



中国科学院大学
University of Chinese Academy of Sciences

硕士学位论文

云南南部、中部、西北部植物区系的系统发育格局研究

作者姓名: 刘水银

指导教师: 朱华 研究员

中国科学院西双版纳热带植物园

杨洁 副研究员

中国科学院西双版纳热带植物园

学位类别: 理学硕士

学科专业: 植物学

培养单位: 中国科学院西双版纳热带植物园

2017 年 05 月

Phylofloristics on the Southern, Central and
Northwestern Yunnan

By

LIU Shuiyin

A Dissertation Submitted to

The University of Chinese Academy of Sciences

In partial fulfillment of the requirement

For the degree of

Master of Natural Science

Xishuangbanna Tropical Botanical Garden,

Chinese Academy of Sciences

May, 2017

独创性声明

本人郑重声明：所呈交的学位论文，是本人在导师的指导下，独立进行研究所得的成果。除文中已经注明引用的内容外，本论文不含任何其他个人或集体已经发表或撰写过的作品成果。对本文的研究做出重要贡献的个人或集体，均已在文中以明确方式标明。本人完全意识到并承担本声明的法律结果。

学位论文作者签名：刘水银 日期：2017.05.27

关于论文使用授权的说明

本人完全了解中国科学院西双版纳热带植物园有关保留与使用学位论文的规定，即：中国科学院西双版纳热带植物园有权保留送交论文及复印件，允许论文被查阅或借阅，可以公布论文的全部或部分内容，可以采用复制或手段保存论文。

(保密的论文在解密后应遵守此规定)

作者签名：刘水银 导师签名：朱华 日期：2017.05.27

摘 要

传统区系地理研究通常从物种角度来探讨植物区系的起源和演变,未考虑到物种亲缘关系可能提供的丰富进化信息。近年来,越来越多的生物地理学家将系统发育分析方法融入植物区系地理研究中,这不仅有助于了解各地区植物区系的系统发育格局,更能够从不同层面进一步探讨现代植物区系的发生发展历史。为此,本文以云南三个代表性地区(即云南南部、中部和西北部)的植物区系为研究对象,构建该地区植物科、属、种的宏系统发育树,从科、属、种三个分类阶层、各区系地理成分和生活型层面,分别分析三个地区植物区系的系统发育 α 多样性和系统发育 β 多样性格局。通过对植物区系系统发育格局的探讨,结合发生的重要地质历史事件,以期从亲缘关系角度检验已提出的有关云南植物区系的生物地理假说,以及云南现代植物区系的起源和演变历史。

系统发育结构的结果表明:三个地区在属、种水平上存在明显的区系系统发育分异格局。云南南部植物区系的属(或种)表现出发散的系统发育格局。其中,净亲缘关系指数分析表明,热带分布属也表现为整体上的系统发育发散,特别是热带亚洲分布和热带亚洲至热带澳洲分布属。同时,最近种间亲缘关系指数结果显示,南部的种组成(或热带属组成)在最近分化分支上呈现出局部聚集。云南西北部的植物区系组成总体上表现出显著的聚集结构。其属组成(或种组成)在整个系统发育树和最近分化分支都表现出聚集分布。其中,温带分布属具有相似的聚集格局,但西北部的热带分布属表现出系统发育发散格局。生活型层面,净亲缘关系指数结果表明,云南南部、中部和西北部的草本类群呈现显著的系统发育发散格局,而木本类群则均呈现极显著的聚集格局;最近种间亲缘关系结果显示,云南三个地区的草本、木本类群在近期分化分支上的分布都是聚集的,但草本的聚集程度高于木本。

系统发育 β 多样性的结果表明,云南南部、中部和西北部地区在科水平上具有较高的系统发育组成的相似性,但在种水平上系统发育相似性较低;相对于温带科(属),热带科(或属)间具有更高的系统发育相似性和更小的最近系统发育距离;云南中部区系与南部间的系统发育组成相似度和中部与西北部间的

相似度近乎相等；地区间木本植物的系统发育组成相似性高于草本植物。

将系统发育格局结果与热带保守等假说、理论及重要地质事件相结合开展相关讨论后，关于云南三个地区现代植物区系的发生发展，本文主要有以下几点推论：云南南部的现代植物区系的形成发展，受印度支那板块向东南方向逃逸运动和随后第四纪稳定的热带气候下就地进化影响；而云南西北部植物区系的演变，受喜马拉雅山脉抬升运动和第四纪冰期与间冰期时期的气候波动影响。云南南部和西北部区系都是相对年轻的植物区系，但南部以迁移为主，加上了就地进化，而西北部以就地快速进化为主。此外，三个地区间的这些系统发育 **beta** 格局的形成可能是因为这三个地区起源于同一古老的第三纪热带或亚热带植物区系。

总之，板块碰撞引起的喜马拉雅-青藏高原的抬升运动和印度支那板块的逃逸运动，与云南三个地区的系统发育格局是相符的。这一系统发育区系学研究结果，为揭示重要地质事件对现代植物区系分异格局的形成提供了线索，也为关于云南植物区系的生物地理假说提供了区系系统发育方面的支持证据。

关键词：系统发育区系学、区系地理、系统发育 **alpha** 多样性、系统发育 **beta** 多样性、云南植物区系、生物地理假说、科属分布类型、生活型

ABSTRACT

Traditional attempts to explore the origin and evolutionary history of specific floras typically focus on the taxonomic species, without considering the rich information provided by phylogenetic relationships. In recent years, an increasing number of studies incorporated biogeography with phylogenetic analyses to investigate the phylogenetic patterns and discuss the origin and evolutionary processes of regional floras. In this study, we constructed the mega-phylogenies of the floras of three representative regions across Yunnan (southern, central and northwestern Yunnan). We analyzed the phylogenetic structure and phylogenetic beta diversity of regional floras from three taxonomical hierarchies (family, genus and species). These phylogenetic analyses were also conducted among different geographical elements and two life forms. We integrated these phylogenetic patterns with the influence of geological historical events, aiming to improve our understanding of the origin, evolution and divergence of regional floras and examine the biogeographical hypotheses of floras in Yunnan.

We found conspicuous divergence at the genus and species level in the pattern of phylogenetic structure. The phylogenetic structure in the flora of southern Yunnan was overdispersed. The assemblages of species (or genera) in southern Yunnan were more phylogenetically dispersed across the whole phylogeny (the net relatedness index, *NRI*), and the same was found for the tropical genera, especially with tropical Asia and tropical Asia to tropical Australia distributions. However, the nearest taxon index (*NTI*) indicated that, with respect to the more recent divergences, the species and tropical genera in southern Yunnan were clustered. The floristic composition of northwestern Yunnan showed significant phylogenetic clustering. The species (or genera) in northwestern Yunnan were clustered across the entire phylogeny (*NRI*) and with respect to the more recent divergences (*NTI*), and the same was found for the temperate genera. We also observed that tropical genera of northwestern Yunnan were phylogenetically overdispersed (*NRI*). As to the life forms, the herbaceous plants of

three floras showed a significant overdispersion across the whole phylogeny (*NRI*) while the woody plants a extremely significant clustering; with respect to the more recent divergences, herbaceous plants and woody plants were both clustered but the degree of clustering of herbaceous plants was higher than the woody plants.

The phylogenetic similarities of families among the southern, central and northwestern Yunnan were very high, but the similarities of species were relatively low. Lower phylogenetic beta diversity and closer phylogenetic relationships existed among the tropical elements in these three floras rather than among the temperate elements. In addition, the flora of central Yunnan had nearly equal proportions of the northern and southern floras. The woody plants had a higher phylogenetic similarity than herbaceous plants.

We discussed the biogeographical divergence of regional floras in Yunnan with an evolutionary perspective, by incorporating phylogenetic results with tropical conservatism hypothesis and the like as well as geological historical events. We got several deductions as follows. The flora of southern Yunnan was shaped by the strike-slip extrusion of Indochina and the regional climatic stability, while the flora of northwestern Yunnan was shaped by the uplift of the Himalaya-Tibetan Plateau and the oscillations of the glacial-interglacial periods. The floras of southern and northwestern Yunnan were relatively young; however, the southern flora was mainly assembled with dispersed taxon as well as some natively evolving taxon while the northwestern flora was mainly made up with quickly evolving taxon. The flora of central Yunnan had nearly equal proportions of the northern and southern floras that may be derived from a common ancient Tertiary tropical or subtropical flora.

In summary, the plate collision-induced uplift of the Himalaya-Tibetan Plateau and a strike-slip extrusion of Indochina fit well with the phylogenetic patterns of regional floras across Yunnan. The integration of floristic geography with phylogenetic information in our analyses provided clues that revealed the influence of geological events on the biogeographical divergence of regional floras, as well as evidences for biogeographical hypotheses about Yunnan.

Keywords:

Phylofloristics, floristic geography, phylogenetic structure, phylogenetic beta diversity, floras of Yunnan, biogeographical hypotheses, geographical elements, life forms.

目录

摘 要.....	I
ABSTRACT.....	III
1 绪论.....	1
1.1 植物区系地理研究.....	1
1.2 系统发育群落学研究.....	4
1.2.1 系统发育关系的构建.....	5
1.2.2 系统发育 alpha 多样性.....	6
1.2.3 系统发育 beta 多样性.....	7
1.3 植物系统发育区系学的建立及研究.....	8
1.4 研究内容.....	9
1.5 科学问题及研究假说.....	11
2 研究方法.....	13
2.1 研究地点.....	13
2.2 植物区系数据.....	14
2.3 系统发育树的构建.....	15
2.4 区域系统发育 alpha 多样性分析.....	16
2.5 区域系统发育 beta 多样性分析.....	17
3 研究结果.....	18
3.1 系统发育 alpha 多样性格局.....	18
3.2 系统发育 beta 多样性格局.....	29
4 讨论.....	33
4.1 云南南部、中部和西北部植物区系的系统发育相关性.....	33
4.2 云南南部、中部和西北部植物区系之间的系统发育相关性.....	37
5 小结与展望.....	38
5.1 小结.....	38
5.2 不足与展望.....	39

参考文献.....	40
附录.....	51
致谢.....	70
作者简介.....	72

1 绪论

世界不同地区之间的植物区系比较分析和植物区系分区结果表明,当代不同区域植物区系具有明显的空间分异现象(武吉华等, 2007)。然而,这种现象并不能仅根据这些区域之间现代环境特征的相似程度来解释,也无法只依据各地区之间空间距离的远近,以及是否存在高山或大洋等地理阻隔来论证(武吉华等, 2007)。探索全球生物多样性的地理分异格局及其成因,已经成为当今生态学和生物地理学的一个重要研究主题(Mittelbach et al., 2007)。

距今约 4 亿年第一批陆生植物产生以来,植物界的系统发育经历了漫长的地质时期(许鸿川, 2008),与此同时,不同类群的地理分布也经历了巨大变化。地质历史上古植物区系的形成与演化、地球变迁与古环境的演变、现代条件下相对稳定的地形、地貌、海拔等及其所引起的水分、热量、养分资源的空间异质性等共同影响着地球上纷繁多彩的生物多样性的形成(Walker, 1995; Givnish, 1999)。植物区系地理分异格局是历史和当代环境长期共同作用的结果。传统植物区系地理研究多从物种角度出发,往往未考虑系统发育分析可提供的丰富进化历史信息。植物系统发育包含了物种分化、灭绝及其时间、物种间亲缘关系等进化信息(葛学军, 2015)。从进化历史的角度,重新考虑当今生物地理分布格局及其成因,为生态学和生物地理学提供了新的思路,也开拓了众多新的研究方向。

1.1 植物区系地理研究

植物区系是某一地区、或某一时期、某一分类群、某类植被等所有植物种类的总称,是植物科、属、种的自然综合体(吴征镒&王荷生, 1983)。不同地区存在的植物种类(区系)彼此不尽相同,甚至完全不同。不同地区植物分布格局是如何形成?形成过程中有何种规律?受哪些因素控制?这些问题一直是植物区系地理研究的核心。植物区系的起源、演化、时空分布规律及与地球历史变迁的关系是植物区系地理学研究的核心内容。植物区系地理学研究主要集中于植物(种、属和科)分布区的确定和解释、区域植物区系分析以及植物区划与区域分

异。一个地区的植物区系分析通常包括三方面内容：所有植物类群的统计和分析、植物区系成分分析、地区间植物区系比较分析，根据这些分析结果，可以确定该地区现代植物区系的性质、来源和地位（李嵘&孙航，2016；武吉华等，2007）。吴征镒等（2010）关于中国种子植物区系的研究中，对中国不同地区的植物区系成分进行分析，同时比较不同地区间的植物区系，从而得出中国种子植物区系的亚热带性质及热带亲缘性的结论。

研究一个地区的植物区系，首先需要具备研究区域的全部野生植物名录，进行科、属、种的统计分析，由此确定该地区植物区系的分类学组成和优势科、属。此外，常用平均每科或属所含种数反映植物类群的分化程度，即分类学多样性；各科内种数排列顺序也被用于显示不同区系的发展历史背景（Elton, 1946；彭华，1996；李嵘等，2007；Zhu, 2016a）。

植物分布区是指任何植物分类单元科、属或种分布的地域或地理范围（陈灵芝，2014）。它是由植物种的发生历史，对环境的长期适应，以及许多自然因素影响的结果。因此，不同的科属种表现出了不同的分布范围，进而形成了各种分布类型。分布区在空间上或多或少重合的各植物种（或科、属）就属于一定的区系成分（王荷生，1992）。根据不同原则和基本特征，可分为地理成分、发生成分、迁移成分、历史成分以及生态成分这几类区系成分。每一地区植物区系都含有以上几种成分，其中，以地理成分、发生成分和历史成分三者最重要和常用，且多数研究者认为地理因素是首要的，因此区系成分一词常指地理成分（武吉华等，2007）。

地理成分是根据植物种或其他分类单位的现代分布来划分，可归为若干分布型。同一种分布类型的植物有着大致相同的现代分布范围和形成历史，世界及任一地区的植物区系都含有多种地理成分，共同组成世界或某一地区的分布型结构或分布型谱。在全球尺度，可以获得世界植物区系分布的地理规律及区域分异；在区域尺度，可以了解某一地区植物区系的分布型结构及其与其他地区植物区系的关系，是进一步研究植物区系和地理环境变化的始点。按照吴征镒（2002）将连续分布区和间隔分布区有机地联系起来，并在地理成分中考虑有关的历史成分的指导原则，中国种子植物的 3,116 个属被划分为 15 个类型和 37 个变型，如泛热带分布属、旧世界热带分布属等；同时，全世界种子植物的 517 科 [按 Wu et al.

(2002) 系统排列] 被划分为 18 个大分布区类型及 74 个变型, 如热带亚洲至热带澳大利亚间断分布科, 北温带分布科等 (吴征镒, 1965, 1991, 1993; 吴征镒等, 2003)。这个较为完整的分布型分类系统, 为研究现代植物区系的性质、分布格局、区域分异及起源演化历史提供了重要线索。例如, 李思峰等 (2014) 关于秦岭及其与毗邻地区种子植物区系的成分分析, 表明秦岭区系以温带成分为主, 是亚热带和温带植物区系的交汇区, 并表现出明显古老性。Zhu (2013) 对云南南部和热带东南部植物区系的区系地理研究, 表示热带东南部与东亚区系更具亲缘关系, 而云南南部区系则与印度-马来西亚区系亲缘关系更近; 而邻近两地的植物区系分异格局与此处地质历史事件吻合, 这为了解两地植物区系的起源及演化历史提供了重要信息。

各地区植物区系之间既相互联系, 又各自独立发展, 具体情况不仅可以反映地区间植物区系之间的联系, 而且能够反映不同地区环境和自然演化史的共同性程度或关系的密切程度, 为此需要进行植物区系间的比较分析。地区间植物区系的相似程度通常通过简单的计算求取, 如 Jaccard 指数 (Krebs, 1999)、Sørensen 指数 (Whittaker, 1960) 等。例如, 非洲北部各地区植物区系属的相似性比较分析, 明确指明撒哈拉中部植物区系与地中海沿岸的埃及及摩洛哥更相似, 而苏丹植物则与属于古热带植物区的刚果比较接近 (王荷生, 1992)。钱宏 (1990) 将长白山高山冻原维管植物区系分别与欧洲、亚洲和北关北极冻原进行对比分析, 提出了在最近一次冰期北极冻原在中国东部南迁到 41°N 左右的观点, 认为长白山高山冻原植物区系是在第四纪全新世从北极冻原演化而来。又如 Zhu (2016b) 关于海南岛植物区系与广西、广东、越南的比较研究, 表明海南植物区系与越南最为类似, 其次是广西, 为海南岛的起源提供了植物区系地理方面的支持证据。在植物区系的比较分析中, 不同区域区系组成的差异, 如特有种成分的构成等, 也是非常重要的信息。例如, 对中国青藏高原不同区域植物区系的对比分析, 表示其南缘具有较为丰富的热带成分; 而在其内部则是青藏高原成分占优势, 如紫花针茅 (*Stipa purpurea*)、垫状驼绒藜 (*Ceratoides compacta*) 和西藏蒿 (*Artemisia salsoloides* var. *wellbyi*), 他们是在高原强烈隆起过程中逐渐适应寒冷干旱生境而发展起来的植物种类; 由此, 反映了青藏高原腹地独立发展的历史 (郑度等, 1985)。

世界或某一地区植物类群的统计分析、区系成分分析和区系间的比较分析，可以为理解世界被子植物区系的形成发展提供重要线索，同时为陆地植物分区的深入研究奠定基础（吴征镒等, 2003）。但是，传统的植物区系地理学研究都是将物种当作具有独立功能性状的等价单元。然而，植物区系中的不同物种有不同的进化历史，它们的分化时间不一致，在进化关系上也是不等价的；甚至同属的某些物种可能是近期分化的，亲缘关系较近；也有些可能是早期分化的，亲缘关系较远。另外，此处简单的统计分析也难以量化进化过程在区系形成中的作用（李嵘&孙航, 2016）。因此，仅使用这些未考虑物种或类群间的亲缘关系及历史进化过程的区系地理分析来探索植物区系形成发展历史并不妥。为此，越来越多的生物地理学家试图将进化生物学和植物区系地理学结合起来，分析区系中物种的亲缘关系及区系间进化历史的相似程度。这不仅有助于了解当今世界或各地区植物区系的系统发育格局，更能够从不同层面进一步探讨植物区系的起源及演变历史。例如，Forest et al. (2007) 使用系统发育多样性指数代替物种多样性，对南非好望角地区的植物区系进行了确定生物多样性热点地区的保护研究。Qian et al. (2013a) 研究了北美大陆 71 个地区植物区系的系统发育多样性随地理距离与环境距离的变化，发现地理距离与环境距离共可以解释 76% 的系统发育多样性的差异。Thornhill et al. (2016) 关于澳大利亚大陆植物区系的系统发育分析研究，从进化历史的角度探讨了澳大利亚植物区系的生物多样性格局、生物保护及区系的形成发展。所以，将系统发育分析方法融入植物区系地理研究中，不仅为探讨现代生物多样性格局及其成因提供了重要工具，也为区系地理学研究提供了全新的视角（Webb, 2000; Ricklefs, 2007）。

1.2 系统发育群落学研究

前人在植物系统发育学和群落生态学这两个学科的研究内容和方向上，常常是相对分离的。植物系统发育学主要研究被子植物及其各类群之间亲缘关系与进化历史；而群落生态学则主要关注群落中不同物种组合及种群结构与动态，同时将群落结构的形成与维持和森林更新、环境因子与自然干扰等联系在一起，探索森林结构、动态和多样性维持机制（曾丽萍等, 2014; Whitmore, 1975）。然而，

1994 年《Phylogenetics and Ecology》一书首次将系统发育的方法融入到生态学中 (Eggleton & Vane-Wright, 1994)，系统发育方法在生态学中的应用开始引起生态学界的关注，为群落生态学提供了新的视角。

2000 年 Webb (2000) 首次实验性地将系统发育树应用到群落生态学研究，基于物种系统发育关系探讨热带雨林森林群落的构建机制。随后 Webb et al. (2002) 提出系统发育群落生态学 (Phylogenetic community ecology) 的概念，并系统阐述了群落系统发育结构研究的具体方法，开辟了一个新的生态学分支。系统发育群落学主要利用系统发育框架，研究和阐述不同的生态过程（如竞争排斥、生境过滤和扩散限制）和进化过程（如生物形成和灭绝）是如何相互作用，以影响群落中物种及其功能性状的组成和分布 (webb et al., 2006)。例如，关于佛罗里达橡胶林群落系统发育结构的研究表明，该地橡胶林群落表现为系统发育分散，反映了亲缘关系相近物种的竞争排斥，限制了它们在同一群落中的共存 (Cavender-Bares et al., 2004; 2006)。近十几年，系统进化的研究方法更加广泛地渗透到生态学研究多个领域，如群落构建机制 (Yang et al., 2013)、全球生物多样性格局 (Hawkins et al., 2008)、生物热点地区确定 (Forest et al., 2007)、保护性空缺分析 (Rosauer et al., 2009)、物种入侵 (Strauss et al., 2006)、生态系统生产力研究 (Cadotte et al., 2009) 和气候变化对生物多样性的影响 (González-Orozco et al., 2016)。将系统发育树整合到生态学分析中已成为近几年的研究热点 (Qian & Jiang, 2014)。

1.2.1 系统发育关系的构建

具有时间维度的系统发育树包含了物种分化、灭绝、分化时间、物种间亲缘关系等进化信息 (葛学军, 2015)，是推断和确定生态位过程、中性过程及进化过程在群落物种构建过程中相对作用的重要工具 (Cavender-Bares et al., 2009)。目前构建系统发育树的方式主要有两大类。其一是，利用编写的软件或程序构建进化树：例如，使用在线软件 Phylomatic V3 (<http://phylodiversity.net/phyloomatic/>; Webb & Donoghue, 2005) 生成基于 APGIII 系统 (The angiosperm phylogeny group, 2009) 的进化树，随后采用 Phylocom (Webb et al., 2008) 软件中的“BLADJ”程

序模拟运算分枝长度；又如，使用 R 软件中的“PhyloMaker”程序包生成具有分枝长度的系统树（Qian & Jin, 2015）；这些软件或程序主要依据于已构建的超级树（Megatree），如 R20120829、Zanne2014、PhytoPhylo（Zanne et al., 2014; Qian & Jin, 2015）。这种构建方法易于操作，并可以包含大量的分类单元（物种数），但难于处理系统树的末端分枝，多成多歧分支，特别是物种水平上的系统树。其二是，利用核苷酸序列信息构建进化树：例如，下载 GenBank 基因序列数据（徐晓婷等, 2015），随后使用最大简约法、极大似然法或贝叶斯方法等构建进化树；又如，采集目标物种的标准 DNA 条形码片段，然后再采用极大似然法等构建系统树。这种构建方法优势在于可为系统发育树的末端分枝提供准确的系统位置和计算较为准确的进化时间（Kress et al., 2009），但当包含大量物种数及多个基因片段时，构建过程较为耗时和复杂。

