

后河自然保护区珍稀植物群落谱系结构的时空变化

张奎汉^{1,2}, 鲍大川¹, 郭屹立^{1,2}, 卢志军¹, 黄汉东¹, 江明喜^{1*}

(1.中国科学院水生植物与流域生态重点实验室,中国科学院武汉植物园,武汉 430074; 2.中国科学院大学,北京 100049)

摘要:群落中所有物种对的亲缘关系程度构成群落的谱系结构。研究群落的谱系结构可以有效地揭示环境过滤、竞争排斥、中性过程三大生态过程对群落构建的相对重要性。本文以湖北后河自然保护区 1 hm² 固定样地的珍稀植物群落为研究对象,分别研究了 5 m×5 m、10 m×10 m、20 m×20 m、30 m×30 m、40 m×40 m、50 m×50 m 6 个空间尺度和在 10 m×10 m、20 m×20 m、30 m×30 m、40 m×40 m、50 m×50 m 5 个空间尺度下 5 cm≤DBH<10 cm、10 cm≤DBH<15 cm、15 cm≤DBH<20 cm、DBH≥20 cm 4 个径级对亚热带常绿阔叶混交林群落谱系结构的影响。结果发现:随着空间尺度的增加,谱系结构逐渐趋向聚集。随着径级的增大,群落谱系聚集程度越来越小。但当 DBH≥20 cm 时,群落谱系聚集度较高。在 25 m² 的尺度上群落谱系结构表现为随机,而在 100 m² 及更大的尺度上群落谱系结构都表现为聚集,说明在亚热带常绿阔叶落叶混交林的群落构建过程中,小尺度上中性过程可能起主导作用,而大尺度上生态位过程可能更重要。

关键词:谱系结构;群落构建;珍稀植物群落;空间尺度;径级

中图分类号: Q948.15

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2013)05-0454-07

Phylogenetic Structure of a Rare Plant Community in Houhe Nature Reserve over Time and Space

ZHANG Kui-Han^{1,2}, BAO Da-Chuan¹, GUO Yi-Li^{1,2}, LU Zhi-Jun¹,
HUANG Han-Dong¹, JIANG Ming-Xi^{1*}

(1. Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The phylogenetic structure of a community is composed of all genetic relationships between species across the community. Understanding the phylogenetic structure of a community will help reveal the relative importance of habitat filtering, competitive exclusion and the stochastic processes constructing the community. We studied a rare plant community in a 1 hm² permanent plot in Houhe Nature Reserve, Hubei Province. We examined the effects of spatial scales (5 m×5 m, 10 m×10 m, 20 m×20 m, 30 m×30 m, 40 m×40 m, and 50 m×50 m) and DBH classes (5 cm≤DBH<10 cm, 10 cm≤DBH<15cm, 15 cm≤DBH<20 cm, and DBH≥20 cm) at spatial scales (10 m×10 m, 20 m×20 m, 30 m×30 m, 40 m×40 m, and 50 m×50 m) on phylogenetic structure of the community in a subtropical evergreen and deciduous broadleaf mixed forest. The results demonstrated that, with increasing spatial scale, the phylogenetic structure tended to cluster. The degree of phylogenetic clustering decreased with increasing DBH classes. However, the degree of phylogenetic clustering was very high at the scale of DBH≥20 cm. The phylogenetic structures of the communities were random at the scale of 25 m² and clustered at scales of 100 m² and larger, indicating that neutrality may play a

收稿日期: 2013-03-27, 修回日期: 2013-05-25。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31070465)。

作者简介: 张奎汉(1987-), 男, 硕士研究生, 主要研究方向为植被生态学。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: mxjiang@wbpcas.cn)。

leading role at small scales and niche processes may be more important at large scales for community assembly in subtropical evergreen and deciduous broadleaf mixed forest in this case.

