

• 综述 •

系统发育多样性在植物区系研究与生物多样性保护中的应用

慈秀芹 李 捷*

(中国科学院西双版纳热带植物园综合保护中心植物系统发育与保护生物学实验室, 昆明 650223)

摘要: 利用系统发育关系从进化角度理解物种的组成、分布格局对可为有效保护和合理利用生物多样性提供科学依据。以支长为基础的系统发育多样性是最基本的测度指数, 由此衍生出的几十个参数加大了选择难度。根据具体研究的问题选择合适的指标, 是目前最为可行的方案, 已经在植物系统发育区系研究和生物多样性保护中取得了一系列研究成果。DNA序列迅速积累特别是DNA条形码项目在全球的大力发展, 提供了海量的标准化数据, 为构建解决能力较好的宏系统发育树提供了可能。但是围绕系统发育多样性开展的相关研究还需要更多的物种分布、环境因子、气候等基础数据, 同时对其在生态系统功能上的表征作用需要进一步验证。

关键词: 进化历史; DNA条形码; 宏系统发育树; 多样性; 区系; 保护

Phylogenetic diversity and its application in floristics and biodiversity conservation

Xiuqin Ci, Jie Li*

Plant Phylogenetics and Conservation Group, Center for Integrative Conservation, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223

Abstract: The application of phylogenetic relationships helps us to understand species composition and species distribution patterns, which provide a scientific basis for the effective protection and sustainable use of biological diversity. Phylogenetic diversity (PD_{faith}), based on branch lengths of the phylogenetic tree, is the most basic measurement index. Many indices are derived from PD_{faith} , which makes difficult to choose the most appropriate parameters. The most effective and feasible way is to select suitable indices based on specific research questions, and some examples have been presented in plant phylofloristics and biodiversity conservation. DNA sequences have rapidly accumulated particularly through the global DNA barcoding project, which provides a standardized mass data, and can be used to reconstruct mega-phylogeny. But studies conducted around the phylogenetic diversity require more information, specifically data on species distribution, environmental factors, and climatic data. In addition, some fundamental questions need to be verified, such as the relationship between phylogenetic diversity and ecosystem functions.

Key words: evolutionary history; DNA barcoding; megaphylogeny; biodiversity; flora; conservation

物种之间的进化关系通过分子系统发育学的研究被越来越清晰地揭示出来, 如被子植物的APG (Angiosperm Phylogeny Group)系统(APG IV, 2016), 使得人们能够从进化的角度理解物种在不同尺度上的组成、起源及演化过程, 为更好地理解生物多

样性分布格局、有效保护与合理利用生物多样性提供科学依据。从某种意义上讲, 进化是一种不可逆转、无法预测的过程, 只有最大限度地保护物种进化上的多样性, 才能为生物多样性的演化保留潜能, 为将来合理开发与利用提供更多的种质资源。

收稿日期: 2016-07-12; 接受日期: 2016-10-16

基金项目: 国家自然科学基金(31500454)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: jieli@xtbg.ac.cn

无论是对生物多样性现状的评价还是对其未来发展变化的预测,都需要基于对生物进化历史的了解,系统发育多样性为我们从进化的角度研究植物区系的发生、演化,更全面地评估生物多样性提供了一个途径。

1 系统发育多样性的概念及测度方法

传统上以物种多样性如物种丰富度等指数来评估生物多样性,并建立了一套方便有效的评估方法。在过去相当长的时期里,这些指数对人们了解和认识植物区系的组成、变化和起源等起到了关键性的作用(Winter et al, 2009)。然而,从进化角度来看,物种与物种是不一样的,而且它们之间存在系统发育关系,并非每个物种都具有进化上的独立性(葛学军, 2015)。如果不考虑物种的进化历史,对植物区系组成、起源与演化的理解及生物多样性分布模式的认识可能是片面的,据此制定的保护策略也就不一定准确、全面(Forest et al, 2007; Pollock et al, 2015)。早在二十多年前,就有学者提出以分支分类(cladistics)表征物种之间的差异,从而对研究区域内的物种组成和差异有更深入的了解,为物种和生态系统保护提供科学依据(Vane-Wright et al, 1991)。1992年, Faith提出了以系统发育进化树上物种之间的支长(branch length)来表征系统发育多样性(phylogenetic diversity或phylodiversity, PD),使得整合物种进化历史对生物多样性进行全面深入的评估成为可能(Faith, 1992),并逐渐形成广泛的共识(如: Faith & Baker, 2006; Forest et al, 2007; Helmus et al, 2007)。

