

• 综述 •

# 区域生命之树及其在植物区系研究中的应用

彭丹晓<sup>1,2</sup> 鲁丽敏<sup>1\*</sup> 陈之端<sup>1</sup><sup>1</sup> (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)<sup>2</sup> (中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 区域生命之树是对一个区域内的所有物种进行生命之树重建, 在最近10年已成为生命科学领域的研究热点。生命之树反映了物种间的亲缘关系和进化信息, 可以将生物区系形成与发展过程中的进化和生态因素联系起来, 是揭示区系来源和演化规律的有效手段。本文从3个方面总结了区域生命之树在植物区系研究中的应用: (1) 在时间维度上, 通过生命之树类群分化时间和进化速率估算, 反映区系演化历史, 揭示区系的时间分化格局; (2) 在空间维度上, 结合系统发育信息与物种分布数据, 揭示区系内生物多样性的空间格局, 并在此基础上进行区系分区; (3) 整合生物地理信息和气候环境数据, 分析区系中生物类群对古地理事件以及气候变化的响应机制, 以揭示形成现存生物多样性格局的生态、地理和历史因素。此外, 我们阐述了区域生命之树与全球生命之树之间的关系; 指出由于类群取样不全而造成的时间估算偏差是区域生命之树研究中需要注意的问题; 建议对生物多样性热点地区从不同尺度进行大数据的整合分析。

**关键词:** 区域生命之树; 植物区系; 系统发育多样性; 分化时间估计; 时空格局; 环境因子

## Regional tree of life and its application in floristic studies

Danxiao Peng<sup>1,2</sup>, Limin Lu<sup>1\*</sup>, Zhiduan Chen<sup>1</sup><sup>1</sup> State Key Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093<sup>2</sup> University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

**Abstract:** The regional tree of life, reconstructing the tree of life to include the regional species pool, has been a research focus in biological science over the past decade. Informed by phylogenetic relationships among coexisting species, a regional tree of life can connect evolutionary and ecological factors during the evolution of a biota and thus has become an efficient tool to trace its temporal and spatial diversification. In this paper, we summarize the application of a regional tree of life in floristic studies in the following three fields: (1) To reveal temporal patterns of a flora by estimating divergence time and evolutionary rates based on the tree of life; (2) To reveal spatial patterns of the biodiversity in a flora and to guide the regionalization of floristic zones by integrating phylogenetic and spatial data; and (3) By integrating biogeographic and environmental data and investigating how taxa respond to paleogeographic events and thus climate change to reveal the underlying ecological, geographical and historic factors of the formation of the floristic biodiversity pattern. In addition, we highlight the relationship between the regional and global tree of life and indicate the potential to identify biased divergence times with incomplete taxa sampling using a regional tree of life. Finally, we suggest that future studies should integrate current mega data at different scales in hotspots to elucidate biodiversity patterns in a worldwide framework.

**Key words:** regional tree of life; flora; phylogenetic diversity; estimation of divergence time; temporal and spatial pattern; environmental factors

收稿日期: 2015-12-01; 接受日期: 2016-02-03

基金项目: 国家自然科学基金(31590822; 31500179; 31270268)、中国科学院国际合作局对外合作项目(GJHZ201321)、中非研究中心、中国科学院国际合作和教育发展计划项目(SAJC201315)和科技部基础研究专项(2013FY112100)

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

## 1 区域生命之树简介

### 1.1 区域生命之树的概念和研究内容

达尔文在1859年就提出了生命之树(tree of life)的概念,他指出地球上的生命都是同源的,任何生物物种都是从一个共同祖先经过漫长的地质历史逐渐演化而来。生命之树又称系统发育树(phylogenetic tree),是指地球上的生命之间的关联和进化历史就像一棵树(鲁丽敏等, 2014),分支表示物种的分化,节点表示延伸分支所代表物种的最近共同祖先。生命之树不仅体现了生命的起源和生物类群间的亲缘关系,还能借以阐明生物的时空分布格局和多样化进程。区域生命之树(regional tree of life)则是在空间范围上对取样类群进行限定,构建包含一个区域内所有物种的生命之树,强调对特定区域生物进化、历史地理过程及生物多样性地理分布格局的研究。虽然生命之树的概念由来已久,但对一个区域内的物种进行生命之树重建,并用于研究该区系的生物多样性进化机制是在近10年才刚刚兴起的(Webb et al, 2002)。