1.2.2 系统发育 alpha 多样性

生态学家 Whittaker (1972) 提出，将物种多样性划分为三个不同水平：alpha 多样性、beta 多样性和 gamma 多样性。度量群落或区域内物种的 alpha 多样性和 beta 多样性，曾为解释群落或区域多样性分布格局及其成因提供了一定的证据（Legendre et al., 2005; Kraft et al., 2008）。但是，这些仅从物种水平度量来的生物多样性所包含的信息并不完整，或者说，不足以解释生物多样性格局及成因。系统发育多样性的提出（Faith, 1992）及其衍生出来的一系列指数，实现了系统发育树从图形向可量化数值的转变，可对一组物种的进化潜力进行研究（Faith, 2013）；从而，科学家们可利用系统发育信息将物种作为非独立的个体，从进化历史的角度，重新考虑生物多样性潜在格局的形成。

系统发育 alpha 多样性是指群落内部物种在亲缘关系上的多样性，通过群落内部所有物种的最短进化路径来衡量群落中物种亲缘关系的远近（Cadotte et al., 2010）。一定空间范围内的物种库是经过长期的进化历史而形成的，群落的系统发育结构可以反映出群落组成的进化历史以及物种在进化历史上的种间关系（Webb et al., 2002）。Webb (2000) 提出采用净亲缘关系指数（Net relatedness index, *NRI*）和最近种间亲缘关系指数（Nearest taxon index, *NTI*）来描述群落的

系统发育结构。将研究区域内所有物种当作物种库，如果样方或群落内所观察到的系统发育多样性比从物种库中随机抽取相同物种数量组成的系统发育多样性显著地低，则说明该样方或群落中的物种比随机物种组成亲缘关系更近，它们在系统发育树上的分布是聚集的（Phylogenetically clustered）；相反，如果观察到的系统发育多样性比从物种库中随机抽取相同物种数量组成的系统发育多样性显著地高，那就说明该样方或群落中的物种比随机物种组成的亲缘关系更加疏远，观察物种在系统发育树上的分布是发散的（Phylogenetically overdispersed）；如果观察值与随机抽样值没有显著差异，则说明该样方或群落中的物种不构成特定的系统发育结构（Phylogenetically random）（Webb et al., 2002）。环境过滤、物种的快速形成与缓慢灭绝、生态位保守性和扩散限制等会导致群落或区域系统发育聚集（Wiens & Graham, 2005; Cardillo, 2011）；竞争排斥、生态位进化、物种的进化趋同和移殖等会导致群落或区域系统发育分散（Allen & Gilloly, 2006; Villalobos et al., 2013）。一个群落的系统发育结构可能受多种生态过程的影响，通过研究群落的系统发育结构，能探究竞争排斥、环境过滤、中性过程等不同生态过程在群落构建历史中所发挥的作用（Kembel & Hubbell, 2006; Kraft et al., 2008）。

1.2.3 系统发育 beta 多样性

不同于 alpha 多样性，beta 多样性是指任意尺度上不同区域间物种组成的差异（陈圣宾等, 2010）。Beta 多样性受到多种生态学过程的影响（Vellend, 2010），如扩散限制、种间竞争、物种生态位保守性与适应性进化、水分与热量的分布。Beta 多样性的研究能够提供生物多样性格局的信息，也有助于更深入地理解植物分区、新物种形成、物种迁移和进化等（Ruokolainen et al., 2007; Svenning et al., 2011）。但是，前人的研究多集中于物种的 beta 多样性，而物种 beta 多样性不能提供群落间物种的亲缘关系相关信息（Chave & Thuillard, 2007; Swenson, 2011a）。例如，同属植物在相同环境梯度上，物种多样性的变化大，但是系统发育多样性变化却很小，如果仅从物种 beta 多样性的角度，并不能揭示这种变化的内在机制。

随着系统发育群落学的发展,生态学家从物种 β 多样性出发,提出了系统发育 β 多样性的概念 (Phylogenetic β diversity) (Graham and Fine, 2008),为 β 多样性研究提供了新的研究方向。系统发育 β 多样性是指同一时间两个不同群落或地区之间的系统发育距离,是对群落或地区间系统发育关系的度量。目前,定义系统发育 β 多样性的指数主要有: D_{pw} (Mean pairwise distance) 与 D_{nn} (Mean nearest taxa distance) (Webb et al., 2008)、*PhyloSor* (Phylogenetic Sørensen's index) (Bryant et al., 2008)、*UniFrac* (Unique fraction) (Lozupone et al., 2006)、*PCD* (Phylogenetic community dissimilarity) (Ives & Helmus, 2010) 和 *Rao's D* (Rao, 1982)。系统发育 β 多样性的研究有助于了解群落或区域进化历史变化的影响因素,从而拓展我们对某一自然地理区域或某种生境内部的系统发育相似性的认识,加深对物种迁移与扩散、本地与异域物种形成、生态位保守性等生物地理学和生态学核心问题的理解。

近年来,越来越多的生态学家将植物进化历史信息整合到生态学研究。其明显的优势是将短时期内不同空间尺度的生态学过程与进化过程联系起来,用于研究群落物种共存潜在的生态学机制。目前,生态位理论(如竞争排斥和生境过滤)、中性过程理论(如扩散限制)以及历史过程理论(如物种分化与灭绝)已逐渐成为解释群落物种共存的三大核心理论。但是,基于生态位的生态过程主要发生在局域水平上,作用于局域物种库的构建;而物种扩散、分化及新物种的形成主要发生在区域尺度上,影响着区域物种库的构建 (Zobel, 1997)。因此,开展区域区系层面的物种共存研究,将有助于我们更全面地理解生物历史过程对生物多样性格局的影响。

1.3 植物系统发育区系学的建立及研究

生物地理历史和进化事件能在很大程度上解释现代生物多样性的组成格局 (Webb et al., 2002)。但是,系统发育群落学仅从局域水平上,研究各生态学过程对观察群落物种组成、构建、转化的影响,是不足以解释区域物种组成分异格局的 (Swenson, 2011b; 2013); 而植物系统发育学研究通常只关注于某个目、科或属,但区系内不同进化分支的进化历史和影响因素可能不同 (Harrison & Cornell, 2008)。这些局域水平和某些进化分支研究所提供的证据存在尺度和类群

局限性。植物区系是一个地区所有植物种类的集合，也是植物在一定的自然历史环境中发生发展和时空分布的综合反映（吴征镒等，2010）。除了现代自然环境影响，历史过程中可能发生的进化事件（物种隔离、分化、扩散或灭绝等）和地质历史事件对现代植物区系的形成也有重要影响（Ricklefs, 1987）。考虑区系内所有物种的系统发育关系，从进化历史的角度来研究植物区系的起源演化历史和区域分异格局，一方面，为传统植物区系地理研究提供了全新的研究角度，另一方面，也拓展了植物系统发育学和系统发育群落学的研究尺度。

Swenson 和 Umaña (2014) 在研究加勒比海小安第斯群岛的 18 个小岛的植物区系时，首次提出了系统发育区系学（Phylofloristics）的概念，即采用系统发育分析方法对现代植物区系进行研究。但在此之前，全球不同地区已开展过相关的系统发育区系学研究，例如，Forest et al. (2007) 在南非开普地区植物区系的研究；Kooyman et al. (2011; 2013) 对澳洲亚热带和热带雨林木本植物区系的研究；Qian et al. (2013a; b) 对北美被子植物区系的研究。随后的系统发育区系学研究，例如，Li et al. (2015a; b) 对西藏东南部独龙江流域和云南植物区系的研究；Nagalingum et al. (2015) 对澳大利亚蕨类植物区系的研究；Thornhill et al. (2016) 对澳大利亚整个被子植物区系的研究。这些研究都表明，系统发育分析方法在区域尺度上的应用，为理解进化历史和生物地理历史对现代植物区系的影响及比较不同区系间系统发育的相似性提供了可量化的指标和途径。融入系统发育信息的植物区系研究更有助于人们对现代植物区系的形成与演变的深入理解。然而，相对于系统发育分析在系统发育群落学中日趋成熟的应用，系统发育区系学的研究目前还处于比较起步的阶段，还有许多科学问题等待着发现、探索及解决。

1.4 研究内容

结合系统发育分析探讨生物多样性格局的形成和维持机制已成为当前生物多样性相关学科的研究热点和前沿（Donoghue, 2008），但从进化历史的角度研究植物区系的发生发展历史及区域分异格局还不多。关于植物区系地理的研究虽

然已有很好的基础,但由于仅以物种为中心,限制了生物地理学家揭示进化历史和生物地理历史对区域物种库形成的影响,尤其是一些起源于地质历史上具有重要意义的地区的植物区系。包含分枝长度的进化树可以从多个时间和空间尺度上说明生物群落的进化历史 (Pennington et al., 2006), 例如, 在全球尺度上, 系统发育树能帮助生物地理学家重新评估板块构造和长距离物种扩散对区域或全球生物区的相对影响 (Crisp et al., 2004)。

中国云南地区位于热带东南亚向温带东亚过渡的地区, 是冈瓦纳古陆与劳亚古陆的缝合区 (Jin, 2002; Metcalfe, 2006), 也是全球 34 个生物多样性热点地区中 3 个热点地区 (喜马拉雅、印度-缅甸及中国西南山地) 的交汇区 (Mittermeier et al., 2004)。Takhtajan 划分的东亚植物区具有丰富的裸子植物和原始被子植物, 被认为是高等植物的起源中心之一。云南位于东亚植物区的西翼, 其植物种类位居中国之首, 区系起源古老、地理成分复杂、特有现象丰富, 是很多第三纪孑遗植物的避难所 (López-Pujol et al., 2011)。云南多样的地质地貌、气候条件以及独特的地质历史, 使其物种和植被类型极为丰富, 区域内景观变化极大, 如从南部的热带雨林到西北部类似泰加林的寒温带针叶林 (Zhu, 2012)。因其特殊的地理位置, 云南已成为诠释世界历史生物地理的关键地区。关于这一地区多年的植物区系地理学研究表明, 云南植物区系组成与其生物地理历史密切相关; 云南南部、中部和西北部植物区系可能起源于同一古老的第三纪热带或亚热带东亚植物区系, 但随后发生的地质历史使其自第三纪晚期后则形成了明显的区系分异格局。云南南部植物区系主要由热带科属组成, 尤其富含热带亚洲分布属, 被认为具有印度-马来西亚热带植物区系亲缘, 此地植物区系的形成与演变深受印度支那板块逃逸运动的影响; 云南西北部主要由世界广布和北温带分布的科属组成, 具有一个温带喜马拉雅区系, 这一地区植物区系的演变则深受喜马拉雅抬升运动的影响; 而云南中部植物区系被认为与东亚亚热带植物区系亲缘更近 (Zhu, 2008a; 2008b; 2012; 2015; 朱华, 2017)。然而, 这些研究仅从物种角度来探讨植物区系的起源、演变, 未考虑到物种亲缘关系可能提供的丰富进化信息。因此, 结合区系内所有物种的系统发育关系, 从进化历史的角度研究这些地区植物区系的系统发育 α 多样性和系统发育 β 多样性 (即系统发育格局), 不仅有助于验证已提出的生物地理假说, 更能够从不同层面进一步探讨重要地质事件对云南南部、

中部和西北部植物区系的区系分异格局和发生发展历史的影响,对深入理解云南现代植物区系的分异格局和成因将具有重要意义。

本论文以云南植物区系的三个代表性地区(即云南南部、中部和西北部)的植物区系为研究对象,建立这三个地区所有被子植物科、属和种三个分类层次的宏系统发育树,从科、属、种三个层面分析三个地区的系统发育 α 多样性及系统发育 β 多样性,并判断其格局聚集和发散的显著性以及地区间进化历史的相似性。为更深入地了解三个地区植物区系组成的系统发育格局,从区系成分的角度,对所有科、属作地理成分的划分,分析三个地区各地理成分的系统发育格局;从生活型的角度,对所有属、种作木本植物和草本植物的划分,分析三个地区木本植物和草本植物的系统发育格局。通过对这三个地区植物区系系统发育格局的探讨,结合此地发生的重要地质历史事件,以期从亲缘关系层面重新考虑云南现代植物区系的性质和来源。

1.5 科学问题及研究假说

本研究论文主要尝试回答以下几个科学问题:

- (1) 云南南部、中部和西北部植物区系分别在科属种分类阶层上具有何种系统发育结构?
- (2) 三个地区植物区系之间具有什么样的系统发育 β 多样性格局?
- (3) 三个地区系统发育区系地理学研究的结果是否支持该地区传统植物区系地理学研究的相关结论?

基于上述科学问题,我们提出以下假说:

新生代早中期发生的印度-欧亚板块的碰撞运动影响了云南南部植物区系的形成和发展,南部成为亲缘关系较远的马来西亚热带植物区系(源于冈瓦纳古陆)及东亚亚热带植物区系(源于劳亚古陆)的交汇区,南部所有植物在亲缘关系上可能较远,在系统发育树上的分布显示为分散结构,尤其是一些热带地理成分。板块碰撞引起的喜马拉雅抬升运动则影响了云南西北部植物区系的演化,西北部因高山深谷的形成和生境条件的改变产生了大量亲缘关系较近的新物种,西北

部所有植物可能具有较近的亲缘关系，在系统发育树的某些分支上呈聚集结构，尤其是一些温带地理成分。然而，相对于南部和西北部自第三纪起剧烈的板块构造运动和造山运动，云南中部的地质运动相对稳定；三个地区现代植物区系在更古远的时候可能起源于一个相同的植物区系，即使自第三纪早期起，它们经历了不同的地质事件和进化事件，中部与南部植物区系系统发育组成的相似性，和中部与西北部的相似性可能近乎相同。

2 研究方法

2.1 研究地点

研究地点位于中国西南地区的云南南部、中部和西北部（图 2.1）。

云南南部主要包括了西双版纳傣族自治州地区，即景洪市、勐海县及勐腊县，位于北纬 $21^{\circ}09' \sim 22^{\circ}36'$ ，东经 $99^{\circ}58' \sim 101^{\circ}50'$ ，总面积约为 $19,690 \text{ km}^2$ ，其海拔范围为 $475 \text{ m} \sim 2,430 \text{ m}$ 。西双版纳的典型热带地区仅为海拔 $900 \text{ m} \sim 1,000 \text{ m}$ 以下的低山、河谷及坝区，约占总面积的 18%。西双版纳南与老挝、缅甸接壤，北、西、东三面与滇西南山原、山地相连，属横断山系南端无量山脉和怒山山脉的余脉山原、山地区域，地势整个四周高、中部低，山原为主，且其中分布着众多宽谷盆地、低山和低丘。西双版纳地区主要受印度洋季风控制，属西部型热带季节气候，多为较低的盆山地貌，其主要地带性植被是热带雨林（朱华等, 2015）。

云南中部主要包含了无量山和哀牢山的核心地区，位于北纬 $23^{\circ}53' \sim 25^{\circ}11'$ ，东经 $100^{\circ}32' \sim 101^{\circ}58'$ ，海拔为 $422 \text{ m} \sim 3,157 \text{ m}$ ，总面积约为 $25,424 \text{ km}^2$ 。云南中部大部分地区海拔为 $1,300 \text{ m} \sim 2,200 \text{ m}$ ，主要受亚热带气候影响，为中山山谷地貌，其主要植被为亚热带常绿阔叶林和云南松次生林（Zhu, 2012）。

云南西北部主要包括了迪庆藏族自治州地区，即香格里拉县、德钦县和维西傈僳族自治县，属横断山中心地区，且香格里拉地区是中国生物多样性最丰富的地区之一，也是全球优先保护地区之一。它位于北纬 $27^{\circ}10' \sim 28^{\circ}27'$ ，东经 $98^{\circ}53' \sim 99^{\circ}42'$ ，海拔为 $1,900 \text{ m} \sim 6,740 \text{ m}$ ，总面积为 $23,870 \text{ km}^2$ 。香格里拉地区受温带气候影响，为高山峡谷地貌，其主要植被为温带硬叶栎林和寒温带针叶林（Zhu, 2015）。

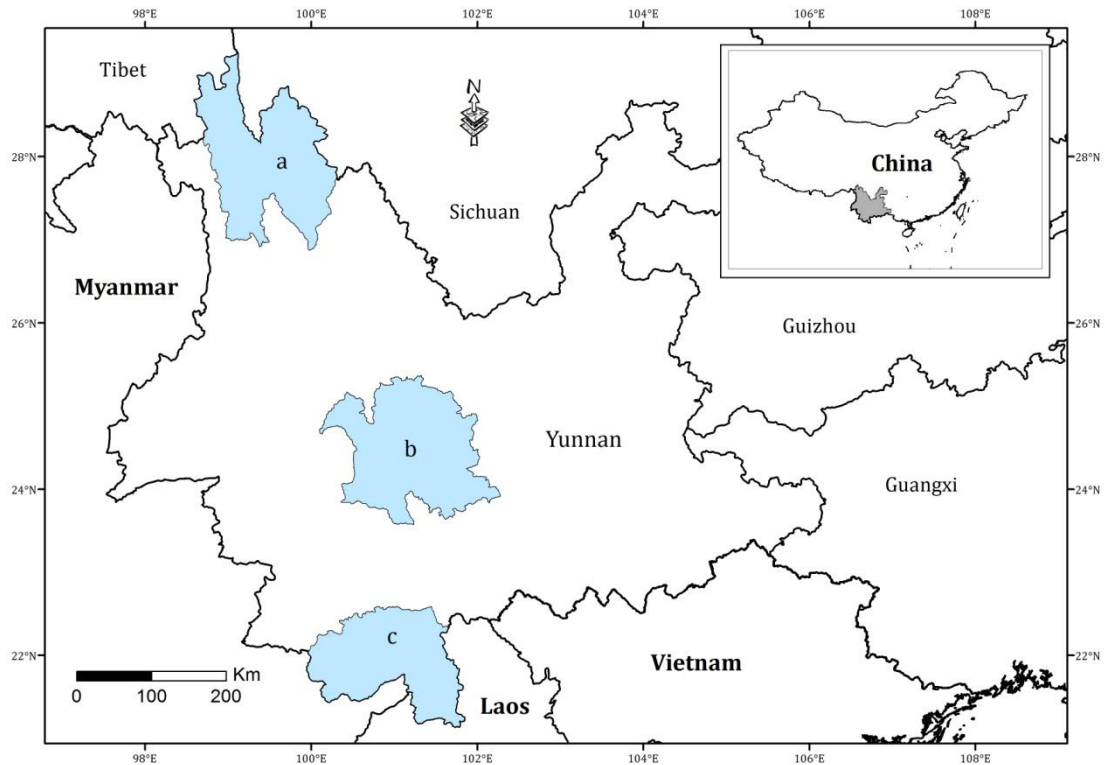


图 2.1 研究区域的地理位置：a，云南西北部；b，云南中部；c，云南南部

Figure 2.1. Location of the study regions. a, northwestern Yunnan; b, central Yunnan; and c, southern Yunnan.

2.2 植物区系数据

云南南部、中部、西北部植物区系的被子植物名录分别引自于《云南西双版纳野生种子植物名录》、《云南哀牢山种子植物》和《滇中南无量山地区的种子植物》、以及《中国西南香格里拉地区植物区系的生物地理》(朱华&阎丽春, 2009, 2012; 彭华, 1998; Zhu, 2015)。外来种、栽培种不属于研究地区的原生种, 不能反映当地区系的物种分布情况; 种下的亚种、变种、变型在系统发育树上难以区分, 易形成多歧分支结构, 因此区系分析时将外来物种、栽培种和种下的亚种、变种及变型排除在外。科名、属名、种名的范畴及拼写主要依据 The Plant List 1.1 (TPL, <http://www.theplantlist.org>) 进行核对和修订。据此, 此研究包含的本地被子植物共计 212 科 1,860 属 9,370 种。

每个地区所有科、属地理分布区类型的划分主要采用吴征镒先生等人的中国种子植物科、属的分布类型的概念及范围(吴征镒, 1991; 1993; 吴征镒等, 2003)。其中植物名录有 6 个科和 5 个属未见记录于此划分系统中, 因此在基于地理成分的区系系统发育分析中将这 6 个科、属删除。经划分后, 这三个地区共计 13 个科分布区类型和 15 个属分布区类型。每个地区所有属、种关于木本植物(即包含乔木、灌木及木质藤本)和草本植物(即包含了草质藤本、草本)的划分, 主要依据《中国植物志》(<http://frps.eflora.cn/>)、《中国植物志》英文修订版(<http://foc.eflora.cn/>)以及《云南植物志》(吴征镒, 1977-2006)对各属、种的形态描述。

基于上述数据处理, 即可构建三个区域的所有被子植物种类科级、属级、种级“有/无”数据矩阵, 三个地区的各地理成分组的科级、属级“有/无”数据矩阵, 以及三个地区的草本、木本类的属级、种级“有/无”数据矩阵, 随后可用于以下系统发育分析。

2.3 系统发育树的构建

将云南南部、中部、西北部植物区系的所有被子植物科、属、种看作物种库, 以现有较新的种子植物系统发育关系 PhytoPhylo (Qian & Jin, 2015) 为骨架, 利用 R 软件中的“S.PhyloMaker”程序包构建基于三个地区全部科、属、种的系统发育树 (Qian & Jin, 2015; R Development Core Team, 2012)。系统发育树 PhytoPhylo 是 Zanne et al. 种子植物系统发育树的修订版本, 包含了 30,771 种种子植物, 所有种间系统发育关系及枝长均由从 GenBank 获取的 7 个基因片段及化石记录来进行构建及匹配 (Zanne et al., 2014)。所有的科间系统发育关系基本可在 PhytoPhylo 中得到解决。对于未见于这个骨架中的属、种, S.PhyloMaker 对它们有三种处理方法: (1) 将这些在科内或属内无法解决的属间或种间关系, 以多歧分支的方式处理; (2) 将这些未被解决的属或种随机地添加到它们所归属的科或属中; (3) 使用在线软件 Phylomatic 和 BLADJ 组件构建系统发育树的方法进行处理。基于第一种方法(即处理为多歧分支)构建的科级、属级、种

级系统发育树可见于附录 A。本论文主要报道及讨论基于多岐分支处理方法的系统发育分析结果。基于随机添加处理方法和 *Phyloomatic* 处理方法的系统发育分析结果数据分别列于附录 B 和附录 C。

2.4 区域系统发育 alpha 多样性分析

系统发育结构从进化历史的角度为度量区系内物种间亲缘关系的远近提供了途径，本研究采用净亲缘关系指数 (*NRI*) 和最近亲缘关系指数 (*NTI*) 来度量不同区域的系统发育结构。*NRI* 和 *NTI* 的区别在于前者反映的是某特定区域内不同类群在整个系统发育树上 (*Tree-wide*) 的聚集程度，而后者则表示不同类群在某一特定末端分支上 (*Terminal*) 的局部聚集程度 (Webb et al., 2008)。*NRI* 和 *NTI* 分别是指某特定区域内区系的实际平均系统发育距离 (Mean pairwise distance, *MPD*) 和实际最近系统发育距离 (Mean nearest taxon distance, *MNTD*) 的标准值，其计算公式分别为 (Webb et al., 2008)：

$$NRI = -1 \times \frac{MPD_{observed} - \text{mean}(MPD_{randomized})}{sd(MPD_{randomized})} \quad (1)$$

$$NTI = -1 \times \frac{MNTD_{observed} - \text{mean}(MNTD_{randomized})}{sd(MNTD_{randomized})} \quad (2)$$

