DOI:10. 11913/PSJ. 2095-0837. 2022. 30302 杨人瑄,周韩洁,李嵘. 云南被子植物蔷薇分支的进化历史研究[J]. 植物科学学报, 2022, 40(3): 302-309 Yang RX, Zhou HJ, Li R. Evolutionary history of rosids in Yunnan angiosperms[J]. *Plant Science Journal*, 2022, 40(3): 302-309

云南被子植物蔷薇分支的进化历史研究

杨入瑄1,2. 周韩洁1,2. 李 嵘1*

(1. 中国科学院昆明植物研究所, 东亚植物多样性与生物地理学重点实验室, 昆明 650201; 2. 中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049)

摘 要:本文以云南被子植物蔷薇分支为研究对象,基于物种间的演化关系,结合其地理分布,从进化历史的角度探讨了物种、特有种、受威胁物种的种类组成及系统发育组成的分布格局,并整合自然保护地的空间分布,对生物多样性的重点保护区域进行识别。结果显示:云南被子植物蔷薇分支的物种密度与系统发育多样性、特有种密度、受威胁物种密度均呈显著正相关,云南南部和西北部是物种丰富度与系统发育多样性最为丰富的区域;就云南整体而言,蔷薇分支的标准化系统发育多样性较低;云南南部、东南部、西北部是蔷薇分支的重点保护区域。

关键词:物种丰富度;系统发育多样性;特有种;受威胁物种;蔷薇分支

中图分类号: Q941⁺.2 文献标识码: A 文章编号: 2095-0837(2022)03-0302-08

Evolutionary history of rosids in Yunnan angiosperms

Yang Ru-Xuan^{1,2}, Zhou Han-Jie^{1,2}, Li Rong^{1*}

(1. CAS Key Laboratory for Plant Diversity and Biogeography of East Asia, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China; 2. College of Life Science, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Combining data on the distribution and phylogenetic relationships of species of rosids in Yunnan angiosperms, we explored how taxonomic composition (including species, endemic species, and threatened species) and phylogenetic diversity varied across different geographic regions. Integrating the distribution of natural protected areas with taxonomic and phylogenetic composition data, we also identified key areas for biodiversity conservation. As expected, species richness was well correlated with phylogenetic diversity and taxonomic richness of endemic and threatened species among geographic regions. Southern and northwestern Yunnan contained the highest species richness and phylogenetic diversity. Using null model analyses, the standardized effect size of phylogenetic diversity was much lower than expected based on species richness of Yunnan. We suggest that southern, southeastern, and northwestern Yunnan should be a focus for biodiversity conservation as these areas may help maximize the protection of the evolutionary history and potential of Yunnan angiosperms.

收稿日期: 2021-12-07, 修回日期: 2022-03-07。

基金项目: 国家自然科学基金(31770228);中国科学院西部之光"一带一路"项目;云南省基础研究专项重大项目(202101BC070002);中国科学院战略性先导科技 A 类专项资助(XDA26020203)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31770228), Belt and Road Project of West Light Foundation of the Chinese Academy of Sciences, Major Program for Basic Research Project of Yunnan Province (202101BCO70002), and Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences (XDA26020203).

作者简介:杨人瑄(1997-),女,硕士研究生,研究方向为植物分类与生物地理学(E-mail: yangruxuan@mail.kib.ac.cn)。

^{*} 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: lirong@mail.kib.ac.cn)。

Key words: Species richness; Phylogenetic diversity; Endemic species; Threatened species; Rosids

生物多样性的时空分布是生物在长期进化 历史过程中与环境相互作用的产物[1]。植物作 为生物多样性的重要组成部分, 其地理分布影 响并塑造着其他生物的分布格局[2]。全球范围 内, 植物多样性分布格局有着显著的地理差异, 有些地区在相对较小的范围内包含数千种植物, 如面积仅占非洲大陆约 0.5%的南非开普敦地 区,拥有非洲 20%以上的植物种类[3],而在某 些面积广阔的区域内, 仅包含少量植物种类, 如约占地球陆地面积5%的北极地区,只有不到 全球维管植物的 1%[4]。近年来, 随着全球气候 变化、外来物种入侵、人类活动等因素的影响, 生物多样性的锐减引起了人们的广泛关注,解 析植物多样性的分布格局及其形成原因,是解 决这一问题的核心和关键, 也是科学制定各类 保护措施的前提[5]。