随着生物信息技术的快速发展、生物数据的大量积累以及多学科交叉融合,区域生命之树已成为生命科学领域一个新的研究热点(Favre et al, 2015)。区域生命之树的研究跨越了不同的空间尺度,小至生态群落,大到生物区系。起初,生命之树渗透到群落生态学研究领域,形成一门新兴的交叉学科,称为群落系统发育学或系统发育群落生态学(Phylogenetic Community Ecology)。这门学科以物种生态位的系统发育保守性(phylogenetic niche conservatism, PNC)为理论基础,通过系统发育树所反映的系统发育信息将进化和生态因素联系起来,从而探讨物种共存和生物多样性的形成与维持机制(Webb et al, 2002)。随后,结合生命之树的生物区系研究受到了广泛关注(Forest et al, 2007)。最近,Swenson和Umaña (2014)提出了系统发育区系学(Phylofloristics)的概念,即:通过比较不同区系或同一区系内不同区域间物种组成的系统发育相似性,探讨不同区系的生物是如何响应地质、生态因子的变化而发生演替的。系统发育群落生态学和系统发育区系学研究的空间尺度虽然不同,但在研究内容上部分重合,群落水平的研究方法在经过物种多度的简化、面积的标准化处理之后往往也能应用

于区系水平的研究(葛学军, 2015)。

建立区域生命之树,可在时间维度上分析区域内类群整体的时间分化格局,也可以在空间维度上分析区域内类群整体的地理分布格局,或是整合生物地理信息和气候环境数据探讨区域生物多样化格局形成的生态和进化因素。

### 1.2 区域生命之树的特征量度

在具体的研究中,需要引入多种生物多样性量度指标,才能对区系的分布格局及其形成机制进行深入探讨。传统的物种丰富度(species richness)或分类群多样性(taxonomic diversity, TD)以物种数目为量度单位,一直是生物多样性最基本的衡量指标。自区域生命之树应用于生物区系研究以来,结合生命之树的多样性量度及其应用受到特别关注。Faith (1992)提出的系统发育多样性(phylogenetic diversity, PD)指标得到了广泛应用,该指标以系统发育树上符合最小距离路径(minimum spanning path)的分支的枝长(也可以是时间估算树的分化时间)总和来表示。有些研究通过计算和对比物种丰富度和系统发育多样性,已经证明物种丰富度和系统发育多样性之间并不一定正相关。例如,Forest等(2007)重建了南非好望角735属本土特有物种的生命之树,发现PD值所指示的生物多样性区域与通过物种丰富度估计的区域并不吻合,物种丰富度不具优势的好望角东部地区反而具有更高的系统发育多样性,在生物多样性保护方面具有更大的价值,但在之前实施的生物多样性保护策略中这些地区常常被忽视。因此,在分析区域的生物多样性格局和制定保护策略时要综合考虑物种丰富度和系统发育多样性,以全面揭示生态和进化因素在生物多样化进程中扮演的角色。此外,近年来基于物种功能特征的功能多样性(functional diversity, FD)在生态学领域也备受重视。功能性状是指可以影响生态系统属性或生物对环境变化产生应答的性状,是理解生态系统多样化进程及其对环境胁迫和干扰响应的重要途径(Chao et al, 2014)。功能多样性可通过3种方法量度:基于性状值(trait-value based)、基于系统发育树图(dendrogram based)和基于物种功能属性距离(distance-based)。目前,功能多样性与系统发育多样性和物种丰富度之间的相关性还没有定论,但已成为进化生态学研究关注的热点之一。Corbelli等(2015)对比了新热带南部4种群落(亚热带森林、草

原、造林区和农田)中的指示生物鸟类和蚂蚁的物种丰富度、系统发育多样性和功能多样性,结果显示三者呈正相关,且群落类型和用地情况对3种多样性指标影响显著。而Monnet等(2014)研究了法国鸟类的物种丰富度、系统发育多样性和功能多样性在过去20年的动态变化,结果显示物种丰富度和系统发育多样性在此期间有显著增加,而功能多样性并无明显变化。该研究显示不同层面的多样性指数之间的不同步性。因此,建议在宏观生态学研究采用尽可能多的指数以更好地理解群落组成的变化。Chao等(2014)还提出了属性多样性(attribute diversity)的概念,将分类群实体(物种)、系统发育实体(单位长度的分支)或功能实体(单位距离的物种对)看作有效物种数量(Hill numbers, effective number of species)中的“物种”进行度量,作为量化物种多样性、系统发育多样性和功能多样性的综合方法。

