

群落构建研究的新进展：进化和生态相结合的群落谱系结构研究

牛红玉^{1,2} 王峰¹ 练琚愉¹ 叶万辉^{1*} 沈浩¹

¹ (中国科学院华南植物园, 广州 510650)

² (中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 群落如何构建是群落生态学中的重要问题。群落谱系结构研究将物种间的亲缘进化关系运用到群落生态学研究, 利用物种的系统发育状况推测历史因素对现有群落的影响, 为推断影响群落组成的生态学机制提供了有效方法。群落谱系结构的研究方法是首先建立可代表群落物种库的超级系统进化树, 然后计算群落内物种间的谱系距离, 最后通过统计方法检测其与随机模型下的谱系距离是否有显著差异来获得谱系结构(如谱系聚集、谱系发散), 从而揭示群落构建中的关键生态过程(如生境过滤、竞争作用)。群落谱系结构与空间尺度、分类群尺度、时间尺度等不同研究尺度有关。在小的空间尺度下, 随着分类群尺度降低、树木年龄级增大, 群落谱系结构从聚集逐渐转为发散; 而随群落空间尺度的增大, 谱系趋向于聚集。谱系结构受到环境因素影响, 因此分析集合群落下的谱系可以揭示区域生态过程的影响。另外, 群落谱系结构研究还有助于探讨中性理论、密度制约假说等生态学理论, 并预测干扰作用下的群落演化趋势。在利用谱系结构深入探讨群落构建成因时, 需要基于生态特征和环境变量共同分析, 同时考虑小尺度局域过程(群落的微环境或群落内种间相互作用等)和大尺度区域过程(地史过程和物种形成等), 并可结合生态控制实验, 以确认群落构建的关键因素。在研究方法和手段上, 今后需要通过选择合适的基因片段建立系统树, 然后通过生态特征来加以校正, 以更准确地反映物种间的亲缘距离。另外, 获得谱系树后还需要寻找更加合理的统计模型和指数, 增加统计分析和解决问题的能力。

关键词: 群落生态学, 系统进化树, 尺度, 功能性状

New progress in community assembly: community phylogenetic structure combining evolution and ecology

Hongyu Niu^{1,2}, Zhengfeng Wang¹, Juyu Lian¹, Wanhui Ye^{1*}, Hao Shen¹

¹ South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650

² Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

Abstract: Community assembly has long been an important issue in community ecology. The study of community phylogenetic structure, which applies phylogeny to community ecology studies, has provided an effective way to disentangle the most important ecological processes that drive community assembly. Studying the phylogenetic structure of a community involves firstly the construction of a supertree representing the species pool of the community, then a calculation of phylogenetic distances between all species within the community, and finally an inference of phylogenetic structure (e.g., clustering, overdispersion) obtained by statistically testing whether the obtained phylogenetic distances are different from those expected under random model, hence revealing key ecological processes involved in community assembly (e.g., habitat filtering, competition exclusion). Community phylogenetic structure is different when studied at different taxonomic, spatial or temporal scales. At small spatial scales, community phylogenetic pattern tends to change from clustering to overdispersion with decreasing taxonomical scale or increasing tree age class, while the pattern tends to be tighter clustering at larger spatial scales. Phylogenetic information also indicates the in-

收稿日期: 2011-01-13; 接受日期: 2011-03-15

基金项目: 国家自然科学基金委对外交流项目(31061160188)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: why@scib.ac.cn

fluence of environmental factors and studying community phylogeny at the metacommunity level helps to understand regional ecological processes. In addition, phylogenetic structure can help to explore neutral theory, density-dependent hypothesis and other theories in ecology, and even to predict community dynamics and evolution under disturbance. The future application of phylogenetic structure to disclosing underlying causes of community assembly demands the joint analysis of ecological traits and environment factors and, the consideration of both local processes (e.g., microenvironment, biological interactions) and regional processes (e.g., geological history, speciation). In terms of methodological aspects, to construct a phylogenetic tree, appropriate gene segments should be used and the tree needs to be corrected using ecological traits in order to reflect more exact phylogenetic distances among species. Furthermore, more effective statistical models and indices are needed to increase statistical power.

Key words: community ecology, phylogenetic tree, scales, functional traits

物种多样性的维持机制即群落构建(community assembly)的成因,一直以来都是群落生态学家讨论的焦点。群落内现有物种组成是进化过程和生态过程共同作用的结果,分析物种间亲缘关系可以反映现有群落形成的历史过程(黄建雄等, 2010)。但是,过去生态学家常用物种多样性指标来表征群落内物种的丰富度,不考虑物种间亲缘关系(Monk *et al.*, 1969; Loya, 1972; Tunnicliffe, 1981; Goldberg & Miller, 1990)。尽管一些学者也使用种/属比来反映群落物种组成(Elton, 1946; Moreau, 1948; Simberloff, 1970),认为种/属比越大,群落内共存的亲缘关系相近的物种越多,反之则群落内物种的亲缘关系较远。然而,同属内物种也是不等价的,在种/属比相同的情况下,其所反映的多样性也可能差异很大,因为包含的物种可能是近期分化的,亲缘关系较近;也有可能是早期分化的,亲缘关系相对较远。所以,仅以种/属比来反映群落内物种的亲缘关系,并以此从进化方面揭示群落构建的成因仍然是不够准确的。