此后,其他学者运用最原始的系统发育多样性参数 PD_{Faith} 及其衍生的各种相关参数在群落、生态系统、区域或全球尺度上开展了大量的研究工作(如: Knapp et al, 2008; Potter & Woodall, 2014; Daru & le Roux, 2016; Thornhill et al, 2016),但是关于衡量指标目前还没有形成完全统一观点(Mouquet et al, 2012; Winter et al, 2013; Chiu et al, 2014)。一方面是因为该研究领域发展迅速,与系统发育多样性相关的指数众多(Pavoine & Bonsall, 2011; Tucker et al, 2016),不断有新的计算方法和参数被提出,如相对系统发育多样性(relative phylogenetic diversity)、相对系统发育特有性(relative phylogenetic endemism)等(Mishler et al, 2014),应用于不同尺度、不同区域

以及不同类群的研究中;另一方面,一些学者尝试对系统发育多样性的研究进行整合,却没有获得完整和成功的结果(Winter et al, 2013)。Ahrendsen等(2015)利用新一代测序技术对45个物种构建了系统发育树,整合分析了17个系统发育多样性参数,包含原始的系统发育多样性参数以及经过标准化、丰富度加权等不同处理后的指标。他们认为,这些不同的参数揭示了生物多样性的不同侧面,单一标准的指数无法完成对生物多样性的评估,与Tucker等(2016)提出的观点一致,即要针对不同的研究问题确定最合适的参数,而不能仅仅根据参数提出和使用历史的长短、个人经验和学科传统来进行取舍。选择合适的指数是非常困难的,目前最好的建议是从数学角度按照丰富度(richness)、发散度(divergence)和规律性(regularity)将其分为三大类,依据研究的问题来选择(Pavoine & Bonsall, 2011; Tucker et al, 2016)。

目前,不少学者已经应用系统发育多样性测度指标在群落系统发育、系统发育区系和生物多样性保护中开展了一系列研究工作,从新的视角理解群落、生态系统和全球尺度生物多样性的动态变化,为切实有效地保护物种及其进化历史提供了科学依据。关于群落系统发育已经有不少文章进行了整理和总结(如Cavender-Bares et al, 2009; Qian & Jiang, 2014),本文主要探讨系统发育多样性在植物区系研究和生物多样性保护中的应用。

2 系统发育多样性在植物区系研究中的应用

早期对植物区系的研究主要是将研究区域内全部的植物种类按照科、属、种进行数量统计,开展相似性分析。这样的研究把物种当作是独立的,没有考虑它们之间的系统发育关系(葛学军, 2015)。随着系统发育学的发展,以一个或者几个区系中的特有成分或者重要物种来论述区系的起源、进化的方法被逐渐采纳,但是以区系中的某个分支来代表整个区系的起源与演化并不全面,因为不同分支的进化历史和影响因素可能不同(Harrison & Cornell, 2008),会影响对整个区系起源与演化的理解。于是,有学者将系统发育学与区系研究结合起来,运用群落系统发育学研究的理论和方法,提出了系统发育区系学(phylofloristics) (Swenson & Umana, 2014;