近年来,随着生命之树在植物区系研究中的广泛应用,系统发育多样性的概念不断丰富和发展,除了Faith (1992)的计算方法,各种具体的量化指标也陆续被提出。Whittaker (1960)指出,一个区域的生物多样性( $\gamma$ 多样性)是由该区域局部生境的平均生物多样性( $\alpha$ 多样性)和这些生境之间的多样性差异( $\beta$ 多样性)所决定的。在生命之树引入生物多样性研究后,区域生物系统发育多样性也可以分解为系统发育 $\alpha$ 多样性和系统发育 $\beta$ 多样性(González-Caro et al, 2014)。Feng等(2012)以浙江古田山的森林群落样地为例,对8种系统发育 $\beta$ 多样性指数进行了比较和相关性分析,结果显示不同指数对不同空间尺度的物种空间分布差异的解释能力不同,且意义相近的指数之间相关性较高。因此,在利用系统发育多样性指标对生物多样性进行量化时,要在理解其生态学意义的基础上根据具体情况选择合适的指标,以准确合理地反映区域的生物多样性。

除了系统发育多样性,对区域生命之树的其他特征的度量也受到关注。如:分类单元间平均谱系距离(mean pairwise phylogenetic distance, MPD)反映了系统发育树的分支结构特点,距离越大表示分支越发散(overdispersed),类群间亲缘关系较远;距离越小表示分支越聚集(clustered),类群间亲缘关系较近(Tsirogianis & Sandel, 2014)。Faith等(2004)和Rosauer等(2009)分别建立了系统发育特有性(phylogenetic endemism, PE)指数的概念。Mishler等

(2014)认为Faith等(2004)的方法旨在鉴别系统发育树上局限分布于某个特定区域的类群(特有属、特有种等),可称为绝对系统发育特有性(absolute phylogenetic endemism);而Rosauer等(2009)考虑了特有类群地理分布的相对幅度,称为加权的系统发育特有性(weighted phylogenetic endemism)。在考虑分支的长短、发散或聚集程度的基础上,Mishler等(2014)提出相对系统发育多样性(relative phylogenetic diversity, RPD)和相对系统发育特有性(relative phylogenetic endemism, RPE)的概念,以此区别类群的新特有和古特有性质,并根据特有属、种的数目和比例来判断一个地区是新特有还是古特有中心。

## 2 区域生命之树在植物区系研究中的应用

### 2.1 植物区系的生物多样性时间格局

植物区系是一个地区所有植物的总和,是植物界在一定自然历史环境中时空分布和演化的综合反映。它既反映了一个区域中植物和环境的因果关系,还反映了植物区系的自然历史演化脉络(吴征镒等, 2010)。系统发育树除了可以直观地呈现植物区系中的类群组成及类群间的亲缘关系外,还可以通过时间标定提供区系中各类群的分化时间,从而分析不同地质历史时期科、属、种的丰富度和关键创新性状(key innovations),并回答在哪个地史时期发生了物种快速分化以及区系生物多样性形成和发展的驱动力等科学问题。因此,系统发育树成为揭示植物区系生物多样性时间格局的有效手段。

具有时间标定的系统发育树(时间树)可以标识不同生物类群的分化时间和进化速率,而对区系群落中优势种、特征种或指示种分化时间的估算则能够帮助确定该区域典型植被形成的时间和过程,进而指示区系生物多样化过程中的重大地史事件和环境变迁。Pillon (2012)利用时间树对新喀里多尼亚区系多样化的时间和速率进行估算,结果表明所研究的12个植物类群都是在37 Myr之后才散布至该地区并分化,对应于该岛从澳洲大陆分裂后曾经被洪水淹没的时间,由此推测新喀里多尼亚区系是在该岛经历过这次洪水后重新出现时才形成的;又以热带雨林特有类群的冠群年龄(crown age)估算该岛雨林出现的时间,表明该岛的热带雨林生境至少存在了6.9 Myr。