随着分子生物学技术在生态学中的逐渐渗透,系统进化研究也被运用到群落生态学中。使用DNA序列的进化关系来代表物种间的亲缘关系,不仅能更加有效地衡量群落物种组成,还可以分析群落谱系结构(phylogenetic structure),即利用物种的系统发育状况来推测历史因素对现有群落的影响,通过分析群落内物种谱系亲缘关系是否有一定规律来探究群落构建的主要原因(Webb, 2000; Webb *et al.*, 2002)。一般来说,亲缘关系越近的物种,生态特征可能越相似,对类似环境的适应能力就越一致,即生态位越相似(Darwin, 1859; Prinzing *et al.*, 2001)。在一个群落中,如果生境过滤作用占主导地位,则

相同生境将筛选出适应能力相似、亲缘关系偏近的物种;相反,竞争排斥作用会使生态位相似的物种无法共存于同一环境,则群落内物种亲缘关系较远。因此,进化和生态相结合的群落谱系结构研究,可以从进化角度深入地分析群落物种组成现状和原因,为有效推测影响群落物种组成的不同生态学机制提供了实验解决方法,并有助于完善宏观生态学理论。

1 群落谱系结构的研究方法

Webb(2000)首次试验性地将谱系树(phylogenetics tree)运用到群落生态学研究,分析了热带雨林森林群落的构建机制,为物种多样性的研究提供了新方向。随后,Webb等(2002)又进一步系统地阐述了群落谱系结构研究的具体操作方法,主要步骤包括:首先,建立可代表群落物种库的超级系统进化树(supertrees)。然后,通过分析群落内物种在系统进化树的位置,计算物种间的谱系距离,在随机模型下(假设物种分布随机)标准化谱系距离,获得亲缘关系指数。例如,净亲缘指数(net relatedness index, NRI)是标准化样方内所有物种对的平均谱系距离(mean phylogenetic distance, MPD);最近亲缘指数(nearest taxon index, NTI)则是标准化样方内每个物种的最近谱系距离的平均值(mean nearest taxon index, MNTD)。最后通过检测谱系亲缘关系指数的大小,即统计检测谱系距离观测值与零假设期望值的差异,来检测群落是否存在谱系结构。如果亲缘关系指数与零假设没有显著差异,说明无显著谱系结构(no phylogenetic structure)或者称谱系随机(后文均用“谱系随机”表示);如果物种间亲缘关系指数显著大于随机零假设,说明群落具有显著的

谱系结构, 呈现出谱系聚集(phylogenetically clustered); 相反, 物种间亲缘关系指数显著小于随机零假设, 呈现出谱系发散(phylogenetically overdispersed)。

获得群落谱系结构后, 推测群落构建成因的前提假设是亲缘关系越近, 生态特征越相似, 因而使用谱系距离来代表生态特征距离。Darwin(1859)很早就提出, 亲缘关系近的物种间竞争大于关系较远的物种, 其内涵与谱系结构研究的假设一致。Prinzling等(2001)也发现不同物种对光、土壤湿度、pH等环境因子的耐受性与物种之间的谱系亲缘关系呈正相关: 关系越近, 对环境的耐受度越相似。但是, 该假设的合理性受到质疑。Webb等(2002)在阐述谱系结构研究方法时, 就指出生态性状的进化特征对群落构建的解释有着重要影响。他们提出功能性状按进化特征应该划分为保守性状(conserved traits)和趋同性状(convergence traits)。前者的相似性性状是由同一性状进化而来的, 这类性状与谱系亲缘关系正相关, 具有谱系特征(phylogenetic signal); 后者的相似性性状是由起源不同的性状独立进化而来, 是与谱系亲缘无关的性状, 即不具有谱系特征(no phylogenetic signal)。因此, 如果选用不同的功能性状进行群落构建研究, 其结果将大相径庭。如果选用的是保守性状, 生境过滤聚集了具有相似特征的近缘物种, 表现为谱系聚集, 竞争排斥作用导致具有相似特征的物种分散, 表现为谱系发散; 如果性状是趋同进化而来的, 生境过滤后虽聚集了性状相似的物种, 但它们之间的亲缘关系并不相近, 表现为谱系发散, 而因竞争排斥作用留下的具有不同性状的物种间亲缘关系可能会没有规律, 表现为谱系随机或者谱系聚集(表1)(Webb *et al.*, 2002; Kraft *et al.*, 2007)。

此后, 一些研究选取了物种的某些生态性状, 分析其进化特征是保守的还是易变的, 以验证这个假设的正确度。结果发现, 虽然大多数生态性状是谱系保守的(如Chazdon *et al.*, 2003; Swenson *et al.*, 2007), 但是仍有一些生态性状被发现是进化易变的(如Cavender-Bares *et al.*, 2004; Fine *et al.*, 2006)。

