

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2021.50457

王一汐, 文印, 刘慧, 曹坤芳. 气候生态位进化与物种多样化的关系——以泛热带植物番荔枝科为例[J]. 植物科学学报, 2021, 39(5): 457~466

Wang YX, Wen Y, Liu H, Cao KF. Relationship between climatic-niche evolution and species diversification in Annonaceae, a pantropical family[J]. Plant Science Journal, 2021, 39(5): 457~466

气候生态位进化与物种多样化的关系 ——以泛热带植物番荔枝科为例

王一汐¹, 文印^{2*}, 刘慧², 曹坤芳^{1*}(1. 广西大学林学院, 广西森林生态与保育重点实验室, 南宁 530004; 2. 中国科学院华南植物园,
退化生态系统植被恢复与管理重点实验室, 广州 510650)

摘要: 热带地区较高的物种多样性与其气候条件有关, 但气候如何影响热带地区物种的多样化却未有定论。为了解气候对热带植物多样性的影响, 本研究以泛热带植物番荔枝科为研究对象, 利用系统发育比较分析方法, 计算了该科植物气候生态位的进化速率, 并与该科的净多样化速率进行了相关性分析。结果显示: (1) 番荔枝科气候生态位的进化速率较低, 但新近分化类群的进化速率相对较高; (2) 气候生态位下界(低温与低降水)的进化速率较上界(高温与高降水)快; (3) 净多样化速率与气候生态位的进化速率, 尤其是温度生态位的进化速率紧密相关。本研究揭示了番荔枝科植物气候生态位的进化对其物种多样性形成的重要作用, 对该科在当前气候变化下的保护具有参考意义。

关键词: 番荔枝科; 气候生态位; 进化速率; 物种多样化; 净多样化速率

中图分类号: Q142.2

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2021)05-0457-10

Relationship between climatic-niche evolution and species diversification in Annonaceae, a pantropical family

Wang Yi-Xi¹, Wen Yin^{2*}, Liu Hui², Cao Kun-Fang^{1*}(1. Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University,
Nanning 530004, China; 2. Key Laboratory of Vegetation Restoration and Management of Degraded
Ecosystems, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Higher species diversity in the tropics is associated with local climate. However, how climate influences species diversification in the tropics remains unclear. To understand the effects of climate on tropical species diversification, we calculated the rate of climatic-niche evolution in the pantropical family Annonaceae. and its correlation with net diversification using phylogenetic comparative analyses. Results showed that: (1) The rate of climatic-niche evolution in Annonaceae was low, but the rates for newly differentiated taxa were relatively high. (2) The evolutionary rates of the lower boundary of the climatic niche (low temperature and low precipitation) were faster than the upper boundary (high temperature and high precipitation). (3) Net diversification rates were closely related to climatic-niche evolution, especially the temperature niche rates. Our results revealed the importance of climatic-niche

收稿日期: 2021-03-01, 修回日期: 2021-04-01。

基金项目: 八桂学者人才项目(C33600992001)。

This work was supported by a grant from the Bagui Scholarship (C33600992001).

作者简介: 王一汐(1995-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物生理生态与进化(E-mail: wangyixi@163.com)。

* 通讯作者(Authors for correspondence. E-mail: weny@scbg.ac.cn; kufangcao@gxu.edu.cn)。

evolution in species diversification of Annonaceae, providing an important reference for its protection under current climate change.

Key words: Annonaceae; Climatic niche; Evolutionary rate; Species diversification; Net diversification rate

厘清物种多样性的形成原因是当代进化生物学研究的前沿^[1, 2]。物种多样化(species diversification)过程受到各种生物和非生物因素驱动，其中，气候条件的改变可能是一个关键的外在因素^[1-3]。例如，热带植物多样性的波动与全球气候变化之间存在显著相关性，表明气候变化可能直接驱动了热带地区植物多样性格局的形成^[2, 4]。然而，气候条件和气候变化究竟如何影响热带植物的物种多样性，却并未形成定论^[2, 5]。传统观念认为，热带湿润森林物种的丰富度取决于水分的可利用性，如新热带森林物种丰富度随着年降水量的增加而稳定增加，随着旱季平均时间的增加而逐渐减少，温度变化的影响反而较小^[6]，另一些研究认为温度可能也对热带生物多样性产生重大影响^[3, 7, 8]，如温度直接影响热带植物的分子进化速率^[9]。

气候生态位(climatic niche)是物种能够生存的气候空间，反映了一个物种分布地的温度和降水条件。联系气候生态位与物种多样化过程，有助于解释气候对植物物种丰富度和多样化的影响^[3]。由于不同类群所适应的气候范围可能不同，准确评估物种的气候生态位和气候生态位的进化速率，对于了解物种的形成(通过气候生态位多样性形成新物种)和灭绝(气候生态位狭窄不足以适应气候变化)极为重要^[3, 10, 11]。

很多研究认为气候生态位的进化是驱动物种多样化的重要因素^[3, 12, 13]，其中主要包括两个假说^[13]。一个假说认为，气候生态位进化速率高的类群，物种的多样性更高^[12, 14]。气候适应能力进化迅速的物种不容易在气候变化中灭绝，而且定居新环境的可能性更大，能产生适应当地的生态特征，从而减少种群间的基因流动，促进生殖隔离^[12]。另一个假说则认为，当气候生态位进化缓慢时，物种多样化的可能性更高^[15]。因为在气候变化时，气候生态位较慢的进化速率可能会限制物种向不适宜的环境或气候梯度扩散，对生活在特定气候区域的类群来说，气候适应能力进化缓慢可能

导致原本相邻的种群间物种交换减少，基因流被中断，从而促进异域物种形成^[15]。尽管这两个假说都尝试阐明不同类群的气候生态位进化对物种多样化的直接影响，但它们对多样化与气候生态位进化速率之间的方向作出了相反的预测^[12, 13]。