葛学军, 2015)的概念。该理论考虑了研究区域内全部物种的进化关系, 因此能够更好地解释区系形成的生物地理和生态学过程。

在这样的理论框架下, 系统发育多样性在植物区系研究中得以运用, 并在不同地区、不同研究尺度上得到了实践。Qian等(2013)研究了北美大陆被子植物系统发育多样性的变化格局, 发现区系之间系统发育相似性与分类相似性显著相关, 地理距离与环境距离可以解释大部分系统发育多样性的变化。Swenson和Umana (2014)对小安的列斯群岛(Lesser Antilles)的18个岛屿进行了植物系统发育区系研究, 计算了每个岛屿系统发育多样性的各项指数及不同岛屿间的差异, 分析了这些指数与地理距离、生境因子的相关性, 认为历史上的扩散限制对区系组成的影响不大, 地形或者生境能够更好地解释不同岛屿系统发育多样性的差异, 不同生境导致物种分化产生了特有种。Li等(2015)利用野生种子植物属(1,983属)的地理分布及其系统发育关系, 计算了物种组成、系统发育多样性等指标, 从进化的角度对云南植物区系进行了重新分区, 并分析了各个区的系统发育结构, 有助于更好地理解生物多样性热点地区的多样性分布模式。

3 系统发育多样性在生物多样性保护中的应用

保护区域的划定和保护策略的制定常常基于所有物种具有同等的保护价值这一理念(Vane-Wright et al, 1991; Posadas et al, 2001)。然而, 物种之间由于进化历史的差异, 其保护价值不尽相同(Faith, 1992, 2015; Faith & Richards, 2012; Laity et al, 2015), 仅仅根据物种多样性开展评估并制定保护策略是不够准确、全面的(Knapp et al, 2008; Daru & le Roux, 2016; Wang et al, 2016)。研究表明, 物种多样性与系统发育多样性往往有着显著的正相关性(如Forest et al, 2007; Honorio Coronado et al, 2015), 但物种的进化历史会影响二者之间的相关程度(Rodrigues & Gaston, 2002); 在进化树不平衡或者独特物种具有狭域分布的情况下, 二者的相关程度会有所下降(Rodrigues et al, 2005; Tucker & Cadotte, 2013)。

有效的生物多样性保护需要把物种的进化历史纳入考量范围, 需要将进化维度的系统发育多样

性置于生物多样性研究与评估体系中(Davies et al, 2008; Frishkoff et al, 2014; Buerki et al, 2015; Costion et al, 2015)。由于系统发育多样性不受物种分类地位变更的影响, 可以相对较好地反映生态系统功能(Cadotte et al, 2008; Flynn et al, 2011; Srivastava et al, 2012), 加上具有比物种多样性更快的丧失速率(Sechrest et al, 2002), 使得其研究与评估更加迫切。正是由于系统发育多样性高的群落更稳定, 显示出更高的生产力, 拥有更多不同营养级的物种(Cadotte et al, 2012; Cadotte, 2013; Dinnage et al, 2012), 所以确立优先保护区域时, 首先要关注系统发育多样性高的区域, 以保存尽可能多的进化单元, 从而确保有效地保存地区内物种的进化历史(Sechrest et al, 2002; Jetz et al, 2012; Shapcott et al, 2015)。例如, Forest等(2007)通过比较南非开普敦地区植物物种多样性与系统发育多样性的分布格局, 发现西部地区由相对亲缘关系较近的属组成, 系统发育上是聚集的, 其系统发育多样性比预计要低; 而东部地区系统发育上表现为发散, 系统发育多样性比预计的更高, 据此认为东部地区具有更高的保护价值。

此外, 进化维度的系统发育多样性能够清晰地揭示出具有特殊进化历程或者濒危的分支(Isaac et al, 2007; Rosauer et al, 2009), 为确立优先保护区域或优化保护策略提供更为科学的依据。例如, Faith和Baker (2006)以澳大利亚新南威尔士地区一种有刺小龙虾(*Euastacus*)为研究对象, 通过构建系统发育树, 发现处于矿区等人为干扰环境下的一个特有分支具有较高的保护价值; 再如, Abellán等(2013)对位于伊比利亚半岛的伊比利亚国家公园4类淡水动物开展了系统发育多样性研究, 发现在进化上存在显著差异且处于濒危状态的类群有80% (12/15)没有被包含在现有的保护范围内, 提出增加新的保护区来覆盖淡水动物更多的进化历史。