由于一个物种所具有的众多生态特征的集合就构成了其特有的生态位, 一些研究针对生态位的进化特征展开分析, 希望从中找到一定的规律。Peterson等(1999)在墨西哥分别从鸟类、哺乳类和蝴蝶中选择多对近缘种进行研究, 发现经过几百万年的独立进化后, 姐妹物种之间的气候生态位仍相似, 说明了气候生态位的保守性。Wiens和Graham(2005)以及Wiens等(2010)则假定生态位保守(niche conservatism)是成立的, 通过分析该假说对异域物种形成(allopatric speciation)、物种多样性格局(patterns of species richness)、食物网(food web)等各种生态现象的解释效果, 反过来验证得出生态位保守假说具有较高实用性和正确性。他们将生态位保守定义为生态特征维持不变的趋势, 其中就包含了谱系生态位保守性(phylogenetic niche conservatism), 即近缘种具有维持相似生态特征的趋势。因此, 群落谱系研究的前提就是生态位保守假说中的谱系生态位保守假说。

但是关于生态位保守假说也有一些质疑。如Losos等(2003)认为生态位在进化上是易变的。这可能是因为生态位的范畴也是不同的。Silvertown等(2006a, b)将生态位分类, 提出决定生境内 α 物种多样性的“ α 生态位性状”在进化上易变, 与谱系亲缘关系不相关; 而决定物种在不同生境内生存的“ β 生态位性状”是谱系保守的, 与谱系亲缘关系正相关。他们认为不同进化方式的 α 和 β 生态位是生境过滤

表1 不同生态性状进化特征和不同群落构建过程下的群落期望谱系结构(引自Webb *et al.*, 2002; Kraft *et al.*, 2007)

Table 1 Patterns of community phylogenetic dispersion predicted to be produced by various community assembly processes and different evolutionary characteristic of ecological traits (after Webb *et al.*, 2002; Kraft *et al.*, 2007)

群落构建过程 Community assembly processes	生态性状的进化特征 Evolutionary characteristic of ecological traits	
	生态性状保守 Traits conserved	生态性状趋同 Traits convergent
中性构建 Neutral assembly	谱系随机 Random dispersion	谱系随机 Random dispersion
生境过滤作用 Habitat filtering	谱系聚集 Cluster dispersion	谱系发散 Overdispersion
竞争排斥作用 Competitive exclusion	谱系发散 Overdispersion	谱系随机或谱系聚集 Random or cluster dispersion

后的必然结果,物种必须拥有保守的 β 生态位来适应相同生境,同时又有易变的 α 生态位来适应同一生境内的竞争和共存。

因此,直接用物种之间的亲缘关系距离分析群落多样性的维持机制,一定要注意其前提假设。在具体研究中,可以适当选择一系列与研究目的相关的生态性状,分析其进化特征后,结合谱系研究结果,共同揭示群落构建成因。

2 群落谱系结构与研究尺度之间的关系

在已有的众多群落谱系结构研究中,尽管出现各种结果(谱系随机、谱系聚集或者发散),但是大多数群落内,尤其是植物群落内,物种亲缘关系往往呈现出非随机格局(Vamosi *et al.*, 2009)。同时,随着研究的深入,人们发现不同的空间或者谱系尺度下群落谱系结构不同,反映出群落构建成因会由于尺度的不同而存在差异(Cavender-Bares *et al.*, 2006; Kembel & Hubbell, 2006; Swenson *et al.*, 2006)。

许多研究发现谱系结构与空间尺度(spatial scale)具有一定的相关性,即随着群落空间尺度的增大,谱系结构从发散逐渐转为聚集(Swenson *et al.*, 2007)。Slingsby和Verboom(2006)以及Silva和Batalha(2009)均发现小空间抑制了亲缘关系近的物种共存,呈现出显著的谱系发散。Kembel和Hubbell(2006)研究巴拿马热带雨林植物群落的谱系结构后,发现随着空间尺度的增大(从100 m²到1 ha),谱系结构有逐渐聚集的趋势。Swenson等(2007)进一步研究5个大样地的多个空间尺度下的谱系结构,也得出了类似的规律:小于100 m²的小空间尺度上,谱系趋向于发散,大于100 m²后谱系就开始趋向聚集。然而,黄建雄等(2010)研究古田山常绿阔叶林群落不同尺度(取样半径为5 m、25 m、50 m、75 m、100 m)下的谱系结构时,均发现显著的谱系聚集,这很可能是因为这些尺度主要是属于大于75 m²的大尺度。但是他们同时还发现,海拔、地形、土壤等环境因子对不同尺度群落的影响力不同:对小尺度群落影响较小,而对大尺度则影响显著,这间接地证实了大尺度偏向于谱系聚集的结论。

谱系结构随着空间尺度变化的可能原因是:小空间尺度下的生境较为均质,资源相对有限,导致群落构建中物种之间的竞争排斥作用占优势;随着空间尺度增大,环境变量逐渐增多,生境过滤成