物种快速分化可以导致植物区系的生物多样性增加,而分化时间和速率的不同则呈现出不同的物种多样化格局。高的物种丰富度可能由低灭绝率(保存了“早期的物种辐射”的物种多样性)或者“近期的快速物种辐射”导致。Linder (2008)对不同植物区系(安第斯山脉、新西兰、澳大利亚、非洲西南部、热带和欧亚大陆)时间标定类群分支的物种形成和灭绝的速率进行非线性回归分析,结果表明:澳大利亚的生物多样性是“早期物种辐射”遗留下来的,以新近纪气候和地理条件稳定为特点;新西兰植物区系是“近期的快速物种辐射”的结果,具有典型的上新世新生环境;新热带和好望角植物区系的高物种多样性则是“早期物种辐射”和“近期的快速物种辐射”共同作用的结果,兼具稳定的环境(亚马逊盆地和Cape Fold Mountain)和不稳定的环境(地壳运动比较活跃的安第斯山脉和南非西海岸)。

区系中类群的分化规律及散布过程反映了区系生物多样性的时间格局和区系的形成历史。Crisp和Cook (2013)综述了澳大利亚区系从冈瓦纳古陆分离后转变为如今的岛屿大陆过程中发生的主要进化和生态过程,强调了具有时间标定的系统发育树对于阐明澳大利亚区系历史和演化机制的重要性。该研究通过对比85个维管植物分支的分化时间,发现38个分支(45%)可能起源于冈瓦纳古陆,41个分支(48%)可能通过远距离散布到达澳大利亚。又通过对比在澳大利亚和其他大陆间断分布类群的分化时间,发现只有南美—澳大利亚间断表现出了明显的隔离分化(vacariance)特征,因为21个样本的分化时间中值为33 Myr,与两个大陆分离的时间相吻合。结合时间标定的系统发育分析还支持了澳大利亚温带区系起源于冈瓦纳古陆、热带类群是由亚洲扩散而来的假说。

## 2.2 植物区系的生物多样性空间格局

以植物区系物种分布信息和系统发育树为基础,通过比较地区间的物种丰富度、系统发育多样性及其变化,即对生物多样性空间格局进行横向比较( $\beta$ 多样性)和关联分析,可以阐明区系物种的空间分布格局及其形成机制。Weigelt等(2015)对世界范围内的393个岛屿区系的物种分布格局进行分析,比较了各个岛屿的被子植物、棕榈类和蕨类植物的物种丰富度、系统发育多样性和结构,并与地质历史、环境因子和岛屿特征等关联,分析类群组成、

远距离扩散、环境过滤和原地物种形成对现存分布格局的作用。结果表明,相比于蕨类植物,物理和环境因子(特别是与定殖和远距离扩散相关的)能够更好地解释被子植物和棕榈类植物的分布规律,说明不同植物类群具有不同的扩散能力、物种形成相关特征和对环境的适应性,同一区系中不同植物类群的多样性格局只有在充分考虑各自散布机制的情况下才能进行合理的解释。

植物区系区划是在区域现存的生物多样性空间格局的基础上,综合地质历史、生物地理、气候变化等各种因素,将各个地域划分为具有生物时空分布特征的不同区域(吴征镒等, 2010; Li et al, 2015)。传统植物区系区划以植物类群的分布状况及其在该区域的特有性程度为基础,主要以物种丰富度和物种特有性为量度指标(吴征镒等, 2010)。利用区域生命之树,基于其所反映的系统发育信息和系统发育多样性等指标对植物区系进行系统发育地理分区,则可以把具有相同生态和进化历史的区域划分在一起,能更清晰地反映不同植物区系单元的演化历史和生物多样性空间格局。如Li等(2015)利用云南地区种子植物的1,983个属的分布和系统发育关系信息,提出云南植物区系分区系统,将云南地区划为南北两个地理单元,其下再分为8个不同的植物区系,与此前基于木本植物分布定性分析的区系划分结果大抵一致;并以 $\beta$ 多样性为量度探讨了云南区系形成过程中物种丰富度和系统发育多样性的转换(turnover)格局,发现这两者高度相关,且均在中部地区表现为最低水平。