Key words: Phylogenetic structure; Community constructing; Rare plant community; Spatial scale; DBH classes

群落构建 (community assembly) 机制一直是群落生态学探讨的核心内容^[1]。进化和历史因素对群落现有的结构有着长期的影响, 分析群落中的物种进化关系对理解群落结构的形成具有重要意义^[2]。随着分子生物学对生物进化历史重建能力的提高, 使用 DNA 序列的进化关系可以比较准确地反映物种间的亲缘关系, 这样不仅可以更有效地衡量群落中物种的丰富度, 还可以更精确地计算群落中所有的不同物种间亲缘关系程度, 从而理解整个群落的系统发育结构, 即谱系结构 (phylogenetic structure)。通过分析群落的谱系结构可以有效地推测群落构建的主要生态过程^[3,4]。

在群落谱系结构的研究中, 通常有三种机制被用来解释形成群落现有谱系结构的成因: 竞争排斥 (competitive exclusion)、生境过滤 (habitat filtering)、中性过程 (neutrality)^[3,4]。一般来说, 物种亲缘关系越近, 生态特征越相似^[5]。一个群落中, 如果竞争排斥占主导, 生态特征相似的物种将会相互排斥, 很可能导致亲缘关系较远的物种共存, 即谱系发散 (phylogenetically overdispersed); 如果生境过滤占主导, 将会筛选生态特征相似的物种共存, 很可能导致亲缘关系较近的物种共存, 即谱系聚集 (phylogenetically clustered); 如果中性过程占主导, 物种的分布趋向随机, 则呈现谱系随机 (phylogenetically random)^[3]。因此, 群落谱系结构的研究为探索群落构建的机制提供了有效的研究方法, 有助于衡量生态位过程 (竞争排斥和生境过滤) 和中性过程对群落构建的相对重要性, 从而完善群落生态学理论。

目前, 群落谱系结构的研究多集中在热带雨林, 特别是 CTFS (center for tropical forest science) 在全球建立的森林动态样地开展了大量的研究^[6-10]。人们发现群落谱系结构因研究尺度不同而不同^[6-9]。Kembel 和 Hubbell^[6] 从 0.01 hm² 到 1 hm² 的尺度研究巴拿马热带雨林的谱系结构时,

发现随着空间尺度的增加, 谱系结构趋向于聚集。黄建雄等^[8] 研究古田山亚热带常绿阔叶林群落的谱系结构时, 发现随着空间尺度的增加, 群落谱系结构的聚集程度先增加后下降。Swenson 等^[9] 研究 5 个热带样地的谱系结构时, 发现随着径级的增大, 谱系结构越来越趋向发散。不同研究尺度下的群落谱系结构往往不同, 所反映出的群落构建机制存在差异。尽管用群落谱系结构的研究方法揭示群落构建的成因在 CTFS 热带样地得到了部分应用, 然而在其它地区, 由于数据的限制, 相关的研究还很少^[8]。

常绿落叶阔叶混交林在我国亚热带地区有较广泛的分布, 物种种类组成复杂, 是亚热带北部典型的植被类型之一^[11]。在该植被类型中生长发育的珍稀植物群落更是群落生态学家们感兴趣的研究对象。对其研究主要涉及其群落结构^[12-14]、叶片功能特征^[15]等, 但从谱系结构方面研究珍稀植物群落结构尚未见报道。群落谱系结构的方法, 在研究群落结构问题上, 检测手段更精确, 可弥补以往单一研究方法的不足^[16]。

本研究以后河国家级自然保护区的核心区杨家河内 1 hm² 永久固定样地珍稀植物群落数据为基础, 旨在通过分析不同空间尺度下和不同时间尺度 (径级) 下的群落谱系结构, 来推测各尺度下的不同生态学过程 (竞争排斥, 生境过滤, 中性过程) 对群落构建的相对重要性, 探讨亚热带山地珍稀植物群落的维持机制。

1 样地概况

研究区域位于湖北省西南部五峰后河国家级自然保护区 (30°02'45"~30°08'40"N, 110°29'25"~110°40'45"E) 内, 属武陵山东北段余脉的一部分, 地处中亚热带与北亚热带的过渡带, 全区皆山, 地形复杂。其气候特点是四季分明, 冬冷夏热, 雨热同季、暴雨甚多, 垂直气候带谱十分明显。年平均

气温 13.1℃, 年均降水量 1814 mm, 全年降水日数平均为 166 d^[17]。

本研究样地地处保护区核心区杨家河内, 垂直投影面积 1 hm² (100 m×100 m), 样地中心坐标为 30°04′28″N、110°32′37″E。阴坡, 西北向, 坡度 24°~69°, 局部达 80°, 海拔 1300 m 左右^[14]。土壤为山地黄棕壤^[14], 表层有大量砾石。样地内含大量珍稀植物, 如珙桐、水青树、金钱槭、白辛树、领春木等。

