



山西霍山植物群落谱系结构的空间格局

姜晓燕¹, 梁林峰², 毕润成¹, 闫明^{1*}

(1 山西师范大学 生命科学学院, 山西临汾 041004; 2 山西省林业调查规划院, 太原 030012)

摘要:以山西霍山七里峪植物群落为研究对象, 用 R 语言分别对 9 个海拔梯度(1 200~2 000 m)、5 个空间尺度(100、400、900、1 600 和 2 500 m²)和 5 个空间尺度下划分的 6 个径级(I. DBH<5 cm、II. 5 cm≤DBH<10 cm、III. 10 cm≤DBH<15 cm、IV. 15 cm≤DBH<20 cm、V. 20 cm≤DBH<25 cm、VI. DBH≥25 cm)的植物群落谱系结构及其在不同研究方向上的变化规律进行分析, 探讨其群落构建成因。结果显示:(1)在所有海拔梯度上, 霍山七里峪植物群落都表现出一定的谱系结构, 在不同海拔梯度上, 群落谱系结构表现出一定的差异性, 且在中低海拔群落的谱系结构是发散的, 在较高海拔群落的谱系结构是聚集的。(2)5 个空间尺度下研究区植物群落都具有谱系结构, 且随着空间尺度的增加, 谱系聚集程度越来越大。(3)不同径级下的群落都有一定的谱系结构, 随着径级的增大, 谱系聚集程度逐渐降低, 趋向于发散结构, 但在 VI 径级时群落聚集程度较 IV、V 径级的高。研究表明, 山西霍山七里峪植物群落不同海拔梯度、不同空间尺度和不同径级下都表现出显著的谱系结构, 与中性理论所预测的谱系随机并不相符, 证明生态位理论在霍山植物群落构建过程中的作用更加重要。

关键词:霍山; 植物群落; 谱系结构; 空间格局

中图分类号: Q948.15⁺7 **文献标志码:** A

Spatial Pattern of Phylogenetic Structure of Plant Community in Shanxi Huoshan Mountain

JIANG Xiaoyan¹, LIANG Linfeng², BI Runcheng¹, YAN Ming^{1*}

(1 College of Life Sciences, Shanxi Normal University, Linfen, Shanxi 041004, China; 2 Shanxi Forest Inventory and Planning Institute, Taiyuan 030012, China)

Abstract: Qiliyu region is located between the eastern margin of the Lingkong mountain and northern margin of the Mianshan Mountain, and it shows distinct transitional vegetation types and high species richness. The phylogenetic structure of a community is composed of the genetic relationships between species across the community. Phylogenetic structure is a synthetical indicator reflecting community construction's three ecological processes which are habitat filtering, competitive exclusion and stochastic processes. Understanding of the phylogenetic structure of a community will provide new insights into the different ecological processes in constructing the community. Our objective was to examine the effect of spatial factor on phylogenetic structure and determine the relative importance of neutral theory and niche theory in building the plant community in Huoshan mountain. We compared the phylogenetic structure of the community along different altitude gradient using data from 1 200 to 2 000 m, and examined the effects of five spatial scales(100, 400, 900, 1 600 and 2 500 m²) and six DBH classes(I. DBH<5 cm, II. 5 cm≤DBH<10

收稿日期: 2016-09-10; 修改稿收到日期: 2016-11-02

基金项目: 国家自然科学基金(31270461); 山西师范大学校基金(ZR1211)

作者简介: 姜晓燕(1994—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事群落生态学研究。E-mail: 794746952@qq.com

* 通信作者: 闫明, 副教授, 硕士生导师, 主要从事植物生态学研究。E-mail: mycorrhiza@sina.com

cm,Ⅲ. 10 cm≤DBH<15 cm,Ⅳ. 15 cm≤DBH<20 cm,Ⅴ. 20 cm≤DBH<25 cm,Ⅵ. DBH≥25 cm) at five spatial scales on phylogenetic structure of the community in Qiliyu region. The results demonstrated that: (1) there were certain phylogenetic structure at all different altitudinal gradient. The phylogenetic structure of community was dispersed at middle-low altitude and clustered at higher altitude. (2) Communities were phylogenetically clustered at all spatial scales. With increasing spatial scale, the phylogenetic structure tended to cluster. (3) The effects of six DBH classes at five spatial scales on phylogenetic structure of the community were examined, which shows the result that the degree of phylogenetic clustering decreased with increasing DBH classes. However, the degree of phylogenetic clustering at the scale of DBH Ⅵ was higher than the Ⅳ and Ⅴ. It turns out from our research that the prediction of niche theory is more important than the prediction of neutral theory in building the plant community in Huoshan Mountain of Shanxi.