$MPD_{observed}$ 代表实际观察的平均系统发育距离， $\text{mean}(MPD_{randomized})$ 代表随机产生的 999 个零群落的平均系统发育距离的平均值， $sd(MPD_{randomized})$ 代表 999 个零群落平均系统发育距离的标准差。 $MNTD_{observed}$ 代表实际观察的最近系统发育距离， $\text{mean}(MNTD_{randomized})$ 代表随机产生的 999 个零群落的最近系统发育距离的平均值， $sd(MNTD_{randomized})$ 代表 999 个零群落最近系统发育距离的标准差。零群落的构建采用将系统发育树末端的所有类群随机置换 999 次的方法，其中保持进化树拓扑结构不变，每一零群落和生成的系统发育树具有相同的物种数目。 NRI (NTI) > 0 ，说明某区域内的物种间的系统发育距离比预期的小，即这些共存于同一区域内的物种之间的亲缘关系比预期的更近些，此时系统发育结构呈现为聚集结构； NRI (NTI) < 0 ，说明某区域内的物种间的系统发育距离比预期的大，即这些共存于同一区域内的物种之间的亲缘关系比预期的更远，

此时系统发育结构呈现为分散结构； $NRI(NTI) = 0$ ，说明某区域内的物种在系统发育结构上是随机的。

2.5 区域系统发育 beta 多样性分析

系统发育 beta 多样性在物种 beta 多样性的基础上融入了物种间亲缘关系信息，这让我们可从种间亲缘关系的角度出发研究不同群落或区系间的系统发育相关性 (Feng et al., 2012)。因平均成对系统发育距离 (D_{pw}) 随环境梯度和距离梯度变化并不显著，并不适用于大尺度上的系统发育 beta 多样性的度量 (Feng et al., 2012)，所以，此研究采用平均最近系统发育距离 (D_{nn}) 的标准值和 *PhyloSor* 这两个指数。 D_{nn} 是指在两个群落中，一个群落里的物种与另一个群落中与其亲缘关系最近的物种之间的平均系统发育距离 (Feng et al., 2012)。 $S.E.S. D_{nn}$ 则指实际观察的 D_{nn} 的标准值。*PhyloSor* 是指两个群落共有物种的枝长和和两个群落所有物种的枝长和的比值 (Bryant et al., 2008)。其计算公式分别如下：

$$S.E.S. D_{nn} = -1 \times \frac{D_{nnobserved} - D_{nnnull}}{sd(D_{nnnull})} \quad (3)$$

$$PhyloSor_{ij} = \frac{2BL_{ij}}{BL_i + BL_j} \quad (4)$$

$D_{nnobserved}$ 代表实际观察的群落间的 D_{nn} ， D_{nnnull} 代表 999 个随机生成的零群落的 D_{nn} 的平均值， $sd(D_{nnnull})$ 代表 999 个零群落的标准差。零群落的产生方式是，保持进化树的拓扑结构和物种组成不变，但物种在进化树末端随机置换 999 次。 $S.E.S. D_{nn} > 0$ ，表示群落间的系统发育差异性比预期的更低； $S.E.S. D_{nn} < 0$ ，表示群落间的系统发育差异性比预期的更高。 $PhyloSor_{ij}$ 表示群落 i 和群落 j 之间的系统发育 beta 多样性， BL_{ij} 代表这两个群落共有物种的枝长和， BL_i 和 BL_j 分别代表群落 i 和群落 j 中所包含的所有物种的枝长和。更大的 *PhyloSor* 值则表示两个群落间的系统发育关系越近，反之则反。

3 研究结果

3.1 系统发育 alpha 多样性格局

从科到种尺度，三个分类阶层、不同区系地理成分及生活型的 *NRI* 和 *NTI* 均显示，云南南部、中部和西北部植物区系的系统发育结构都不随机(图 3.1-3.8)。

科级水平上，三个地区的系统发育结构差异较小(图 3.1-3.2)。但是，属、种水平上的系统发育结构，这三个地区呈明显的区域分异格局(图 3.3-3.5)。属、种层面上，云南南部所有属(或种)在整个系统发育树上的分布(Across the entire tree)显著分散(图 3.3, ALL TAXA; 图 3.5, *NRI*)，而西北部的属(或种)在整个系统发育树上或在近期分化分支上(To the more recent divergences or to the terminals)则都更为聚集(图 3.3, ALL TAXA; 图 3.4, ALL TAXA; 图 3.5)。另外，最近亲缘关系指数(*NTI*)也显示，与在整个系统发育树上的整体分散格局相反，南部的种在近期分化分支上呈局部聚集结构(图 3.5, *NTI*)。

区系地理成分层面上，热带分布属是云南南部整个植物区系的主要组成成分(占 76.7%)，净亲缘关系指数(*NRI*)表示，它们在整个系统发育上是显著分散的；6 个热带的地理分布类型中，热带亚洲分布和热带亚洲至热带澳洲分布属尤为分散(图 3.3, ALL TRO-TA)。然而，*NTI* 表示南部的热带分布属在末端分枝上则更为聚集(图 3.4, ALL TRO-TA)。*NRI* 表示，西北部植物区系中的热带分布属(占 43.5%)有类似南部热带分布属的整体分散格局(图 3.3, ALL TRO-TA)；但它的温带分布属(占 45.8%)在整个进化树上或在近期分化分支上都较为聚集，尤其是旧世界温带分布、温带亚洲分布和东亚分布的属(图 3.3, ALL TEM-CA; 图 3.4, ALL TEM-CA)。

生活型层面上，*NRI* 显示，三个地区的草本类属(或种)在整个系统发育上均呈显著分散格局(图 3.6; 3.8)，但木本类属(或种)完全相反，都呈极显著聚集结构(图 3.7; 3.8)。*NTI* 则表示，三个地区的草本类属(或种)和木本类属(或种)在近期分化分支上的分布都是聚集的，但草本植物的聚集程度要高于木本植物的(图 3.8)。

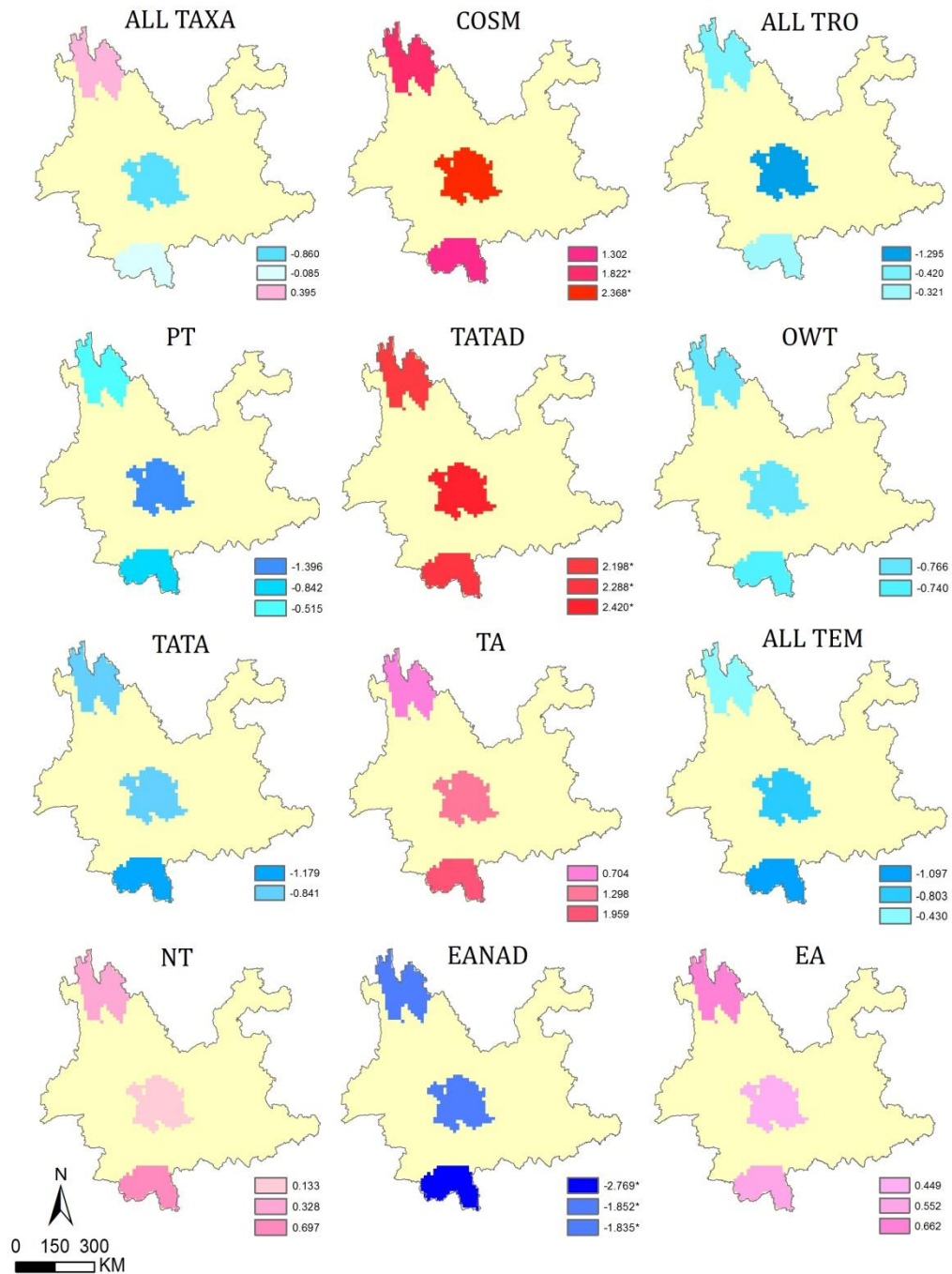


图 3.1 云南三个代表地区植物区系科水平上的系统发育结构 (*NRI*)。 *NRI* 为正代表系统发育结构聚集 (红色), *NRI* 为负代表系统发育结构分散 (蓝色), *代表 $p < 0.05$ 。 ALL TAXA, 区系内所有科组成; COSM, 世界分布成分; ALL TRO, 热带分布成分 (为 PT、TATAD、OWT、TATA 和 TA 的总和); PT, 泛热带分布成分; TATAD, 热带亚洲与热带美洲间断分布成分; OWT, 旧世界热带分布成分; TATA, 热带亚洲至热带澳洲分布成分; TA, 热带亚洲分布成分; ALL TEM, 温带分布成分 (为 NT、EANAD 和 EA 的总和); NT, 北温带分布成分; EANAD, 东亚与北美洲

间断分布成分；和 EA，东亚分布成分。

Figure 3.1. The net relatedness index (*NRI*) of the three floras at the family level. Positive *NRI* indicates phylogenetically clustering (red regions); negative *NRI* indicates phylogenetically overdispersion (blue regions); *the *p*-values corresponding to *NRI* less than 0.05. ALL TAXA, all taxa at the family level; COSM, cosmopolitan; ALL TRO, all taxa with tropical distributions; PT, pantropic; TATAD, tropical Asia and tropical America disjointed; OWT, old world tropic; TATA, tropical Asia to tropical Australia; TA, tropical Asia; ALL TEM, all taxa with temperate distributions; NT, north temperate; EANAD, east Asia and north America disjointed; and EA, east Asia.

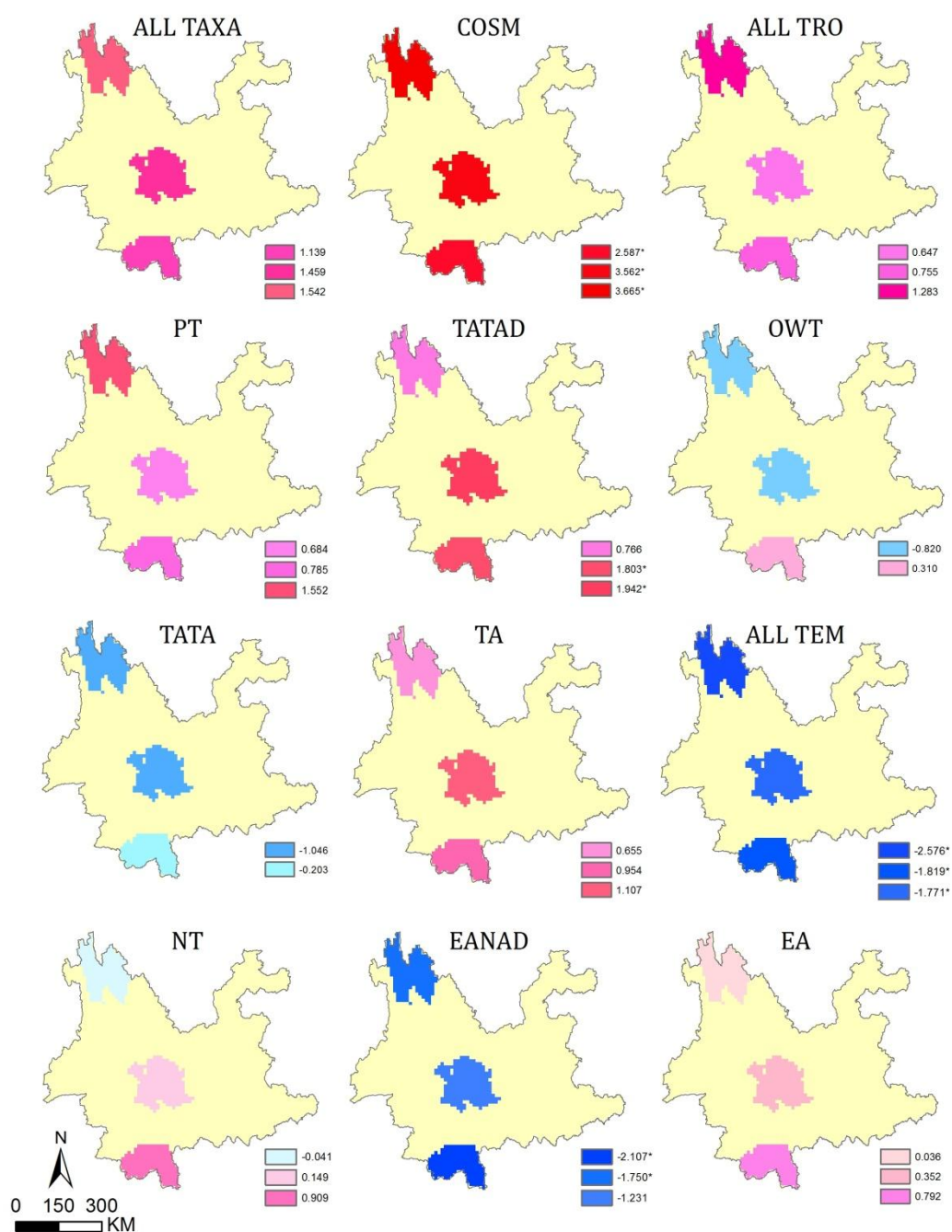


图 3.2 云南三个代表地区植物区系在科水平上的系统发育结构 (*NTI*)。 *NTI* 为正代表系统发育结构聚集 (红色), *NTI* 为负代表系统发育结构分散 (蓝色), *代表 $p < 0.05$ 。其余同图 3.1。

Figure 3.2. The nearest taxon index (*NTI*) of the three floras at the family level. Positive *NTI* indicates phylogenetically clustering (red regions); negative *NTI* indicates phylogenetically overdispersion (blue regions); *the p -values corresponding to *NTI* less than 0.05.

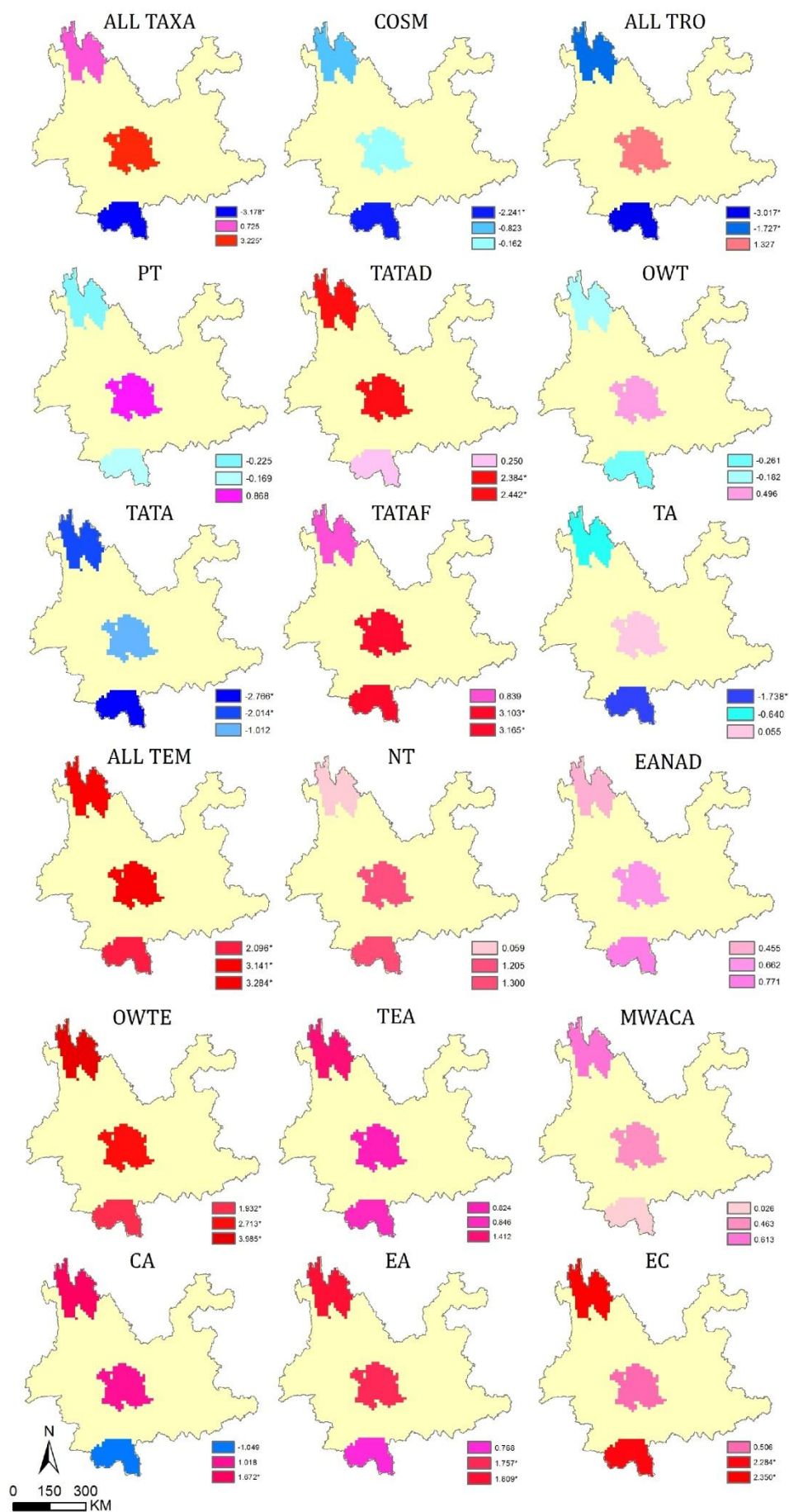


图 3.3 云南三个代表地区植物区系属水平上的系统发育结构 (*NRI*)。 *NRI* 为正代表系统发育结构聚集 (红色), *NRI* 为负代表系统发育结构分散 (蓝色), *代表 $p < 0.05$ 。 ALL TAXA, 区系内所有属组成; COSM, 世界分布成分; ALL TRO, 热带分布成分 (为 PT、TATAD、OWT、TATA、TATAF 和 TA 的总和); PT, 泛热带分布成分; TATAD, 热带亚洲与热带美洲间断分布成分; OWT, 旧世界热带分布成分; TATA, 热带亚洲至热带澳洲分布成分; TATAF, 热带亚洲至热带非洲分布成分; TA, 热带亚洲分布成分; ALL TEM, 温带分布成分 (为 NT、EANAD、OWTE、TEA、MWACA、CA 和 EA 的总和); NT, 北温带分布成分; EANAD, 东亚与北美洲间断分布成分; OWTE, 旧世界温带分布成分; TEA, 温带亚洲分布成分; MWACA, 地中海、西亚至中亚分布成分; CA, 中亚分布成分; EA, 东亚分布成分; 和 EC, 中国特有分布成分。

Figure 3.3 The net relatedness index (*NRI*) of the three floras at the genus level. Positive *NRI* indicates phylogenetically clustering (red regions); negative *NRI* indicates phylogenetically overdispersion (blue regions); *the p -values corresponding to *NRI* less than 0.05. ALL TAXA, all taxa at the genus level; COSM, cosmopolitan; ALL TRO, all taxa with tropical distributions; PT, pantropic; TATAD, tropical Asia and tropical America disjointed; OWT, old world tropic; TATA, tropical Asia to tropical Australia; TATAF, tropical Asia to tropical Africa; TA, tropical Asia; ALL TEM, all taxa with temperate distributions; NT, north temperate; EANAD, east Asia and North America disjointed; OWTE, old world temperate; TEA, temperate Asia; MWACA, Mediterranean, west Asia to center Asia; CA, center Asia; EA, east Asia; and EC, endemic to China.