为群落构建的主导因素(Willis *et al.*, 2010)。

此外,Swenson等(2006)的研究还发现,所选择的物种库的空间尺度也会影响谱系结构。物种库是指一个地区可进入某一特定群落的潜在物种数目(方精云等, 2009)。我们难以判断一个群落的物种库到底有多大,但至少包含了该群落调查到的所有物种。因此,研究一个群落的谱系结构时,至少要选择该群落内所有物种作为小空间尺度物种库,也可以扩大范围,选择该群落所在区域的所有物种作为大空间尺度物种库来进行分析。Swenson等(2006)发现,物种库的空间尺度越大,越可能发生谱系聚集。这证实了群落生境过滤是物种定居于某个区域的首要限制因素,从而导致大尺度物种库下,群落呈现为谱系聚集;而小尺度物种库代表了生境过滤后的物种库,说明经过一定的筛选后,竞争排斥作用成为主要构建因素,小的物种库下群落呈现为谱系发散。可见,谱系结构研究并不是要否定某一生态过程,而是希望找到影响目标群落的关键生态过程。

谱系结构与分类群尺度(taxonomic scale)相关,随着分类群尺度的降低,谱系结构会越来越发散(Vamosi *et al.*, 2009)。Cavender-Bares等(2004)研究了美国佛罗里达州的一个小于100 m²的森林群落内17个栎属物种,结果发现栎属群落谱系发散。后来Cavender-Bares等(2006)的研究进一步扩展到3个群落,发现以所有植物、被子植物、乔木或者灌木分别分析时,群落都主要表现为谱系聚集;但是如果只分析群落内某一属植物(栎属、松属、冬青属)的谱系结构时,群落谱系显著发散或者随机。Swenson等(2006)也发现分类群尺度对谱系结构影响的类似结果。

以上的研究都证实了分类群尺度越小,物种间竞争越激烈,谱系结构越可能发散,此现象说明竞争排斥作用抑制了相近物种在同一群落内生存,亲缘关系越近,物种间的竞争越激烈。

谱系结构与时间尺度相关。一方面,植物的径级大小体现了物种生长的时间尺度。随着径级增大,群落谱系结构趋于发散(Swenson *et al.*, 2007)。Swenson等(2007)为了评估时间对谱系的影响,按径级大小划分为5个尺度来研究不同龄级的林冠层植物的谱系结构,发现小径级的谱系聚集或者随机,而大径级的谱系结构则趋向于发散格局。这可

能是因为母树种子受到扩散限制, 小树聚集生长, 表现为谱系聚集; 随着树木个体的长大, 彼此之间的竞争加强, 存活的物种间地理距离变远, 整体表现为谱系发散。另一方面, 群落的成熟度也反映了群落发展的时间尺度。Letcher (2010)研究了不同演替阶段下的植物群落谱系结构, 发现随着演替的深入, 谱系结构也更加趋于发散, 并且谱系发散也更加趋向于大径级群落。

综上所述, 群落谱系结构研究需要考虑尺度的影响, 不同空间和时间尺度下的群落, 其构建成因不同。一般来说, 在小空间尺度下, 群落谱系结构会随着分类尺度的增大, 从发散趋向于聚集, 而随着树木年龄的增加, 群落谱系逐渐从聚集趋向发散; 但是, 当空间尺度足够大时, 谱系结构则呈现为聚集, 不再受到时间尺度或者分类群尺度的影响 (Swenson *et al.*, 2007)。Vamossi等(2009)试图找到群落谱系结构从发散转为聚集的空间尺度和分类群尺度的临界点, 认为至少面积小于5 ha, 分类群是科及科以下水平的群落会由于内部激烈的竞争作用呈现出谱系发散, 并称这个范围为Darwin-Hutchinson zone; 超出这个范围后, 竞争作用可能就不再占优势, 谱系结构开始改变。但是他们也提到谱系结构受到多个生态过程的综合影响, 这个边界的准确性还需要以后进一步的检验。因此, 分析某一群落谱系结构时, 要明确指出研究群落的空间尺度、建立谱系树的物种库的空间尺度, 以及所研究物种的分类群尺度等, 才能准确揭示这些尺度下的群落维持机制。

3 环境因素对群落谱系结构的影响

生境过滤是群落内物种生存的首要决定因子, 环境因素对群落内物种组成有着非常重要的作用。例如, Barberan和Casamayor(2010)研究不同生境浮游生物的谱系结构后, 发现海洋浮游生物的群落谱系结构聚集程度大于内陆湖群落, 他们认为这是由海洋盐分组成和浓度产生显著过滤作用的结果。不同的地形结构也会影响谱系结构。Graham等(2009)发现海拔高度对蜂鸟群落的谱系结构有重要影响, 表现出高海拔群落谱系聚集, 低海拔群落谱系分散的现象。同样, Kembel和Hubbell(2006)也发现巴拿马大样地内高海拔生境下的植物群落表现为谱系聚集, 沼泽和斜坡生境的群落则为谱系发散。但是, 黄建雄