热带地区拥有世界上最为丰富的物种多样性，是研究物种多样化的热点地区^[4, 15, 16]。与温带物种相比，热带物种的气候生态位进化速率相对较高，这可能是由于热带地区海拔跨度相对较小，可迁移的区域更为狭窄，因而气候生态位的选择压力更强，需要更高的进化速率以适应气候变化^[17, 18]。然而，这些研究大多是以动物为研究对象^[12, 13, 19]，对植物类群的研究相对缺乏。与动物相比，植物的移动能力有限，响应气候变化的方式可能不同^[20]。尽管对全球植物和动物的气候生态位进化模式的比较发现，动物和植物的气候生态位具有相似的进化规律，进化速率均较慢^[21]，但是很少有研究专门讨论热带植物气候生态位的进化模式，以及气候生态位进化速率与多样化速率之间的关系。

在本研究中，我们以泛热带植物番荔枝科为研究对象，探讨热带植物气候生态位的进化模式，以及气候生态位进化速率与物种多样化的关系。番荔枝科隶属于古老的基部被子植物木兰目，共108个属，约2400个物种，包含乔木、灌木和藤本植物，物种数量在木兰目中最为丰富，是新旧大陆低地热带森林的重要组成成分^[22, 23]。番荔枝科有4个亚科：澄光木亚科(Ambavioideae)和蒙蒿子亚科(Anaxagoreoideae)所含物种较少，分别有56个和30个物种，其他大多数物种被归入两个更大的亚科，番荔枝亚科(Annoideae)和石辗木亚科(Malmeoideae)，分别包含1515个和783个物种^[24]。从番荔枝科现存物种的分布和化石记录来看，该科是典型的热带科，喜热、喜湿^[22]，其物种多样性和丰富度与降水和温度均呈显著正相关^[25]。由于其气候生态位较为保守，番荔枝科可

以作为过去热带森林的追踪者^[26]。尽管国内外对番荔枝科植物地理分布和物种多样化的形成模式已有一些研究, 例如更新世气候波动可能影响番荔枝科的物种多样性^[27], 但鲜有探讨该科植物的气候生态位进化速率及其与多样化的关系。

本研究通过收集番荔枝科物种的地理分布数据, 结合分布地的气候因子信息, 计算了番荔枝科植物的气候生态位; 并结合前人的系统发育研究, 重建了番荔枝科植物的祖先气候生态位、计算了气候生态位的进化速率, 试图解决两个科学问题, 一是番荔枝科气候生态位的进化模式如何? 二是番荔枝科气候生态位的进化速率是否与其净多样化有关?

1 材料与方法

1.1 系统发育树

系统发育信息提取自 Smith 和 Brown^[28] 经过化石校准的种子植物系统发育树(GBOTB. extend), 该系统发育树是基于 GenBank (release 218) 公开的分子数据和 Tree of life (version 9.1) 的系统发育骨架建立, 其分歧时间是基于 Magallón^[29] 的节点年龄用 treePL 进行估算, 后经 Qian 和 Jin^[30] 对物种名在 plantlist 网站进行校对、整合蕨类植物系统发育信息得到, 分辨率到物种水平, 被广泛用于生态学研究中^[31-33]。本研究仅选取了该系统发育树中已经包含的番荔枝科物种, 在去除其中的无效种名(种加词为 sp.)以及物种变种之后, 得到含 887 个种的番荔枝科有时间校准的系统发育树。为计算取样率, 番荔枝科的有效物种数量引自 Guo 等^[24]。

1.2 地理分布与气候生态位

将上述含 887 个种的番荔枝科系统发育树中的物种名输入到全球生物多样性信息网络 (Global Information Biodiversity Facility, GBIF, <http://www.gbif.org/>) 数据库, 下载每个物种的地理分布数据(经纬度坐标)。删除地理分布信息中的重复值、明显异常值后, 为确保分析的准确性, 进一步去除了分布点在 5 个以内的物种, 最终得到 618 个物种(来自 87 个属)的地理分布信息, 占据了番荔枝科 25.92% 的种和 81.3% 的属, 具有较高的采样率。

每个物种分布地点的气象数据资料来源于世界气候数据库 (Worldclim, <http://www.worldclim.org>), 选择 6 个综合性气候指标: 年均温 (Bio1)、最暖月最高温 (Bio5)、最冷月最低温 (Bio6)、年均降水量 (Bio12)、最湿季降水量 (Bio16) 以及最干季降水量 (Bio17), 用于反映每个地点的气候特征。对于每个物种, 选取该物种所有分布点 6 个气候指标的上限 (90% 百分位)、平均值和下限 (10% 百分位), 以表征单个物种的气候生态位及其宽度。

1.3 气候生态位的进化速率

基于系统发育保守性原理, 通过当前物种的气候生态位重建祖先气候生态位, 在 R 软件中利用 ape 包的 fitContinuous 命令^[34], 通过 white noise (WN)、Brownian Motion (BM)、Ornstein-Uhlenbeck (OU) 以及 lambda (LA) 4 种模型, 分别进行计算, 取具最低 AIC 值的模型作为最优模型。本文 6 个气候指标, LA 模型为最优模型。参考 Liu^[21] 的方法, 计算气候生态位的进化速率, 计算公式为:

$$\text{进化速率} = (\text{祖先性状} - \text{现在性状}) \div \text{物种分化时间}.$$

使用多重比较法 (Tukey test) 计算不同亚科气候生态位进化速率的差异。在比较不同气候指标的进化速率时, 参考 Qu 和 Wiens^[35] 的方法, 使用最大似然法 (maximum-likelihood estimate) 计算整体的进化速率 (σ^2), 利用似然比检验 (likelihood-ratio test, LRT) 得到差异性检验的 P 值。由于水分生态位的数值变异较大, 在计算进化速率的比较、以及计算气候生态位随时间变化时, 使用 \log_{10} 转化的水分生态位数据。基于 887 个种的系统发育信息, 在 BAMM2.5.0 (Bayesian Analysis of Macroevolutionary Mixtures) 软件^[36] 中用可逆跳跃马尔科夫链 (Reversible Jump Metropolis Coupled Markov Chain Monte Carlo method) 计算物种形成与灭绝的速率。利用 BAMM 进行计算时, 迭代 2 000 000 次, 每 10 000 次取样, 为减少误差, 丢弃 (burn-in) 前 10% 的数据。输出结果使用 BAMMtools^[37] 的 getTipRates 命令得到物种的形成速率与灭绝速率, 并计算净多样化速率:

$$\text{净多样化速率} = \text{物种形成速率} - \text{灭绝速率}.$$

为便于比较,在对比气候生态位进化速率与多样化速率关系时,使用618个种的系统发育信息和气候生态位在BAMM软件中计算气候生态位进化速率,迭代2 000 000次,每10 000次取样,丢弃前10%的数据。使用R包的BAMMtools处理和导出BAMM的运行结果。为避免系统发育的影响,基于R包caper的pgls命令,使用系统发育广义最小二乘回归法(Phylogenetic generalized least squares, PGLS)进行回归分析。在计算多样化速率与气候生态位进化速率的相关时,使用普通线性模型进行检验。文中所有绘图均在R 3.6.1软件中进行。