物种丰富度(Species richness, SR)是量化 生物多样性最常用的指标之一。通过探讨物种丰 富度的地理分布,可揭示生物多样性的空间分布 格局[6]。如 Francis 等[7] 对被子植物物种丰富度 的研究发现, 东亚、东南亚和美洲中部是全球植 物多样性最为丰富的区域,且从赤道向两极,物 种丰富度逐渐降低。然而,基于物种丰富度的研 究, 仅将物种看作独立的个体, 忽视了物种间的 演化关系,难以揭示进化维度生物的多样性[8]。 近年来,随着区域性生命之树的构建,为从进化 历史的角度研究植物多样性分布格局提供了契 机。系统发育多样性(Phylogenetic diversity, PD)是量化植物多样性进化历史的重要指标,它 是连接系统发育树上所有分类群的最短枝长之 和^[9]。Lu 等^[1]对中国被子植物的演化历史研究 发现, 中国东西部植物区系具有不同的系统发育 组成和起源时间, 生物多样性保护应采取不同的 保护策略。

特有种(Endemic species)是局限分布于特定区域的物种,其形成与重大地质历史事件和特殊生境的分布紧密关联^[10]。探讨特有种的地理分布,对揭示生物多样性的分布格局及识别生物多样

性保护优先区具有重要意义^[11]。Huang 等^[12]基于中国特有种子植物的分布格局,识别出 19 个生物多样性保护的优先区域,并指出青藏高原隆升是导致特有种集中分布的重要因素。为全面认识生物多样性的受威胁状态,世界自然保护联盟(IUCN)根据物种的种群大小、地理分布、栖息地干扰度等指标,对物种的濒危程度进行了划分^[13]。研究濒危物种的分布格局及其形成原因可为探讨生物多样性对环境的适应、人为活动的影响及开展生物多样性对环境的适应、人为活动的影响及开展生物多样性保护提供重要支撑。Zhang和 Ma^[14]通过研究中国受威胁植物的地理分布发现,这些植物主要集中在东部地区,可能与东部区域人口密度高、生境干扰严重、自然保护地碎片化等因素有关。

随着数据资料的积累,从不同角度探讨生物多样性的物种、特有种、受威胁物种及其进化历史的分布格局,可为全方位了解生物多样性的形成演变及保护提供重要线索。然而,除 Orme 等[15]研究过鸟类的物种、特有种、受威胁物种丰富度的分布格局外,鲜有在其他类群开展类似综合性研究的报道。因此,有必要选取不同的类群,从不同方面开展整合研究,以全面认识生物多样性的分布格局及形成原因,为生物多样性保护策略的制定提供更为精准的信息。

云南位于全球生物多样性热点地区喜马拉雅、印度一缅甸、中国西南山地的交汇区,是中国植物多样性最为丰富的区域,特有种、受威胁物种的数量居全国之首^[16]。被子植物谱系组成多样,包含木兰分支(Magnoliids)、单子叶分支(Monocots)、菊类分支(Asterids)和蔷薇分支(Rosids)等多个被子植物的重要演化支系^[17]。其中,蔷薇分支是云南植物区系的核心骨干支系,含有丰富多样的植物种类^[18]。本文以云南被子植物蔷薇分支为研究对象,结合其地理分布信息,从进化历史的角度探讨物种、特有种及受威胁物种的分布格局,旨在回答两个问题:(1)云南被子植物蔷薇分支的物种、特有种、受威胁物种的物种多样性与系统发育多样性是否

具有相同的分布格局?(2)植物多样性分布格局的形成原因是什么?

