath PHA (1963) *Principles of Numerical Taxonomy*. Freeman, San Francisco.
- Soltis DE, Burleigh G, Barbazuk WB, Moore MJ, Soltis PS (2009) Advances in the use of next-generation sequence data in plant systematics and evolution. *ISHS Acta Horticulturae*, **859**, 193–206.
- Soltis DE, Smith SA, Cellinese N, Wurdack KJ, Tank DC, Brockington SF, Refulio-Rodriguez NF, Walker JB, Moore MJ, Carlswald BS, Bell CD, Latvis M, Crawley S, Black C, Diouf D, Xi Z, Rushworth CA, Gitzendanner MA, Sytsma KJ, Qiu YL, Hilu KW, Davis CC, Sanderson MJ, Beaman RS, Olmstead RG, Judd WS, Donoghue MJ, Soltis PS (2011) Angiosperm phylogeny: 17 genes, 640 taxa. *American Journal of Botany*, **98**, 704–730.
- Soltis PS, Soltis DE (2013) Angiosperm phylogeny: a framework for studies of genome evolution. *Plant Genome Diversity*, **2**, 1–11.
- Song S, Liu L, Edwards SV, Wu S (2012) Resolving conflict in eutherian mammal phylogeny using phylogenomics and the multispecies coalescent model. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **109**, 14942–14947.
- Springer MS, Meredith RW, Gatesy JG, Emerling CA, Park J, Rabosky DL, Stadler T, Steiner C, Ryder OA, Janecka JE, Fisher CA, Murphy WJ (2012) Macroevolutionary dynamics and historical biogeography of primate diversification inferred from a species supermatrix. *PLoS ONE*, **7**, e49521.
- Stadler T (2011) Mammalian phylogeny reveals recent diversification rate shifts. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **108**, 6187–6192.
- Stamatakis A (2006) RAxML-VI-HPC: maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, **22**, 2688–2690.
- Stebbins GL (1974) *Flowering Plants: Evolution Above the Species Level*. Harvard University Press, Cambridge.
- Steel M, Penny D (2000) Parsimony, likelihood, and the role of models in molecular phylogenetics. *Molecular Biology and Evolution*, **4**, 64–71.
- Stevens PF (2001) *Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008*. Available at <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Su JX (苏俊霞) (2012) *The Study on Molecular Phylogeny of Rosids* (蔷薇分支的分子系统学研究). PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. (in Chinese with English abstract)
- Su JX, Wang W, Zhang LB, Chen ZD (2012) Phylogenetic placement of two enigmatic genera, *Borthwickia* and *Stixis*, based on molecular and pollen data, and the description of a new family of Brassicales, Borthwickiaceae. *Taxon*, **61**, 601–611.
- Swofford DL (2003) *Paup*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods), Version 4.0b10*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Takhtajan AL (1997) *Diversity and the Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, Kumar S (2011) MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, **28**, 2731–2739.
- Tang ZY, Wang ZH, Zheng CY, Fang JY (2006) Biodiversity in China's mountains. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **4**, 347–352.
- Thomas JA, Ware JL (2011) The northeastern symposium on evolutionary divergence time: fossil and molecular dating: molecular and fossil dating: a compatible match? *Entomologica Americana*, **117**, 1–8.
- Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, Jeanmougin F, Higgins DG (1997) The CLUSTAL_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*, **25**, 4876–4882.
- Thomson RC, Shaffer HB (2010) Sparse supermatrices for phylogenetic inference: taxonomy alignment, rogue taxa, and the phylogeny of living turtles. *Systematic Biology*, **59**, 42–58.
- Thorley JL, Wilkinson M (1999) Testing the phylogenetic stability of early tetrapods. *Journal of Theoretical Biology*, **200**, 343–344.
- Thorne JL, Kishino H (2002) Divergence time and evolutionary rate estimation with multilocus data. *Systematic Biology*, **51**, 689–702.
- Töpel M, Antonelli A, Yesson C, Eriksen B (2012) Past climate change and plant evolution in western north America: a case study in Rosaceae. *PLoS ONE*, **7**, e50358.
- Vane-Wright RI, Humphries CJ, Williams PH (1991) What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, **55**, 235–254.
- Wang W, Lu AM, Ren Y, Endress ME, Chen ZD (2009) Phylogeny and classification of Ranunculales: Evidence from four molecular loci and morphological data. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **11**, 81–110.
- Wang W, Ortiz RDC, Jacques FMB, Xiang XG, Li H-L, Lin L, Li RQ, Liu Y, Soltis PS, Soltis DE, Chen ZD (2012) Menispermaceae and the diversification of tropical rainforests near the Cretaceous-Paleogene boundary. *New Phytologist*, **195**, 470–478.