2 结果与分析

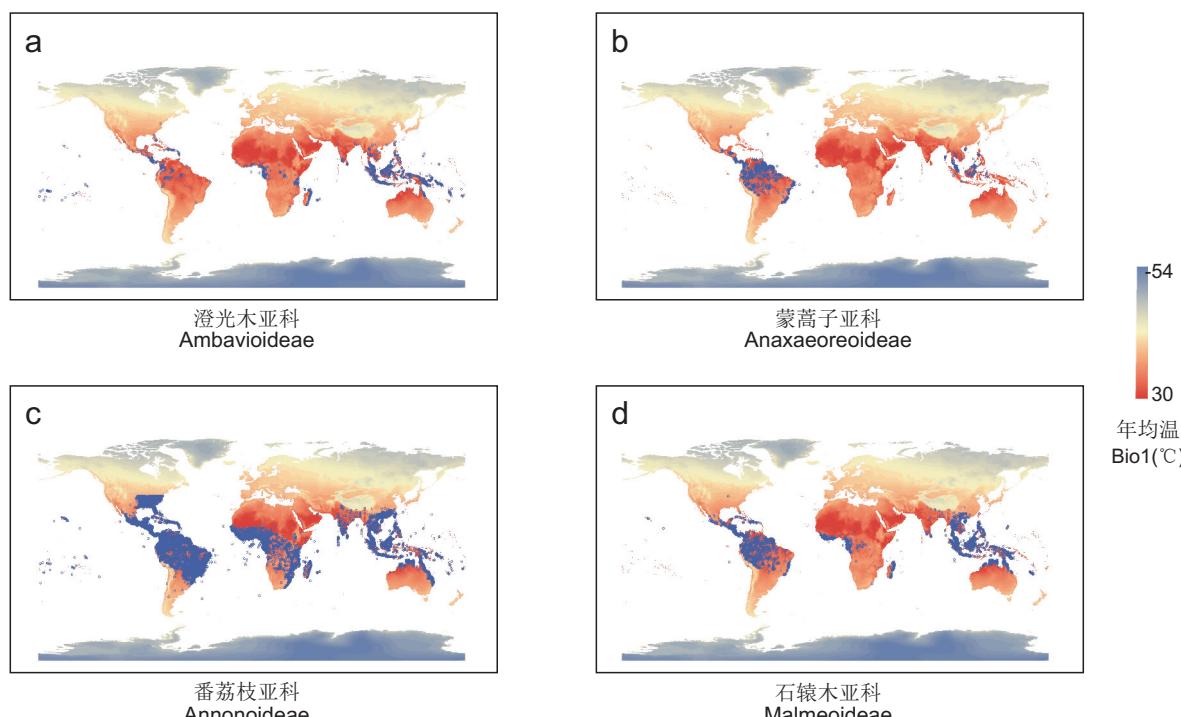
2.1 番荔枝科物种地理分布

番荔枝科植物分布在赤道两侧的热带和亚热带地区,但4个亚科在全球的分布范围不同(图1)。蒙蒿子亚科间断分布于新热带和东南亚地区,在非

洲地区没有分布。澄光木亚科、石辕木亚科和番荔枝亚科在新旧大陆都有分布,但分布的纬度范围有一定差别。澄光木亚科仅分布在非洲西部及中部(包括马达加斯加)、东南亚地区(华莱士线两侧)、中美洲以及亚马孙流域部分区域,石辕木亚科和番荔枝亚科在南北半球区域都向高纬度地区扩展,而番荔枝亚科还扩展到了美国南部、澳大利亚东部和南非等地区。

2.2 番荔枝科物种气候生态位进化速率

番荔枝科气候生态位的进化速率总体较低,年均温(Bio1)和年均降水(Bio12)的平均进化速率分别为 $2.42^{\circ}\text{C}/\text{Myr}$ 和 $394.52 \text{ mm}/\text{Myr}$,但不同物种间的进化速率差别较大,中位数分别是 $0.18^{\circ}\text{C}/\text{Myr}$ 和 $59.16 \text{ mm}/\text{Myr}$,总体 $10\% \sim 90\%$ 区间分别是 $0.019^{\circ}\text{C} \sim 1.59^{\circ}\text{C}/\text{Myr}$ 和 $6.55 \sim 417.70 \text{ mm}/\text{Myr}$ 。4个亚科间的气候生态位进化速率没有显著差异,但番荔枝亚科和石辕木亚科的均值相对较高,尤其是番荔枝亚科,年均温和年均降水平分别为



每个点代表一个标本记录。取样物种数:蒙蒿子亚科,包含21个物种,占该亚科数量的70%;澄光木亚科包含21个物种,占该亚科数量的37.5%;番荔枝亚科包含370个物种,占该亚科数量的24.4%;石辕木亚科包含206个物种,占该亚科数量的26.3%。Bio1指年均温,从蓝色到红色,温度范围分别从-54℃到30℃递增。

Each point represents a specimen record. Sampled species: Anaxagoreoideae ($n=21$ spp., ca 70% spp. of subfamily), Ambavioideae ($n=21$ spp., ca 37.5% spp. of subfamily), Annonoideae ($n=370$ spp., ca 24.4% spp. of subfamily), Malmeoideae (206 spp., ca 26.3% of subfamily). Bio1 is annual mean temperature. Temperature ranged from -54°C to 30°C, increasing from blue to red.