Key words: Huoshan mountain; plant community; phylogenetic structure; spatial pattern

群落构建研究对于解释现有物种共存和物种多样性的维持是至关重要的,因此一直是群落生态学研究中的重点内容^[1]。分析群落内物种间的亲缘关系可以反映现有群落形成的历史过程,更加全面的了解进化和生态学进程对群落结构形成的影响^[2]。随着分子系统学和谱系群落生态学的迅速发展,群落谱系结构正成为群落生态学研究中的热点内容^[3-4]。使用 DNA 序列进化关系表示物种间的亲缘关系,一方面可以有效衡量群落物种组成,另一方面可以分析群落的谱系结构^[5]。谱系结构在进化历史上反映了群落的物种组成^[6],通过对其充分的研究可以有效推测群落构建的主要生态过程,进而从全新的角度了解群落构建的成因^[7-8]。

谱系群落生态学中的一个基本内容就是群落的谱系结构^[9]。谱系结构分为 3 种基本形式:谱系聚集、谱系发散和谱系随机^[3]。物种的中性理论和生态位理论是解释群落现有谱系结构的 2 个主要理论^[10]。根据中性理论,由于随机的生态漂变,所有个体是没有差别的,群落是随机构建的,因而无谱系结构^[11]。根据生态位理论,生境过滤作用由于相似的生境特点将会筛选适应能力相似,亲缘关系近的物种共存,会产生谱系聚集的群落。而竞争排斥作用是生态位相似的物种会因为竞争相同的资源而互相排斥产生谱系发散的群落^[12]。因此,关于群落谱系结构的研究,有助于探讨中性理论和生态位理论在群落构建中的相对重要性。

在热带森林研究中,群落谱系结构在群落构建方面得到了广泛的应用^[6]。Kembel 等^[4]研究巴拿马样地植物群落谱系结构后,发现随着空间尺度的增大(100 m² 及更大的空间尺度),谱系结构会逐渐趋向于聚集。Silva 等^[13]的研究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。

Letcher^[14]研究了不同演替阶段下植物群落谱系结构时发现随着演替的深入,谱系结构更趋于发散,并且谱系发散更趋于大径级的群落。黄建雄等^[15]在研究谱系结构、环境因子及空间因子对群落动态变化的影响时发现,整体上空间因子是影响群落动态的主要因素。不同研究方向下的群落谱系结构不同,反映出群落构建机制存在一定的差异。鉴于上述情况,本研究对不同海拔梯度、不同空间尺度和不同径级下植物群落谱系结构的变化进行比较分析,以探讨在植物群落构建过程中,生态位理论和中性理论的相对重要性。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

研究样地位于霍山七里峪林场,属国家级森林公园,位于山西省霍州市境内,为太行山系中段山脉太岳山的主峰。地理位置 111°40′E~112°20′E,36°21′N~36°45′N,面积 2 039. 3 hm²,核心区 1 117. 9 hm²。其气候为暖温带季风气候,湿度和温度条件较好,地带性土壤以山地褐土为主,呈微酸性,肥力中等。年平均气温为 9. 3~12. 3 ℃;最冷月(1 月)平均气温为-3. 5~-4. 5 ℃;最热月(7 月)平均气温为 25. 1~26. 1 ℃;极端最低气温为-18~-34 ℃;极端最高气温为 39~40 ℃;热指数大约为 104~108 ℃;10 ℃以上积温为 3 000~4 000 ℃,无霜期 120~130 d,年降水量为 500~700 mm,在 7~9 月的降水量最多^[16]。霍山七里峪的地带性植被是暖温带落叶阔叶林,垂直分带较为明显,物种种类组成复杂^[17-18],秋季多阴雨天,冬季干冷是本区植被发育的限制条件。由于长期干扰破坏,原生植被已不复存在,现存植被为天然或人工次生类型^[19]。