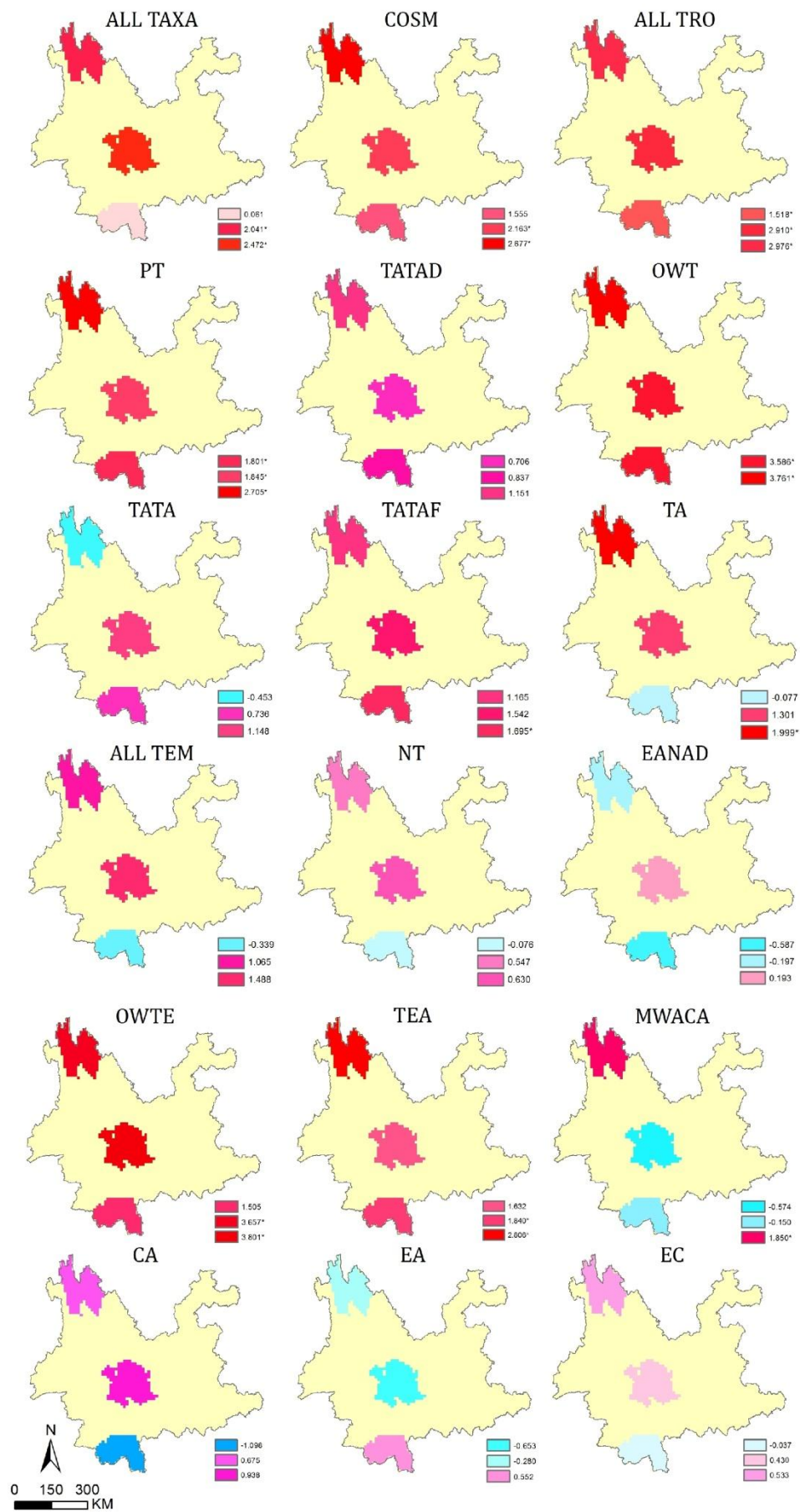


图 3.4 云南三个代表地区植物区系属水平上的系统发育结构 (*NTI*)。 *NTI* 为正代表系统发育结构聚集 (红色), *NTI* 为负代表系统发育结构分散 (蓝色), *代表 $p < 0.05$, 其余同图 3.3。

Figure 3.4 The nearest taxon index (*NTI*) of the three floras at the genus level. Positive *NTI* indicates phylogenetically clustering (red regions); negative *NTI* indicates phylogenetically overdispersion (blue regions); *The p -values corresponding to *NTI* less than 0.05.

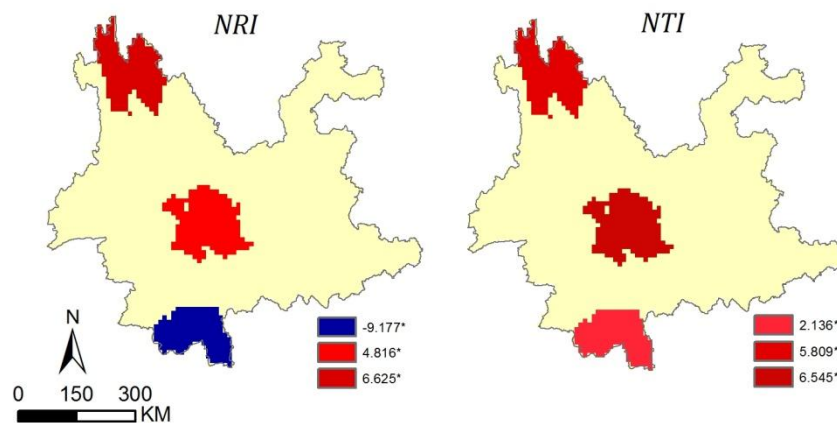


图 3.5 云南三个代表地区植物区系种水平上的系统发育结构 (*NRI* 和 *NTI*)。 *NRI* 或 *NTI* 为正代表系统发育结构聚集 (红色), *NRI* 或 *NTI* 为负代表系统发育结构分散 (蓝色), *代表 $p < 0.05$ 。

NRI, 净亲缘关系指数; *NTI*, 最近亲缘关系指数。

Figure 3.5 Phylogenetic structure of the three floras at the species level (*NRI* or *NTI*). Positive *NRI* or *NTI* indicates phylogenetically clustering (red regions); negative *NRI* or *NTI* indicates phylogenetically overdispersion (blue regions); *The p -values corresponding to *NRI* or *NTI* less than 0.05; *NRI*, the net relatedness index; and *NTI*, the nearest taxon index.

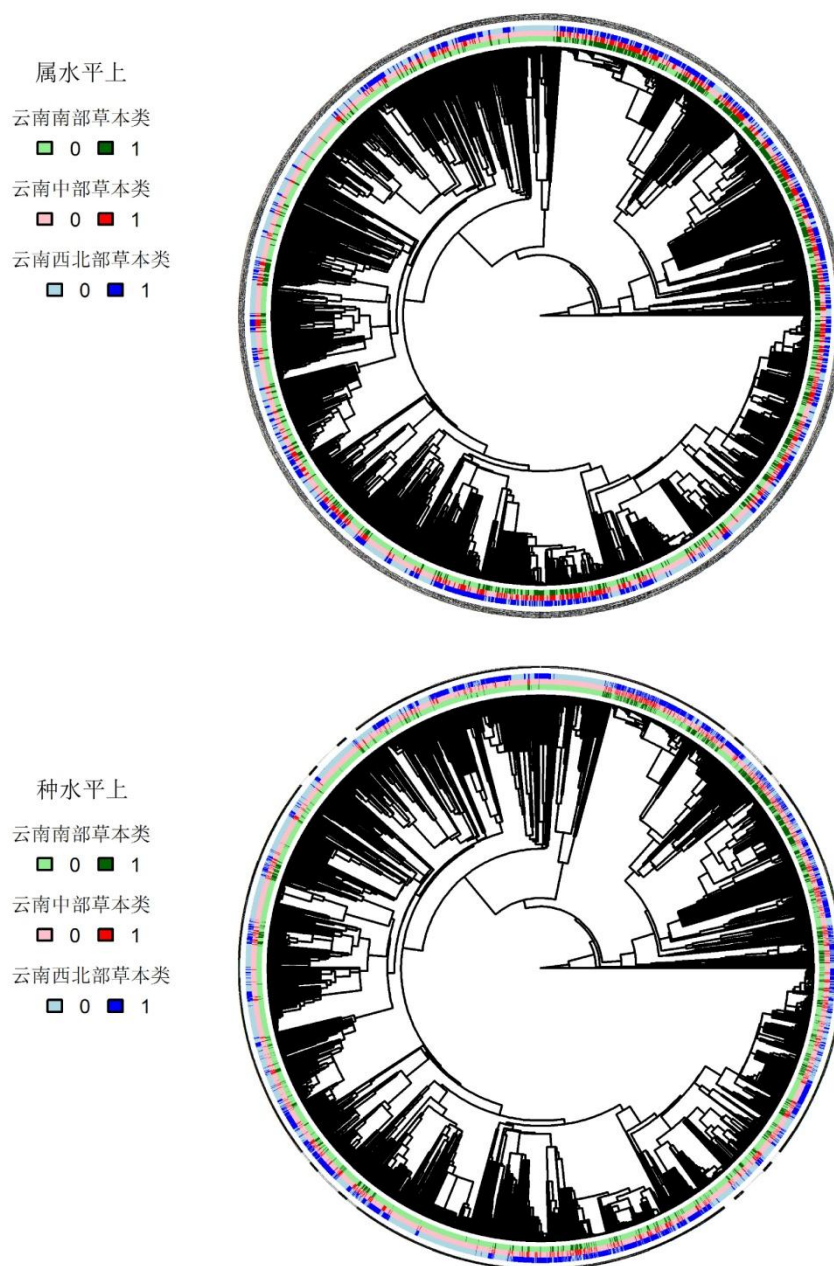


图 3.6 云南三个代表地区植物区系中草本植物类群在整个系统发育树上的分布格局。1 表示这个物种在该地区有分布记录，而 0 则代表这个物种在该地区无分布记录。

Figure 3.6 The assembly patterns of herbaceous plants of the three floras across the whole phylogeny. “1”, the presence of the taxon in a region; “0”, the absence of the taxon in a region.

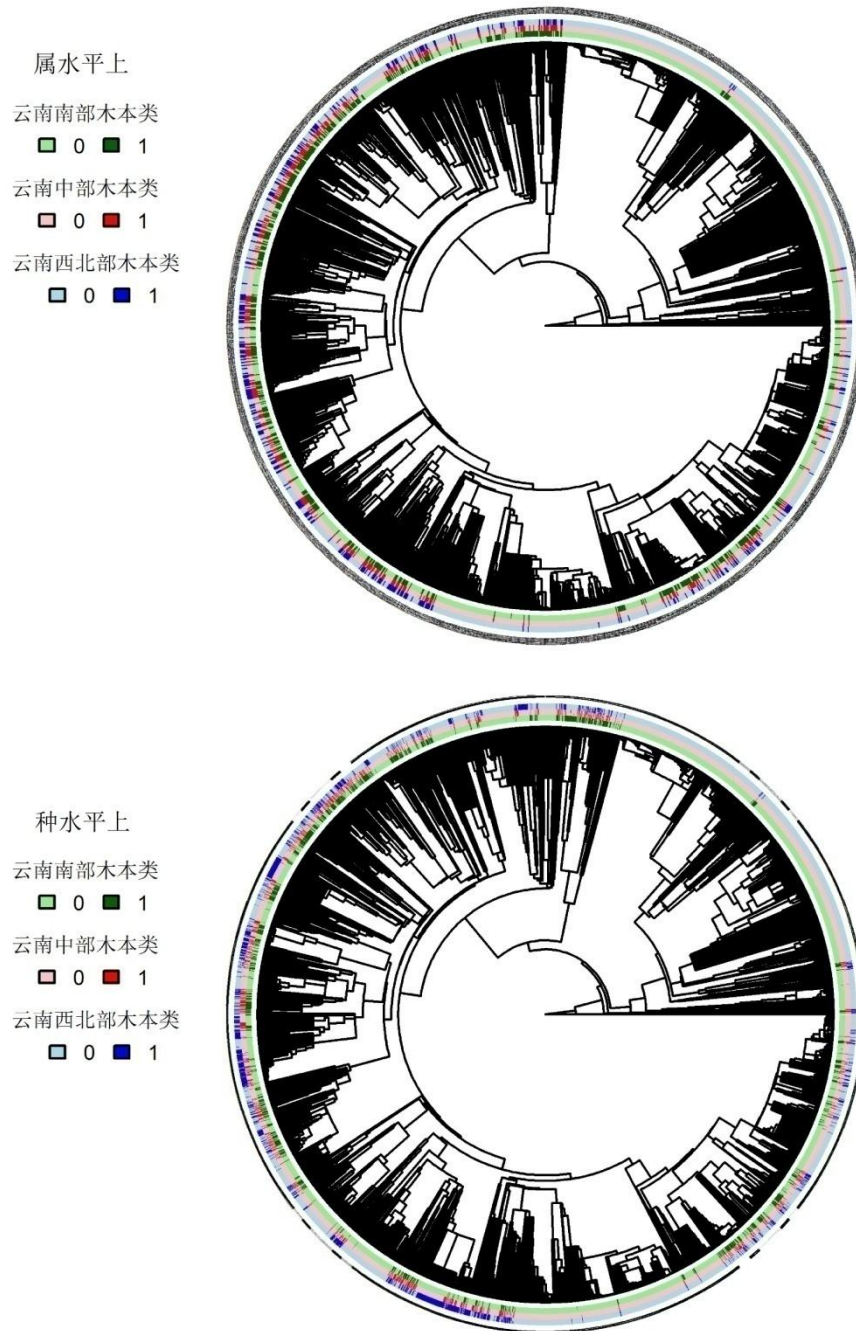


图 3.7 云南三个代表地区植物区系中木本植物类群在整个系统发育树上的分布格局。1 表示这个物种在该地区有分布记录，而 0 则代表这个物种在该地区无分布记录。

Figure 3.7 The assembly patterns of woody plants of the three floras across the whole phylogeny. “1”, the presence of the taxon in a region; “0”, the absence of the taxon in a region.

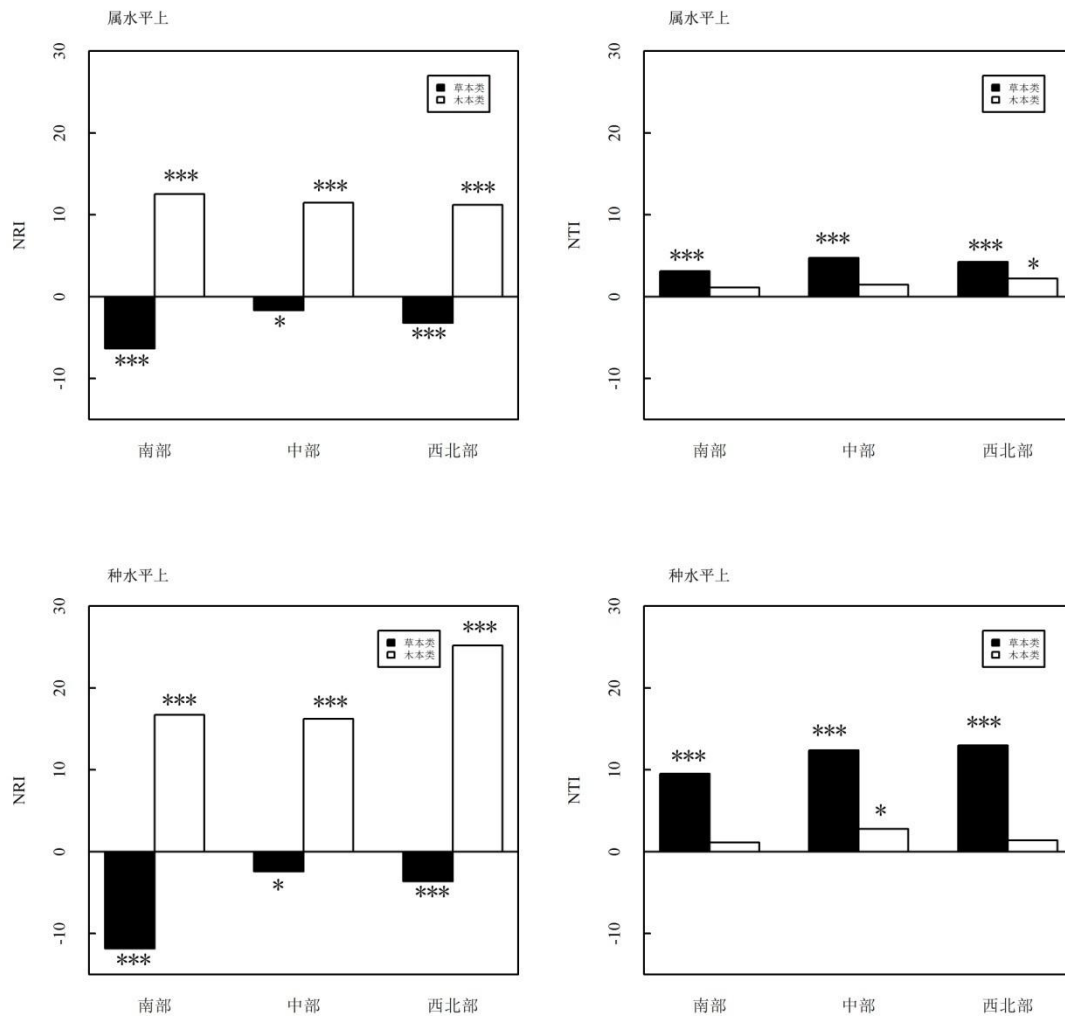


图 3.8 云南南部、中部和西北部植物区系在木本植物、草本植物层面的系统发育结构(*NRI* 和 *NTI*)。*NRI*, 净亲缘关系指数; *NTI*, 最近亲缘关系指数; *代表 $p < 0.05$; ***代表 $p < 0.001$ 。*NRI* (*NTI*) 为正且 $p < 0.05$ (< 0.001) 表示 (极) 显著的系统发育聚集, *NRI* (*NTI*) 为负且 $p > 0.95$ (> 0.999) 则表示 (极) 显著的系统发育分散。

Figure 3.8 The phylogenetic structure of the woody and herbaceous plants of the southern, central and northwestern Yunan. *NRI*, net relatedness index and *NTI*, nearest taxon index; *The p -values corresponding to *NRI* or *NTI* less than 0.05. *** The p -values corresponding to *NRI* or *NTI* less than 0.001. Positive *NRI* (*NTI*) with $p < 0.05$ (< 0.001) indicates a (extremely) significant clustering; negative *NRI* (*NTI*) with $p > 0.95$ (> 0.999) indicates a (extremely) significant overdispersion.

3.2 系统发育 beta 多样性格局

科、属、种层面上,三个地区植物区系在科级水平上很相似, $PhyloSor > 0.837$; 属级水平上的系统发育相似度为 $0.624 \sim 0.747$; 但它们的种组成差异较大,系统发育相似度为 $0.324 \sim 0.530$ (表 3.1)。在三个分类阶层层面和各地理成分层面上,中部植物区系与南部间的系统发育组成相似度,都和中部与西北部间的相似度近乎相等。此外,发现三个地区之间的热带分布科(或属)系统发育相似性都比温带分布科(或属)之间的更高,表明热带科属间的系统发育关系比温带科属间的更近些。

与零分布相比较,观察到的系统发育在科、属、种层面和各地理成分层面的差异都不是随机的(表 3.2)。标准化的平均最近系统发育距离($S.E.S.D_{nn}$)表明,三个地区之间的系统发育差异均比随机的低。三个地区的热带成分(科或属)间具有更高的 $S.E.S.D_{nn}$ 正值,表明热带成分之间的系统发育差异较温带成分间的要小。

在草本植物、木本植物层面上,发现三个地区木本类群间的系统发育相似性基本高于草本类群间的相似性,其中三个地区草本、木本植物区系间,南部和西北部的系统发育组成相似性都最低(图 3.9, $PhyloSor$)。最近系统发育指数表明,与零分布相比,三个地区草本、木本类群间的系统发育差异总是低些($S.E.S.D_{nn} > 0$; 图 3.9, $S.E.S.D_{nn}$)。另外,草本类群间的最近系统发育距离标准化值都要比木本类群间的大,表明草本类群在区域尺度上表现出更低的最近系统发育距离(图 3.9, $S.E.S.D_{nn}$)。

表 3.1 云南三个代表地区植物区系之间的系统发育相似性 (*PhyloSor*)。BN, 云南南部; ZB, 云南中部; DQ, 云南西北部。其他同图 3.3。

Table 3.1 Phylogenetic similarity (*PhyloSor*) among the three floras across Yunnan. BN, southern Yunnan; ZB, central Yunnan; and DQ, northwestern Yunnan.

Groups	At the family level			At the genus level			At the species level		
	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN
All TAXA	0.904	0.906	0.837	0.747	0.744	0.624	0.530	0.453	0.324
COS	0.944	0.976	0.955	0.872	0.862	0.821	—	—	—
ALL TRO	0.918	0.888	0.828	0.754	0.794	0.670	—	—	—
PT	0.948	0.876	0.852	0.828	0.855	0.777	—	—	—
TATAD	0.925	0.939	0.867	0.793	0.868	0.766	—	—	—
OWT	0.913	1.000	0.913	0.827	0.792	0.758	—	—	—
TATA	0.923	1.000	0.923	0.758	0.789	0.682	—	—	—
TATAF	0.614	—	—	0.755	0.836	0.688	—	—	—
TA	0.766	0.827	0.609	0.677	0.722	0.558	—	—	—
ALL TEM	0.880	0.903	0.813	0.743	0.719	0.577	—	—	—
NT	0.899	0.962	0.861	0.731	0.800	0.605	—	—	—
EANAD	0.880	0.885	0.851	0.804	0.672	0.613	—	—	—
OWTE	—	—	—	0.687	0.657	0.527	—	—	—
TEA	—	—	—	0.814	0.497	0.405	—	—	—
MWACA	—	—	—	0.870	0.763	0.644	—	—	—
CA	—	—	—	0.380	0.357	0.392	—	—	—
EA	0.841	0.801	0.653	0.696	0.758	0.552	—	—	—
EC	1.000	0.437	0.437	0.543	0.415	0.265	—	—	—
ESHD	—	—	—	—	—	—	—	—	—

表 3.2 云南三个代表地区植物区系之间的平均最近系统发育距离($S.E.S. D_{nn}$)。表中简写同表 3.1。Table 3.2 The standardized effect sizes of phylogenetic beta diversity ($S.E.S. D_{nn}$) among the three floras across Yunnan.