等(2010)在分析古田山大样地的植物群落研究中发现, 高海拔区域谱系发散, 低海拔谱系聚集。

由上可见, 尽管不同的生境可能形成不同的谱系结构, 但是目前并没有统一的规律来说明一种生境一定会对应一种特定的谱系结构。这是因为一个群落的物种多样性不仅受环境条件、生物间相互作用等局域因素的影响, 还受到地史过程、物种形成等区域过程的影响(Ricklefs, 1987; Eriksson, 1993; Zobel, 2001; 方精云等, 2009)。由于在区域过程的影响下, 不同的群落的物种库是不同的, 我们不能简单地从不同历史背景 and 不同气候条件下的群落中获得环境对谱系影响的相同规律。例如, 过去的地质历史事件(如冰期)可能会导致研究群落所在区域内适应低温的物种为某单一类群的物种, 从而产生高海拔低温地区的群落谱系聚集, 但是没有受到冰期影响的群落很可能就不会出现这种情况。

集合群落(metacommunity)是指具有潜在相互作用的物种相关联的一系列小格局群落(Leibold *et al.*, 2004)。这类群落往往种库资源一致, 却包含了不同环境变量下的群落。因此, 将群落谱系结构研究推广到集合群落水平, 在相同物种库构建谱系树下比较不同群落的结构, 排除了物种库的空间尺度对谱系结构的影响, 将可以更加准确地了解环境梯度对群落构建的影响(Pillar & Duarte, 2010)。另外, Graham和Fine(2008)还将传统的 β 多样性和群落谱系学整合, 提出了谱系 β 多样性(phylobetadiversity), 通过测量多个群落的谱系距离, 结合环境梯度分析或生态位模型等, 从局域过程和区域过程两方面共同揭示现有生物多样性格局。因此, 分析环境因素对谱系结构的影响, 要特别注意大尺度下区域物种库的影响。我们需要先消除种库效应, 或者直接选择种库一致的群落进行研究, 寻找引起选择作用加强的关键环境因子。

4 群落谱系与其他群落生态学机制

关于群落构建成因的理论和假说非常多, 分析群落谱系还有助于探讨其他群落生态学机制。中性理论所认为的群落构建是在随机作用下等价个体的随机生态漂变过程(Hubbell, 2001), 而谱系结构研究的零假设是指研究群落由从物种库随机选取的同实际物种数目相等的物种构成, 类似中性理论的内涵: 群落内物种组成是随机构建的。而在生态

位保守假说的前提下,谱系聚集或者发散揭示的生境过滤或者竞争排斥作用则强调了物种的非等价性,承认了生态位理论。所以群落谱系结构为验证中性理论,甚至为解决两个理论之争议提供了一个新的途径(Cavender-Bares *et al.*, 2009b)。但在实际应用中需要注意,谱系随机可能是生境过滤和竞争排斥的中和产物(Mayfield & Levine, 2010),因此不能简单地将谱系随机确认为中性理论,而应该考虑环境因素等作进一步细致分析。

密度制约假说认为生物在种群密度较高的生境中存活率较低。以往研究常常集中于目标物种的种群动态,但是其邻体并不只是同种个体,特别是在热带雨林地区,聚集程度最高的物种,其最近邻体常常是其他物种(祝燕等, 2009)。将谱系关系引入种群动态研究,可以分析亲缘距离不同的其他物种对研究物种种群的影响。Webb等(2006)研究了婆罗洲热带雨林,发现提高邻体的谱系多样性能降低幼苗的死亡率,说明密度制约也会发生在近缘种之间。

外界干扰作用会直接影响群落动态,因此平行比较物种库一致的群落谱系结构,有助于了解干扰作用对群落影响的后果。Verdu和Pausas(2007)以及Ojeda等(2010)研究地中海植物群落发现,野火发生频率高的植物群落内谱系聚集;相反,野火发生频率低的群落中大多谱系发散。这说明火的干扰会影响群落谱系结构,或者说火是构建地中海植物群落的关键进化驱动力和重要环境因素。Lessard等(2009)研究发现,没有被入侵的本地蚂蚁群落表现为谱系发散,入侵后的群落转为谱系聚集,说明生物入侵导致生境对物种的选择作用加强。另外,Dinnage(2009)也发现没受到干扰作用的撂荒地内,植物群落没有显著谱系结构,但是近期受到人为干扰的撂荒地,群落谱系结构表现为更加聚集。

从以上的研究结果我们发现,尽管各种干扰形式不同,但是对群落谱系结构的作用结果是一致的,即都会导致群落谱系聚集,其可能原因是相同的物种对干扰的敏感度相似,干扰作为一种环境过滤器,可引起群落形成显著谱系结构(Helmus *et al.*, 2010)。

5 结语与展望

5.1 基于生态特征、环境变量和谱系结构的共同分析,深入探讨群落构建成因

群落谱系结构研究对了解群落构建、群落动态

有着重要作用,将会成为群落生态学中一项重要手段。由于谱系结构受到尺度、生态特征以及环境因子等的影响,我们不能盲目地从谱系结构结果来判断群落构建原因,而是需要全面考虑这几方面因素,共同揭示其成因(Pausas & Verdu, 2010)。例如,如果发现群落谱系聚集,应该尽量寻找导致这种结构的环境因子,测定适应该环境因子的植物功能性状是否保守进化,最后才能确定环境过滤作用的地位。值得注意的是,现有的森林大型固定样地的建立,为研究植物群落构建提供了非常好的平台,样地内环境因子和植物生态特征等基础资料已较为详实,而且长期的定位监测更利于从动态的角度了解群落构建(马克平, 2008; 叶万辉等, 2008)。因此,与生态特征、环境变量等相结合的群落谱系结构研究将会在大样地的平台下发挥重要的作用。