图1 番荔枝科地理分布
Fig. 1 Geographic distribution of Annonaceae

3.78°C/Myr 和 576.92 mm/Myr(表 1)。

在 6 个气候因子中, 气候生态位进化速率与物种的年龄有显著的负相关关系, R^2 在 0.38~0.45(图 2)。反映温度生态位下界(最冷月最低温 Bio6 的下界与均值、年均温 Bio1 下界)的进化速率分别比相应的上界(最热月最高温 Bio5 的上界与均值、年均温 Bio1 上界)的进化速率快。在水分生态位上, 也呈现一致的规律, 水分生态位的下界进化速率较上界快(图 3)。

4 个亚科气候生态位进化速率的变化趋势不一

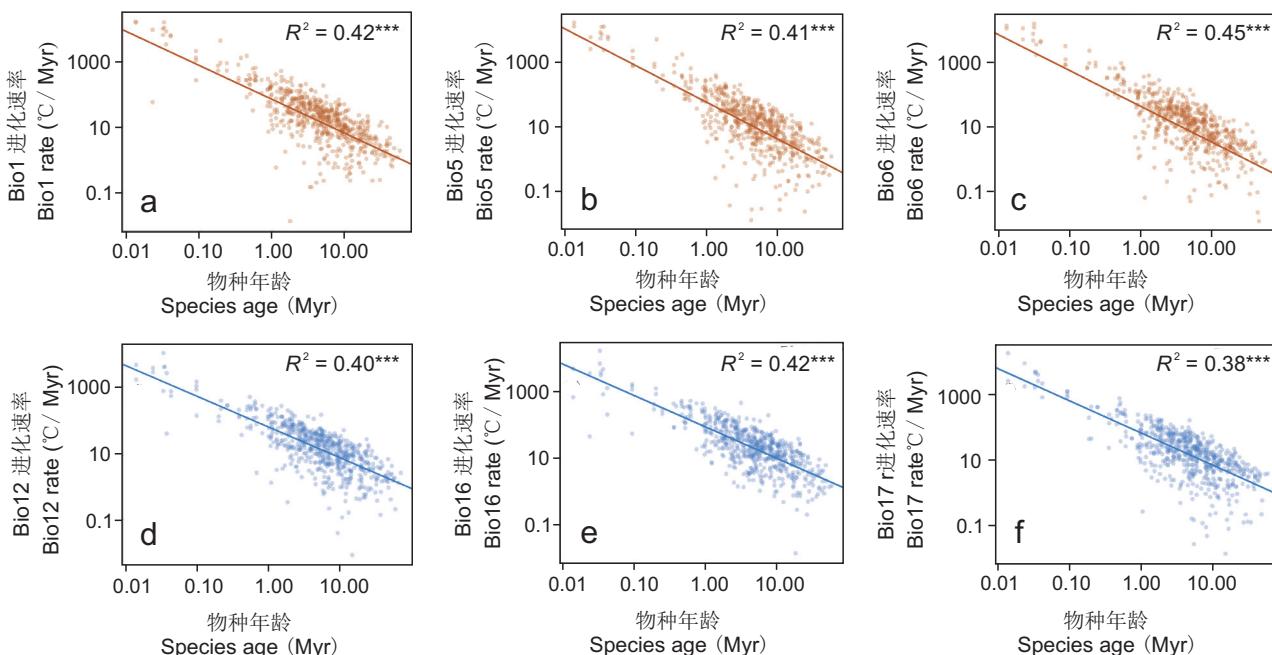
致, 番荔枝亚科的进化速率最高, 且在除最冷月最低温(Bio6)以外, 10 Myr 内的进化速率大幅增加, 最冷月最低温的进化速率一直维持在较高的范围, 年均温(Bio1)与最热月最高温(Bio5)进化速率的趋势类似, 年均降水(Bio12)、最湿季降水(Bio16)及最干季降水(Bio17)的进化速率趋势类似。石辗木亚科温度生态位的进化速率保持稳定上升, 年均降水和最湿季降水的进化速率在 10 Myr 以内有小幅增加, 蒙蒿子亚科和澄光木亚科的进化速率变化幅度较小(图 4)。

表 1 番荔枝科气候生态位的进化速率
Table 1 Evolutionary rates of climatic niche in Annonaceae

科 Family	进化速率 Evolutionary rates					
	Bio1 (°C/Myr)	Bio5 (°C/Myr)	Bio6 (°C/Myr)	Bio12 (mm/Myr)	Bio16 (mm/Myr)	Bio17 (mm/Myr)
番荔枝科 Annonoideae	2.42 ± 14.23	2.14 ± 12.23	3.37 ± 18.55	394.52 ± 2350.85	167.90 ± 1212.44	106.22 ± 679.85
澄光木亚科 Ambavioideae	0.17 ± 0.17a	0.14 ± 0.15a	0.25 ± 0.26a	66.67 ± 68.93a	23.06 ± 34.34a	15.43 ± 16.00a
蒙蒿子亚科 Anaxagoreoideae	0.10 ± 0.14a	0.13 ± 0.23a	0.20 ± 0.30a	123.37 ± 252.06a	35.05 ± 78.91a	27.85 ± 50.72a
番荔枝亚科 Annonoideae	3.78 ± 18.21a	3.33 ± 15.63a	5.11 ± 23.61a	576.92 ± 2995.45a	249.98 ± 1553.93a	156.14 ± 870.65a
石辗木亚科 Malmeoideae	0.45 ± 2.00a	0.42 ± 1.99a	0.89 ± 4.31a	127.98 ± 570.84a	48.78 ± 216.47a	33.79 ± 123.00a

注: Bio1, 年均温; Bio5, 最热月最高温; Bio6, 最冷月最低温; Bio12, 年均降水; Bio16, 最湿季降水; Bio17, 最干季降水。Myr, 百万年, 下同。小写字母 a 表示差异显著, $P < 0.05$ 。

Notes: Bio1, annual mean temperature; Bio5, maximum temperature of warmest month; Bio6, minimum temperature of coldest month; Bio12, annual precipitation; Bio16, precipitation of wettest quarter; Bio17, precipitation of driest quarter. Myr means a million years, the same below. Lowercase letters mean significant differences at $P < 0.05$.