2 研究方法

2.1 样地设置与调查

为了长期对后河保护区珍稀植物群落的结构及其动态进行研究, 我们于 2001 年在保护区的核心区杨家河选定 1 hm² (100 m×100 m) 固定永久样地, 设置成 100 个 10 m×10 m 的样方。样地用森林罗盘仪和水准仪测距定位, 并在每个样方的四角设定水泥桩作为永久性的标志。2001 年 5–6 月, 对样地中所有胸径 (树高 1.3 m 处) ≥5 cm 的木本植物 (非竹藤) 编号, 挂牌作永久性标记并进行调查, 内容包括: 树名、胸径、树高、枝下高、冠幅、坐标等。2007 年 5–8 月进行复查: 对记录上找不到的树种标记为死亡, 对新增的胸径 ≥5 cm 的树种进行新的编号, 挂牌^[14]。本研究使用 2007 年的复查数据分析。

2.2 谱系树的构建

将样地中 73 个物种及其科属 (按照 APG III 系统) 信息输入植物谱系库软件 Phylomatic^[18] 中, 该软件以被子植物分类系统 III (APG III) 为基础数据, 自动输出由输入物种所构建的谱系树。使用软件 Phylocom^[19] 提供的算法 BLADJ, 利用分子及化石定年数据^[20], 计算出谱系树中的每一个分化节点发生的时间。该算法首先将已知分化时间的节点固定, 对所有未知节点采用平均的方法处理。这种方式获得的分枝长度代表连续两次物种分化间隔的时间 (以百万年为单位), 这比简单地将分枝长度设置为 1 包含更多的可靠数据, 因而结果将更加可靠。由于样地中物种隶属 34 科 54 属, 来源相对广泛, 所构建的谱系树足以区分群落之间的谱系结构^[21]。

2.3 谱系指数的选择

近年来广泛被使用的谱系指数是, 净谱系亲缘关系指数 (net relatedness index, *NRI*) 和净最近种间亲缘关系指数 (net nearest taxa index, *NTI*)^[3]。相对 *NTI* 来说, *NRI* 更加侧重从整体上反映研究群落的谱系结构^[9], 因此本文仅以 *NRI* 作分析。假定样地中调查到的所有物种组成一个局域物种库, 该指数首先计算出样方中所有物种对的平均谱系距离 *MPD* (mean phylogenetic distance), 保持物种数量与物种个体数不变, 将小样方中物种的种名从物种库中随机抽取 999 次, 从而获得该样方中物种在随机零模型下的 *MPD* 的分布, 最后利用随机分布结果将观察值标准化, 从而获得 *NRI*。其计算公式为^[19]:

$$NRI_{\text{sample}} = -1 \times \frac{MPD_{\text{sample}} - MPD_{\text{randsample}}}{SD(MPD_{\text{randsample}})}。$$

式中, *MPD*_{sample} 代表观察值, *MPD*_{randsample} 代表物种在谱系树上通过随机后获得的平均值, *SD* 为标准偏差。若 *NRI* > 0, 说明小样方的物种在谱系结构上聚集; 若 *NRI* < 0, 说明小样方的物种在谱系结构上发散; 若 *NRI* = 0, 说明小样方的物种在谱系结构上随机。

2.4 分析方法

本研究主要进行两种分析: (1) 分别计算所有的 5 m×5 m、10 m×10 m、20 m×20 m、30 m×30 m、40 m×40 m、50 m×50 m 6 个空间尺度 (网格法) 样方的 *NRI* 指数。分析过程中舍弃所含物种数在 2 种以下的样方。符合条件的每个空间尺度的样方数分别为 280、98、81、64、49、36。对每个空间尺度下的 *NRI* 值进行 *NRI* = 0 的 *t* 检验, 并按空间尺度梯度对结果进行单因素方差分析。(2) 对样地中的个体划分径级, 分 5 cm ≤ DBH < 10 cm、10 cm ≤ DBH < 15 cm、15 cm ≤ DBH < 20 cm、DBH ≥ 20 cm 4 个径级。首先, 计算出这 4 个径级总体上的 *NRI* 值。然后, 在 10 m×10 m、20 m×20 m、30 m×30 m、40 m×40 m、50 m×50 m 5 个空间尺度下 (此处排除 5 m×5 m 的空间尺度, 因为在该尺度下的每类径级物种数过少, 不便于数据分析), 分别计算出这 4 个径级下的 *NRI* 值; 并对其进行 *NRI* = 0 的 *t* 检验。统计分析用