七里峪林场境内植物资源丰富,种类较繁多,植

被地带性分布较为明显。境内乔木层的物种有辽东栎(*Quercus wutaishanica*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、白桦(*Betula platyphylla*)等,灌木层的有榛子(*Corylus heterophylla*)、土庄绣线菊(*Spiraea pubescens*)、黄刺玫(*Rosa hugonis*)等,草本层以羊胡子草(*Eriophorum vaginatum*)、野艾蒿(*Artemisia lavandulaefolia*)、唐松草(*Thalictrum aquilegifolium*)等为主^[20]。

1.2 取样方法

在霍山七里峪林场进行踏查,根据人为破坏、生境条件、群落组成等因素的不同选择较好的地段作为样地。采用系统取样的方法,从 1 200~2 000 m,海拔每升高 100 m 为一个梯度,在每个梯度上选择林相良好的典型地段设置样地,在每个样地做 4~6 个大小为 10 m×10 m 的乔木样方,在每个乔木样方内分别做 2 个 5 m×5 m 的灌木样方和 4 个 1 m×1 m 的草本样方,共调查乔木样方 48 个,灌木样方 96 个,草本样方 192 个。另外,在中海拔地段另选一块样地,利用网格法,设置 10 m×10 m 的样方 25 个,20 m×20 m 的样方 16 个,30 m×30 m 的样方 9 个,40 m×40 m 的样方 4 个,50 m×50 m 的样方 2 个;调查样地中所有胸径 1 cm 的个体,记录其树名、株数、胸径、树高、冠幅等。同时记录各样地的基本情况包括海拔、坡向和坡度等^[21]。

1.3 谱系树的构建

将所有样地中包含的所有 187 个物种及其科属信息输入植物谱系库软件 PhyloMatic^[22]中,软件以被子植物分类系统(APG)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^[23]提供的算法 BLADJ,利用分子及化石定年数据^[24],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 2 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。由于样地中的所有物种隶属 61 科 146 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^[25]。

1.4 谱系指数的选择

选择近年来广泛被使用的净谱系亲缘关系指数(net relatedness index, *NRI*)^[3]来代表群落谱系结构,和另一种谱系指数净最近种间亲缘关系指数(net nearest taxa index, *NTI*)^[3]相比,*NRI* 更加侧重从整体上反映研究群落的谱系结构^[26]。因此本

研究仅以 *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^[23]:

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

式中,*MPD*_{sample} 代表观察值,*MPD*_{rand sample} 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。

1.5 分析方法

本研究主要进行 3 种分析:(1)海拔梯度方向:根据沿海拔梯度所设置的样方,计算不同海拔梯度下群落的 *NRI* 值,并对不同海拔梯度的 *NRI* 值进行平均值(\overline{NRI})=0 的 *t* 检验。(2)空间尺度方向:划分 10 m×10 m、20 m×20 m、30 m×30 m、40 m×40 m 和 50 m×50 m 的 5 个空间尺度(网格法)的样方,计算不同空间尺度下群落的 *NRI* 值,并对每个空间尺度下的 *NRI* 值进行 \overline{NRI} =0 的 *t* 检验。(3)树种径级水平方向:对不同空间尺度下所有个体进行径级划分,分为 I 径级:DBH<5 cm,II 径级:5 cm≤DBH<10 cm,III 径级:10 cm≤DBH<15 cm,IV 径级:15 cm≤DBH<20 cm,V 径级:20 cm≤DBH<25 cm,VI 径级:DBH≥25 cm 的 6 个径级,首先计算出 6 个径级总体上的 *NRI* 值,然后在不同空间尺度下分别计算出不同径级 *NRI* 值。统计分析用 R 和 SPSS 完成,作图用 Origin 完成。

2 结果与分析

2.1 不同海拔梯度下群落谱系结构

沿海拔梯度所设置的 48 个样方中,共有 21 个(43.75%)样方的净谱系亲缘关系指数(*NRI*)大于 0,表明样方所在的小局域群落谱系结构是聚集的,有 27 个(56.25%)样方的净谱系亲缘关系指数(*NRI*)小于 0,则表明样方所在的小局域群落谱系结构是发散的。由表 1 可知,不同海拔梯度的 *NRI* 均值与 0 均具有显著性差异,均表现出一定的谱系结构。海拔 1 700 m~2 000 m 的 *NRI* 均值极显著