5.2 结合研究群落谱系结构和多种生态过程,正确分析群落构建成因

在生态位理论中,生境过滤和竞争排斥作用一直被认为是群落构建的两个重要因素,现有的研究主要用这两个生态过程来解释群落物种多样性格局。但是,其他生态过程也会影响群落构建,如生物之间捕食作用、促进作用、互利共生等,尤其捕食作用可能是物种生存于某一群落的第二层过滤筛(Pausas & Verdu, 2010)。一些研究已经发现,捕食者相似度和被捕食者的谱系距离之间存在着显著的负相关关系,即随着植物谱系距离的增大,同时被一种病原体侵染或同一类昆虫捕食的可能性变小(Weiblen *et al.*, 2006; Gilbert & Webb, 2007)。另外,周围物种的改变,特别是生物入侵,也可能成为一种过滤器,引起群落谱系结构的改变(Lessard *et al.*, 2009)。因此,通过群落谱系结构判断群落构建原因,不应仅仅考虑竞争排斥和生境过滤作用,还需要分析其他生态过程。为了避免各种复杂因素的影响,适当地进行一些生态控制实验,来确认群落构建的关键因素将是以后的重要方向,例如可通过控制性地增加湿度、降低光照、改变土壤营养等来确认生境对群落的影响(Pausas & Verdu, 2010)。

现有的谱系结构研究主要是针对一个群落,侧重从小尺度上(群落的微环境或者群落内部物种间相互作用等)来分析其群落构建成因。但是进化常发生在大的空间和时间尺度上,大尺度生态过程(物种形成等)也会影响群落物种多样性,特别是物种

库的大小对其有着直接的限制作用(Eriksson, 1993)。很多研究已经发现在区域尺度上生物多样性本身有很大的差异, 甚至呈现出随纬度增大, 物种多样性降低的格局(Molles, 2008)。因此, 今后的研究还需要增加多个群落的谱系结构分析, 这样不仅为小尺度群落里物种多样性的维持机制提供更为准确的解释, 而且有助于揭示现有区域尺度上的物种多样性格局。

5.3 群落谱系结构的研究方法和手段的进一步完善

群落谱系结构研究中, 首先需要建立一个超级谱系树, 因而谱系树的准确程度关系着下一步的结果。植物群落内物种系统发育关系主要是基于APG分类系统(Angiosperm Phylogeny Group)(APGIII, 2009), 通过在Phyloomatic程序中输入物种名录来获得(如Kembel & Hubbell, 2006; Letcher, 2010)。但是该方法存在一些弊端: 对物种的分辨率不高, 往往只解决到属的水平(Kress *et al.*, 2009); 所含信息不完整, 只包含了被子植物的信息。随着测序技术的成熟和测序费用的降低, 分辨率高的DNA条形码技术逐渐受到大家的青睐。它可以提高和改善解析谱系树末端分支的能力, 同时增加了拒绝零假设的统计能力(Kress *et al.*, 2009), 比APG方法获得的谱系树更加准确(详见本期裴男才等(2011)关于植物DNA条形码的介绍)。但是, DNA条形码识别物种仍无法达到100%的效果。今后的研究应该首先通过选择合适的基因片段建立系统树, 然后通过生态特征来校正系统树, 这样才能更加准确地反映物种间的亲缘距离(Grandcolas *et al.*, 2001), 便于下一步的研究。

获得谱系树后, 统计方法的选择尤为重要。目前检测群落内物种亲缘关系最为常用的指数是Webb(2000)提出的NRI和NTI。但是这两个指数并不完美, 例如NTI对检测竞争具有更大的统计能力, 而NRI对检测环境过滤更为有效(Swenson *et al.*, 2007)。另外, 零模型的建立对统计结果具有比较重要的作用, 然而现有的零模型还没有考虑全面, 一个更逼真的模型应该是考虑群落中的物种丰富度, 且将进化特征和群落结合起来(Kraft *et al.*, 2007)。因此, 将来需要更多的研究来验证这些指数的准确性并寻找更加合理的模型, 增加统计分析和解决问题的能力。

总之, 由于谱系结构研究刚刚开展起来, 在方

法和手段上还有一些不足, 需要进一步的修正和完善。

5.4 利用谱系结构研究对群落演化趋势进行预测

群落谱系结构研究将进化和生态学联系起来, 是从进化的角度研究群落内物种组成的历史和起源, 分析群落构建的原因。通过了解群落构建的规律, 将有可能利用现有的条件预测群落将来的动态变化, 如受到干扰后群落内物种组成的改变等。特别是随着全球变化(包括生境退化、生物入侵、气候变化等)速度的加快, 了解群落的响应和动态显得至关重要(Cavender-Bares & Pahlich, 2009)。