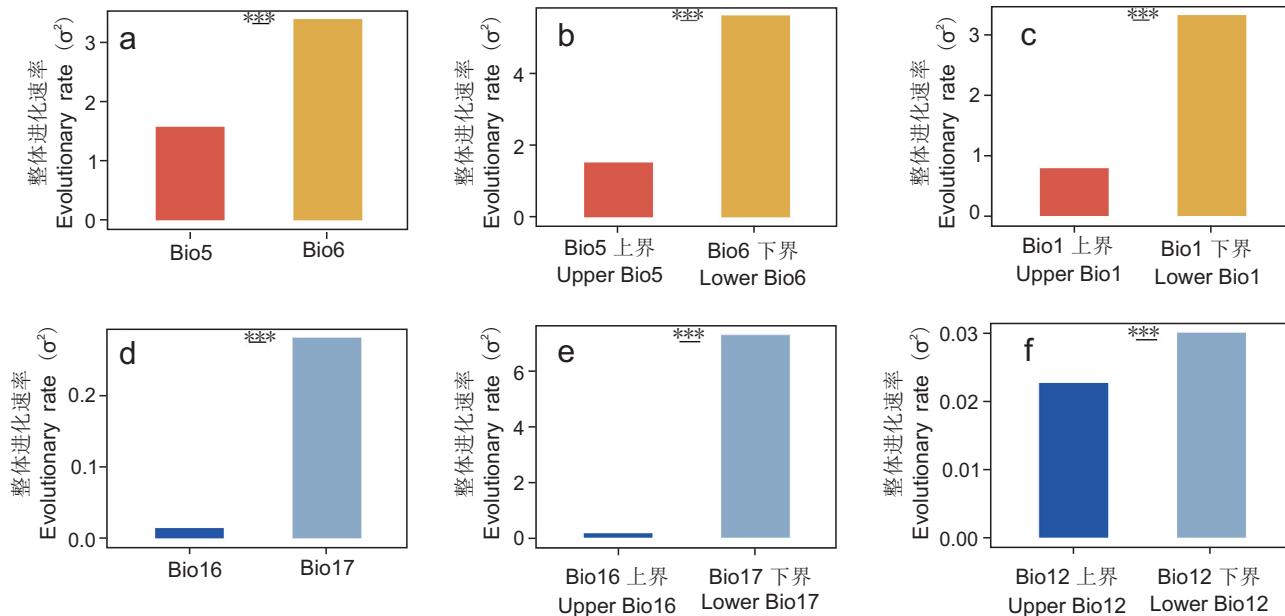


回归线、 R^2 和 P 值均来自 PGLS 分析结果。***, $P < 0.001$ 。

Regression line, R^2 , and P value were obtained from PGLS analysis results.

图 2 番荔枝科气候生态位进化速率与物种年龄的关系

Fig. 2 Relationship between climatic-niche evolution and species age in Annonaceae

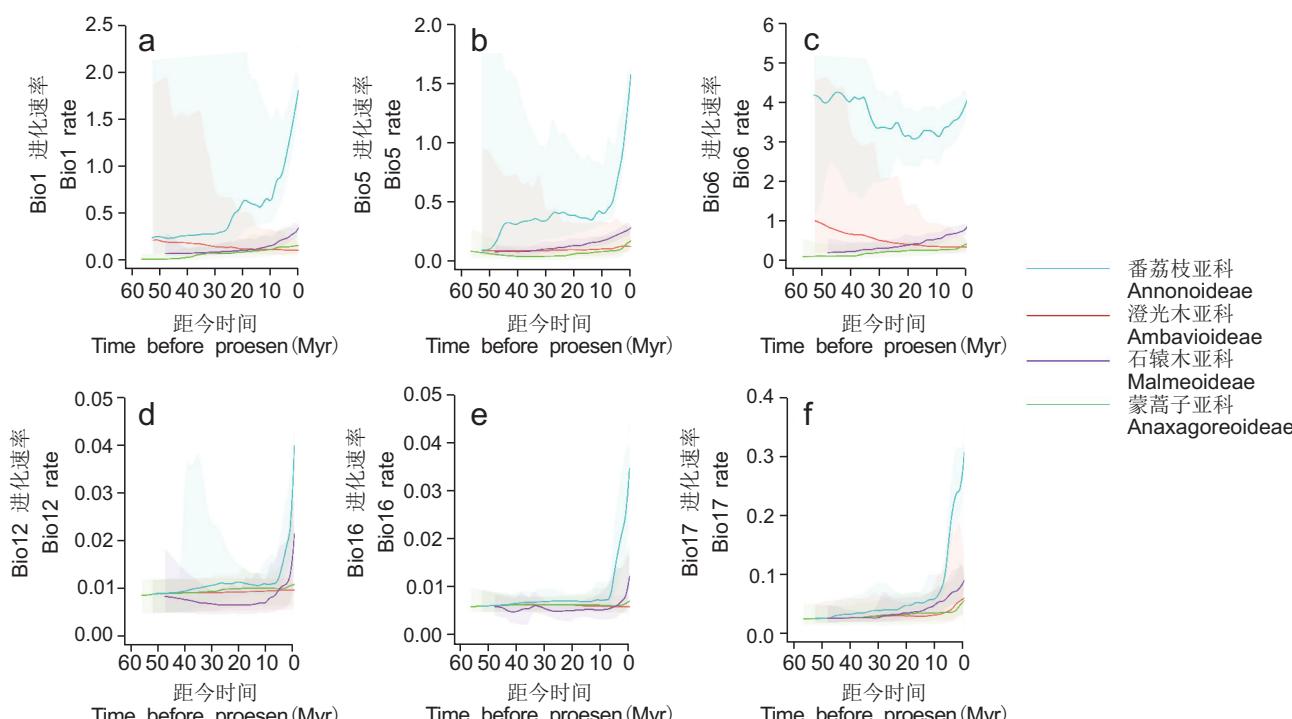


Upper 代表上界 90% 数据；Lower 代表下界 10% 数据，没有另外标识的为平均值。Evolutionary rate 指气候生态位整体进化速率(σ^2)。
***, $P < 0.001$ 。

Upper represents 90% of upper boundary; Lower represents 10% of lower boundary. Those that are not otherwise identified are mean values. Evolutionary rate means overall evolutionary rate of climatic niche (σ^2).