Groups	At the family level			At the genus level			At the species level		
	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN
All TAXA	137.34	111.39	154.30	235.49	239.39	347.22	304.50	410.84	589.18
COS	26.82	27.82	27.00	28.23	30.62	30.63	—	—	—
ALL TRO	41.12	35.04	37.58	128.33	99.27	117.83	—	—	—
PT	33.16	28.45	29.60	54.69	52.65	54.37	—	—	—
TATAD	10.68	10.72	10.33	18.08	18.73	17.14	—	—	—
OWT	5.17	5.18	5.17	36.89	31.16	32.62	—	—	—
TATA	6.30	6.43	6.30	36.00	30.76	31.72	—	—	—
TATAF	0.08	—	—	27.36	25.31	25.63	—	—	—
TA	6.69	4.99	4.57	55.33	42.91	46.79	—	—	—
ALL TEM	18.88	20.48	19.04	66.24	86.81	70.83	—	—	—
NT	14.83	16.61	14.94	34.73	48.26	36.51	—	—	—
EANAD	8.51	8.49	8.57	20.03	22.50	19.52	—	—	—
OWTE	—	—	—	20.48	26.32	20.26	—	—	—
TEA	—	—	—	6.92	6.96	6.04	—	—	—
MWACA	—	—	—	7.34	10.76	7.08	—	—	—
CA	—	—	—	0.70	3.60	2.47	—	—	—
EA	3.76	5.24	3.50	30.20	40.41	29.95	—	—	—
EC	—	0.33	0.33	8.67	11.03	8.07	—	—	—
ESHD	—	—	—	—	—	—	—	—	—

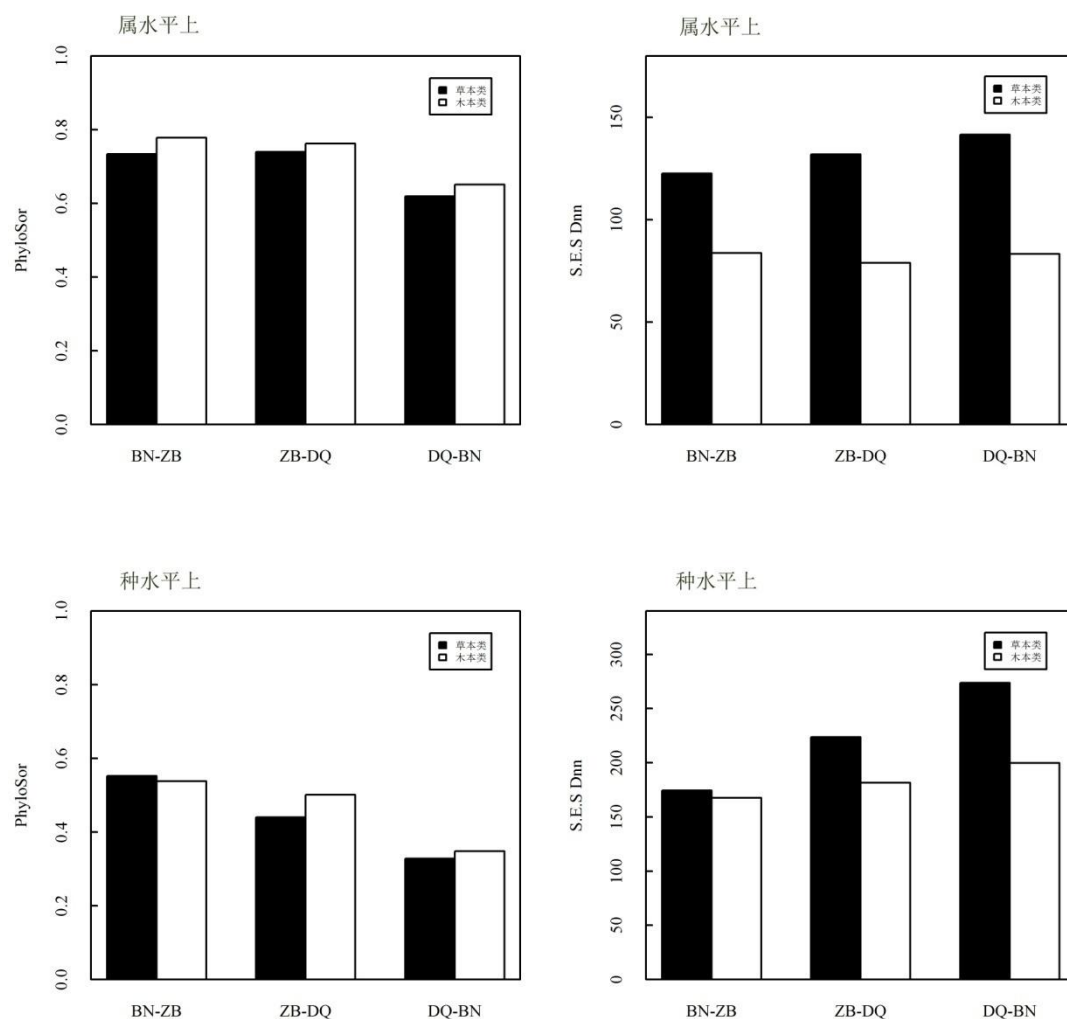


图 3.9 云南南部、中部和西北部植物区系在木本植物、草本植物层面的系统发育 beta 多样性 (*PhyloSor* 和 *S.E.S.D_{nn}*)。BN, 云南南部; ZB, 云南中部; DQ, 云南西北部。

Figure 3.9 The phylogenetic beta diversity of the woody and herbaceous plants of the southern, central and northwestern Yunnan (*PhyloSor* and *S.E.S.D_{nn}*). BN, southern Yunnan; ZB, central Yunnan; and DQ, northwestern Yunnan.

4 讨论

4.1 云南南部、中部和西北部植物区系的系统发育相关性

系统发育结构可以从进化历史的角度度量区系内物种间亲缘关系的远近。在本研究中，我们观察到，云南南部植物区系的系统发育格局基本是分散的。净亲缘关系指数（*NRI*）的结果显示，南部植物区系的属（或种）组成在整个系统发育树上呈发散分布（图 3.3, ALL TAXA; 图 3.5; *NRI*）；从地理成分来看，南部热带分布属也表现为整体上的系统发育分散，特别是热带亚洲分布和热带亚洲至热带澳洲分布属（图 3.3, ALL TRO, TATA, TA）。这说明南部的这些区系组成在系统发育上的亲缘关系要比随机分布的要远些。

云南南部发散的系统发育格局，一方面可由热带保守假说解释。热带保守假说（The tropical conservatism hypothesis, TCH）认为，热带地区所具有的高物种多样性是由于热带被子植物在地质历史上大范围、长时间地累积以及向温带环境扩散的限制的结果（Kerkhoff et al., 2014）。也就是说，热带地区大量物种的累积及扩散限制，使其植物区系组成来自进化树上的多个分支，这可能造成了云南南部这一热带地区植物区系的系统发育发散。另一方面，南部系统发育发散格局也可能与其地质历史密切相关。在渐新世和中新世早期，印度-亚洲板块的碰撞运动促使印度支那板块沿哀牢山-红河缝合区向东南方向逃逸（Tapponnier et al., 1990; Che et al., 2010）。印度支那板块的抬升及南移促使云南南部由海洋变为大陆，形成了现代的热带气候，也成为冈瓦纳古陆和劳亚古陆之间的缝合区（Jin, 2002; Metcalfe, 2006）。因此，南部成为旧热带地区和南中国地区物种的汇合区，而南部现代植物区系的形成发展，与这些源于这两个地区的亲缘关系较远的物种密切相关。例如，云南南部的热带亚洲分布属和热带亚洲至热带澳洲分布属是随着印度支那板块向东南方向逃逸，它们逐渐分散式（易扩散的类群）地从马来西亚植物区扩散而来。南部发散的系统发育结构格局，特别是热带亚洲分布和热带亚洲至热带澳洲分布属的发散格局，正说明了这些地质事件和这些远亲物种扩散的发生。同时，我们的研究结果也支持前人关于云南南部植物区系的生物地理假

说,即自第三纪起,云南南部植物区系的演变和印度支那板块的碰撞运动相关,其中热带亚洲成分受到了主要影响(Zhu, 2008a; 2012)。

然而,最近亲缘关系指数(*NTI*)结果显示出不同的系统发育结构。云南南部的种组成(或热带属组成)在末端分支上呈现出局部聚集,它们在最近分化分支上的亲缘关系要比随机分布的更近(图 3.4, ALL TRO-TA; 图 3.5, *NTI*)。这可能是物种在稳定的热带气候下繁殖进化造成的。区域尺度上的系统发育聚集可能源于快速的进化速率或缓慢的灭绝速率(Wiens & Graham, 2005; Cardillo, 2011),而通常情况下,热带地区被认为具有一个高的物种形成速率和低的物种灭绝速率(Matthew et al., 2007; Zhu, 2008a; Kerkhoff et al., 2014)。这种局部聚集结构说明,云南南部植物区系是先分散式(易扩散的)迁移,后就地进化,演化时间相对较短。净亲缘关系指数(*NRI*)和最近亲缘关系指数(*NTI*)反映出了不同的系统发育结构。我们推测,所得结果不同的原因可能是它们所反映的区系属性不同,也或许是它们各自所适用的分类阶层不同。*NRI*反映的是一个植物区系内不同类群靠近系统发育树根节点分枝的分布情况,表示不同类群在整个系统发育树上的聚集或发散程度。*NTI*则主要反映一个植物区系内不同类群靠近系统发育树末端分支的分布情况,表示不同类群在最近分化分支上的局部聚集或发散程度。由此,当我们研究一个区系的系统发育结构时,应当同时使用这两个指数,从而全面地获得来自整个系统发育树上和最近分化分支上的进化信息。

云南西北部的植物区系组成表现出显著的聚集结构。西北部植物区系的属组成(或种组成)在整个系统发育树上和最近分化分支上的分布都是聚集的(图 3.3, ALL TAXA; 图 3.4, ALL TAXA; 图 3.5),从地理成分层次来看,温带分布属也具有相同的聚集格局(图 3.3, ALL TEM; 图 3.4, ALL TEM)。这表示西北部的这些植物区系组成成分在亲缘关系上要比随机分布的更近些,也就是说,大量近亲的物种共存于西北部。

这种聚集的系统发育格局也能为热带保守假说所解释,尤其是西北部温带分布属的聚集结构。根据热带保守假说的预测,自始新世至渐新世(34 Mya)全球变冷起,大量的温带类群才开始发生发展;而温带类群通常聚集在进化树上的少数分支上,并且这些具有温带亲缘的谱系通常比较年轻并嵌套在一些更古老更热带的谱系分支中(Kerkhoff et al., 2014);从而,可能使云南西北部呈现出聚集的

系统发育结构，特别是它的温带分布属组成。此外，西北部的聚集格局与前人关于西北部植物区系的生物地理假说也是一致的，即喜马拉雅的抬升运动对西北部植物区系的发展产生了重要影响，特别对此地世界分布成分和北温带分布成分发生发展的影响（Zhu, 2012; 2015）。板块碰撞引起的喜马拉雅-青藏高原的抬升运动开始于新生代早期，上升速度相对较快，青藏高原周边山脉在晚中新世（8-10 Mya）已上升到当前海拔（Deng & Ding, 2015; Renner, 2016; Wang et al., 2012）；而位于青藏高原东南部的横断山地区，其抬升运动一般被认为较为快速和近期，主要发生在晚中新世和更新世（Clark et al., 2005; Meng et al., 2016; Sun et al., 2011; Wang et al., 2014）。因大量高山峡谷的出现，喜马拉雅-青藏高原的植物类群逐渐与周边地区形成隔离，随后持续的上升运动最后切断了喜马拉雅山脉与西藏高原内陆之间的基因交流（Che et al., 2010），这促使大量近亲物种的同域形成，例如马先蒿属（*Pedicularis*）、绿绒蒿属（*Meconopsis*）、风毛菊属（*Saussurea*）等属中就包含许多新生的近亲物种（Yang et al., 2008; Wang et al., 2009; Yang et al., 2012）。本研究西北部植物区系的系统发育聚集格局为这些地质事件及进化事件的发生提供了支持证据。

另外，在区系地理成分层面上，西北部植物区系的属组成中，作为主要组成成分之一的热带分布属（占 43.5%），在整个系统发育树上的分布是分散（图 3.3, ALL TEM），表示西北部的热带分布属在整个亲缘关系上要比随机的疏远些。这可能与第四纪多次冰期与间冰期所导致的气候波动有关，严峻的自然环境可能会淘汰掉大量近亲的热带成分，从而导致现代植物区系中热带分布属的系统发育分散格局。另一方面，云南西北部主要山脉南北走向的地形地貌，有利于物种在冰期往向南方向的非冻区迁移，因而，云南西北部的一些海拔较低、气温相对较高的地区可能在冰期成为一些来自受冻地区物种的避难所（Xing & Ree, 2017）；而这些来自周边地区的物种与本地物种在亲缘关系上相对疏远，这也可能会导致西北部热带分布属的分散格局。这与前人关于青藏高原区系系统发育研究的结果是一致的，即推测青藏高原东部边缘地区的系统发育分散格局是因为其在冰期扮演了避难所的角色（Yan et al., 2013）。

木本植物、草本植物层面上，净亲缘关系指数的结果表示，云南南部、中部和西北部植物区系中的草本类群在整个系统发育上均呈显著分散格局，然而木本

类群则均呈极显著聚集格局（图 3.6-3.7；图 3.8, *NRI*）。这说明，三个地区的草本植物在整个亲缘关系上比随机分布的疏远些，而木本植物在整个亲缘关系上比随机的更近些。也意味着，两种不同生活形态的植物类群对植物区系形成的影响是不同的，草本植物可能使一个地区的植物区系更趋向于系统发育分散，而木本植物可能使一个地区的植物区系更趋向于系统发育聚集。这与两种不同生活形态类群的繁殖策略不同可能有关。草本植物通常具有体形小但数量多的种子，产生大量的繁殖体以扩增它的分布范围，常分布较广（Qian et al., 2013a）；所以，一个地区植物区系组成中的草本类群极有可能是从不同地区扩散来的，它们在亲缘关系上与本地物种可能是相对疏远的，从而导致一个地区草本类植物区系的发散格局。木本植物通常具有体形相对较大、数量较少的种子，较大的繁殖后代意味着它们将面临比小繁殖体更强的扩散限制，分布范围常较小（Moles et al., 2005; Qian et al., 2013a）；所以，一个地区区系组成中的木本植物类群主要来自本地木本植物自身的发生发展，占据当地生态群落中乔木层和灌木层的主导地位，从而使一个地区木本类植物区系表现为聚集结构。在本研究中，一个地区区系的草本植物组成来自系统发育树的多个分支，而其木本植物组成通常聚集在进化树上相对较少的分支上；就整个系统发育树上的分布而言，草本植物比木本植物具有更高的系统发育多样性。

最近亲缘指数的结果显示，三个地区的草本类群和木本类群在近期分化分支上的分布都是聚集的，但草本植物的聚集程度要高于木本植物的（图 3.8, *NTI*）。这可能与两种生活型类群的生存、发展特性有关。木本植物被认为具有一个气候主导的生态位，草本植物则具有一个土壤和小生境主导的生态位（Ricklefs & Latham, 1992），两者相比，草本植物拥有更多合适生境生存的机会（Qian et al., 2013a）；面临生境的改变，草本植物比木本更容易通过变异、进化来适应生境的变化。因此，物种分化及物种形成等进化事件可能更容易出现在草本植物中，草本植物比木本植物具有更高的物种形成速率（裴男才等, 2011），这解释了草本植物类群在最近分化分支上表现为系统发育聚集结构，及局部聚集程度要比木本植物高的原因。

4.2 云南南部、中部和西北部植物区系之间的系统发育相关性

三个地区植物区系之间的系统发育 β 多样性研究结果表明, 相对于温带科(或属), 热带科(或属)间具有更高的系统发育相似性(*PhyloSor*)和更小的最近系统发育距离(*S.E.S.D_{mn}*)(表 3.1; 3.2); 此外, 三个地区在科水平上较高的系统发育组成的相似性, 以及中部区系与南部间的系统发育组成相似度和中部与西北部间的相似度近乎相等; 可能都是因为这三个地区的现代植物区系起源于相同的植物区系。但是, 自第三纪后, 三个地区经历了不同的地质事件和进化事件, 这导致了三个地区现代植物区系之间明显的分异格局, 也解释了它们在种水平上较低的系统发育相似性。在第四纪时期, 山体上升和气候波动形成一个恶劣的生境条件(Liu et al., 1999), 使得低纬度地区的物种难以跨越这个屏障扩散到西北部地区。另一方面, 生态位保守理论认为, 物种的生态性状(如耐寒能力)是保守的(Ackerly, 2003; Donoghue, 2008; Wiens et al., 2010), 因而, 很少会有物种能够跨越生理生态屏障扩散到更恶劣的生境(如更寒冷)中(Ricklefs, 2006; Zanne et al., 2014)。所以, 我们可以推测, 西北部现存的大量热带属成分(占总属 43.5%)在第四纪之前就已经存在, 这也就解释了三个地区热带成分之间更高的系统发育相似性。此外, 木本植物相对于草本植物更难于远距离扩散, 但三个地区草本、木本之间的系统发育 β 多样性分析表明, 地区间木本植物的系统发育组成相似性是要高于草本植物的(图 3.9)。因此, 本论文推测, 三个地区间的这些系统发育 β 格局, 都支持关于云南南部、中部和西北部可能起源于同一古老的第三纪热带或亚热带植物区系的假说(Zhu, 2012)。

5 小结与展望

5.1 小结

本研究结合系统发育信息，从不同角度研究了云南三个代表性区域，云南南部、中部和西北部的植物区系地理。从科、属、种三个分类阶层、各区系地理成分和生活型（木本植物、草本植物），分别分析了三个地区植物区系的系统发育 α 多样性和系统发育 β 多样性格局。结果表明，从系统发育的角度来看，这三个地区间在属、种水平上存在明显的区系系统发育分异格局；总体上，西北部植物区系是聚集的，而南部是分散的。随后，我们将这些系统发育结果与重要地质事件结合，开展了相关讨论。

南部、中部和西北部的系统发育区系学研究结果，为揭示重要地质事件对现代植物区系分异格局的形成提供了线索，也为关于云南植物区系的生物地理假说提供了区系系统发育方面的支持证据。具体的是，云南南部的现代植物区系的形成发展，受印度支那板块向东南方向逃逸运动和随后第四纪稳定的热带气候下就地进化影响；而云南西北部植物区系的演变，受喜马拉雅山脉抬升运动和第四纪冰期与间冰期时期的气候波动影响。总之，云南南部和西北部区系都是相对年轻的植物区系，但南部以迁移为主，加上了就地进化，而西北部以就地快速进化为主。云南中部与南部、西北部具有近乎等份的系统发育组成，三个地区间热带成分比温带成分更高的相似性，三个地区间木本类群比草本类群更高的相似性等，可能是因为三个地区起源于同一第三纪热带或亚热带植物区系。

综上所述，板块碰撞引起的喜马拉雅-青藏高原的抬升运动和印度支那板块的逃逸运动，与云南三个地区的系统发育格局相符。本研究启示我们，将系统发育信息融入植物区系地理学研究，可以帮助人们更深入地探讨、理解当代植物区系的起源、演变以及分异格局。

5.2 不足与展望

关于云南南部、中部和西北部植物区系的系统发育区系地理学研究，为仅以物种为中心的传统区系地理研究，增添了进化历史方面的新认识，从而我们可以更深入地理解现代植物区系的性质和来源。但是，本研究中的区系系统发育研究不可否认是存在不足的。第一，使用的系统发育树是基于 PhytoPhylo 宏系统发育树构建的，与 DNA 片段构建的进化树相比，在精度和准确性上，它显然更低，特别是种级水平的进化树；无法解决的物种在系统发育树呈多岐分支结构，于是这些物种就会具有相同的分枝长度；因而，可能会掩盖一些重要的进化信息。第二，三个地区的所有物种缺乏精确的地理坐标信息，使得此研究仅基于所有物种在这三个地区的出现或缺乏的记录，即有/无矩阵；无法进一步构建三个地区的小栅格作为研究的小样方；因而此研究仅有南部、中部和西北部三个地区作为研究样方，减低了本研究中研究结果的统计效力，也限制了关于三个地区更为详细的系统发育分析。第三，一个地区植物区系的形成，与当今的生态环境也是密切相关的，而这项研究中仅讨论了一些地质事件及进化事件对现代区系的影响；因缺乏详尽的物种坐标信息，无法构建小样方，限制了进一步关于环境条件对区系形成影响的分析及探讨。因此，克服这些瓶颈则成为将来植物系统发育区系地理学研究的重要方向，从而，可以更客观地、更全面地揭示进化过程和生态过程对当今生物地理格局的影响。

参考文献

- Ackerly, D.D. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164: 165-184.
- Allen, A.P. & Gillooly, J.F. Assessing latitudinal gradients in speciation rates and biodiversity at the global scale. *Ecology Letters*, 2006, 9: 947-954.
- Bryant, J.A., Lamanna, C., Morlon, H. et al. Microbes on mountainsides: Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2008, 105: 11505-11511.
- Cadotte, M.W., Cavender-Bares, J., Tilman, D. et al. Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *Plos One*, 2009, 4: e5695.
- Cadotte, M.W., Davies, T.J., Regetz, J. et al. Phylogenetic diversity metrics for ecological communities: Integrating species richness, abundance and evolutionary history. *Ecology Letters*, 2010, 13: 96-105.
- Cardillo, M. Phylogenetic structure of mammal assemblages at large geographical scales: Linking phylogenetic community ecology with macroecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 2011, 366: 2545-2553.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D.D., Baum, D.A. et al. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, 2004, 163: 823-843.
- Cavender-Bares, J., Keen, A. & Miles, B. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 2006, 87: S109-S122.
- Cavender-Bares, J., Kozak, K.H., Fine, P.V.A. et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 2009, 12: 639-715.
- Chave, J., Chust, G. & Thuaud, C. The importance of phylogenetic structure in biodiversity studies. In: *Scaling Biodiversity* (eds Storch, D., Marquet, P. &

- Brown, J.H.), Institute Editions, Santa Fe, pp.151-167, 2007.
- Che, J., Zhou, W.W., Hua, J.S. et al. Spiny frogs (Paini) illuminate the history of the Himalayan region and Southeast Asia. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2010, 107: 13765-13770.
- Clark, M.K., House, M.A., Royden, L.H. et al. Late Cenozoic uplift of southeastern Tibet. *Geology*, 2005, 33: 525-528.
- Crisp, M.C., Cook, L. & Steane, D. Radiation of the Australian flora: What can comparisons of molecular phylogenies across multiple taxa tell us about the evolution of diversity in present-day communities? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 2004, 359: 1551-1571.
- Deng, T. & Ding, L. Paleoaltimetry reconstructions of the Tibetan Plateau: progress and contradictions. *National Science Review*, 2015, 2: 417-437.
- Donoghue, M.J. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2008, 105: 11549-11555.
- Eggleton, P. & Vane-Wright, R. *Phylogenetics and ecology*. Academic Press, London, 1994.
- Elton, C. Competition and the structure of ecological communities. *Journal of Animal Ecology*, 1946, 15: 54-68.
- Faith, D.P. Biodiversity and evolutionary history: Useful extensions of the PD phylogenetic diversity assessment framework. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2013, 1289: 69-89.
- Faith, D.P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 1992, 61: 1-10.
- Feng, G., Zhang, J.L., Pei, N.C. et al. Comparison of phylobetadiversity indices based on community data from Gutianshan forest plot. *Chinese Science Bulletin*, 2012, 57: 623-630.
- Forest, F., Grenyer, R., Rouget, M. et al. Preserving the evolutionary potential of

- floras in biodiversity hotspots. *Nature*, 2007, 445: 757-760.
- Givnish, T.J. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology*, 1999, 87: 193-210.
- González-Orozco, C.E., Pollock, L.J., Thornhill, A.H. et al. Phylogenetic approaches reveal biodiversity threats under climate change. *Nature Climate Change*, 2016, 6: 1110–1114.
- Graham, C.H., Fine, P.V.A. Phylogenetic beta diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, 2008, 11: 1265-1277.
- Harrison, S. & Cornell, H. Toward a better understanding of the regional causes of local community richness. *Ecology Letters*, 2008, 11: 969-979.
- Harrison, T.M., Copeland, P., Kidd, W.S.F. et al. Raising Tibet. *Science*, 1992, 255: 1663-1670.
- Hawkins, B.A., Ramirez, L. & Diniz, J.A.F. Partitioning phylogenetic and adaptive components of the geographical body-size of New World birds. *Global Ecology and Biogeography*, 2008, 17: 100-110.
- Ives, A.R. & Helmus, M.R. Phylogenetic metrics of community similarity. *American Naturalist*, 2010, 176: E128-E142.
- Jin, X.C. Permo-Carboniferous sequences of Gondwana affinity in southwest China and their paleogeographic implications. *Journal of Asian Earth Sciences*, 2002, 20: 633-646.
- Kembel, S.W. & Hubbell, S.P. The phylogenetic structure of a Neotropical forest tree community. *Ecology*, 2006, 87: 86-99.
- Kerkhoff, A.J., Moriarty, P.E. & Weiser, M.D. The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2014, 111: 8125-8130.
- Kooyman, R.M., Rossetto, M., Cornwell, W. et al. Phylogenetic tests of community assembly across regional to continental scales in tropical and subtropical rain forests. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, 20: 707-716.