一般来说, 相对于物种多样性(假设相同的物种数目)而言, 经历过快速物种形成和迁移稀少的地区往往具有相对较低的系统发育多样性, 而物种分化较慢和长距离扩散频繁的地区往往有相对较高的系统发育多样性(Davies & Buckley, 2012)。然而现实情况是, 人类越来越频繁的经济与社会活动加速了物种灭绝和外来种入侵两大过程, 在一定程度上改变了物种多样性和系统发育多样性及其二

者之间的关联式样。物种灭绝会造成物种多样性减少,但短期内对系统发育多样性的影响并不明显(Winter et al, 2009; Arroyo-Rodríguez et al, 2012);外来种入侵则在开始时可能会增加物种多样性,但其长期大面积扩散对本地近缘种造成入侵危害,会使系统发育多样性降低,最终不同地区之间物种多样性和系统发育多样性越来越趋于一致(Winter et al, 2009)。

综上,从进化的角度来探讨多样性,对于认识生物多样性、开展区域生物多样性的评估与保护具有非常重要的科学价值和现实意义(Athayde et al, 2015)。

4 DNA条形码极大地促进了系统发育多样性研究的发展

依靠分子数据获得研究区域内物种之间准确的进化关系,即构建分支支持率高的群落系统发育树,是从进化维度评估地区生物多样性的关键。然而要实现这一点并不容易(Winter et al, 2013)。基于APG系统,利用计算机程序PhyloMatic (Webb & Donoghue, 2005)构建区域物种的系统进化树被广泛应用于群落生态学研究(Cavender-Bares et al, 2006; Knebel & Hubbel, 2006)。但在许多情况下这并不能准确地揭示物种间的系统发育关系,尤其是在一些研究基础薄弱地区表现得较为明显,甚至有些类群因缺乏相关数据而无法被整合到PhyloMatic所产生的系统发育树中;即使在研究基础较好的类群中,也只能到属级水平,很多时候仅仅限于科级水平。随着GenBank数据库中积累的DNA序列数据越来越多,研究者们开始整合这些信息构建宏系统发育树(mega-phylogeny),获得了良好的结果。例如,Zanne等(2014)利用来自GenBank的序列数据构建了3万多个陆地植物的宏系统发育树;Chen等(2016)利用叶绿体基因和线粒体基因片段重建了我国6,098种维管植物的宏系统发育树,涵盖了我国93%的属,是第一次在大尺度上揭示我国维管植物属水平的进化关系,并在此框架下,开发了软件SoTree用以构建子系统发育树(subtree),为宏系统发育树在生态学等方面的应用提供了工具。

同时,DNA条形码的迅速发展和标准化数据为构建宏系统发育树提供了强有力的技术保障。利用DNA条形码数据所反映的物种间遗传距离,能够构

建高精度的系统发育树,确定物种之间的进化关系,因而从进化的维度将系统发育多样性纳入到生物多样性的评估体系中。Zhang等(2015)以加拿大Alberta地区种子植物区系为研究对象,利用Zanne等(2014)基于7个DNA序列片段所构建的系统进化树,同时结合其他研究结果重建了该地区近90%植物种类的进化树,评估了气候变化对物种丰富度、系统发育多样性、类群特有性和系统发育特有性的影响;发现在全球变化大背景下采用系统发育方法为优化保护策略提供了新的机会,能够进一步评估自然保护区对于保护珍稀、特有和进化显著植物种类的有效性。

Shapcott等(2015)运用DNA条形码数据对研究基础薄弱的澳大利亚东南部昆士兰热带雨林植物区系进行了生物多样性评估,结果显示多种指数反映出的多样性均与热带雨林的面积不相关,而系统发育多样性与清除前的热带雨林(preclearing rainforest)面积在各个地区中占有的比例和现存生态系统的多样性相关,同时发现避难所地区的系统发育多样性高于预估,而其他地区的系统发育结构呈现聚集状态,与近期分布区扩散一致。此项研究结果与之前在热带地区开展的相关工作(如:Fine & Kembel, 2011; Zhang et al, 2013)均显示出系统发育多样性是非随机分布的,证明热带森林的保护需要最大化系统发育多样性而不是简单地最大化保护面积。González-Orozco等(2015)选择了鱼类、树蛙、所有的植物属、金合欢类和桉树类5大类群,对澳大利亚东南部的Murray-Darling流域地区进行了生物多样性评估,发现每一类群所展示出的系统发育多样性和特有性中心是不一致的,但在某些类群之间出现了一致性的区域,从而为保护区设置及重点保护类群的确立提供了可靠线索。