R2.15.1^[22] 和 SPSS 18.0 完成, 作图用 Origin 8.6 完成。

3 结果分析

3.1 不同空间尺度下的群落谱系结构

研究发现 6 个尺度下的 *NRI* 平均值都大于零。*NRI* 平均值 = 0 的 *t* 检验结果表明: 对于 *NRI* 平均值 = 0 的假设, 5 m × 5 m 的尺度下不显著, 其他尺度下都达到了极显著的水平(表 1)。表明在 5 m × 5 m 的尺度下, 群落谱系结构为谱系随机; 在其他尺度上, 群落谱系结构为谱系聚集。

通过多重比较可以看出, 5 m × 5 m 和 10 m × 10 m 尺度下的群落谱系结构与其他尺度相比呈显著差异, 其他尺度下的群落谱系结构之间差异不明显(图 1)。

3.2 不同径级的群落谱系结构

总体上看, 随着径级的增大, 群落谱系结构越来越趋向发散。但当 DBH ≥ 20 cm 时, 群落谱系结构指数 *NRI* 最高, 谱系聚集程度最高(图 2)。

从不同空间尺度上来看, 10 m × 10 m 尺度下各个径级的群落谱系结构都为谱系随机, 20 m × 20 m 尺度下的 15 cm ≤ DBH < 20 cm 的群落谱系结构为谱系随机, 其他空间尺度下各径级的群落谱系结构为谱系聚集。随着径级的增大, *NRI* 值越来越小, 群落谱系结构越来越趋向发散, 但当 DBH ≥ 20 cm 时, *NRI* 值较大, 群落谱系结构聚集程度较高(图 3)。

4 讨论

空间尺度是影响群落谱系结构的重要参数。本

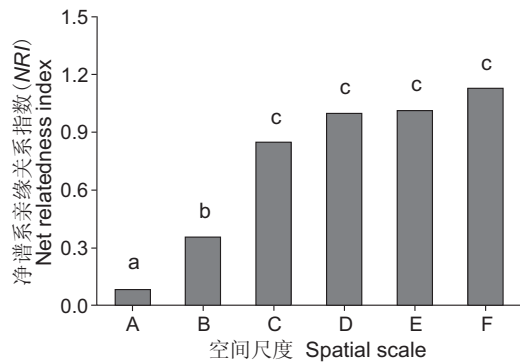
文研究表明, 在大于 100 m² 的尺度下, 群落谱系结构都是聚集的; 而且随着尺度的增加, 群落谱系聚集程度越来越高。Kembel 和 Hubbell 研究巴拿马样地的谱系结构时, 发现在 100 m² 及更大的空间尺度上群落谱系结构表现为聚集或随机^[6]。Swenson 等^[9] 研究 5 个样地的谱系结构时发现, 在小于 100 m² 的空间尺度上, 谱系发散更为常见; 在大于 100 m² 的空间尺度上, 谱系结构开始趋向聚集。黄健雄等^[8] 研究古田山不同尺度上(取样半径为 5、25、50、75、100 m) 群落谱系结构时, 发现这些尺度上的谱系结构都是聚集的, 可能是因为这些尺度都较大(>75 m²)^[23]。本文结果与此研究结论一致。随着空间尺度的增加群落谱系结构趋向聚集可能的原因是: 随着空间尺度的增大, 空间异质性越来越大, 生境过滤相比竞争排斥对群落构建发挥的作用越来越大, 而导致大尺度群落谱系结构越来越聚集^[23]。谱系结构随着空间尺度的变化并不是因为空间尺度本身的不同, 而是由于空间尺度变化所引起的环境梯度的变化^[24]。后河 1 hm² 固定样地坡度大, 砾石多, 可能导致很多尺度上群落空间异质性大而呈现谱系聚集^[23]。