- Kooyman, R.M., Rossetto, M., Sauquet, H. et al. Landscape patterns in rainforest phylogenetic signal: Isolated islands of refugia or structured continental distributions? *Plos One*, 2013, 8: e80685.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R. & Ackerly, D.D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 2008, 322: 580-582.
- Krebs, C.J. *Ecological methodology*, 2nd edn. Addison-Wesley, Menlo Park, 1999.
- Kress, W.J., Erickson, D.L., Jones, F.A. et al. Plant DNA barcodes and a community phylogeny of a tropical forest dynamics plot in Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 2009, 106: 18621-18626.
- Legendre, P., Borcard, D. & Peres-Neto, P.R. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs*, 2005, 75: 435-450.
- Li, R., Kraft, N.J., Yang, J. et al. phylogenetically informed delineation of floristic regions within a biodiversity hotspot in Yunnan, China. *Scientific Reports*, 2015a, 5: 9396.
- Li, R., Kraft, N.J.B., Yu, H.Y. et al. Seed plant phylogenetic diversity and species richness in conservation planning within a global biodiversity hotspot in eastern Asia. *Conservation Biology*, 2015b, 29: 1552–1562.
- Liu, D.S., Zhang, X.S., Xiong, S.F. et al. Qinghai-Xizang Plateau glacial environment and global cooling. *Quaternary Research*, 1999, 19: 385-396.
- López-Pujol, J., Zhang, F.M., Sun, H.Q. et al. Centres of plant endemism in China: Places for survival or for speciation? *Journal of Biogeography*, 2011, 38: 1267-1280.
- Lozupone, C., Hamady, M. & Knight, R. UniFrac – An online tool for comparing microbial community diversity in a phylogenetic context. *BMC Bioinformatics*, 2006, 7: 1-14.
- Matthew, R.H., Thomas, J.B., Christopher, K.W. et al. Phylogenetic measures of biodiversity. *The American Naturalist*, 2007, 169: E68-E83.
- Meng, K., Wang, E. & Wang, G. Uplift of the Emei Shan, western Sichuan Basin:

- Implication for eastward propagation of the Tibetan Plateau in Early Miocene. *Journal of Asian Earth Sciences*, 2016, 115: 29-39.
- Metcalf, I. Palaeozoic and Mesozoic tectonic evolution and palaeogeography of East Asian crustal fragments: The Korean peninsula in context. *Gondwana Research*, 2006, 9: 24-46.
- Mittermeier, R.A., Robles, P.G., Hoffmann, M. et al. Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions. CEMEX/Agrupacion Sierra Madre, Mexico City, 2004.
- Moles, A.T., Ackerly, D.D., Webb, C.O. et al. Factors that shape seed size evolution. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 2005, 102: 10540-10544.
- Nagalingum, N.S., Knerr, N., Laffan, S.W. et al. Continental scale patterns and predictors of fern richness and phylogenetic diversity. *Frontiers in Genetics*, 2015, 6: 132.
- Pennington, R.T., Richardson, J.E. & Lavin, M. Insights into the historical construction of species-rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. *New Phytologist*, 2006, 172: 605-616.
- Qian, H. & Jiang, L. Phylogenetic community ecology: Integrating community ecology and evolutionary biology. *Journal of Plant Ecology*, 2014, 7: 97-100.
- Qian, H. & Jin, Y. An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. *Journal of Plant Ecology*, 2015, 9: 233-239.
- Qian, H., Swenson, N.G. & Zhang, J.L. Phylogenetic beta diversity of angiosperms in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 2013a, 22: 1152-1161.
- Qian, H., Zhang, Y.J., Zhang, J. et al. Latitudinal gradients in phylogenetic relatedness of angiosperm trees in North America. *Global Ecology and Biogeography*, 2013b, 22: 1183-1191.
- Rao, C.R. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology*, 1982, 21: 24-43.
- R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing.

- (2012) Available at: <http://www.R-project.org/>.
- Renner, S.S. Available data point to a 4-km-high Tibetan Plateau by 40 Ma but 100 molecular-clock papers have linked supposed recent uplift to young node ages. *Journal of Biogeography*, 2016, 43: 1479-1487.
- Ricklefs, R.E. Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science*, 1987, 235: 167-171.
- Ricklefs, R.E. Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. *Ecology*, 2006, 87: S3-S13.
- Ricklefs, R.E. History and diversity: Explorations at the intersection of ecology and evolution. *The American Naturalist*, 2007, 170: S56-S70.
- Ricklefs, R.E. & Latham, R.E. Intercontinental correlation of geographic ranges suggests stasis in ecological traits of relict genera of temperate perennial herbs. *The American Naturalist*, 1992, 139: 1305-1321.
- Rosauer, D., Laffan, S.W., Crisp, M.D. et al. Phylogenetic endemism: A new approach for identifying geographical concentrations of evolutionary history. *Molecular Ecology*, 2009, 18: 4061-4072.
- Ruokolainen, K., Tuomisto, H., Macia, M.J. et al. Are floristic and edaphic patterns in Amazonian rain forest congruent for trees, pteridophytes and Melastomataceae? *Journal of Tropical Ecology*, 2007, 23: 13-25.
- Strauss, S.Y., Webb, C.O. & Salamin, N. Exotic taxa less related to native species are more invasive. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 2006, 103: 5841-5845.
- Sun, B.N., Wu, J.Y., Liu, Y.S. et al. Reconstructing Neogene vegetation and climates to infer tectonic uplift in western Yunnan, China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2011, 304: 328-336.
- Svenning, J.C., Flojgaard, C. & Baselga, A. Climate, history and neutrality as drivers of mammal beta diversity in Europe: Insights from multiscale deconstruction. *Journal of Animal Ecology*, 2011, 80: 393-402.
- Swenson, N.G. Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the

- functional beta diversity of communities. *PLoS One*, 2011a, 6: e21264.
- Swenson, N.G. The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. *American Journal of Botany*, 2011b, 98: 472-480.
- Swenson, N.G. The assembly of tropical tree communities - the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses. *Ecography*, 2013, 36: 264-276.
- Swenson, N.G. & Umaña, M.N. Phylofloristics: An example from the Lesser Antilles. *Journal of Plant Ecology*, 2014, 7: 166-175.
- Tapponnier, P., Lacassin, R., Leloup, P.H. et al. The Ailao Shan/Red River metamorphic belt: Tertiary left-lateral shear between Indochina and South China. *Nature*, 1990, 343: 431-437.
- The angiosperm phylogeny group. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2009, 161: 105–121.
- Thornhill, A.H., Mishler, B.D., Knerr, N.J. et al. Continental-scale spatial phylogenetics of Australian angiosperms provides insights into ecology, evolution and conservation. *Journal of Biogeography*, 2016, 43: 2085-2098.
- Vellend, M. Conceptual synthesis in community ecology. *Quarterly Review of Biology*, 2010, 85: 183-206.
- Villalobos, F., Rangel, T.F. & Diniz, J.A.F. Phylogenetic fields of species: Cross-species patterns of phylogenetic structure and geographical coexistence. *Proceedings Biological Sciences*, 2013, 280: 80-91.
- Walker, B. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology*, 1995, 9: 747-752.
- Wang, P., Scherler, D., Liu, Z.J. et al. Tectonic control of Yarlung Tsangpo Gorge revealed by a buried canyon in Southern Tibet. *Science*, 2014, 346: 978-981.
- Wang, Y.D., Zheng, J.J., Zhang, W.L. et al. Cenozoic uplift of the Tibetan Plateau: Evidence from the tectonic-sedimentary evolution of the western Qaidam Basin. *Geoscience Frontiers*, 2012, 3: 175-187.

- Wang, Y.J., Susanna, A., Raab-Straube, E.V. et al. Island-like radiation of *Saussurea* (Asteraceae: Cardueae) triggered by uplifts of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2009, 97: 893-903.
- Webb, C.O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 2000, 156: 145–155.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D., McPeck, M.A. et al. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 475–505.
- Webb, C.O., Losos, J.B. & Agrawal, A.A. Integrating phylogenies into community ecology. *Ecology*, 2006, 87: S1–S2.
- Webb, C.O. & Donoghue, M.J. Phylomatic: Tree assembly for applied phylogenetics. *Molecular Ecology*, 2005, 5: 181-183.
- Webb, C.O., Ackerly, D.D. & Kembel, S.W. Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution. Version 4.0.1, 2008. Available at: <http://phylodiversity.net/phylocom>.
- Whitmore, T.C. Tropical rain forest of the Far East. Clarendon Press, Oxford, 1975.
- Whittaker, R.H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 1960, 30: 280-338.
- Whittaker, R.H. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 1972, 21: 213-251.
- Wiens, J.J. & Graham, C.H. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2005, 36: 519-539.
- Wiens, J.J., Ackerly, D.D., Allen, A.P. et al. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 2010, 13: 1310-1324.
- Wu, Z.Y., Lu, A.M., Tang, Y.C. et al. Synopsis of a new “polyphyletic-polychronic-polytopic” system of the angiosperms. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 2002, 40: 289-322.
- Xing, Y.W. & Ree, R.H. Uplift-driven diversification in the Hengduan Mountains, a

- temperate biodiversity hotspot. Proceedings of the National Academy of Sciences USA, 2017, 114: E3444–E3451.
- Yan, Y.J., Yang, X. & Tang, Z.Y. Patterns of species diversity and phylogenetic structure of vascular plants on the Qinghai-Tibetan Plateau. Ecology and Evolution, 2013, 3: 4584-4595.
- Yang, F.S., Li, Y.F., Ding, X. et al. Extensive population expansion of *Pedicularis longiflora* (Orobanchaceae) on the Qinghai-Tibetan Plateau and its correlation with the Quaternary climate change. Molecular Ecology, 2008, 17: 5135-5145.
- Yang, F.S., Qin, A.L., Li, Y.F. et al. Great genetic differentiation among populations of *Meconopsis integrifolia* and its implication for plant speciation in the Qinghai-Tibetan Plateau. Plos One, 2012, 7: e37196.
- Yang, J., Zhang, G.C., Ci, X.Q. et al. Functional and phylogenetic assembly in a Chinese tropical tree community across size classes, spatial scales and habitats. Functional Ecology, 2014, 28: 520-529.
- Zanne, A.E., Tank, D.C., Cornwell, W.K. et al. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. Nature, 2014, 506: 89-92.
- Zhu, H. The tropical flora of southern Yunnan, China, and its biogeographic affinities. Annals of the Missouri Botanical Garden, 2008a, 95: 661-680.
- Zhu, H. Advances in biogeography of the tropical rain forest in southern Yunnan, southwestern China. Tropical Conservation Science, 2008b, 1: 34-42.
- Zhu H. Biogeographical divergence of the flora of Yunnan, southwestern China initiated by the uplift of Himalaya and extrusion of Indochina block. Plos One, 2012, 7: e45601.
- Zhu H. The floras of southern and tropical southeastern Yunnan have been shaped by divergent geological histories. Plos One, 2013, 8: e64213.
- Zhu H. Biogeography of Shangri-la flora in southwestern China. Phytotaxa, 2015, 203: 231.
- Zhu, H. A biogeographical comparison between Yunnan, southwest China, and Taiwan, southeast China, with implications for the evolutionary history of the East Asian flora. Annals of the Missouri Botanical Garden, 2016a, 101: 750-771.

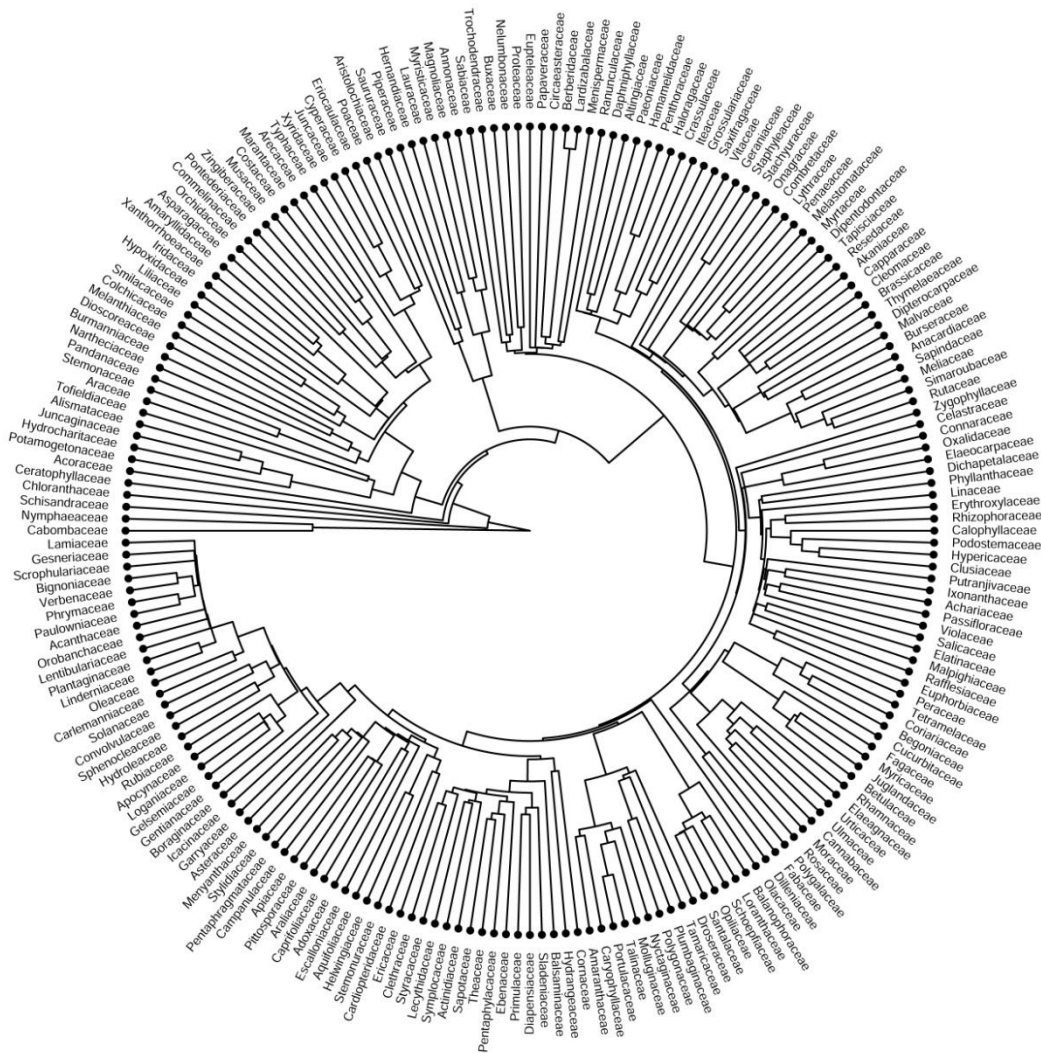
- Zhu, H. Biogeographical evidences help revealing the origin of Hainan island. *Plos One*, 2016b, 11: e0151941.
- Zobel, M. The relative of species pools in determining plant species richness: An alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution*, 1997,12: 266-269.
- 陈圣宾, 欧阳志云, 徐卫华等. Beta 多样性研究进展. *生物多样性*, 2010, 18: 323-335.
- 陈灵芝. 中国植物区系与植被地理, 科学出版社, 北京, 2014.
- 葛学军. 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*, 2015, 23: 295-296.
- 李嵘, 刀志灵, 纪运恒等. 高黎贡山北段种子植物区系研究. *云南植物研究*, 2007, 29: 601-615.
- 李嵘, 孙航. 植物系统发育区系地理学研究: 以云南植物区系为例. *生物多样性*, 2016, 24: 1-1.
- 李思锋, 王宇超, 黎斌. 秦岭种子植物区系的性质和特点及其与毗邻地区植物区系关系. *西北植物学报*, 2014, 34: 2346-2353.
- 裴男才, 张金龙, 米湘成等. 植物 DNA 条形码促进系统发育群落生态学发展. *生物多样性*, 2011, 19: 284-294.
- 彭华. 无量山种子植物的区系平衡点. *云南植物研究*, 1996, 18: 385-397.
- 彭华. 滇中南无量山地区的种子植物. 云南科学与技术出版社, 昆明, 1998.
- 钱宏. 长白山高山冻原维管植物区系地理. *地理科学*, 1990, 10: 316-323.
- 王荷生. 植物区系地理. 科学出版社, 北京, 1992.
- 武吉华, 张绅, 江源等. 植物地理学(第四版). 高等教育出版社, 北京, 2007.
- 吴征镒. 云南植物志 1-21 卷. 科学出版社, 北京, 1977-2006.
- 吴征镒. 中国植物区系的热带亲缘. *科学通报*, 1965, 1: 25-33.
- 吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型. *云南植物研究(增刊)*, 1991, 1-139.
- 吴征镒. 中国种子植物属的分布区类型 (增订和勘误). *云南植物研究(增刊IV)*, 1993, 141-178.
- 吴征镒, 王荷生. 中国自然地理——植物地理(上册). 科学出版社, 北京, 1983.

- 吴征镒, 周浙昆, 李德铎等. 世界种子植物科的分布区类型系统. 云南植物研究, 2003, 25: 245-257.
- 吴征镒, 孙航, 周浙昆等. 中国种子植物区系地理. 科学出版社, 北京, 2010.
- 许鸿川. 植物学. 中国林业出版社, 北京, 2008.
- 徐晓婷, 王志恒, Dimitrov, D.等. 批量下载 GenBank 基因序列数据的新工具——NCBIminer. 生物多样性, 2015, 23: 550-555.
- 曾丽萍, 张宁, 马红. 被子植物系统发育深层关系研究进展与挑战. 生物多样性, 2014, 22: 21-39.
- 郑度, 杨勤业, 刘燕华. 中国的青藏高原. 科学出版社, 北京, 1985.
- 朱华. 中国南部热带植物区系. 生物多样性, 2017, 25: 204-217.
- 朱华, 王洪, 李保贵等. 西双版纳森林植被研究. 植物科学学报, 2015, 5.
- 朱华, 阎丽春. 云南哀牢山种子植物. 云南科学与技术出版社, 昆明, 2009.
- 朱华, 阎丽春. 云南西双版纳野生种子植物名录. 科学出版社, 北京, 2012.

附录

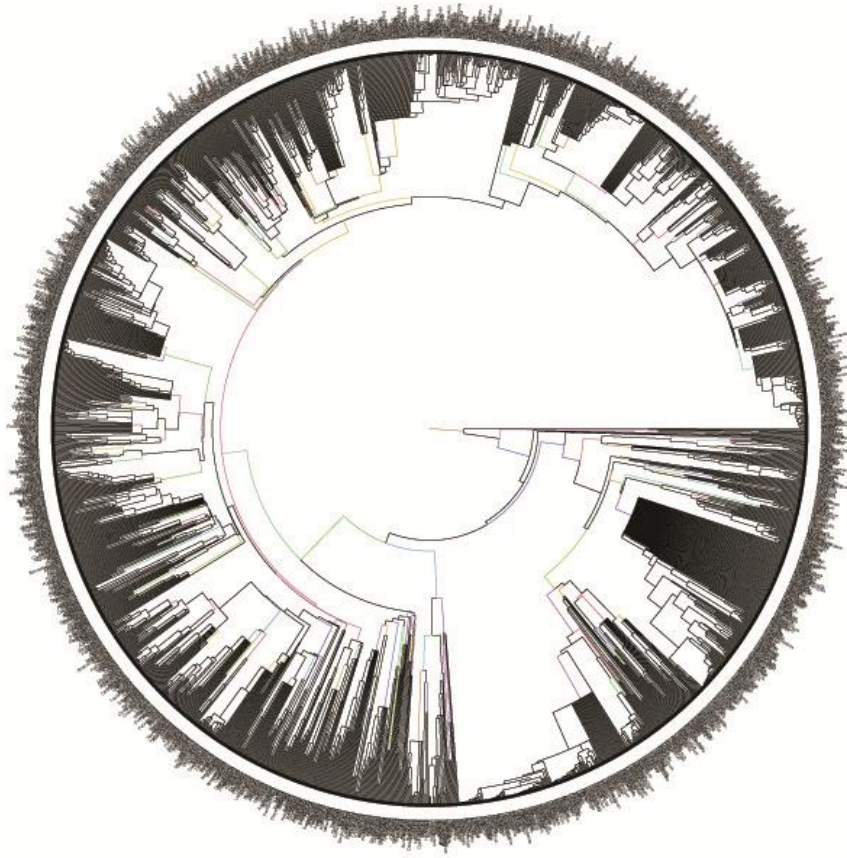
附录 A 云南三个代表地区植物区系基于 S.PhyloMaker 构建的宏系统发育树

Appendix A. The megatree constructed from S.PhyloMaker of the floras in three representative regions across Yunnan.



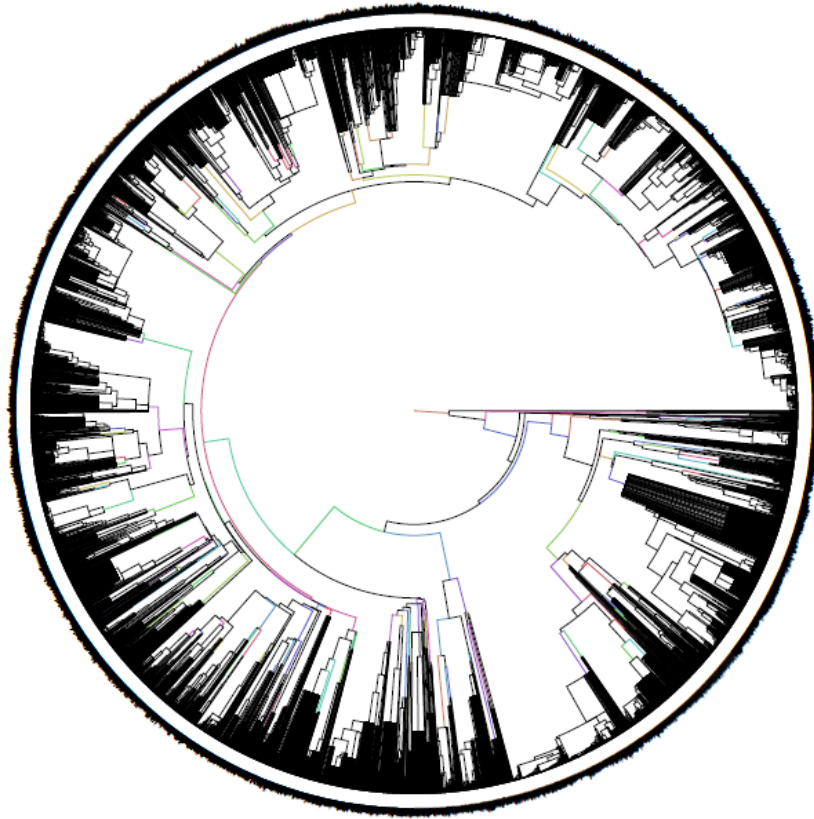
附图 1-1 云南南部、中部和西北部 212 个科基于 S.PhyloMaker 构建的区域系统发育树。

Figure S1-1. The phylogenetic tree constructed from S.PhyloMaker of 212 families in three representative regions across Yunnan.



附图 1-2 云南南部、中部和西北部 1,860 个属基于 S.PhyloMaker 构建的区域系统发育树。

Figure S1-2. The phylogenetic tree of 1,860 genera in three representative regions across Yunnan, constructed from S.PhyloMaker with adding missing genera as polytomies within their families.