## 2.3 植物区系生物多样性时空格局的地理、生态因子解释

植物区系的生态环境分异是物种多样化的外因,而生物类群通过进化创新以适应环境变化是物种多样化的内因,可以通过系统发育树的结构得到反映。因此,在揭示区系时间和空间格局的基础上,系统发育树还可以将外界环境因子和关键适应性特征进化相联系,即结合物种分化的外因和内因,从而理解区系生物多样性的形成机制和动态变化规律(鲁丽敏等, 2014)。Lavergne等(2013)基于区域生命之树,通过birth-death模型对物种多样化速率进行分析,探讨了直布罗陀海峡对两岸植物区系生物多样性格局形成的影响。结果表明,陆桥对大陆间的物种迁移有影响,通过生活史特征的选择对类

群进行迁移过滤,使得生活周期短、借助风或动物传播的类群不成比例地分布于海峡两岸。此外,海峡对迁移的限制还使一些类群倾向于本地物种形成的多样化模式,在多样化速率相当的情况下,由于生境差异而产生了两岸大量的地方特有种。

大数据的整合分析是研究植物与环境相互影响的重要方向。特别是区域时间树引入植物区系的研究后,进化生态学家常常将系统发育关系、分化时间、多样化速率、生物地理重建和古气候数据进行关联分析,用以揭示区系生物多样化对地理、地质事件和气候变化的响应机制。Warren等(2011)基于系统发育树和过去几百万年的季节性降雨的变化数据,重建了好望角植物区系物种地理分布和开花物候的历史变化。结果显示,分别有14–41%和14–55%的物种符合预测适应气候变化的地理分布和开花物候转变,指出中新世以来的气候变化对好望角现存植物区系生物多样性格局的形成有显著影响。

### 3 存在问题与前景展望

#### 3.1 区域生命之树和全球生命之树之间的关系

区域生命之树是全球生命之树在区域范围的取样,仅反映了在某个特定区域内的系统发育多样化格局。取样不全造成生命之树上分支缺失会影响对系统发育关系的判断,并造成全球树与区域树所反映的系统发育多样性的差异。但这两者反映的系统发育关系之间的误差是否会影响讨论生物多样性格局及其成因,目前的研究还少有涉及。以Weigelt等(2015)的工作为例,其研究用综合的全球岛屿区域树的系统发育数据与地理环境等因素进行分析,得到两者相关性显著的结果,由此揭示了世界范围适用的岛屿区系生物多样性格局形成模式。而在此基础上,可以通过合并所有岛屿区域树构建全球尺度的岛屿树,进一步比较岛屿的全球树和全球的岛屿树得到的多样化成因是否存在差异,为揭示全球生命之树和区域生命之树的关系提供参考。另一方面,区域生命之树由于取样不全而可能造成的系统发育关系分析误差也可以通过与完整呈现生物类群间系统发育关系的全球生命之树比对来进行修正。

#### 3.2 区域生命之树的时间估计偏差

分子时间标定是确定一个物种分化事件发生

时间的过程。首先,利用DNA序列构建系统发育树,以序列的碱基替换数来衡量分支长度;然后,由于类群间的碱基替换率不同而不能直接将分支长度转化为估计的分化时间,所以第二步是将分支的碱基替换数转化为相对时间的度量(rate-smoothing);第三步是用化石进行校准,将相对时间转化为实际时间(Milne, 2006)。不同类群中包含的物种数量差异很大,系统发育树的类群取样数目会影响时间估计的准确性(Linder et al, 2005),而且不同的估算方法可能会产生不同的节点时间。区域生命之树的类群取样仅限于区域分布的物种,必然存在由于取样不全而造成对类群间亲缘关系和类群分化时间估计的精度降低的问题。此外,由于所取类群受限而化石记录有限,因此有可能出现所建的区域树的部分分支缺少化石校准数据(Lancaster & Kay, 2013),从而产生时间估算误差。Milne (2006)建议利用多个化石记录和多个基因序列来减小碱基替换率随机变异的影响,以此建立一个普遍适用的时间估算方法,使准确的时间标定不再局限于化石记录丰富的类群。同时,区域时间树存在的偏差是否可以采用区域时间树与区系内特征类群在世界范围取样所构建的时间树相互验证的方法进行校正?是否可以通过建立一个整合世界范围生物类群估算分化时间的数据库以便于数据的提取、比对和修订,再基于此数据库对区域生命之树进行时间标定?这些都是特别值得关注的问题。因此,探索区域生命之树时间的估算方法以解决由于取样不全而造成的误差,将成为今后研究的一个重要方面。