时间尺度也是影响群落谱系结构的重要参数。本文通过对 5 个空间尺度下的不同径级群落的研究来间接地推测时间尺度对群落谱系结构的影响。结果发现在各个空间尺度下随着径级的增大, 群落谱系结构聚集程度越来越低(DBH ≥ 20 cm 时除外)。这与 Swenson 等^[9]、宋凯等^[25] 的研究结果类似, 即随着径级的增大, 群落谱系结构越来越趋向发散。可能的原因是: 小径级物种受扩散限制的影响同种物种聚集生长, 整体表现为谱系聚集; 随着物

表 1 六个空间尺度上的净谱系亲缘关系指数(*NRI*) 的分布情况及平均值=0 的 *t* 检验
Table 1 Distributions of Net Relatedness Index (*NRI*) values at six spatial scales and *t*-text of hypothesis that mean value of *NRI* is zero

尺度 Scale	平均值 Mean value of <i>NRI</i>	标准差 Standard deviation	<i>t</i>	<i>p</i>
5 m × 5 m	0.087818	1.0777168	1.364(df = 279)	0.174
10 m × 10 m	0.355920	1.2665042	2.782(df = 97)	0.006 **
20 m × 20 m	0.849504	1.2359752	6.186(df = 80)	<0.001 **
30 m × 30 m	0.997753	1.0834315	7.367(df = 63)	<0.001 **
40 m × 40 m	1.019512	0.8075494	8.837(df = 48)	<0.001 **
50 m × 50 m	1.129417	0.6847553	9.896(df = 35)	<0.001 **

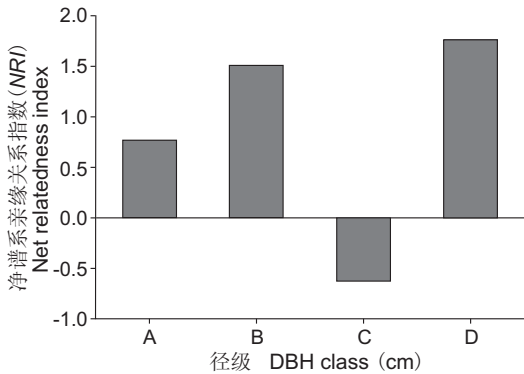
Note: **, *p* < 0.01.



图上方字母为 LSD 多重比较结果。A: 5 m×5 m; B: 10 m×10 m; C: 20 m×20 m; D: 30 m×30 m; E: 40 m×40 m; F: 50 m×50 m。
Letters of on bars are the results of LSD multiple comparison. A: 5 m×5 m; B: 10 m×10 m; C: 20 m×20 m; D: 30 m×30 m; E: 40 m×40 m; F: 50 m×50 m.

图 1 不同空间尺度下群落的净谱系亲缘关系指数 (NRI) 的平均值

Fig. 1 Mean value of Net Relatedness Index (NRI) of communities at different spatial scales



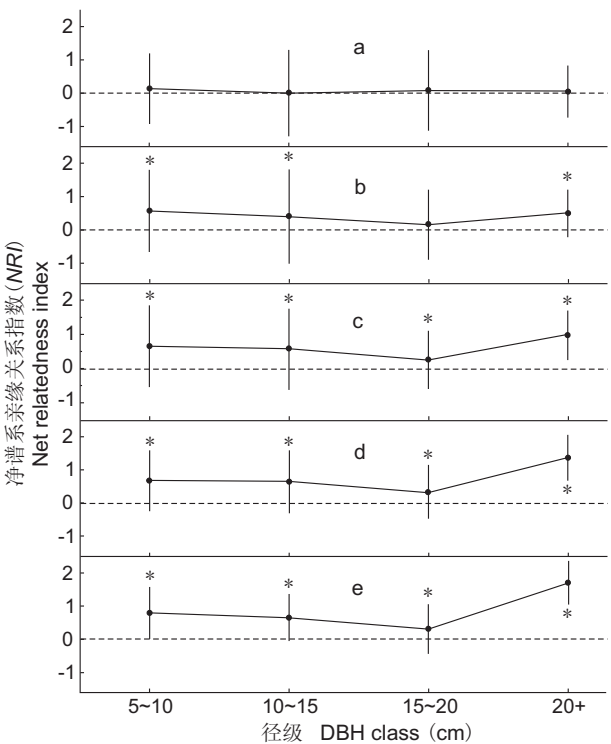
A: 5 cm ≤ DBH < 10 cm; B: 10 cm ≤ DBH < 15 cm; C: 15 cm ≤ DBH < 20 cm; D: DBH ≥ 20 cm.