- Wang ZH (王志恒), Tang ZY (唐志尧), Fang JY (方精云) (2009) Metabolic theory of ecology: an explanation for species richness patterns based on the metabolic processes of organisms. *Biodiversity Science* (生物多样性), **17**, 625–634. (in Chinese with English abstract)
- Wang ZH, Brown JH, Tang ZY, Fang JY (2009) Temperature

- dependence, spatial scale, and tree species diversity in eastern Asia and North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **106**, 13388–13392.
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW (2008) Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, **24**, 2098–2100.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475–505.
- Webb CO, Donoghue MJ (2005) Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, **5**, 181–183.
- Weir J, Schluter D (2008) Calibrating the avian molecular clock. *Molecular Ecology*, **17**, 2321–2328.
- Welch JJ, Bromham L (2005) Molecular dating when rates vary. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**, 320–327.
- Wen J, Ickert-Bond S, Nie Z-L, Li R (2010) Timing and modes of evolution of eastern Asian-North American biogeographic disjunctions in seed plants. *Darwin's Heritage Today: Proceedings of the Darwin 2010 Beijing International Conference*, pp. 252–269.
- Wen J, Ree RH, Ickert-Bond SM, Nie Z, Funk V (2013) Biogeography: where do we go from here? *Taxon*, **62**, 912–927.
- Wendel JF, Doyle JJ (1998) Phylogenetic incongruence: window into genome history and molecular evolution. In: *Molecular Systematics of Plants II: DNA Sequencing* (eds Soltis DE, Soltis PS, Doyle JJ), pp. 265–296. Kluwer, Boston.
- Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**, 519–539.
- Wiley EO, Siegel-Causey D, Brooks DR, Funk V (1991) *The Compleat Cladist: A Primer of Phylogenetic Procedures*. Museum of Natural History, University of Kansas Lawrence.
- Williams TA, Foster PG, Nye TMW, Cox CJ, Embley TM (2012) A congruent phylogenomic signal places eukaryotes within the Archaea. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **179**, 4870–4879.
- Winter M, Devicto, V, Schweiger O (2013) Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? *Trends in Ecology and Evolution*, **28**, 199–204.
- Woese CR, Fox GE (1977) Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **74**, 5088–5090.
- Wu ZQ, Ge S (2012) The phylogeny of the BEP clade in grasses revisited: evidence from the whole-genome sequences of chloroplasts. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **62**, 573–578.
- Yang Z (2004) A heuristic rate smoothing procedure for maximum likelihood estimation of species divergence times. *Acta Zoologica Sinica*, **50**, 656.
- Yang Z (2006) *Computational Molecular Evolution*. Oxford University Press, New York.
- Yang Z (2007) PAML 4: phylogenetic analysis by maximum likelihood. *Molecular Biology and Evolution*, **24**, 1586–1591.
- Yang Z, Rannala B (2012) Molecular phylogenetics: principles and practice. *Nature Reviews Genetics*, **13**, 303–314.
- Yoder AD, Clancey E, Des Roches S, Eastman JM, Gentry L, Godsoe WKW, Hagey T, Jochimsen D, Oswald BP, Robertson J, Sarver BAJ, Schenk JJ, Spear S, Harmon LJ (2010) Ecology opportunity and the origin of adaptive radiations. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**, 1581–1596.
- Yu Y, Harris A, He X (2010) S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): a tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **56**, 848–850.
- Zhang JB, Li RQ, Xiang XG, Manchester SR, Lin L, Wang W, Wen J, Chen ZD (2013) Integrated fossil and molecular data reveal the biogeographic diversification of the eastern Asian-eastern North American disjunct hickory genus (*Carya* Nutt.). *PLoS ONE*, **8**, e70449.
- Zhang N, Zeng LP, Shan HY, Ma H (2012) Highly conserved low-copy nuclear genes as effective markers for phylogenetic analyses in angiosperms. *New Phytologist*, **195**, 923–937.
- Zhang SB, Slik JWF, Zhang JL, Cao KF (2011) Spatial patterns of wood traits in China are controlled by phylogeny and the environment. *Global Ecology and Biogeography*, **20**, 241–250.
- Zhu XY, Chase MW, Qiu YL, Kong HZ, Dilcher DL, Li JH, Chen ZD (2007) Mitochondrial *matR* sequences help to resolve deep phylogenetic relationships in rosids. *BMC Evolutionary Biology*, **7**, 217.
- Zou XH (邹新慧), Ge S (葛颂) (2008) Conflicting gene trees and phylogenomics. *Journal of Systematics and Evolution* (植物分类学报), **46**, 795–807. (in Chinese with English abstract)
- Zuckerlandl E, Pauling L (1965) Molecules as documents of evolutionary history. *Journal of Theoretical Biology*, **8**, 357–366.

(责任编辑: 王艇 责任编辑: 周玉荣)