5 存在的不足及将来的发展方向

近年来随着DNA条形码数据、新一代测序技术和计算工具的蓬勃发展(如R),以物种之间的进化关系为基础、依靠系统发育多样性及相关参数,对植物区系组成的变化、起源及多样性保护的研究开始发展起来,以物种空间分布为基础,整合环境因素或气候因子开展生物多样性在不同地区分布式样及形成原因的探讨(如: Pio et al, 2014; Pollock et al, 2015; Zhang et al, 2015),是目前开展相关研究的

主流。但是,受研究基础的限制,不同地区物种分布模型的构建水平和环境因子的评估水平是不一致的,前期开展的一些研究不一定能够很好地整合到系统发育多样性的相关研究上,一些迫切需要开展保护策略评估的生物多样性热点地区往往缺乏有力的数据支撑,影响研究工作的开展;另一方面,数据的共享和整合在国内仍存在较大的障碍,如前期积累的数据多是不同单位在不同时期开展的工作,难以进行整合分析,限制了在大尺度上研究生物多样性的分布模式。

此外,系统发育多样性的研究还受到一些更为本质的问题困扰,如依靠现有的数据无法充分解决物种间的进化关系(Sarkar et al, 2006),也有学者质疑系统发育多样性能否真正反映生态系统功能(Winter et al, 2013; Cardinale et al, 2015),系统发育多样性仅仅只是物种多样性的替代,还是能够更好地反映生物多样性的特征,并与生态系统功能相关联,这些都需要更多的实例来验证。需要在更多的生态类型、区域和类群中开展更为具体的工作,从而使得系统发育多样性特别是与物种多样性、功能性状多样性及生态系统功能方面的关系得到进一步揭示。