图 3 番荔枝科整体气候生态位上、下界的进化速率比较

Fig. 3 Comparison of overall evolutionary rates for upper and lower boundaries in Annonaceae



Rate 为基于 BAMM 软件计算的各气候生态位的进化速率。阴影部分为 95% 置信区间，实线为每个亚科的中位值。

Rate is evolutionary rate of each climatic niche calculated from BAMM software. Shaded portion is 95% confidence interval and solid line is median value for each subfamily.

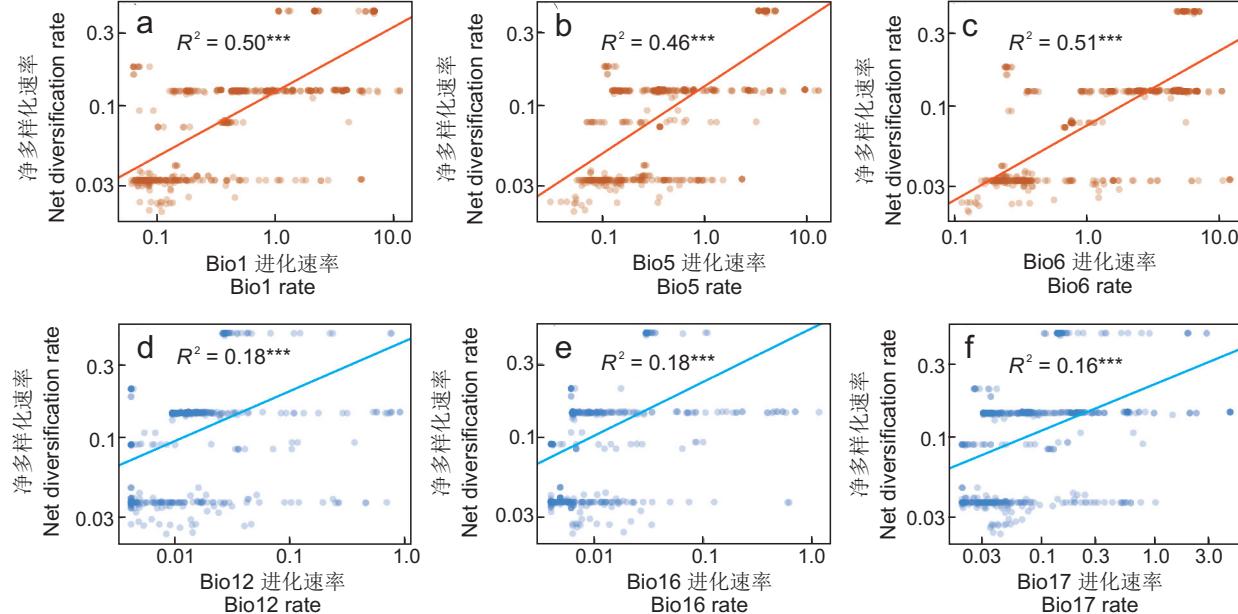
图 4 基于 BAMM 软件重建的番荔枝科气候生态位的进化速率随时间的变化

Fig. 4 Temporal variation in climatic-niche evolutionary rate in Annonaceae based on BAMM reconstruction

2.3 番荔枝科净多样化速率和气候生态位进化速率的关联

番荔枝科植物的净多样化速率与气候生态位的进化速率显著正相关, 其中与温度生态位的进化速率关联程度较高, 尤其是与最冷月最低温的关系

($R^2 = 0.51$, $P < 0.001$), 与年均温、最热月最高温的关系也较为紧密(R^2 分别为 0.50 和 0.46)。与水分生态位进化速率的拟合度较低, R^2 分别为 0.18、0.18 和 0.16(图 5)。



每个点代表一个标本记录, 此处气候生态位的进化速率和净多样化速率均使用 BAMM 软件计算得到。***, $P < 0.001$ 。

Each point represents a specimen record. Climatic-niche evolution and net diversification rates were calculated based on BAMM software.

图 5 基于 BAMM 软件重建的番荔枝科气候生态位进化速率与多样化速率之间的关系

Fig. 5 Relationship between climatic-niche evolution and species diversity in Annonaceae based on BAMM reconstruction

3 讨论

本研究发现, 泛热带植物番荔枝科的气候生态位具有较低的进化速率, 与全球植物的进化模式类似^[21], 而新近分化的类群有更快的气候生态位进化速率。在当前气候变化条件下^[38], 气候生态位的进化速率远远低于气候变化的速率, 可能番荔枝科大部分较为古老的物种会受到气候变暖的威胁。植物应对气候变化的方式通常有两种, 即表型可塑性和地理迁移, 但表型可塑性较为有限, 地理迁移的作用可能更为重要^[39]。对番荔枝科植物而言, 需要通过地理迁移以维持其生存和适合度。

作为热带森林典型植物, 番荔枝科气候生态位的下界(反映耐冷和耐旱)进化速率较上界(反映耐热和耐湿)快, 说明其对低温和干旱的适应高度影响了其气候生态位。这是由于在热带雨林地区进

的植物, 生长于常年温暖, 温度与降水全年较为均匀的地区, 具有相对狭窄的气候耐受性, 更容易受到气候变化的影响^[40]。而从热带向亚热带的迁移, 首先需要面对的便是亚热带的冬季低温。与高温耐受性相比, 提升对低温的耐受性更有利于物种扩展生境。前人研究发现, 温暖地区植物的低温耐受性与其分布北界相关^[41]。同理, 干旱耐受性的增强, 也是由热带雨林向季雨林、半干旱生境扩展的基础。我们的研究发现耐旱性的进化速率高于耐湿性, 番荔枝科植物作为典型的发源于热带雨林、向周围类似生境扩散的类群, 耐旱性的选择压力理应超过耐湿性。然而, 全球动植物的总体趋势是耐湿性的进化速率更快^[21], 这可能是由于全球数据包含发源自不同地理区域的类群, 在水分的选择压力上可能并不一致。在植物生理适应方面, 番荔枝科许多新近分化的类群(仅在番荔枝亚科中)进化出