1 数据与方法

1.1 研究地区

云南地处中国西南(21°8′32″~29°15′8″N,97°31′39″~106°11′47″E)。整体地势西北高、东南低,自北向南呈阶梯状逐级下降,属山地高原地貌^[19]。因受印度洋西南季风及太平洋东南季风的影响,气候具有干湿季分明、降水丰沛、年温差小、日温差大等特点^[20]。正是由于复杂的地形地貌和丰厚的水热条件,造就了云南丰富多样的植物区系种类^[21]。

1.2 数据来源

基于《云南植物志》(http://db.kibaccn/)和《云南省生物物种名录》^[22],根据被子植物系统发育分类系统 APG IV界定的科属范畴^[17],利用 Flora of China(FOC)(http://www.efloras.org/)、The plant list(TPL)(http://www.theplantlist.org/)、International Plant Name Index(IPNI)(https://www.ipni.org/)、Plants of the World online(POWO)(https://powo.science.kew.org/)、国家标本平台(NSII)(http://www.nsii.org.cn/)等物种名称和标本数据库,修订物种名称,确认物种县域分布,排除外来种和栽培种,构建精准的云南野生被子植物蔷薇分支物种数据库。

依据物种地理分布信息,将仅在云南省内分布的物种称为云南特有种,而将局限分布于某一特定县域内的物种称为狭域特有种。根据《中国高等植物受威胁物种名录》^[23],整理云南被子植物蔷薇分支中的极危物种(Critically endangered, CR)、濒危物种(Endangered, EN)和易危物种(Vulnerable, VU),并将其统称为受威胁物种。

1.3 系统发育树构建

将来自 GenBank 的 DNA 数据和 Open Tree of Life 相结合得到的 GBOTB 系统发育树作为骨架树^[24],利用 R 3.6.2 软件中的 V. PhyloMaker 程序包^[25],以云南被子植物蔷薇分支物种数据库中的所有植物作为物种库,构建基于全部物种的系统发育树。对 GBOTO 中未涵盖的属或

种,使用 V. PhyloMaker 中的 Scenario 3 方法,根据其所在科或属的系统位置添加到相应的科或属中。

1.4 生物多样性度量

利用物种丰富度和系统发育多样性量化云南不同县域被子植物蔷薇分支的物种、特有种/狭域特有种、受威胁物种的物种组成和系统发育组成多样性。物种丰富度(SR)为各县域内的物种绝对数量。考虑到不同县域面积对 SR 的影响,使用物种密度(Species density, SD)量化物种组成多样性[26],计算公式如下:

$$SD = \frac{SR}{\ln A} \tag{1}$$

式中, SR 为县域物种丰富度; A 为县域面积(平方公里, km^2)。

系统发育多样性(PD)(百万年, Myr)是县域内所有物种在有根系统发育树上的最短枝长总和^[10]。以往研究表明 SR与 PD相关性较高^[27],为消除 SR对 PD的影响,使用标准化系统发育多样性(Standardized effect size of the phylogenetic diversity, ses. PD)度量系统发育组成多样性,计算公式如下:

$$ses.PD = \frac{PD_{\text{observed}} - PD_{\text{randomized}}}{sdPD_{\text{randomized}}}$$
 (2)

式中, $PD_{observed}$ 是观察县域物种的系统发育多样性, $PD_{randomized}$ 表示随机过程产生的县域物种系统发育多样性, $sdPD_{randomized}$ 表示随机化县域物种系统发育多样性的标准差。若ses.PD值为负,表示该区域系统发育组成多样性相对较低,物种间的系统发育关联度较高;反之,若ses.PD值为正,则表示该地区系统发育组成多样性相对较高,物种间的系统发育关联度较低。上述分析利用 R3.6.2 软件中的 picante 程序包完成[28]。

1.5 区域受威胁状况度量

根据物种受威胁等级,分别为易危(1分)、濒危(2分)、极危(3分)物种进行分数赋值,并使用受威胁指数(Threatened index, TI)度量云南不同县域被子植物蔷薇分支的受威胁程度,计算公式如下:

2

(3)