参考文献

- Abellán P, Sánchez-Fernández D, Picazo F, Millán A, Lobo JM, Ribera I (2013) Preserving the evolutionary history of freshwater biota in Iberian National Parks. *Biological Conservation*, 162, 116–126.
- Ahrendsen DL, Aust SK, Kellar PR (2015) Biodiversity assessment using next-generation sequencing: comparison of phylogenetic and functional diversity between Nebraska grasslands. *Plant Systematics and Evolution*, 302, 89–108.
- APG IV (2016) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1–20.
- Arroyo-Rodríguez V, Cavender-Bares J, Escobar F, Melo FPL, Tabarelli M, Santos BA (2012) Maintenance of tree phylogenetic diversity in a highly fragmented rain forest. *Journal of Ecology*, 100, 702–711.
- Athayde EA, Cancian LF, Verdade LM, Morellato LPC (2015) Functional and phylogenetic diversity of scattered trees in an agricultural landscape: implications for conservation. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 199, 272–281.
- Buerki S, Callmender MW, Bachman S, Moat J, Labat J-N, Forest F (2015) Incorporating evolutionary history into conservation planning in biodiversity hotspots. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370, 20140014.
- Cadotte MW (2013) Experimental evidence that evolutionarily diverse assemblages result in higher productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 110, 8996–9000.
- Cadotte MW, Cardinale BJ, Oakley TH (2008) Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 17012–17017.
- Cadotte MW, Dinnage R, Tilman D (2012) Phylogenetic diversity promotes ecosystem stability. *Ecology*, 93, S223–S233.
- Cardinale BJ, Venail P, Gross K, Oakley TH, Narwani A, Allan E, Flombaum P, Joshi J, Reich PB, Tilman D, van Ruijven J (2015) Further re-analyses looking for effects of phylogenetic diversity on community biomass and stability. *Functional Ecology*, 29, 1607–1610.
- Cavender-Bares J, Keen A, Miles B (2006) Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 87, 109–122.
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12, 693–715.
- Chen ZD, Yang T, Lin L, Lu LM, Li HL, Sun M, Liu B, Chen M, Niu YT, Ye JF, Cao ZY, Liu HM, Wang XM, Wang W, Zhang JB, Meng Z, Cao W, Li JH, Wu SD, Zhao HL, Liu ZJ, Du ZY, Wang QF, Guo J, Tan XX, Su JX, Zhang LJ, Yang LL, Liao YY, Li MH, Zhang GQ, Chung SW, Zhang J, Xiang KL, Li RQ, Soltis DE, Soltis PS, Zhou SL, Ran JH, Wang XQ, Jin XH, Chen YS, Gao TG, Li JH, Zhang SZ, Lu AM, China Phylogeny Consortium (2016) Tree of life for the genera of Chinese vascular plants. *Journal of Systematics and Evolution*, 54, 277–306.
- Chiu CH, Jost L, Chao A (2014) Phylogenetic beta diversity, similarity, and differentiation measures based on Hill numbers. *Ecological Monographs*, 84, 21–44.
- Costion CM, Edwards W, Ford AJ, Metcalfe DJ, Cross HB, Harrington MG, Richardson JE, Hilbert DW, Lowe AJ, Crayn DM (2015) Using phylogenetic diversity to identify ancient rain forest refugia and diversification zones in a biodiversity hotspot. *Diversity and Distributions*, 21, 279–289.
- Daru BH, le Roux PC (2016) Marine protected areas are insufficient to conserve global marine plant diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 25, 324–334.
- Davies TJ, Buckley LB (2012) Exploring the phylogenetic history of mammal species richness. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 1096–1105.
- Davies TJ, Fritz SA, Grenyer R, Orme CD, Bielby J, Bininda-Emonds OR, Cardillo M, Jones KE, Gittleman JL, Mace GM, Purvis A (2008) Phylogenetic trees and the future of mammalian biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 105, 11556–11563.
- Dinnage R, Cadotte MW, Haddad NM, Crutsinger GM, Tilman D (2012) Diversity of plant evolutionary lineages promotes arthropod diversity. *Ecology Letters*, 15, 1308–1317.