#### 3.3 取样尺度的影响

区域生命之树在系统与进化生物学和生态学之间架起了桥梁,已经广泛应用于揭示区系生物多样性的时间和空间格局及其地理、生态成因,而在研究过程中取样尺度大小对结果的影响也是未来研究应该关注的方面。在时间尺度上,比较同一地区在不同时间跨度的物种丰富度和系统发育多样性的变化规律,阐明地质历史和气候变化对多样化的作用强度和快慢;在空间尺度上,比较不同空间大小的地区在某个历史时期的多样化规律,探讨空间取样大小造成的分析结果差异及原因;系统发育树建树的取样量和分类阶元水平也可能影响到分析结果。Qian和Zhang (2015)利用北美被子植物木本类群在科水平的系统发育树和物种水平的系统

发育树研究系统发育多样性与环境变量之间的关系,发现两种水平上的树得到的关系没有显著差异,表明高分辨率的科水平树在较大空间尺度上也能很好地反映环境因素对多样性格局的影响。但不同时间、空间尺度和不同分类阶元水平上建树尺度的组合得到的分析结果是否存在差异仍有待进一步研究。

### 3.4 对生物多样性热点地区研究成果的整合

生命之树已广泛应用于植物区系研究,尤其是生物多样性热点地区受到研究者的格外关注,并积累了一定的研究成果。但对同一地区的研究往往各有侧重,不同指标、模型和方法被用于解读和挖掘系统发育树中的信息,再结合不同的进化特征、生物地理分析和地质气候数据进行分析,得到了从不同角度对同一地区生物多样性起源演化的理解,因而加强世界范围内研究者的合作与交流很有必要。今后的研究除了对尚未涉猎的植物区系结合区域生命之树进行探讨,或是继续从新的方面加深对已有研究涉及的地区的多样化机制的认识之外,整合热点地区的研究以进行全方位、多角度、深层次的大数据整合分析,进而完整地阐明生物多样性热点地区生物多样性格局及其成因可能会成为今后重点研究方向。这将为最终解释全球生物多样性的形成机制和分布规律奠定基础。

**致谢:** 感谢中国科学院植物研究所胡海花博士对原稿提出修改意见并提供文献。

### 参考文献

Chao A, Chiu CH, Jost L (2014) Unifying species diversity, phylogenetic diversity, functional diversity, and related similarity and differentiation measures through Hill numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 297–324.

Corbelli JM, Zurita GA, Filloy J, Galvis JP, Vespa NI, Bellocq I (2015) Integrating taxonomic, functional and phylogenetic beta diversities: interactive effects with the biome and land use across taxa. *PLoS ONE*, 10, e0126854.

Crisp MD, Cook LG (2013) How was the Australian flora assembled over the last 65 million years? A molecular phylogenetic perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44, 303–324.

Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10.

Faith DP, Reid CAM, Hunter J (2004) Integrating phylogenetic diversity, complementarity, and endemism for conservation

assessment. *Conservation Biology*, 18, 255–261.

Favre A, Päckert M, Pauls SU, Jähnić SC, Uhl D, Michalak I, Muellner-Riehl AN (2015) The role of the uplift of the Qinghai-Tibetan Plateau for the evolution of Tibetan biotas. *Biological Reviews*, 90, 236–253.

Feng G, Zhang JL, Pei NC, Rao MD, Mi XC, Ren HB, Ma KP (2012) Comparison of phylobetadiversity indices based on community data from Gutianshan Forest Plot. *Chinese Science Bulletin*, 57, 623–630.

Forest F, Grenyer R, Rouget M, Davies TJ, Cowling RM, Faith DP, Balmford A, Manning JC, Procheş Ş, van der Bank M, Reeves G, Hedderson TAJ, Savolainen V (2007) Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots. *Nature*, 445, 757–760.