结果与分析

植物多样性格局

51 种、濒危 106 种、易危 163 种)。

根据被子植物系统发育分类系统的统计, 云南

云南被子植物蔷薇分支的物种密度与系统发

被子植物蔷薇分支计有 70 科 544 属 3101 种,系

统发育关系见附图1)。其中,云南特有种615种,

县域狭域特有种 275 种, 受威胁物种 320 种(极危

育多样性显著相关(图 1: A),南部和西北部具

有最高的系统发育多样性(附图 22); 物种密度

与特有种 / 狭域特有种密度、受威胁物种密度也

均显著正相关(图 1: B~D), 云南南部和西北部

具有最高的物种多样性(图2)。然而,去除物种

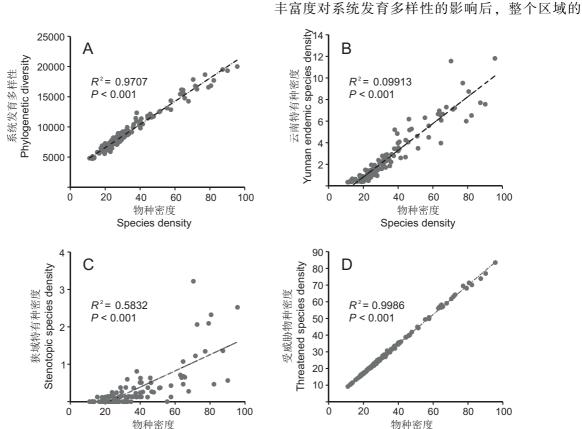
Species density

$$TI = \frac{H}{SR}$$

式中, H为县域内受威胁物种的得分, 即易危、濒 危和极危物种的分值总和。

1.6 生物多样性保护区域识别

采用 Pearson 分析检测物种组成多样性与系统发育组成多样性的相关性。考虑到物种、特有种/狭域特有种、受威胁物种的物种密度、观察系统发育多样性及区域受威胁状况具有不同的数量体系,先利用 R 3.6.2 软件的 scale 函数对其进行标准化处理,并计算每个县域不同变量标准化处理后的总和,再使用地理信息系统 ArcGIS 10.2^[29]将不同变量标准化处理后的总和与自然保护地的空间分布进行叠加,识别云南被子植物蔷薇分支的重点保护区域。



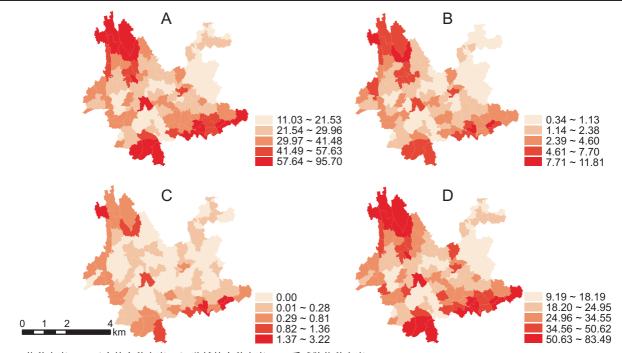
趋势线、 R^2 和 P值均来自 Pearson 分析结果。

Species density

Fitted line, R^2 , and P value were obtained from Pearson correlation results.

图 1 云南被子植物蔷薇分支的物种密度与系统发育多样性(A),云南特有种密度(B), 狭域特有种密度(C),受威胁物种密度(D)的相关性

Fig. 1 Correlations between species density and phylogenetic diversity (A), Yunnan endemic species density (B), stenotopic species density (C), and threatened species density (D)



A. 物种密度; B. 云南特有种密度; C. 狭域特有种密度; D. 受威胁物种密度。

A. Species density; B. Yunnan endemic species density; C. Stenotopic species density; D. Threatened species density.

图 2 云南被子植物蔷薇分支的多样性格局

Fig. 2 Distribution patterns of rosids in Yunnan angiosperms

标准化系统发育多样性都较低,物种间的亲缘关系 较近(图3)。

2.2 区域受威胁状况与重点保护区域

受威胁指数(TI)的分布格局显示云南南部、东南部的被子植物蔷薇分支物种受威胁状况最为严重(图 4: A)。根据云南被子植物蔷薇分支的物种组成、系统发育组成及区域受威胁状况与自然保护地的叠加分析,识别出云南南部、东南部及西北部为生物多样性的重点保护区域(图 4: B)。