- Faith DP (1992) Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61, 1–10.
- Faith DP (2015) Phylogenetic diversity, functional trait diversity and extinction: avoiding tipping points and worst-case losses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370, 200140011.
- Faith DP, Richards Z (2012) Climate change impacts on the Tree of Life: changes in phylogenetic diversity illustrated for *Acropora* Corals. *Biology*, 1, 906–932.
- Faith DP, Baker AM (2006) Phylogenetic diversity (PD) and biodiversity conservation: some bioinformatics challenges. *Evolutionary Bioinformatics Online*, 2, 121–128.
- Fine PVA, Kembel SW (2011) Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, 34, 552–565.
- Flynn DFB, Mirotchnick N, Jain M, Palmer MI, Naeem S (2011) Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology*, 92, 1573–1581.
- 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.
- Frishkoff LO, Karp DS, M'Gonigle LK, Mendenhall CD, Zook J, Kremen C, Hadly EA, Daily GC (2014) Loss of avian phylogenetic diversity in neotropical agricultural systems. *Science*, 345, 1343–1346.
- 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-Orozco CE, Mishler BD, Miller JT, Laffan SW, Knerr N, Unmack P, Georges A, Thornhill AH, Rosauer DF, Gruber B (2015) Assessing biodiversity and endemism using phylogenetic methods across multiple taxonomic groups. *Ecology and Evolution*, 5, 5177–5192.
- Harrison S, Cornell H (2008) Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters*, 11, 969–979.
- Helmus MR, Bland TJ, Williams CK, Ives AR (2007) Phylogenetic measures of biodiversity. *The American Naturalist*, 169, E68–E83.
- Honorio Coronado EN, Dexter KG, Pennington RT, Chave J, Lewis SL, Alexiades MN, Alvarez E, Alves de Oliveira A, Amaral IL, Araujo-Murakami A, Arets EJMM, Aymard GA, Baraloto C, Bonal D, Brienen R, Cerón C, Cornejo Valverde F, Di Fiore A, Farfan-Rios W, Feldpausch TR, Higuchi N, Huamantupa-Chuquimaco I, Laurance SG, Laurance WF, López-Gonzalez G, Marimon BS, Marimon-Junior BH, Monteagudo Mendoza A, Neill D, Palacios Cuenca W, Peñuela Mora MC, Pitman NCA, Prieto A, Quesada CA, Ramirez Angulo H, Rudas A, Ruschel AR, Salinas Revilla N, Salomão RP, Segalin de Andrade A, Silman MR, Spironello W, ter Steege H, Terborgh J, Toledo M, Valenzuela Gamarra L, Vieira ICG, Vilanova TE, Vos V, Phillips OL (2015) Phylogenetic diversity of Amazonian tree communities. *Diversity and Distributions*, 21, 1295–1307.
- Isaac NJB, Turvey ST, Collen B, Waterman C, Baillie JEM (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.
- Kembel SW, Hubbell SP (2006) The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, 87, S86–S99.
- Knapp S, Kühn I, Schweiger O, Klotz S (2008) Challenging urban species diversity: contrasting phylogenetic patterns across plant functional groups in Germany. *Ecology Letters*, 11, 1054–1064.
- Laity T, Laffan SW, González-Orozco CE, Faith DP, Rosauer DF, Byrne M, Miller JT, Crayn D, Costion C, Moritz CC, Newport K (2015) Phylodiversity to inform conservation policy: an Australian example. *Science of the Total Environment*, 534, 131–143.
- 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.
- 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.
- Mouquet N, Devictor V, Meynard CN, Munoz F, Bersier L-F, Chave J, Couteron P, Dalecky A, Fontaine C, Gravel D, Hardy OJ, Jabot F, Lavergne S, Leibold M, Mouillot D, Münkemüller T, Pavoine S, Prinzing A, Rodrigues ASL, Rohr RP, Thébaud E, Thuiller W (2012) Ecophylogenetics: advances and perspectives. *Biological Reviews*, 87, 769–785.
- Pavoine S, Bonsall M (2011) Measuring biodiversity to explain community assembly: a unified approach. *Biological Reviews*, 86, 792–812.
- Pio DV, Engler R, Linder HP, Monadjem A, Cotterill FPD, Taylor PJ, Schoeman MC, Price BW, Villet MH, Eick G, Salamin N, Guisan A (2014) Climate change effects on animal and plant phylogenetic diversity in southern Africa. *Global Change Biology*, 20, 1538–1549.
- Pollock LJ, Rosauer DF, Thornhill AH, Kujala H, Crisp MD, Miller JT, McCarthy MA (2015) Phylogenetic diversity meets conservation policy: small areas are key to preserving eucalypt lineages. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 370, 20140007.
- Posadas P, Miranda Esquivel DR, Crisci JV (2001) Using phylogenetic diversity measures to set priorities in conservation: an example from southern South America. *Conservation Biology*, 15, 1325–1334.
- Potter KM, Woodall CW (2014) Does biodiversity make a difference? Relationships between species richness,