木质藤本(Liana)的生活型，拥有更大的导管与旱季更强的水分调控能力，能更好地应对干旱与半干旱条件，在热带半湿润或者半干旱生境有更强的适应能力^[22, 42]。

我们发现，番荔枝科气候生态位的进化速率，特别是对低温耐受性的进化速率与其净多样化速率有较强的相关性，说明该科植物近期的多样化过程与其温度生态位的扩展存在紧密的联系。从4个亚科来看，较为原始的澄光木亚科和蒙蒿子亚科拥有较窄的气候生态位与较低的物种数量，而相对年轻的另外两个亚科则有更宽阔的生态位与更高的物种丰富度。一方面，由于近期分化的物种(多出现在番荔枝亚科与石辕木亚科)有更高的气候生态位进化速率；另一方面，这两个较新的亚科，尤其是番荔枝亚科，在温度和水分生态位的进化速率上都存在一个显著的近期抬升，与其快速多样化的时间(10 Myr)基本一致^[22]，而古老的两个亚科则没有这样的趋势。这与前人预测气候生态位进化迅速的类群中，物种多样性更高的结论相符^[12, 14, 16]，暗示着番荔枝科的多样化过程与气候生态位的进化存在高度的关联。本研究发现，温度生态位比水分生态位更能解释番荔枝科的多样化，说明温度是限制番荔枝科进化的最重要的气候因子。近期的研究表明，番荔枝亚科与石辕木亚科的历史地理扩散过程存在差异，番荔枝亚科在早第三纪极热时期便已扩散到广阔的区域，后由于气候变化，其分布收缩到当前泛热带地区，其扩散主要受到气候和气候生态位的影响；而石辕木亚科则可能经历了长距离扩散事件，其扩散主要受到地质历史上生境连接性的影响，物种多样化也发生在生境扩张之后，这导致了物种丰富的两个亚科气候生态位进化模式的不同^[23]。此外，很多研究表明，番荔枝科物种多样化过程也受到自身生理习性、传粉者习性以及种子特征等的影响^[22, 43]。

作为泛热带分布的植物，番荔枝科维持着喜热、喜湿的生态倾向^[22]，这可能与其是被子植物系统发育的基部类群有关。早期被子植物被认为生活在热带潮湿的林下，很多生理与生态特性由被子植物基部类群所继承保留。由于被子植物基部类群的生理与生态适应存在高度的系统发育生态位保守性，其进化空间可能较为狭窄^[44]。同时，在气候变化条件

下，如我们结果所示，生态位的进化速率远远低于当前气候变化的速率，类似番荔枝科这样的系统发育基部的热带类群可能存在较大的灭绝风险，尤其是一些狭域分布的分类群，更需要加强保护。

4 结论

番荔枝科气候生态位的进化速率较低，但新近分化的类群有更高的气候生态位进化速率；番荔枝科气候生态位下界的进化速率较上界快；番荔枝科净多样化速率与气候生态位的进化速率，尤其是温度生态位的进化速率紧密相关。

参考文献：

- [1] Serrano-Serrano ML, Rolland J, Clark JL, Salamin N, Perret M. Hummingbird pollination and the diversification of angiosperms: an old and successful association in Gesneriaceae[J]. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2017, 284 (1852): 20162816.
- [2] Sun M, Folk RA, Gitzendanner MA, Soltis PS, Chen ZD, et al. Recent accelerated diversification in rosids occurred outside the tropics[J]. *Nat Commun*, 2020, 11(1): 3333.
- [3] Castro-Insua A, Gomez-Rodriguez C, Wiens JJ, Baselga A. Climatic niche divergence drives patterns of diversification and richness among mammal families[J]. *Sci Rep*, 2018, 8(1): 8781.
- [4] Jaramillo C, Rueda MJ, Mora G. Cenozoic plant diversity in the Neotropics[J]. *Science*, 2006, 311(5769): 1893–1896.
- [5] Kerkhoff AJ, Moriarty PE, Weiser MD. The latitudinal species richness gradient in New World woody angiosperms is consistent with the tropical conservatism hypothesis[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2014, 111(22): 8125–8130.
- [6] Clinebell RR, Phillips OL, Gentry AH, Stark N, Zuuring H. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data[J]. *Biodivers Conserv*, 1995, 4(1): 56–90.
- [7] Folk RA, Stubbs RL, Mort ME, Cellinese N, Allen JM, et al. Rates of niche and phenotype evolution lag behind diversification in a temperate radiation[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116(22): 10874–10882.
- [8] Huang XC, German DA, Koch MA. Temporal patterns of diversification in Brassicaceae demonstrate decoupling of rate shifts and mesopolyploidization events[J]. *Ann Bot*, 2020, 125(1): 29–47.
- [9] Wright S, Keeling J, Gillman L. The road from Santa Rosalia: A faster tempo of evolution in tropical climates[J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103(20): 7718–7722.