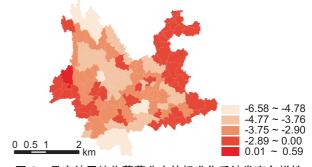


图 3 云南被子植物蔷薇分支的标准化系统发育多样性 Fig. 3 Standardized effect size of phylogenetic diversity patterns of rosids in Yunnan angiosperms

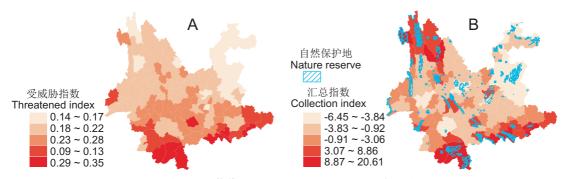


图 4 云南被子植物蔷薇分支的受威胁状况(A)与重点保护区域(B)

Fig. 4 Regional threatened status (A) and key protected areas (B) of rosids in Yunnan angiosperms

3 讨论

3.1 植物多样性的演化历史

本研究表明,云南被子植物蔷薇分支的物种密 度与系统发育多样性及特有种/狭域特有种密度、 受威胁物种密度显著正相关,云南西北部和南部是 植物多样性和特有现象最为富集的区域,这与前人 报道结果一致[30,31]。究其原因,可能与地质历史 和植物多样性的形成演变有关。云南西北部位于青 藏高原东南部, 自第三纪以来, 由于印度板块与欧 亚板块的碰撞, 加之江河深切, 致使该区域产生了 复杂多样的生境类型[32],成为丛菔属(Solmslaubachia)、枫属(Acer)、黄耆属(Astragalus)等 诸多新生类群的发源地[33-35],导致该地区被子植 物蔷薇分支具有较高的物种组成多样性, 该区域也 因此被称作物种"演化的摇篮"[36]。而云南南部为 低海拔山地, 地质地史上长期与热带东南亚紧密联 系,主要受热带气候的影响。该地区相对稳定的地 质构造和气候环境,加之未受第四纪冰期-间冰期 的影响, 既为伯乐树属(Bretschneidera)等诸多第 三纪孑遗植物提供了长期稳定的栖息地[37],也为 秋海棠属(Begonia)、羊蹄甲属(Bauhinia)、蒲桃 属(Syzygium)等类群的生存繁衍提供了优良的条 件[38-40]。因此,云南南部被子植物蔷薇分支具有 较高的物种组成多样性,该区域也因富含古老孑遗 的植物谱系、被称作物种演化的"博物馆"[41]。

然而,本研究发现,使用零模型(Null model)保持县域物种丰富度不变的情况下,随机产生的县域系统发育多样性与观察县域系统发育多样性的比较发现,几乎整个区域的标准化系统发育多样性都呈负值,即云南被子植物蔷薇分支的系统发育多样性相对较低,物种间具有较近的亲缘关系。蔷薇分支是云南被子植物区系的重要组成支系,富含诸多种属丰富的类群,如蔷薇科、豆科、桑科等[42,43],甚至包括云南主要植被类型亚热带常绿阔叶林的特征科,如壳斗科[21,44]。这些科在云南广泛分布,并在多样的生境类型下孕育出丰富的植物种类,但这些植物种类大都来自相同的科或属,因此,造就了云南被子植物蔷薇分支的谱系多样性相对较低,但物种间亲缘关系较近的格局。