- evolutionary diversity, and aboveground live tree biomass across U. S. forests. *Forest Ecology and Management*, 321, 117–129.
- Qian H, Jiang L (2014) Phylogenetic community ecology: integrating community ecology and evolutionary biology. *Journal of Plant Ecology*, 7, 97–100.
- Qian H, Swenson NG, Zhang JL (2013) Phylogenetic beta diversity of angiosperms in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 1152–1161.
- Rodrigues ASL, Gaston KJ (2002) Maximising phylogenetic diversity in the selection of networks of conservation areas. *Biological Conservation*, 105, 103–111.
- Rodrigues ASL, Brooks TM, Gaston KJ (2005) Integrating phylogenetic diversity in the selection of priority areas for conservation: does it make a difference? In: *Phylogeny and Conservation* (eds Purvis A, Gittleman JL, Brooks TM), pp. 101–199. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rosauer DF, 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.
- Sarkar S, Pressey RL, Faith DP, Margules CR, Fuller T, Stoms DM, Moffett A, Wilson KA, Williams KL, Williams PH, Andelman S (2006) Biodiversity conservation planning tools: present status and challenges for the future. *Annual Review of Environment and Resources*, 31, 123–159.
- Sechrest W, Brooks TM, da Fonseca GAB, Konstant WR, Mittermeier RA, Purvis A, Rylands AB, Gittleman JL (2002) Hotspots and the conservation of evolutionary history. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 99, 2067–2071.
- Shapcott A, Forster PI, Guymer GP, McDonald WJF, Faith DP, Erickson D, Kress WJ (2015) Mapping biodiversity and setting conservation priorities for SE Queensland's rainforests using DNA barcoding. *PLoS ONE*, 10, e0122164.
- Srivastava DS, Cadotte MW, MacDonald AM, Marushia RG, Mirotchnick N (2012) Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. *Ecology Letters*, 15, 637–648.
- Swenson NG, Umana MN (2014) Phylofloristics: an example from the Lesser Antilles. *Journal of Plant Ecology*, 7, 166–175.
- Thornhill AH, Mishler BD, Knerr NJ, González-Orozco CE, Costion CM, Crayn DM, Laffan SW, Miller JT (2016) Continental-scale spatial phylogenetics of Australian angiosperms provides insights into ecology, evolution and conservation. *Journal of Biogeography*, 43, 2085–2098.
- Tucker CM, Cadotte MW (2013) Unifying measures of biodiversity: understanding when richness and phylogenetic diversity should be congruent. *Diversity and Distributions*, 19, 845–854.
- Tucker CM, Cadotte MW, Carvalho SB, Davies TJ, Ferrier S, Fritz SA, Grenyer R, Helmus MR, Jin LS, Mooers AO, Pavoine S, Purschke O, Redding DW, Rosauer DF, Winter M, Mazel F (2016) A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*, doi: 10.1111/brv.12252.
- Vane-Wright RI, Humphries CJ, Williams PH (1991) What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, 55, 235–254.
- Wang L, Young SS, Wang W, Ren G, Xiao W, Long Y, Li J, Zhu J (2016) Conservation priorities of forest ecosystems with evaluations of connectivity and future threats: implications in the Eastern Himalaya of China. *Biological Conservation*, 195, 128–135.
- Webb CO, Donoghue MJ (2005) Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology Notes*, 5, 181–183.
- Winter M, Devictor V, Schweiger O (2013) Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 199–204.
- Winter M, Schweiger O, Klotz S, Nentwig W, Andriopoulos P, Arianoutsou M, Basnou C, Delipetrou P, Didziulis V, Hejda M, Hulme PE, Lambdon PW, Pergl J, Pysek P, Roy DB, Kühn I (2009) Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106, 21721–21725.
- Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, FitzJohn RG, McGlinn DJ, O'Meara BC, Moles AT, Reich PB, Royer DL, Soltis DE, Stevens PF, Westoby M, Wright IJ, Aarssen L, Bertin RI, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman MR, Oleksyn J, Soltis PS, Swenson NG, Warman L, Beaulieu JM (2014) Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. *Nature*, 506, 89–92.
- Zhang J, Nielsen SE, Stolar J, Chen Y, Thuiller W (2015) Gains and losses of plant species and phylogenetic diversity for a northern high-latitude region. *Diversity and Distributions*, 21, 1441–1454.
- Zhang JL, Swenson NG, Chen SB, Liu XJ, Li ZS, Huang JH, Mi XC, Ma KP (2013) Phylogenetic beta diversity in tropical forests: implications for the roles of geographical and environmental distance. *Journal of Systematic Evolution*, 51, 71–85.

(责任编辑: 葛学军 责任编辑: 时意专)