Ge XJ (2015) Application of DNA barcoding in phylofloristics study. *Biodiversity Science*, 23, 295–296. (in Chinese) [葛学军 (2015) DNA条形码在植物系统发育区系学研究中的应用. *生物多样性*, 23, 295–296.]

González-Caro S, Umaña MN, Álvarez E, Stevenson PR, Swenson NG (2014) Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional-scale environmental gradients in northwest South America. *Journal of Plant Ecology*, 7, 145–153.

Lancaster LT, Kay KM (2013) Origin and diversification of the California flora: re-examining classic hypotheses with molecular phylogenies. *Evolution*, 67, 1041–1054.

Lavergne S, Hampe A, Arroyo J (2013) In and out of Africa: How did the Strait of Gibraltar affect plant species migration and local diversification? *Journal of Biogeography*, 40, 24–36.

Li R, Kraft NJB, Yang J, Wang Y (2015) A phylogenetically informed delineation of floristic regions within a biodiversity hotspot in Yunnan, China. *Scientific Reports*, 5, 9396.

Linder HP, Hardy CR, Rutschmann F (2005) Taxon sampling effects in molecular clock dating: an example from the African Restionaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35, 569–582.

Linder HP (2008) Plant species radiations: where, when, why? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 363, 3097–3105.

Lu LM, Sun M, Zhang JB, Li HL, Lin L, Yang T, Chen M, Chen ZD (2014) Tree of life and its applications. *Biodiversity Science*, 22, 3–20. (in Chinese with English abstract) [鲁丽敏, 孙苗, 张景博, 李洪雷, 林立, 杨拓, 陈闽, 陈之端 (2014) 生命之树及其应用. *生物多样性*, 22, 3–20.]

Milne RI (2006) Northern hemisphere plant disjunctions: a window on tertiary land bridges and climate change? *Annals of Botany*, 98, 465–472.

Mishler BD, Knerr N, González-Orozco CE, Thornhill AH, Laffan SW, Miller JT (2014) Phylogenetic measures of biodiversity and neo- and paleo-endemism in Australian *Acacia*. *Nature Communications*, 5, 4473.

Monnet AC, Jiguet F, Meynard CN, Mouillot D, Mouquet N, Thuiller W, Devictor V (2014) Asynchrony of taxonomic, functional and phylogenetic diversity in birds. *Global Ecol-*

- ogy and Biogeography, 23, 780–788.
- Pillon Y (2012) Time and tempo of diversification in the flora of New Caledonia. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 170, 288–298.
- Qian H, Zhang J (2015) Are phylogenies derived from family-level supertrees robust for studies on macroecological patterns along environmental gradients? *Journal of Systematics and Evolution*, 54, 29–36.
- 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.
- Swenson NG, Umaña MN (2014) Phylofloristics: an example from the Lesser Antilles. *Journal of Plant Ecology*, 7, 166–175.
- Tsirogiannis C, Sandel B (2014) Computing the skewness of the phylogenetic mean pairwise distance in linear time. *Algorithms for Molecular Biology*, 9, 15.
- Warren BH, Bakker FT, Bellstedt DU, Bytebier B, Claßen-Bockhoff R, Dreyer LL, Edwards D, Forest F, Galley C, Hardy CR, Linder HP, Muasya AM, Mummenhoff K, Oberlander KC, Quint M, Richardson JE, Savolainen V, Schrire BD, van der Niet T, Verboom GA, Yesson C, Hawkins JA (2011) Consistent phenological shifts in the making of a biodiversity hotspot: the Cape flora. *BMC Evolutionary Biology*, 11, 39.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505.
- Weigelt P, Kissling WD, Kisel Y, Fritz SA, Karger DN, Kessler M, Lehtonen S, Svenning JC, Kreft H (2015) Global patterns and drivers of phylogenetic structure in island floras. *Scientific Reports*, 5, 12213.
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279–338.
- Wu ZY, Sun H, Zhou ZK, Li DZ, Peng H (2010) Floristics of Seed Plants from China. Science Press, Beijing. (in Chinese) [吴征镒, 孙航, 周浙昆, 李德铎, 彭华 (2010) 中国种子植物区系地理. 科学出版社, 北京.]

(责任编辑: 葛学军 责任编辑: 闫文杰)