大于 0,表明植物群落谱系结构聚集,在其余海拔下的 *NRI* 均值极显著小于 0,说明植物群落谱系结构是发散的。同样由图 1 可知,谱系结构发散的样方主要集中在中低海拔(1 200~1 600 m)处,而谱系结构聚集的样方主要是在较高海拔(1 700~2 000 m)的地区。总体上,不同海拔梯度下群落的净谱系亲缘关系指数呈现出先下降后上升的趋势(图 1)。在海拔 1 500 m 处,谱系发散指数达到了最大值,竞争排斥作用最为激烈,在海拔 2 000 m 处,聚集指数达到了最大值,说明生境过滤对群落的影响达到了最大。

2.2 不同空间尺度下的群落谱系结构

分别计算 5 个不同空间尺度上 *NRI* 的平均值发现,*NRI* 所表示的谱系因子在 5 个不同尺度上都表现出平均值大于 0 的情况,对其进行 *t* 检验的结果表明:对于 $\overline{NRI}=0$ 的假设,在所有尺度上都达到了极显著水平(表 2),群落谱系结构表现为谱系聚集,而且在 5 个尺度上,*NRI* 平均值整体上呈现出增大的趋势,表明小样方的谱系结构是随着空间尺

度的增大,聚集程度是逐渐增加的。通过方差比较分析可知,10 m×10 m 尺度下的群落 *NRI* 与其他尺度相比有显著性差异,其他 4 个尺度下的群落谱系聚集程度较大,而且它们之间无显著差异(图 2)。

2.3 不同径级的群落谱系结构

分别计算 6 个径级群落总体 *NRI* 发现,群落谱

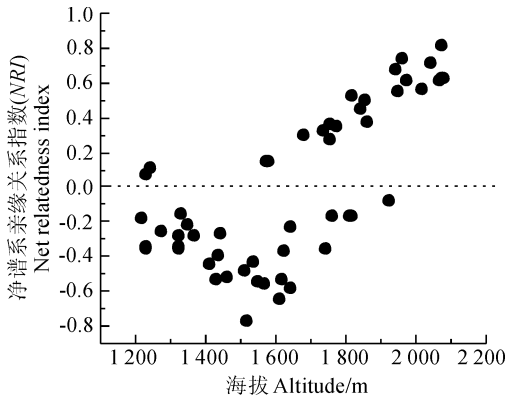


图 1 净谱系亲缘关系指数(*NRI*)与海拔梯度散点图
Fig. 1 Plot of *NRI* versus altitude

表 1 9 个海拔梯度上群落 *NRI* 分布及平均值为 0 的 *t* 检验

Table 1 Distributions of Net Relatedness Index (*NRI*) values at nine altitude gradients and t-test of hypothesis that mean of *NRI* is zero

海拔梯度 Altitude gradient/m	平均值 Mean of <i>NRI</i>	标准差 Standard deviation	<i>t</i>	<i>P</i>
1 200	−0.114 720	0.203 927	−1.258	0.01**
1 300	−0.248 620	0.754 288	−7.370	0.01**
1 400	−0.423 060	0.111 646	−8.473	0.01**
1 500	−0.432 767	0.310 139	−3.418	0.01**
1 600	−0.431 933	0.282 169	−3.793	0.01**
1 700	0.249 717	0.267 429	2.287	0.01**
1 800	0.355 100	0.269 207	2.950	0.01**
1 900	0.508 580	0.334 413	3.401	0.01**
2 000	0.676 680	0.100 931	14.991	0.001***

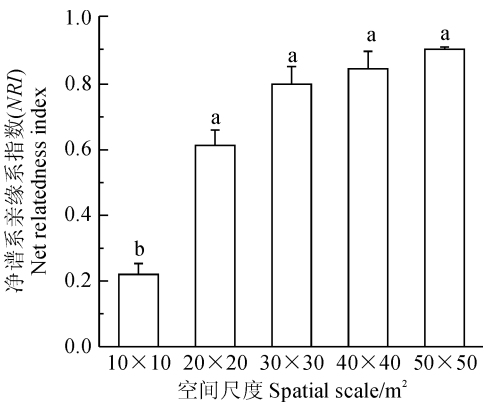
Note: ** $P<0.01$, *** $P<0.001$

表 2 5 个空间尺度上群落 *NRI* 分布及平均值为 0 的 *t* 检验

Table 2 Distributions of Net Relatedness Index (*NRI*) values at five spatial scales and t-Test of hypothesis that mean of *NRI* is zero