附图 1-3 云南南部、中部和西北部 9,370 个物种基于 S.PhyloMaker 构建的区域系统发育树。

Figure S1-3. The phylogenetic tree of 9,370 species in three representative regions across Yunnan, constructed from S.PhyloMaker with adding missing species as polytomies within their genera.

附录 B 云南三个代表地区植物区系基于缺失属、种作随机置于其所属科、属中处理方法的系统发育格局分析结果。

附表 2-1 三个地区植物区系在科、属、种三个分类阶层上的系统发育结构。

Appendix B. Detailed results of phylogenetic analyses on three representative floras across Yunnan according to the second approach which randomly adds missing genera or species within their families or genera.

Table S2-1 Phylogenetic structure of the three floras at the family, genus and species levels.

	Flora of southern Yunnan			Flora of central Yunnan			Flora of northwestern Yunnan		
	<i>TR</i>	<i>NRI (p)</i>	<i>NTI (p)</i>	<i>TR</i>	<i>NRI (p)</i>	<i>NTI (p)</i>	<i>TR</i>	<i>NRI (p)</i>	<i>NTI (p)</i>
At the family level									
All families	193	-0.136 (0.56)	1.207 (0.14)	174	-0.794 (0.78)	1.492 (0.07)	170	0.524 (0.31)	1.483 (0.09)
Cosmopolitan	51	1.500 (0.06)	2.539 (0.02)	50	2.645 (0.01)	3.595 (0.01)	53	2.091 (0.02)	3.646 (0.01)
Tropical distributions	104	-0.293 (0.62)	0.763 (0.20)	87	-1.537 (0.95)	0.592 (0.27)	75	-0.409 (0.64)	1.112 (0.12)
PT	72	-0.939 (0.86)	0.857 (0.16)	63	-1.616 (0.95)	0.690 (0.27)	54	-0.474 (0.70)	1.427 (0.06)
TATAD	11	1.791 (0.06)	1.784 (0.04)	11	2.067 (0.03)	2.113 (0.02)	11	1.846 (0.06)	0.855 (0.20)
OWT	4	-0.788 (0.77)	0.295 (0.36)	3	-0.791 (0.83)	-0.941 (0.85)	3	-0.791 (0.83)	-0.941 (0.85)
TATA	5	-0.884 (0.84)	-0.383 (0.61)	4	-0.636 (0.75)	-1.292 (0.91)	4	-0.636 (0.75)	-1.292 (0.91)
TATAF	3	-0.670 (0.63)	-0.420 (0.61)	1	—	—	0	—	—
TA	9	2.133 (0.02)	1.168 (0.14)	5	1.331 (0.14)	1.152 (0.10)	3	0.773 (0.32)	0.746 (0.20)

Temperate distributions	31	-1.248 (0.88)	-1.792 (0.97)	34	-0.936 (0.84)	-1.858 (0.96)	40	-0.561 (0.70)	-2.657 (1.00)
NT	19	0.547 (0.33)	0.791 (0.22)	23	0.027 (0.48)	0.038 (0.52)	25	0.229 (0.40)	-0.154 (0.59)
EANAD	10	-2.624 (1.00)	-2.182 (1.00)	8	-1.796 (0.96)	-1.263 (0.91)	9	-1.792 (0.96)	-1.719 (0.97)
OWTE	0	—	—	0	—	—	1	—	—
EA	2	0.738 (0.35)	0.698 (0.34)	3	0.606 (0.36)	0.370 (0.43)	5	0.795 (0.22)	0.051 (0.45)
EC	1	—	—	1	—	—	1	—	—
ESHD	1	—	—	0	—	—	0	—	—
At the genus level									
All genera	1238	-3.185 (1.00)	-0.016 (0.51)	1056	3.036 (0.00)	1.586 (0.05)	1250	0.803 (0.21)	2.449 (0.01)
Cosmopolitan	65	-2.220 (0.99)	1.898 (0.02)	67	-0.202 (0.56)	2.633 (0.01)	83	-0.851 (0.81)	3.184 (0.00)
Tropical distributions	949	-3.000 (1.00)	2.873 (0.00)	643	1.251 (0.11)	2.777 (0.00)	544	-1.654 (0.95)	2.983 (0.00)
PT	261	-0.234 (0.57)	1.747 (0.03)	205	0.860 (0.20)	2.001 (0.02)	190	-0.343 (0.61)	2.591 (0.00)
TATAD	31	0.243 (0.38)	0.062 (0.50)	36	2.539 (0.01)	0.191 (0.44)	30	2.422 (0.02)	0.517 (0.31)
OWT	130	-0.338 (0.60)	3.354 (0.00)	95	0.473 (0.31)	3.766 (0.00)	79	-0.228 (0.56)	3.502 (0.00)
TATA	135	-2.433 (1.00)	1.975 (0.03)	82	-0.755 (0.76)	1.517 (0.06)	62	-1.603 (0.95)	0.09 (0.46)
TATAF	70	3.034 (0.00)	1.421 (0.07)	52	3.201 (0.01)	1.215 (0.11)	45	0.881 (0.19)	0.642 (0.26)
TA	322	-1.561	2.060	173	0.056	2.073	138	-0.573	2.270

		(0.94)	(0.02)		(0.46)	(0.02)		(0.71)	(0.02)
Temperate	211	2.116	-0.299	331	3.239	2.066	573	3.326	2.706
distributions		(0.02)	(0.62)		(0.00)	(0.02)		(0.00)	(0.01)
NT	71	1.361	0.282	130	1.185	1.020	207	0.190	2.093
		(0.10)	(0.39)		(0.13)	(0.16)		(0.41)	(0.02)
EANAD	33	0.753	-0.997	38	0.671	-0.013	65	0.363	-0.228
		(0.21)	(0.85)		(0.25)	(0.51)		(0.34)	(0.60)
OWTE	27	1.949	1.227	45	2.801	3.776	90	4.094	4.023
		(0.04)	(0.11)		(0.01)	(0.00)		(0.00)	(0.00)
TEA	6	0.884	1.636	6	0.807	1.550	16	1.395	2.536
		(0.18)	(0.06)		(0.17)	(0.08)		(0.10)	(0.01)
MWACA	5	0.064	-0.253	7	0.457	-0.617	17	0.693	1.858
		(0.36)	(0.56)		(0.28)	(0.70)		(0.24)	(0.04)
CA	2	-1.042	-1.121	2	0.825	1.001	12	1.625	0.690
		(0.62)	(0.65)		(0.12)	(0.10)		(0.07)	(0.25)
EA	67	0.842	1.290	103	1.953	0.348	166	1.901	0.951
		(0.21)	(0.10)		(0.03)	(0.38)		(0.03)	(0.17)
EC	13	2.220	0.402	14	0.466	-0.645	46	2.386	0.977
		(0.03)	(0.32)		(0.30)	(0.74)		(0.01)	(0.17)
At the species level									
All species	3785	-8.882	-4.238	2972	4.590	0.680	6107	6.496	8.580
		(1.00)	(1.00)		(0.01)	(0.28)		(0.01)	(0.01)

TR, 类群丰富度; *NRI*, 净亲缘关系指数; *NTI*, 最近亲缘关系指数; *PT*, 泛热带分布成分; *TATAD*, 热带亚洲与热带美洲间断分布成分; *OWT*, 旧世界热带分布成分; *TATA*, 热带亚洲至热带澳洲分布成分; *TATAF*, 热带亚洲至热带非洲分布成分; *TA*, 热带亚洲分布成分; *NT*, 北温带分布成分; *EANAD*, 东亚与北美洲间断分布成分; *OWTE*, 旧世界温带分布成分; *TEA*, 温带亚洲分布成分; *MWACA*, 地中海、西亚至中亚分布成分; *CA*, 中亚分布成分; *EA*, 东亚分布成分; *EC*, 中国特有分布成分; *ESHD*, 南半球热带地区以外间断分

布成分。

TR, taxon richness; *NRI*, net relatedness index; *NTI*, nearest taxon index; *PT*, pantropic; *TATAD*, tropical Asia and tropical America disjointed; *OWT*, old world tropic; *TATA*, tropical Asia to tropical Australia; *TATAF*, tropical Asia to tropical Africa; *TA*, tropical Asia; *NT*, north temperate; *EANAD*, east Asia and north America disjointed; *OWTE*, old world temperate; *TEA*, temperate Asia; *MWACA*, Mediterranean, west Asia to center Asia; *CA*, center Asia; *EA*, east Asia; *EC*, endemic to China; and *ESHD*, extratropical southern hemisphere disjointed or dispersed.

附表 2-2 三个地区植物区系间在科、属、种三个分类阶层上的系统发育相似性 (*PhloSor*)。BN, 云南南部; ZB, 云南中部; DQ, 云南西北部。其他同附表 2-1。

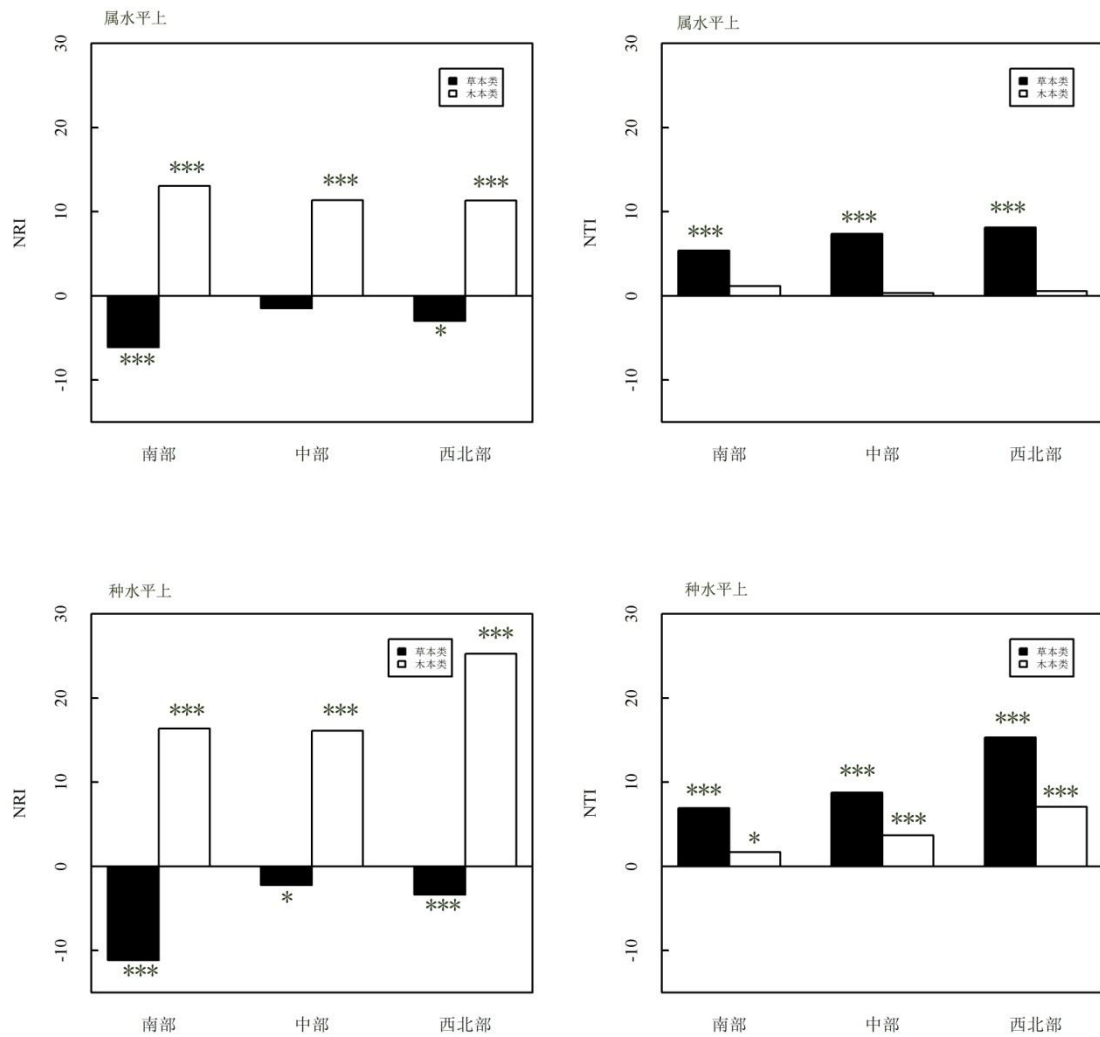
Table S2-2 Phylogenetic similarity (*PhyloSor*) among the three floras at the family, genus and species levels. BN, southern Yunnan; ZB, central Yunnan; and DQ, northwestern Yunnan.

	At the family level			At the genus level			At the species level		
	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN
All taxa	0.904	0.906	0.837	0.785	0.782	0.676	0.649	0.626	0.490
Cosmopolitan	0.944	0.976	0.955	0.909	0.886	0.852	—	—	—
tropical									
distributions	0.918	0.888	0.828	0.788	0.820	0.710	—	—	—
PT	0.948	0.876	0.852	0.828	0.878	0.794	—	—	—
TATAD	0.925	0.939	0.867	0.795	0.874	0.766	—	—	—
OWT	0.913	1.000	0.913	0.840	0.806	0.768	—	—	—
TATA	0.923	1.000	0.923	0.786	0.809	0.702	—	—	—
TATAF	0.614	—	—	0.770	0.852	0.713	—	—	—
TA	0.766	0.827	0.609	0.715	0.726	0.601	—	—	—
Temperate									
distributions	0.880	0.903	0.813	0.781	0.766	0.639	—	—	—
NT	0.899	0.962	0.862	0.752	0.842	0.653	—	—	—
EANAD	0.880	0.885	0.851	0.810	0.683	0.627	—	—	—
OWTE	—	—	—	0.729	0.684	0.573	—	—	—
TEA	—	—	—	0.813	0.507	0.410	—	—	—
MWACA	—	—	—	0.870	0.780	0.660	—	—	—
CA	—	—	—	0.380	0.365	0.401	—	—	—
EA	0.841	0.801	0.653	0.732	0.803	0.605	—	—	—
EC	1.000	0.437	0.437	0.553	0.445	0.285	—	—	—
ESHD	—	—	—	—	—	—	—	—	—

附表 2-3 三个地区植物区系间在科、属、种三个分类阶层上的标准化最近系统发育距离 ($S.E.S. D_{nn}$)。BN, 云南南部; ZB, 云南中部; DQ, 云南西北部。其他同附表 2-1。

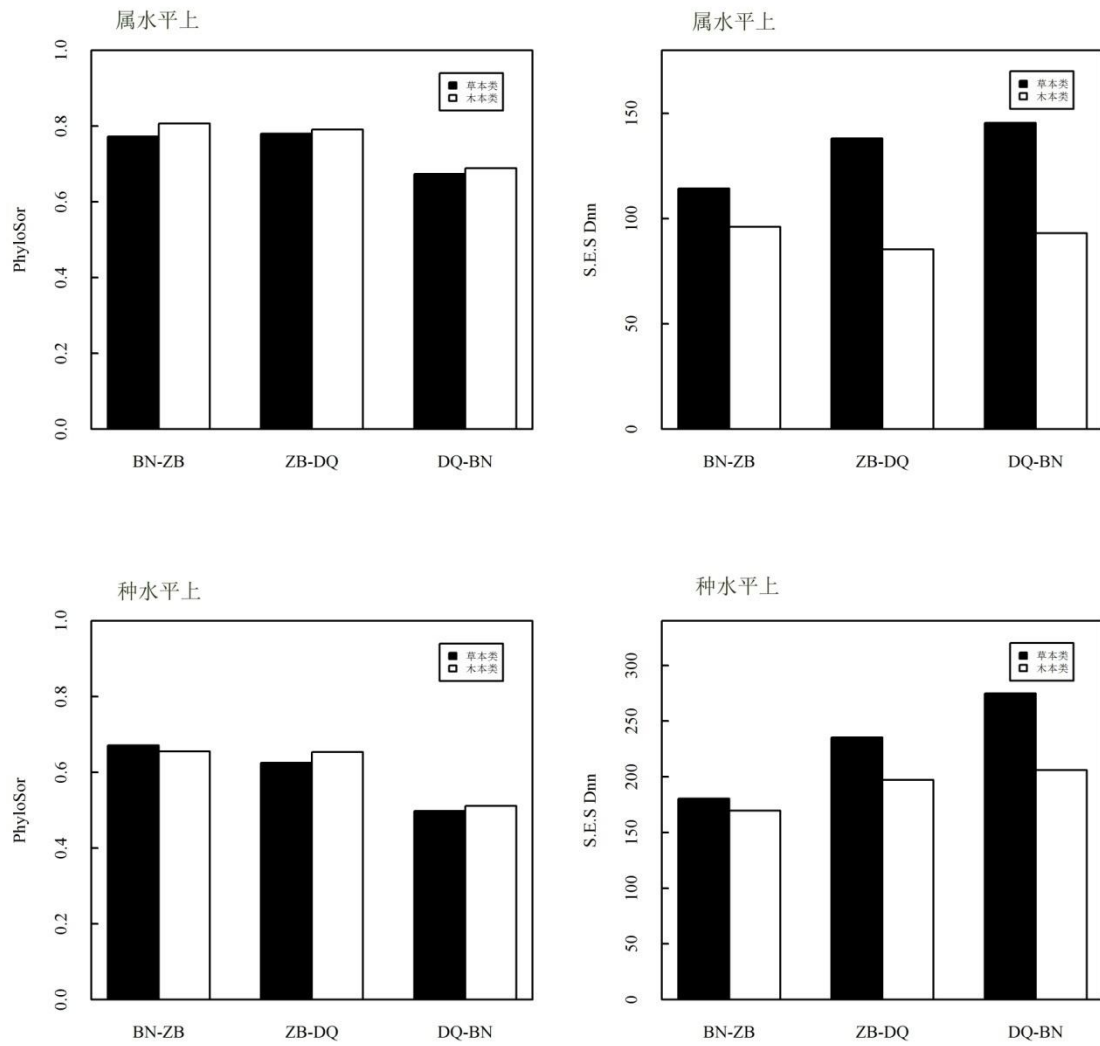
Table S2-3 The standardized effect sizes of phylogenetic beta diversity ($S.E.S. D_{nn}$) among the three floras at the family, genus and species levels. BN, southern Yunnan; ZB, central Yunnan; and DQ, northwestern Yunnan.

Groups	At the family level			At the genus level			At the species level		
	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN
All taxa	138.45	107.22	161.16	242.34	241.11	354.40	329.58	444.56	638.83
Cosmopolitan	25.41	26.58	25.95	29.92	32.20	31.89	—	—	—
tropical									
distributions	41.18	34.96	36.98	147.97	119.83	132.17	—	—	—
PT	31.66	26.67	27.71	59.60	55.04	56.11	—	—	—
TATAD	9.81	10.21	9.92	18.48	19.89	17.79	—	—	—
OWT	4.76	4.75	4.76	38.74	36.37	37.36	—	—	—
TATA	5.93	5.97	5.93	37.53	32.12	33.45	—	—	—
TATAF	0.23	—	—	27.65	24.48	25.86	—	—	—
TA	6.81	5.01	4.63	58.45	47.83	54.24	—	—	—
Temperate									
distributions	19.04	21.00	19.13	68.68	92.71	79.32	—	—	—
NT	13.99	15.97	14.22	36.60	50.77	39.55	—	—	—
EANAD	9.34	9.16	9.50	19.78	21.37	19.59	—	—	—
OWTE	—	—	—	19.30	25.95	19.38	—	—	—
TEA	—	—	—	7.47	7.71	6.15	—	—	—
MWACA	—	—	—	6.56	10.04	6.62	—	—	—
CA	—	—	—	0.77	3.52	2.85	—	—	—
EA	3.58	4.67	3.24	30.53	40.55	31.67	—	—	—
EC	—	0.21	0.21	8.71	12.38	8.95	—	—	—
ESHD	—	—	—	—	—	—	—	—	—



附图 2-1 云南南部、中部和西北部植物区系在木本植物、草本植物层面的系统发育结构 (*NRI* 和 *NTI*)。 *NRI*, 净亲缘关系指数; *NTI*, 最近亲缘关系指数; *代表 $p < 0.05$; ***代表 $p < 0.001$ 。 *NRI* (*NTI*) 为正且 $p < 0.05$ (< 0.001) 表示 (极) 显著的系统发育聚集, *NRI* (*NTI*) 为负且 $p > 0.95$ (> 0.999) 则表示 (极) 显著的系统发育分散。

Figure S2-1 The phylogenetic structure of the woody and herbaceous plants of the southern, central and northwestern Yunan. *NRI*, net relatedness index and *NTI*, nearest taxon index; *The p -values corresponding to *NRI* or *NTI* less than 0.05. *** The p -values corresponding to *NRI* or *NTI* less than 0.001. Positive *NRI* (*NTI*) with $p < 0.05$ (< 0.001) indicates a (extremely) significant clustering; negative *NRI* (*NTI*) with $p > 0.95$ (> 0.999) indicates a (extremely) significant overdispersion.



附图 2-2 云南南部、中部和西北部植物区系在木本植物、草本植物层面的系统发育 beta 多样性 (*PhyloSor* 和 *S.E.S. D_{nn}*)。BN, 云南南部; ZB, 云南中部; DQ, 云南西北部。

Figure S2-2 The phylogenetic beta diversity of the woody and herbaceous plants of the southern, central and northwestern Yunnan (*PhyloSor* and *S.E.S. D_{nn}*). BN, southern Yunnan; ZB, central Yunnan; and DQ, northwestern Yunnan.

附录 C 云南三个代表地区植物区系基于缺失属、种作同 **Phyloomatic** 处理方法的系统发育格局分析结果。

附表 3-1 三个地区植物区系在科、属、种三个分类阶层上的系统发育结构。

Appendix C. Detailed results of phylogenetic analyses on three representative floras across Yunnan according to the third approach which adds missing genera or species to their families or genera with the same approach used in Phyloomatic and BLADJ.

Table S3-1 Phylogenetic structure of the three floras at the family, genus and species levels.