图 2 不同径级群落总体上的净亲缘谱系关系指数 (NRI)

Fig. 2 Overall Net Relatedness Index (NRI) of communities of different DBH classes

种径级的增大，同种物种之间的竞争排斥作用增大，共存的同种或亲缘关系较近的物种的地理距离越来越大，整体上表现为谱系发散^[23]。但当 DBH≥20 cm 时，群落谱系结构聚集程度较高，这是因为此类胸径的物种在群落中比较单一（个体数在前 7 位的物种数仅占 19.4%，个体数却占了 61.1%）。

本研究在 100 m² 及更大的尺度上群落谱系结构均表现为聚集，说明在较大尺度（≥100 m²）上，生态位过程相对于中性过程在亚热带常绿阔叶



a: 10 m×10 m; b: 20 m×20 m; c: 30 m×30 m; d: 40 m×40 m; e: 50 m×50 m. *: $p < 0.05$.

图 3 不同空间尺度下不同径级群落的净谱系亲缘关系指数 (NRI) 分布情况

Fig. 3 Distributions of Net Relatedness Index (NRI) values of different DBH classes at different spatial scales

林珍稀植物群落的构建过程中更重要。而在亚热带另一植被类型常绿阔叶林（古田山样地）的群落谱系结构研究中，也发现在>75 m² 的尺度上，群落谱系结构呈现聚集^[8]。然而本研究在 25 m² 的小尺度上，群落谱系结构整体上表现为随机，可能由于中性过程占主导，也可能是竞争排斥和生境过滤的中和产物^[26]，需考虑环境因子做进一步的分析。由此推测，在亚热带森林植物群落的构建中，小尺度上中性过程可能起主导作用，而大尺度上生态位过程可能更重要。

通过物种间亲缘关系来研究群落构建机制的谱系结构的研究方法越来越被广泛应用。一方面由于随着分子生物学对生物进化历史重建能力的提高，使用 DNA 序列的进化关系可以比较准确地计算出物种间的进化距离，相配套的生成进化树的 Phylo-matic 软件也有了发展和及时的更新；另一方面由于净谱系亲缘关系指数 (NRI) 的设计相对合理^[8]，计算该指数的 R 软件 picante 程序包和 Phylocom

软件也提供了有力的支持。相信群落谱系结构研究方法将会随着分子生物学对生物进化历史重建工作的进一步开展^[27,28]和相关软件的更新而日趋完善,成为研究群落生态学的重要方法,越来越为大家所应用而解释更多的生态学现象,更好地揭示生态学规律。

现有的谱系结构方面的研究主要用环境过滤,竞争排斥和中性过程来解释生物多样性的格局,但是,其他生态过程也会影响群落的构建,如捕食作用、促进作用、互利共生等^[23]。一些研究已经发现,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^[29,30]。因此,通过群落谱系结构的方法判断群落构建成因,以后需要更全面地考虑各种生态过程的影响。

参考文献:

- [1] Wright S J. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence [J]. *Oecologia*, 2002, 130: 1–14.
- [2] Losos J B. Phylogenetic perspectives on community ecology [J]. *Ecology*, 1996, 77: 1344–1354.
- [3] Webb C O, Ackerly D D, McPeck M A, Donoghue M J. Phylogenies and community ecology [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 2002, 33: 475–505.
- [4] Kraft N J B, Cornwell W K, Webb C O. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities [J]. *Am Nat*, 2007, 170: 271–283.
- [5] Burns J H, Strauss S Y. More closely related species are more ecologically similar in an experimental test [J]. *PNAS*, 2011, 108: 5302–5307.
- [6] Kembel S W, Hubbell S P. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community [J]. *Ecology*, 2006, 87: S86–S99.
- [7] Cavender-Bares J, Adrienne K, Brianna M. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale [J]. *Ecology*, 2006, 87: S109–S122.
- [8] 黄建雄, 郑凤英, 米湘成. 不同尺度上环境因子对常绿阔叶林群落的谱系结构的影响 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34: 309–315.
- [9] Swenson N G, Enquist B J, Thompson J, Zimmerman J K. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities [J]. *Ecology*, 2007, 88: 1770–1780.
- [10] Webb C O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities an example for rain forest trees [J]. *Am Nat*, 2000, 156: 145–155.
- [11] 吴征镒. 中国植被 [M]. 北京: 科学出版社, 1980: 279–280.
- [12] 田玉强, 李新, 江明喜. 后河自然保护区珍稀濒危植物群落乔木层结构特征 [J]. *武汉植物学研究*, 2002, 20: 443–448.
- [13] 党海山, 江明喜, 田玉强, 黄汉东, 金霞. 后河自然保护区珍稀植物群落主要种群结构及分布格局研究 [J]. *应用生态学报*, 2004, 15: 2206–2210.
- [14] 周赛霞, 彭焱松, 黄汉东, 江明喜. 后河自然保护区珍稀植物群落主要树种 6 年动态变化 [J]. *武汉植物学研究*, 2010, 28: 315–323.
- [15] Liao J X, Chen J, Jiang M X, Huang H D. Leaf traits and persistence of relict and endangered tree species in a rare plant community [J]. *Funct Plant Biol*, 2012, 39: 512–518.
- [16] 裴男才, 张金龙, 米湘成, 葛学军. 植物 DNA 条形码促进系统发育群落生态学发展 [J]. *生物多样性*, 2011, 19: 284–294.
- [17] 宋朝枢, 刘胜祥. 湖北后河自然保护区科学考察集 [M]. 北京: 中国林业出版社, 1999: 1–199.
- [18] Webb C O, Donoghue M J. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics [J]. *Mol Ecol Notes*, 2005, 5: 181–183.
- [19] Webb C O, Ackerly D D, Kembel S. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and character evolution (with phylomatic and ecovolve) -user's manual Version 4.1 [EB/OL]. <http://phylodiversity.net/phylocom/>, 2009.
- [20] Wikström N, Savolainen V, Chase M W. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree [J]. *Proc R Soc Lond B*, 2001, 268: 2211–2220.
- [21] Webb C O, Cannon C H, Davies S J. Ecological organization, biogeography, and the phylogenetic structure of tropical forest tree communities [M]// Carson W P, Schnitzer S A eds. *Tropical Forest Community Ecology*. Oxford: Wiley Blackwell, 2008.
- [22] R Development Core Team. R: A language and

- environment for statistical computing, Vienna, Austria [EB/OL]. <http://www.R-project.org>, 2012.
- [23] 牛红玉, 王峥峰, 练琚愉, 叶万辉, 沈浩. 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[J]. 生物多样性, 2011, 19: 275–283.
- [24] Willis C G, Halina M, Lehman C, Reich P B, Keen A, McCarthy S, Cavender-Bares J. Phylogenetic community structure in Minnesota oak savanna is influenced by spatial extent and environmental variation[J]. *Ecography*, 2010, 33: 565–577.
- [25] 宋凯, 米湘成, 贾琪, 任海保, Bebbier D, 马克平. 不同程度人为干扰对古田山森林群落谱系结构的影响[J]. 生物多样性, 2011, 19: 190–196.
- [26] Mayfield M M, Levine J M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities[J]. *Ecol Lett*, 2010, 13: 1085–1093.
- [27] Kress W J, Erickson D L, Jones F A, Swenson N G, Perez R, Sanjurjo O, Bermingham E. Plant DNA barcodes and a community phylogeny of a tropical forest dynamics plot in Panama [J]. *PNAS*, 2009, 106: 18621–18626.
- [28] Pei N, Lian J Y, Erickson D L, Swenson N G, Kress W J, Ye W H, Ge X J. Exploring Tree-Habitat Associations in a Chinese Subtropical Forest Plot Using a Molecular Phylogeny Generated from DNA Barcode Loci[J]. *PLoS ONE*, 2011, 6: e21273.
- [29] Gilbert G S, Webb C O. Phylogenetic signal in plant pathogen-host range [J]. *PNAS*, 2007, 104: 4979–4983.
- [30] Weiblen G D, Webb C O, Novotny V, Basset Y, Miller S E. Phylogenetic dispersion of host use in a tropical insect herbivore community[J]. *Ecology*, 2006, 87: S62–S75.

(责任编辑: 张平)