3.2 植物多样性保护

受威胁指数显示,云南南部、东南部是物种受 威胁程度最高的区域。已有研究表明,随着社会经 济的发展,人为活动,如大规模工程建设项目的实 施导致的生境丧失, 以及野生种质资源的过度利用 引起的生物种群减少等,是植物受威胁的重要因素 之一^[45]。如 Tao 等^[46]对漾濞枫(Acer yangbiense Y. S. Chen & Q. E. Yang)及Li等[47]对云南梧桐 (Firmiana major (W. W. Smith) Handel-Mazzetti) 的研究发现,这两种植物种群数量稀少、分布零 散, 目大都生长在路边、耕地旁等人为干扰严重的 区域, 砍伐、道路修建等引起的栖息地丧失是其面 临的最大威胁。除人为因素之外,植物自身的因 素,如繁殖障碍、近交衰退、萌发率低等也是植 物受威胁的重要原因[48]。如仅在云南东南部分布 的西畴青冈(Cyclobalanopsis sichourensis Hu), 由于种子萌发率低,幼苗稀少,生长过程中被其 他物种竞争排除, 最终导致种群数量减少, 物种 受到威胁[49]。

物种组成、系统发育组成及区域受威胁状况与 自然保护地的叠加分析结果表明,云南南部、东南 部及西北部是云南被子植物蔷薇分支的重点保护区 域。这些区域虽然物种、特有种/狭义特有种的物 种丰富度和系统发育多样性较高, 但受威胁物种的 种类较多区域受威胁程度(西北部除外)也较高。 因此, 为应对全球变化、人为活动等引起的生物大 灭绝,加强对这些地区植物多样性的保护尤为重 要。虽然对整个区域来说,被子植物蔷薇分支的谱 系多样性相对最低,但有限的谱系或集中了大量新 生类群(如西北部),或包含诸多古老孑遗类群(如 东南部),新生类群是未来进化的主力,而古老孑 遗类群是植物进化历史的承载者。因此,加强云南 南部、东南部及西北部植物多样性的保护, 不但可 以保护丰富的物种、特有种及受威胁物种的多样 性,还可以最大化地保护植物多样性的进化潜能和 进化历史。然而,现有自然保护地的分布并未覆盖 所有的重点保护区域,为了更加合理和全方位地保 护植物多样性(包括进化历史、进化潜能的保护), 建议适当扩大现有自然保护地的面积, 优化现有自 然保护地的规划和布局。

致谢: 中国科学院昆明植物研究所信息中心提供了本 研究所需的基础数据。感谢中国科学院昆明植物研究所东 亚植物多样性与生物地理学重点实验室王梦雨、钱栎屾在 数据分析方面提供的帮助。

参考文献:

- [1] Lu LM, Mao LF, Yang T, Ye JF, Liu B, et al. Evolutionary history of the angiosperm flora of China[J]. Nature, 2018, 554(7691): 234-238.
- [2] Ricklefs RE. Community diversity: relative roles of local and regional processes [J]. Science, 1987, 235 (4785): 167-171.
- [3] Forest F, Grenyer R, Rouget M, Davies TJ, Cowling RM, et al. Preserving the evolutionary potential of floras in biodiversity hotspots [J]. Nature, 2007, 445(7129): 757-760.
- [4] Meltofte H, Barry T, Berteaux D, Bültmann H, Christiansen JS, et al. Arctic Biodiversity Assessment: Status and Trends in Arctic Biodiversity [M]. Akureyri: Conservation of Arctic Flora and Fauna, 2013: 21-65, 311-353.
- [5] Lu MY, Gao LM, Li HT, He FL. The patterns of vascular plant discoveries in China[J]. Ecol Evol, 2021, 11(18): 12378-12388.
- [6] Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, da Fonseca GAB, Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities[J]. Nature, 2000, 403(6772): 853-858.
- [7] Francis AP, Currie DJ. A globally consistent richnessclimate relationship for angiosperms [J]. Am Nat, 2003, 161(4): 523-536.
- [8] Zhang YZ, Qian LS, Spalink D, Sun L, Chen JG, et al. Spatial phylogenetics of two topographic extremes of the Hengduan Mountains in southwestern China and its implications for biodiversity conservation [J]. Plant Divers, 2021, 43(3): 181-191.
- [9] Faith DP. Conservation evaluation and phylogenetic diversity[J]. Biol Conserv, 1992, 61(1): 1-10.
- [10] Jetz W. Rahbek C. Colwell RK. The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism [J]. Ecol Lett, 2004, 7 (12): 1180 -1191.
- [11] Zhang XX, Ye JF, Laffan SW, Mishler BD, Thornhill AH, et al. Spatial phylogenetics of the Chinese angiosperm flora provides insights into endemism and conservation [J]. J Integr Plant Biol, 2022, 64(1): 105-117.
- [12] Huang JH, Huang JH, Liu CR, Zhang JL, Lu XH, et al. Diversity hotspots and conservation gaps for the Chinese endemic seed flora [J]. Biol Conserv, 2016, 198: 104-112.
- Rodrigues AS, Andelman SJ, Bakarr MI, Boitani L,