此外, 了解群落内不同营养级的谱系结构之间的相关性, 就可以通过一个营养级群落的大小来预测另一个营养级群落的动态变化。特别是了解植物与病原体之间的关系, 将有助于预测病原体的危害范围(Cavender-Bares *et al.*, 2009a), 这在实际应用中具有重要意义。

由此可见, 群落谱系结构研究不仅能够通过了解群落现状来推测其形成的历史原因, 还可能通过现状推测群落以后的发展方向, 该研究将会成为群落生态学研究的一个重要手段。

参考文献

- APG III (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **161**, 105–121.
- Barberan A, Casamayor EO (2010) Global phylogenetic community structure and β -diversity patterns in surface bacterioplankton metacommunities. *Aquatic Microbial Ecology*, **59**, 1–10.
- Cavender-Bares J, Ackerly DD, Baum DA, Bazzaz FA (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, **163**, 823–843.
- Cavender-Bares J, Izzo A, Robinson R, Lovelock CE (2009a) Changes in ectomycorrhizal community structure on two containerized oak hosts across an experimental hydrologic gradient. *Mycorrhiza*, **19**, 133–142.
- Cavender-Bares J, Keen A, Miles B (2006) Phylogenetic structure of floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, **87**, S109–S122.
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PVA, Kembel SW (2009b) The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, **12**, 693–715.
- Cavender-Bares J, Pahlich A (2009) Molecular, morphological and ecological niche differentiation of sympatric sister oak species, *Quercus virginiana* and *Q. geminata* (Fagaceae). *American Journal of Botany*, **96**, 1690–1702.

- Chazdon RL, Careaga S, Webb C, Vargas O (2003) Community and phylogenetic structure of reproductive traits of woody species in wet tropical forests. *Ecological Monographs*, **73**, 331–348.
- Darwin C (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. John Murray, London.
- Dinnage R (2009) Disturbance alters the phylogenetic composition and structure of plant communities in an old field system. *PloS ONE*, **4**, e7071.
- Elton C (1946) Competition and the structure of ecological communities. *Journal of Animal Ecology*, **15**, 54–68.
- Eriksson O (1993) The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos*, **68**, 371–374.
- Fang JY (方精云), Wang XP (王襄平), Tang ZY (唐志尧) (2009) Local and regional processes control species richness of plant communities: the species pool hypothesis. *Biodiversity Science* (生物多样性), **17**, 605–612. (in Chinese with English abstract)
- Fine PVA, Miller ZJ, Mesones I, Irazuzta S, Appel HM, Stevens MHH, Saaksjarvi I, Schultz JC, Coley PD (2006) The growth-defense trade-off and habitat specialization by plants in Amazonian forests. *Ecology*, **87**, S150–S162.
- Gilbert GS, Webb CO (2007) Phylogenetic signal in plant pathogen–host range. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **104**, 4979–4983.
- Goldberg DE, Miller TE (1990) Effects of different resource additions on species diversity in an annual plant community. *Ecology*, **71**, 213–225.
- Graham CH, Fine PVA (2008) Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecology Letters*, **11**, 1265–1277.
- Graham CH, Parra JL, Rahbek C, McGuire JA (2009) Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **106**, 19673–19678.
- Grandcolas P, Deleporte P, Desutter-Grandcolas L, Dauteron C (2001) Phylogenetics and ecology: as many characters as possible should be included in the cladistic analysis. *Cladistics*, **17**, 104–110.
- Helmus MR, Keller W, Paterson MJ, Yan ND, Cannon CH, Rusak JA (2010) Communities contain closely related species during ecosystem disturbance. *Ecology Letters*, **13**, 162–174.
- Huang JX (黄建雄), Zheng FY (郑凤英), Mi XC (米湘成) (2010) Influence of environmental factors on phylogenetic structure at multiple spatial scales in an evergreen broad-leaved forest of China. *Chinese Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), **34**, 309–315. (in Chinese with English abstract)
- Hubbell SP (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Kemmel SW, Hubbell SP (2006) The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, **87**, S86–S99.
- Kraft NJB, Cornwell WK, Webb CO, Ackerly DD (2007) Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. *The American Naturalist*, **170**, 271–283.
- Kress WJ, Erickson DL, Jones FA, Swenson NG, Perez R, Sanjurjo O, Bermingham E (2009) Plant DNA barcodes and a community phylogeny of a tropical forest dynamics plot in Panama. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **106**, 18621–18626.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601–613.
- Lessard JP, Fordyce JA, Gotelli NJ, Sanders NJ (2009) Invasive ants alter the phylogenetic structure of ant communities. *Ecology*, **90**, 2664–2669.
- Letcher SG (2010) Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **277**, 97–104.
- Losos JB, Leal M, Glor RE, de Queiroz K, Hertz PE, Schettino LR, Lara AC, Jackman TR, Larson A (2003) Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community. *Nature*, **424**, 542–545.
- Loya Y (1972) Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea. *Marine Biology*, **13**, 100–123.
- Ma KP (马克平) (2008) Large scale permanent plots: important platform for long term research on biodiversity in forest ecosystem. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), **32**, 237. (in Chinese)
- Mayfield MM, Levine JM (2010) Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, **13**, 1085–1093.
- Molles MC (2008) *Ecology: Concepts and Applications*. McGraw-Hill, New York.
- Monk CD, Child GI, Nicholson SA (1969) Species diversity of a stratified oak-hickory community. *Ecology*, **50**, 468–470.
- Moreau RE (1948) Ecological isolation in a rich tropical avifauna. *Journal of Animal Ecology*, **17**, 113–126.
- Ojeda F, Pausas JG, Verdu M (2010) Soil shapes community structure through fire. *Oecologia*, **163**, 729–735.
- Pausas JG, Verdu M (2010) The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities. *BioScience*, **60**, 614–625.
- Pei NC (裴男才), Zhang JL (张金龙), Mi XC (米湘成), Ge XJ (葛学军) (2011) Plant DNA barcodes promote the development of phylogenetic community ecology. *Biodiversity Science* (生物多样性), **19**, 284–294. (in Chinese with English abstract)
- Peterson AT, Soberon J, Sanchez-Cordero V (1999) Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, **285**, 1265–1267.
- Pillar VD, Duarte LDS (2010) A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. *Ecology Letters*, **13**, 587–596.