- [10] Hua X, Wiens JJ. How does climate influence speciation? [J]. *Am Nat*, 2013, 182(1): 1–12.
- [11] Klein DR, Bruun HH, Lundgren R, Philipp M. Climate change influences on species interrelationships and distributions in high-Arctic Greenland[J]. *Adv Ecol Res*, 2008, 40: 81–100.
- [12] Kozak KH, Wiens JJ. Accelerated rates of climatic-niche evolution underlie rapid species diversification [J]. *Ecol Lett*, 2010, 13(11): 1378–1389.
- [13] Cooney CR, Seddon N, Tobias JA. Widespread correlations between climatic niche evolution and species diversification in birds[J]. *J Anim Ecol*, 2016, 85(4): 869–878.
- [14] Kozak KH, Wiens JJ. Climatic zonation drives latitudinal variation in speciation mechanisms[J]. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2007, 274(1628): 2995–3003.
- [15] Cadena CD, Kozak KH, Gomez JP, Parra JL, McCain CM, et al. Latitude, elevational climatic zonation and speciation in New World vertebrates[J]. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2012, 279(1726): 194–201.
- [16] Moritz C, Patton JL, Schneider CJ, Smith TB. Diversification of rainforest faunas: An integrated molecular approach[J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 2000, 31: 533–563.
- [17] Mittelbach GG, Schemske DW, Cornell HV, Allen AP, Brown JM, et al. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography [J]. *Ecol Lett*, 2007, 10(4): 315–331.
- [18] Quintero I, Wiens JJ. What determines the climatic niche width of species? The role of spatial and temporal climatic variation in three vertebrate clades[J]. *Global Ecol Biogeogr*, 2013, 22(4): 422–432.
- [19] Sheldon KS, Yang S, Tewksbury JJ. Climate change and community disassembly: impacts of warming on tropical and temperate montane community structure [J]. *Ecol Lett*, 2011, 14(12): 1191–1200.
- [20] Huey RB, Carlson M, Crozier L, Frazier M, Hamilton H, et al. Plants versus animals: Do they deal with stress in different ways? [J]. *Integr Comp Biol*, 2002, 42(3): 415–423.
- [21] Liu H, Ye Q, Wiens JJ. Climatic-niche evolution follows similar rules in plants and animals [J]. *Nat Ecol Evol*, 2020, 4(5): 753–763.
- [22] Xue B, Guo X, Landis JB, Sun M, Tang CC, et al. Accelerated diversification correlated with functional traits shapes extant diversity of the early divergent angiosperm family Annonaceae [J]. *Mol Phylogen Evol*, 2020, 142: 106659.
- [23] Thomas DC, Chatrou LW, Stull GW, Johnson DM, Harris DJ, et al. The historical origins of palaeotropical intercontinental disjunctions in the pantropical flowering plant family Annonaceae[J]. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 2015, 17(1): 1–16.
- [24] Guo X, Tang CC, Thomas DC, Couvreur TLP, Saunders RMK. A mega-phylogeny of the Annonaceae: taxonomic placement of five enigmatic genera and support for a new tribe, Phoenicantheae[J]. *Sci Rep*, 2017, 7: 7323.
- [25] Punyasena SW, Eshel G, McElwain JC. The influence of climate on the spatial patterning of Neotropical plant families[J]. *J Biogeogr*, 2008, 35(1): 117–130.
- [26] Couvreur TLP, Pirie MD, Chatrou LW, Saunders RMK, Su YCF, et al. Early evolutionary history of the flowering plant family Annonaceae: steady diversification and boreotropical geodispersal[J]. *J Biogeogr*, 2011, 38(4): 664–680.
- [27] Erkens RHJ, Chatrou LW, Maas JW, van der Niet T, Savolainen V. A rapid diversification of rainforest trees (*Guatteria*; Annonaceae) following dispersal from Central into South America[J]. *Mol Phylogen Evol*, 2007, 44(1): 399–411.
- [28] Smith SA, Brown JW. Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny[J]. *Am J Bot*, 2018, 105(3): 302–314.
- [29] Magallon S, Gomez-Acevedo S, Sanchez-Reyes LL, Hernandez-Hernandez T. A metacalibrated time-tree documents the early rise of flowering plant phylogenetic diversity[J]. *New Phytol*, 2015, 207(2): 437–453.
- [30] Jin Y, Qian HV. PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants[J]. *Ecography*, 2019, 42(8): 1353–1359.
- [31] Silva MD, Funch LS, Da Silva LB, Cardoso D. A phylogenetic and functional perspective on the origin and evolutionary shifts of growth ring anatomical markers in seed plants[J]. *Biol Rev*, 2021, 96: 842–876.
- [32] Cubino JP, Lososova Z, Bonari G, Agrillo E, Attorre F, et al. Phylogenetic structure of European forest vegetation [J]. *J Biogeogr*, 2021, 48(4): 903–916.
- [33] Song HJ, Ordóñez A, Svensson JC, Qian H, Yin X, et al. Regional disparity in extinction risk: Comparison of disjunct plant genera between eastern Asia and eastern North America[J]. *Global Change Biol*, 2021, 27(9): 1904–1914.
- [34] Paradis E, Claude J, Strimmer K. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language [J]. *Bioinformatics*, 2004, 20(2): 289–290.
- [35] Qu YF, Wiens JJ. Higher temperatures lower rates of physiological and niche evolution [J]. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2020, 287(1931): 20200823.
- [36] Rabosky DL. Automatic detection of key innovations, rate shifts, and diversity-dependence on phylogenetic trees [J]. *PLoS One*, 2014, 9(2): e89543.

- [37] Rabosky DL, Grundler M, Anderson C, Title P, Shi JJ, et al. BAMMtools: an R package for the analysis of evolutionary dynamics on phylogenetic trees [J]. *Methods Ecol Evol*, 2014, 5(7): 701–707.
- [38] Jezkova T, Wiens JJ. Rates of change in climatic niches in plant and animal populations are much slower than projected climate change [J]. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2016, 283(1843): 9.
- [39] Jump AS, Penuelas J. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change [J]. *Ecol Lett*, 2005, 8(9): 1010–1020.
- [40] Sunday JM, Bates AE, Dulvy NK. Global analysis of thermal tolerance and latitude in ectotherms [J]. *Proc R Soc B-Biol Sci*, 2011, 278(1713): 1823–1830.
- [41] Wen Y, Qin DW, Leng B, Zhu YF, Cao KF. The physiological cold tolerance of warm-climate plants is correlated with their latitudinal range limit [J]. *Biol Lett*, 2018, 14(8): 20180277.
- [42] Chen YJ, Cao KF, Schnitzer SA, Fan ZX, Zhang JL, Bongers F. Water-use advantage for lianas over trees in tropical seasonal forests [J]. *New Phytol*, 2015, 205(1): 128–136.
- [43] Erkens RHJ, Chatrou LW, Couvreur TLP. Radiations and key innovations in an early branching angiosperm lineage (Annonaceae; Magnoliales) [J]. *Bot J Linn Soc*, 2012, 169(1): 117–134.
- [44] 文印. 基部被子植物水力结构进化及其与光合的关联——几个案例研究[D]. 南宁: 广西大学, 2019.

(责任编辑: 李惠英)