- Brooks TM, et al. Effectiveness of the global protected area network in representing species diversity[J]. Nature, 2004, 428(6983): 640-643.
- [14] Zhang YB, Ma KP. Geographic distribution patterns and status assessment of threatened plants in China [J]. Biodivers Conserv, 2008, 17(7): 1783-1798.
- [15] Orme CDL, Davies RG, Burgess M, Eigenbrod F, Pickup N, et al. Global hotspots of species richness are not congruent with endemism or threat [J]. Nature, 2005, 436 (7053): 1016-1019.
- [16] Hong DY, Stephen B. Plants of China: A Companion to the Flora of China[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2015: 1-15.
- [17] The angiosperm phylogeny group. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV[J]. Bot J Linn Soc, 2016, 181(1): 1-20.
- [18] 吴征镒. 云南植物志[M]. 北京: 科学出版社, 1977-2006:
- [19] 杨一光. 云南省综合自然区划[M]. 北京: 高等教育出版社, 1991: 1-17.
- [20] 王宇. 云南山地气候[M]. 昆明. 云南科技出版社, 2006:
- [21] 吴征镒,朱彦丞,姜汉桥.云南植被[M].北京:科学出版 社. 1987, 3-27.
- [22] 云南省生物物种名录(2016版)编委会. 云南省生物物种名 录[M]. 昆明:云南科技出版社,2017:191-510.
- [23] 覃海宁, 杨永, 董仕勇, 何强, 贾渝, 等. 中国高等植物受 威胁物种名录[J]. 生物多样性, 2017, 25(7): 696-744. Qin HN, Yang Y, Dong SY, He Q, Jia Y, et al. Threatened species list of China's higher plants [J]. Biodiversity Science, 2017, 25(7): 696-744.
- Smith SA, Brown JW. Constructing a broadly inclusive [24] seed plant phylogeny [J]. Am J Bot, 2018, 105(3): 302-314.
- [25] Jin Y, Qian HV. PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants [J]. Ecography, 2019, 42(8): 1353-1359.
- [26] Vetaas OR, Grytnes JA. Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal [J]. Glob Ecol Biogeogr, 2002, 11(4): 291-301.
- [27] Xu MZ, Yang LH, Kong HH, Wen F, Kang M. Congruent spatial patterns of species richness and phylogenetic diversity in karst flora: case study of Primulina (Gesneriaceae) [J]. J Syst Evol, 2020, 59(2): 251-261.
- [28] Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Mor-Ion H, et al. Picante: R tools for integrating phylogenies

- and ecology[J]. *Bioinformatics*, 2010, 26(11): 1463-1464.
- [29] Esri. ArcGIS desktop 10.2 [D/OL]. Environmental Systems Research Institute, 2013. https://desktop.arcgis.com/en/.
- [30] 李锡文. 云南植物区系[J]. 云南植物研究, 1985 (4): 361-371.