	Flora of southern Yunnan			Flora of central Yunnan			Flora of northwestern Yunnan		
	<i>TR</i>	<i>NRI (p)</i>	<i>NTI (p)</i>	<i>TR</i>	<i>NRI (p)</i>	<i>NTI (p)</i>	<i>TR</i>	<i>NRI (p)</i>	<i>NTI (p)</i>
At the family level									
All families	193	-0.086 (0.51)	1.225 (0.12)	174	-0.797 (0.79)	1.524 (0.06)	170	0.414 (0.32)	1.585 (0.06)
Cosmopolitan	51	1.381 (0.10)	2.711 (0.01)	50	2.320 (0.02)	3.693 (0.01)	53	1.805 (0.04)	3.884 (0.01)
Tropical distributions	104	-0.345 (0.63)	0.753 (0.21)	87	-1.445 (0.93)	0.691 (0.26)	75	-0.401 (0.66)	1.219 (0.11)
PT	72	-0.948 (0.82)	0.828 (0.21)	63	-1.513 (0.95)	0.777 (0.21)	54	-0.515 (0.73)	1.578 (0.06)
TATAD	11	2.275 (0.01)	1.675 (0.05)	11	2.350 (0.03)	1.975 (0.03)	11	2.105 (0.03)	0.843 (0.22)
OWT	4	-0.635 (0.73)	0.190 (0.41)	3	-0.727 (0.78)	-0.957 (0.81)	3	-0.727 (0.78)	-0.957 (0.81)
TATA	5	-0.968 (0.88)	-0.217 (0.59)	4	-0.707 (0.78)	-1.258 (0.89)	4	-0.707 (0.78)	-1.258 (0.89)
TATAF	3	-0.694 (0.58)	-0.366 (0.59)	1	—	—	0	—	—
TA	9	1.997	1.160	5	1.261	1.008	3	0.693	0.562

		(0.05)	(0.14)		(0.18)	(0.14)		(0.36)	(0.27)
Temperate	31	-1.108	-1.795	34	-0.760	-1.714	40	-0.454	-2.495
distributions		(0.89)	(0.98)		(0.80)	(0.96)		(0.67)	(0.99)
NT	19	0.633	0.870	23	0.141	0.147	25	0.343	-0.066
		(0.22)	(0.19)		(0.44)	(0.45)		(0.34)	(0.52)
EANAD	10	-2.608	-2.179	8	-1.676	-1.193	9	-1.761	-1.685
		(1.00)	(0.99)		(0.95)	(0.90)		(0.97)	(0.97)
OWTE	0	—	—	0	—	—	1	—	—
EA	2	0.781	0.733	3	0.554	0.391	5	0.789	0.181
		(0.32)	(0.35)		(0.40)	(0.40)		(0.24)	(0.38)
EC	1	—	—	1	—	—	1	—	—
ESHD	1	—	—	0	—	—	0	—	—
At the genus level									
All genera	1238	-3.282	1.679	1056	3.273	5.334	1250	0.913	4.597
		(1.00)	(0.05)		(0.00)	(0.00)		(0.19)	(0.00)
Cosmopolitan	65	-2.195	3.248	67	-0.120	4.030	83	-0.764	4.872
		(0.99)	(0.00)		(0.52)	(0.00)		(0.77)	(0.00)
Tropical	949	-3.015	1.575	643	1.334	3.751	544	-1.722	3.694
distributions		(1.00)	(0.05)		(0.10)	(0.00)		(0.96)	(0.00)
PT	261	-0.178	3.750	205	0.851	3.474	190	-0.335	4.057
		(0.57)	(0.00)		(0.21)	(0.00)		(0.63)	(0.00)
TATAD	31	0.170	-0.769	36	2.368	0.251	30	2.288	0.557
		(0.39)	(0.78)		(0.02)	(0.40)		(0.02)	(0.28)
OWT	130	-0.250	3.916	95	0.573	4.363	79	-0.152	3.833
		(0.60)	(0.00)		(0.28)	(0.00)		(0.53)	(0.00)
TATA	135	-2.758	1.346	82	-0.902	1.284	62	-1.907	-0.268
		(1.00)	(0.10)		(0.82)	(0.10)		(0.98)	(0.60)
TATAF	70	3.175	1.959	52	3.060	1.828	45	0.912	1.275
		(0.00)	(0.03)		(0.01)	(0.03)		(0.19)	(0.11)

TA	322	-1.698 (0.96)	-1.585 (0.95)	173	0.070 (0.45)	0.512 (0.31)	138	-0.733 (0.75)	1.263 (0.10)
Temperate distributions	71	1.991 (0.03)	1.484 (0.06)	130	3.282 (0.00)	4.430 (0.00)	207	3.215 (0.00)	3.817 (0.00)
NT	211	1.354 (0.09)	1.753 (0.04)	331	1.285 (0.10)	2.856 (0.00)	573	0.279 (0.40)	4.227 (0.00)
EANAD	33	0.818 (0.21)	-0.520 (0.70)	38	0.709 (0.24)	0.524 (0.30)	65	0.403 (0.32)	0.914 (0.18)
OWTE	27	1.996 (0.04)	1.910 (0.03)	45	2.859 (0.00)	4.656 (0.00)	90	4.064 (0.00)	5.253 (0.00)
TEA	6	0.822 (0.19)	1.880 (0.05)	6	0.735 (0.20)	1.718 (0.06)	16	1.370 (0.10)	2.387 (0.01)
MWACA	5	0.053 (0.38)	-0.121 (0.50)	7	0.513 (0.28)	-0.497 (0.65)	17	0.524 (0.27)	2.111 (0.02)
CA	2	-1.207 (0.67)	-1.035 (0.60)	2	0.948 (0.11)	0.879 (0.11)	12	1.354 (0.11)	-0.008 (0.49)
EA	67	0.758 (0.22)	1.562 (0.06)	103	1.827 (0.04)	0.056 (0.48)	166	1.705 (0.06)	-0.803 (0.80)
EC	13	2.229 (0.03)	0.012 (0.48)	14	0.493 (0.30)	-0.417 (0.66)	46	2.230 (0.02)	-0.502 (0.71)
At the species level									
All species	3785	-10.377 (1.00)	2.370 (0.01)	2972	4.887 (0.01)	6.784 (0.01)	6107	7.230 (0.01)	6.119 (0.01)

TR, 类群丰富度; *NRI*, 净亲缘关系指数; *NTI*, 最近亲缘关系指数; *PT*, 泛热带分布成分;
TATAD, 热带亚洲与热带美洲间断分布成分; *OWT*, 旧世界热带分布成分; *TATA*, 热带亚
 洲至热带澳洲分布成分; *TATAF*, 热带亚洲至热带非洲分布成分; *TA*, 热带亚洲分布成分;
NT, 北温带分布成分; *EANAD*, 东亚与北美洲间断分布成分; *OWTE*, 旧世界温带分布成
 分; *TEA*, 温带亚洲分布成分; *MWACA*, 地中海、西亚至中亚分布成分; *CA*, 中亚分布

成分；EA，东亚分布成分；EC，中国特有分布成分；ESHD，南半球热带地区以外间断分布成分。

TR, taxon richness; *NRI*, net relatedness index; *NTI*, nearest taxon index; PT, pantropic; TATAD, tropical Asia and tropical America disjointed; OWT, old world tropic; TATA, tropical Asia to tropical Australia; TATAF, tropical Asia to tropical Africa; TA, tropical Asia; NT, north temperate; EANAD, east Asia and north America disjointed; OWTE, old world temperate; TEA, temperate Asia; MWACA, Mediterranean, west Asia to center Asia; CA, center Asia; EA, east Asia; EC, endemic to China; and ESHD, extratropical southern hemisphere disjointed or dispersed.

附表 3-2 三个地区植物区系间在科、属、种三个分类阶层上的系统发育相似性 (*PhloSor*)。

BN, 云南南部; ZB, 云南中部; DQ, 云南西北部。其他同附表 3-1。

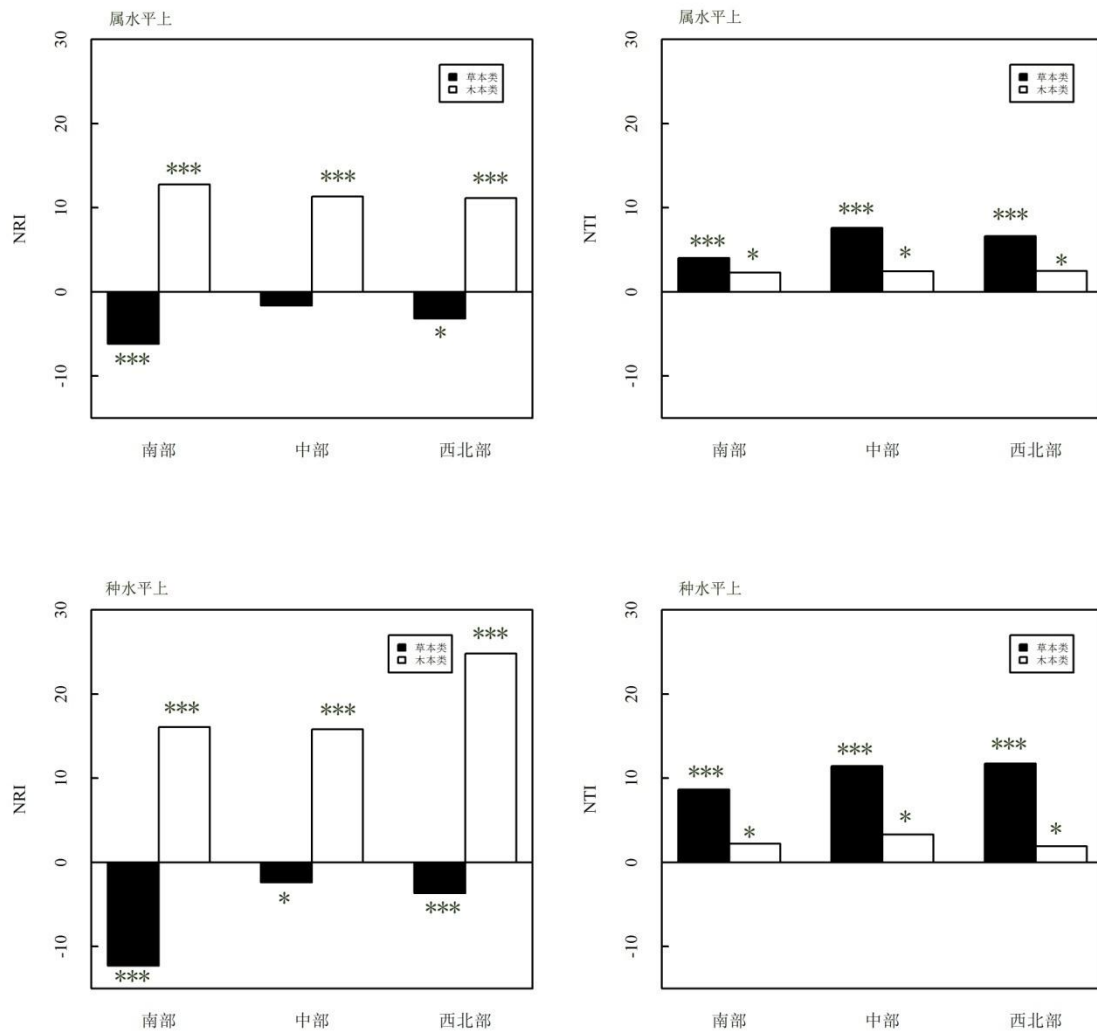
Table S3-2 Phylogenetic similarity (*PhyloSor*) among the three floras at the family, genus and species levels. BN, southern Yunnan; ZB, central Yunnan; and DQ, northwestern Yunnan.

	At the family level			At the genus level			At the species level		
	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN
All taxa	0.904	0.906	0.837	0.734	0.727	0.595	0.528	0.449	0.322
Cosmopolitan	0.944	0.976	0.955	0.907	0.885	0.851	—	—	
tropical									
distributions	0.918	0.888	0.828	0.733	0.785	0.641	—	—	—
PT	0.948	0.876	0.852	0.818	0.856	0.763	—	—	—
TATAD	0.925	0.939	0.867	0.780	0.872	0.754	—	—	
OWT	0.913	1.000	0.913	0.822	0.786	0.754	—	—	—
TATA	0.923	1.000	0.923	0.769	0.789	0.683	—	—	—
TATAF	0.614	0.000	0.000	0.759	0.841	0.696	—	—	
TA	0.766	0.827	0.609	0.645	0.700	0.509	—	—	—
Temperate									
distributions	0.880	0.903	0.813	0.749	0.710	0.574	—	—	—
NT	0.899	0.962	0.861	0.736	0.822	0.624	—	—	
EANAD	0.880	0.885	0.851	0.808	0.679	0.622	—	—	
OWTE	—	—	—	0.714	0.652	0.549	—	—	—
TEA	—	—	—	0.813	0.490	0.396	—	—	—
MWACA	—	—	—	0.870	0.761	0.642	—	—	
CA	—	—	—	0.380	0.342	0.377	—	—	
EA	0.841	0.801	0.653	0.703	0.745	0.543	—	—	—
EC	1.000	0.437	0.437	0.543	0.403	0.258	—	—	—
ESHD	—	—	—	—	—	—	—	—	

附表 3-3 三个地区植物区系间在科、属、种三个分类阶层上的标准化最近系统发育距离 ($S.E.S. D_{nn}$)。BN, 云南南部; ZB, 云南中部; DQ, 云南西北部。其他同附表 3-1。

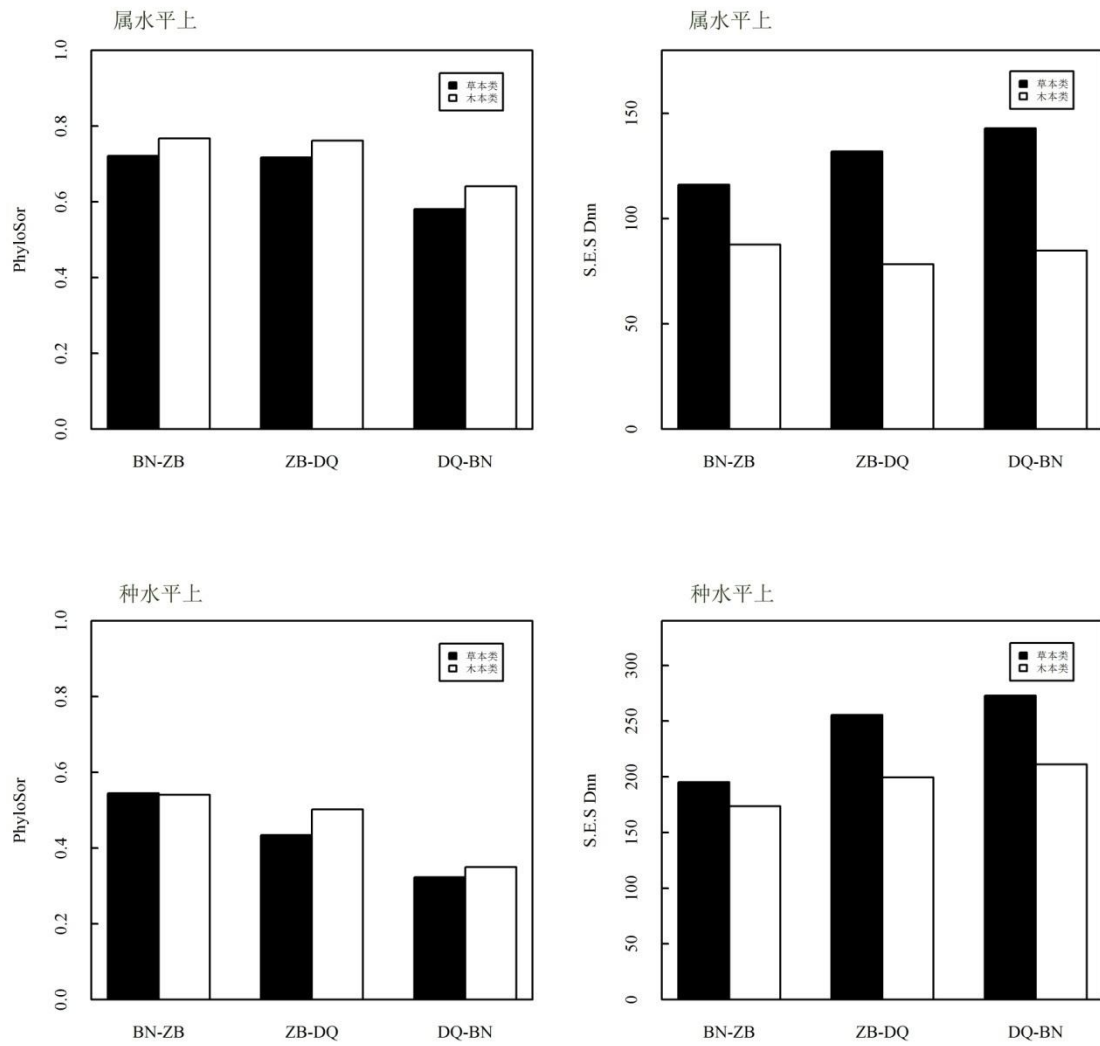
Table S3-3 The standardized effect sizes of phylogenetic beta diversity ($S.E.S. D_{nn}$) among the three floras at the family, genus and species levels. BN, southern Yunnan; ZB, central Yunnan; and DQ, northwestern Yunnan.

Groups	At the family level			At the genus level			At the species level		
	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN	BN-ZB	ZB-DQ	DQ-BN
All taxa	141.03	102.85	162.82	236.10	224.68	350.09	304.50	410.84	589.18
Cosmopolitan	26.87	27.85	27.50	29.55	30.03	31.01	—	—	—
tropical									
distributions	38.13	33.61	34.90	129.85	111.33	127.08	—	—	—
PT	30.82	26.80	28.08	59.69	52.28	57.27	—	—	—
TATAD	10.62	10.91	10.29	18.94	19.22	17.62	—	—	—
OWT	4.98	4.92	4.98	36.89	31.73	33.05	—	—	—
TATA	6.09	6.13	6.09	34.80	29.25	31.46	—	—	—
TATAF	0.12	—	—	26.79	23.66	25.76	—	—	—
TA	6.71	5.20	4.62	53.63	46.82	48.42	—	—	—
Temperate									
distributions	16.45	18.51	16.89	59.22	82.53	64.52	—	—	—
NT	13.43	15.02	13.58	29.93	47.19	32.40	—	—	—
EANAD	7.79	7.56	7.72	17.73	19.27	17.43	—	—	—
OWTE	—	—	—	19.75	27.72	19.35	—	—	—
TEA	—	—	—	7.69	7.89	5.90	—	—	—
MWACA	—	—	—	6.86	9.80	6.91	—	—	—
CA	—	—	—	0.88	3.39	2.98	—	—	—
EA	3.48	4.68	3.20	29.78	40.29	30.71	—	—	—
EC	—	0.16	0.16	8.98	11.05	8.23	—	—	—
ESHD	—	—	—	—	—	—	—	—	—



附图 3-1 云南南部、中部和西北部植物区系在木本植物、草本植物层面的系统发育结构 (NRI 和 NTI)。 NRI , 净亲缘关系指数; NTI , 最近亲缘关系指数; *代表 $p < 0.05$; ***代表 $p < 0.001$ 。 NRI (NTI) 为正且 $p < 0.05$ (< 0.001) 表示 (极) 显著的系统发育聚集, NRI (NTI) 为负且 $p > 0.95$ (> 0.999) 则表示 (极) 显著的系统发育分散。

Figure S3-1 The phylogenetic structure of the woody and herbaceous plants of the southern, central and northwestern Yunan. NRI , net relatedness index and NTI , nearest taxon index; *The p -values corresponding to NRI or NTI less than 0.05. *** The p -values corresponding to NRI or NTI less than 0.001. Positive NRI (NTI) with $p < 0.05$ (< 0.001) indicates a (extremely) significant clustering; negative NRI (NTI) with $p > 0.95$ (> 0.999) indicates a (extremely) significant overdispersion.



附图 3-2 云南南部、中部和西北部植物区系在木本植物、草本植物层面的系统发育 beta 多样性 (*PhyloSor* 和 *S.E.S. D_m*)。BN, 云南南部; ZB, 云南中部; DQ, 云南西北部。

Figure S3-2 The phylogenetic beta diversity of the woody and herbaceous plants of the southern, central and northwestern Yunan (*PhyloSor* and *S.E.S. D_m*). BN, southern Yunnan; ZB, central Yunnan; and DQ, northwestern Yunnan.

致谢

时光荏苒，岁月如梭。近三年的硕士研究生时光渐渐离我而去，我想，还真是完全不同于以往的三年。或许它并没有如我所期待的那样发生着，但我依旧无悔于最初的选择。虽然现在我还是很无知、很愚钝，也或许不如别人走得快，但还是很庆幸自己能在此有所成长，能有机会尝试那么多有意思的事情，也可以遇到那么多有意思的人。这些日子以来，如若没有大家的帮助，至今的我将难以可以怀有一颗积极、乐观、平和之心。

首先，要感谢恩师朱华研究员，能够在朱老师的指导下从事硕士期间的研究工作，是我的荣幸。他在学业、研究工作过程中对我的信任，对我想去野外考察、参加培训班等想法的支持，使我深感其宽容之心。每每交谈时，朱老师渊博的植物区系地理知识、对云南植物区系生动形象的比喻以及亲切的笑容、和蔼的待人态度、谦逊的品格都令我心生敬意，是值得我一生来学习的榜样。

感谢我的第二导师杨洁副研究员，在版纳植物园的两年里，亦师亦友的她不仅在研究工作中给予我很多帮助，也深深地影响着我的个人成长。我清晰地记得她在整个研究过程中关于实验设计、数据分析等方面的耐心指引，她在我第一篇科学论文撰写、修改过程中给予的详尽建议和帮助。她严谨清晰、逻辑性强的科研思维以及她的个人魅力都让我备感钦佩，是令我想“见贤思齐”之人。能得这两位老师的指导，即是我的荣幸，也是我的幸运。

感谢版纳植物园的林露湘老师、李巧明老师和昆明植物研究所的李嵘老师、高连明老师、龚洵老师在我学位论文开题报告、中期报告中给予的良多建议，有助于这一研究工作以及学位论文写作更为顺利地开展和完成。

感谢谭运洪老师、顾伯健师兄、巫渭欢师姐、施济潜师兄、刘明航师兄在我初到版纳时在学业上的帮助和生活上的照顾与陪伴。感谢标本种子库的文彬老师为我提供了将近一年的办公地方。感谢我的同班同学叶娟成为我在老办公楼区的“革命战友”，在此我们彼此陪伴将近两年。感谢同班同学周丽萍和罗夏琴，因为她们的乐于助人、陪伴和允许，我得以有机会前往高黎贡山、玉龙雪山、老君山和千家寨进行植物野外考察。感谢我研一的舍友李宁新、张亭和现在的舍友周丽萍、董丽华、陈琼，她们在平常生活中对我的包容，她们的幽默、乐观、随性、

健康，令生活过得非常愉快，也在生活、为人处世方面教会我很多。也很感谢其他的那些我亲爱的同班同学们，如莫月清、孙淑豪、程亚楠、马斌、张强、刘加祥等人，在我每次去昆明时，对我的照顾。还有感谢我在版纳认识的那么多有趣、优秀的老师们、师兄师姐们，如王西敏老师、刘强老师、赵江波师兄、宋晓阳师兄等。感谢有你们在此，因为你们，可以感到生活很美好。

最后，感谢爸爸、妈妈和弟弟，对我的宽容、理解和支持，对我生活上的照顾和关爱。

刘水银

记于边陲小镇 XTBG

2017 年 4 月 2 日

作者简介

刘水银，女，汉族，1992年7月出生于广西壮族自治区桂林市。

联系信息

Email: liushuiy@foxmail.com

研究方向

系统发育区系地理

教育背景

2014-2017	中国科学院西双版纳热带植物园	攻读理学硕士学位
2010-2014	广西大学生态学系	理学学士

攻读硕士学位期间发表的论文

1. **Shuiyin Liu**, Hua Zhu*, Jie Yang*. A phylogenetic perspective on biogeographical divergence of the flora in Yunnan, southwestern China. *Scientific Reports*, 2017, 7: 43032. (DOI: 10.1038/srep43032)