- Prinzing A, Durka W, Klotz S, Brandl R (2001) The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **268**, 2383–2389.
- Ricklefs RE (1987) Community diversity: relative roles of local and regional process. *Science*, **235**, 167–171.
- Silva IA, Batalha MA (2009) Phylogenetic overdispersion of plant species in southern Brazilian savannas. *Brazilian Journal of Biology*, **69**, 845–851.
- Silvertown J, Dodd M, Gowing D, Lawson C, McConway K (2006a) Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity. *Ecology*, **87**, S39–S49.
- Silvertown J, McConway K, Gowing D, Dodd M, Fay MF, Joseph JA, Dolphin K (2006b) Absence of phylogenetic signal in the niche structure of meadow plant communities. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 39–44.
- Simberloff DS (1970) Taxonomic diversity of island biotas. *Evolution*, **24**, 23–47.
- Slingsby JA, Verboom GA (2006) Phylogenetic relatedness limits co-occurrence at fine spatial scales: evidence from the schoenoid sedges (Cyperaceae: Schoeneae) of the Cape Floristic Region, South Africa. *The American Naturalist*, **168**, 14–27.
- Swenson NG, Enquist BJ, Pither J, Thompson J, Zimmerman JK (2006) The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, **87**, 2418–2424.
- Swenson NG, Enquist BJ, Thompson J, Zimmerman JK (2007) The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, **88**, 1770–1780.
- Tunncliffe V (1981) High species diversity and abundance of the epibenthic community in an oxygen-deficient basin. *Nature*, **294**, 354–356.
- Vamosi SM, Heard SB, Vamosi JC, Webb CO (2009) Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Molecular Ecology*, **18**, 572–592.
- Verdu M, Pausas JG (2007) Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities. *Journal of Ecology*, **95**, 1316–1323.
- Webb CO (2000) Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, **156**, 145–155.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 475–505.
- Webb CO, Gilbert GS, Donoghue MJ (2006) Phylodiversity-dependent seedling mortality, size structure, and disease in a bornean rain forest. *Ecology*, **87**, S123–S131.
- Weiblen GD, Webb CO, Novotny V, Basset Y, Miller SE (2006) Phylogenetic dispersion of host use in a tropical insect herbivore community. *Ecology*, **87**, S62–S75.
- Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP, Anacker BL, Buckley LB, Cornell HV, Damschen EI, Davies TJ, Grytnes JA, Harrison SP, Hawkins BA, Holt RD, McCain CM, Stephens PR (2010) Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, **13**, 1310–1324.
- Wiens JJ, Graham CH (2005) Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **36**, 519–539.
- Willis CG, Halina M, Lehman C, Reich PB, Keen A, McCarthy S, Cavender-Bares J (2010) Phylogenetic community structure in Minnesota oak savanna is influenced by spatial extent and environmental variation. *Ecography*, **33**, 565–577.
- Ye WH (叶万辉), Cao HL (曹洪麟), Huang ZL (黄忠良), Lian JY (练琚愉), Wang ZG (王志高), Li L (李林), Wei SG (魏识广), Wang ZM (王章明) (2008) Community structure of a 20 hm² lower subtropical evergreen broadleaved forest plot in Dinghushan, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), **32**, 274–286. (in Chinese with English abstract)
- Zhu Y (祝燕), Mi XC (米湘成), Ma KP (马克平) (2009) A mechanism of plant species coexistence: the negative density-dependent hypothesis. *Biodiversity Science* (生物多样性), **17**, 594–604. (in Chinese with English abstract)
- Zobel K (2001) On the species-pool hypothesis and on the quasi-neutral concept of plant community diversity. *Folia Geobotanica*, **36**, 3–8.

(责任编辑: 葛学军 责任编辑: 时意专)