 Li XW. Floristic study of Yunnan Province[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1985 (4): 361-371.
- [31] Li R, Yue J. A phylogenetic perspective on the evolutionary processes of floristic assemblages within a biodiversity hotspot in eastern Asia[J]. J Syst Evol, 2020, 58(4): 413-422.
- [32] Ding WN, Ree RH, Spicer RA, Xing YW. Ancient orogenic and monsoon-driven assembly of the world's richest temperate alpine flora[J]. *Science*, 2020, 369(6503): 578-581.
- [33] Yue JP, Sun H, Baum DA, Li JH, Al-Shehbaz IA, et al. Molecular phylogeny of *Solms-aubachia* (Brassicaceae) s.l., based on multiple nuclear and plastid DNA sequences, and its biogeographic implications [J]. *J Syst Evol*, 2009, 47(5): 402-415.
- [34] Gao J, Liao PC, Huang BH, Yu T, Zhang YY, et al. Historical biogeography of Acer L. (Sapindaceae): genetic evidence for Out-of-Asia hypothesis with multiple dispersals to North America and Europe[J]. Sci Rep, 2020, 10 (1): 1-10.
- [35] Azani N, Bruneau A, Wojciechowski MF, Zarre S. Miocene climate change as a driving force for multiple origins of annual species in *Astragalus* (Fabaceae, Papilionoideae)[J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2019, 137: 210-221.
- [36] Polato NR, Gill BA, Shah AA, Gray MM, Casner KL, et al. Narrow thermal tolerance and low dispersal drive higher speciation in tropical mountains [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2018, 115 (49): 12471–12476.
- [37] Wang MN, Duan L, Qiao Q, Wang ZF, Zimmer EA, et al. Phylogeography and conservation genetics of the rare and relict *Bretschneidera sinensis* (Akaniaceae) [J]. *PLoS One*, 2018, 13(1); e0189034.
- [38] Moonlight PW, Richardson JE, Tebbitt MC, Thomas DC, Hollands R, *et al.* Continental-scale diversification patterns in a megadiverse genus: the biogeography of Neotropical

- Begonia[J]. J Biogeogr, 2015, 42(6): 1137-1149.
- [39] Lin Y, Wong WO, Shi G, Shen S, Li Z. Bilobate leaves of *Bauhinia* (Leguminosae, Caesalpinioideae, Cercideae) from the middle Miocene of Fujian Province, southeastern China and their biogeographic implications[J]. *BMC Evol Biol*, 2015, 15(1): 1–18.
- [40] Zhu H. A biogeographical study on tropical flora of southern China[J]. *Ecol Evol*, 2017, 7(23); 10398-10408.
- [41] Qian H, Deng T, Jin Y, Mao L, Zhao D, et al. Phylogenetic dispersion and diversity in regional assemblages of seed plants in China[J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2019, 116(46): 23192-23201.
- [42] Li XW, Walker D. The plant geography of Yunnan province, southwest China[J]. *J Biogeogr*, 1986, 13(5): 367-397.
- [43] 朱华. 云南植物区系的起源与演化[J]. 植物科学学报, 2018, 36(1): 32-37.

 Zhu H. Origin and evolution of the flora of Yunnan[J].

 Plant Science Journal, 2018, 36(1): 32-37.
- [44] Deng M, Jiang XL, Hipp AL, Manos PS, Hahn M. Phylogeny and biogeography of East Asian evergreen oaks (*Quercus* section *Cyclobalanopsis*; Fagaceae): Insights into the Cenozoic history of evergreen broad-leaved forests in subtropical Asia[J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2018, 119: 170–181.
- [45] Chen G, Sun WB. The role of botanical gardens in scientific research, conservation, and citizen science[J]. *Plant Divers*, 2018, 40(4): 181–188.
- [46] Tao LD, Han CY, Song K, Sun WB. A tree species with an extremely small population: recategorizing the critically endangered *Acer yangbiense*[J]. *Oryx*, 2020, 54(4): 474-477.
- [47] Li CJ, Chen YL, Yang FM, Wang DS, Song K, et al.

 Population structure and regeneration dynamics of Firmiana major, a dominant but endangered tree species [J].

 For Ecol Manage, 2020, 462: 117993.
- [48] Pimm SL, Raven PH. The fate of the world's plants[J]. Trends Ecol Evol, 2017, 32(5): 317-320.
- [49] Xia K, Zhou ZK, Chen WY, Sun WB. Rescuing the Sichou oak *Quercus sichourensis* in China [J]. *Oryx*, 2008, 42 (1): 15-16.

(责任编辑:李惠英)