尺度 Scale	平均值 Mean of <i>NRI</i>	标准差 Standard deviation	<i>t</i>	<i>P</i>
10 m×10 m	0.217 957	0.355 772	3.063	0.01**
20 m×20 m	0.612 611	0.463 153	5.291	0.001***
30 m×30 m	0.798 808	0.528 192	8.370	0.001***
40 m×40 m	0.845 855	0.496 268	14.089	0.001***
50 m×50 m	0.906 382	0.051 173	25.485	0.01**

Note: ** $P<0.01$, *** $P<0.001$

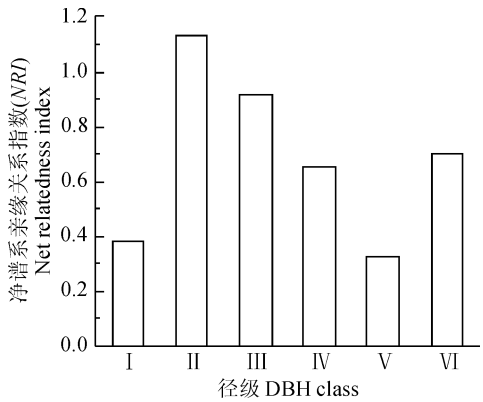


不同小写字母表示 0.05 水平差异显著

图 2 不同空间尺度下群落 NRI 的平均值

The normal letters mean significant difference at 0.05 level

Fig. 2 Mean of NRI of communities at different spatial scales



I. DBH<5 cm; II. 5 cm≤DBH<10 cm; III. 10 cm≤DBH<15 cm; IV. 15 cm≤DBH<20 cm; V. 20 cm≤DBH<25 cm; VI. DBH≥25 cm; 下同. The same as below

图 3 不同径级群落总体上的 NRI

Fig. 3 Overall NRI of communities at different diameter class

系结构整体上都表现为谱系聚集,但是随着径级的增大,群落谱系结构越来越趋向于发散,径级增加到 V 径级(20 cm≤DBH<25 cm)时,谱系指数值达到最低,谱系聚集程度最低,但是当 DBH≥25 cm 时,群落的谱系结构指数值比 IV、V 径级的大,谱系聚集程度相对较高(图 3)。并且在不同空间尺度下观察不同径级的群落谱系结构时发现,各个空间尺度下各径级群落的谱系结构均表现为谱系聚集,而且随着径级的增大,谱系指数值逐渐变小,群落的谱系结构越来越趋向于发散结构,当 DBH≥25cm 时,相比群落谱系指数值较前 2 个径级的大,也就是聚集程度比 IV 径级、V 径级的大,这与 6 径级群落总体的 NRI 值的变化趋势相符。10 m×10 m 空间尺度下的各径级的 NRI 值均小于其他空间尺度下相对应

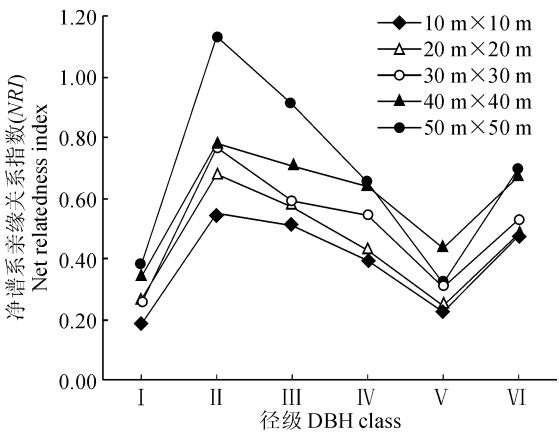


图 4 不同空间尺度下不同径级的群落 NRI 分布

Fig. 4 Distributions of NRI of different diameter class at different spatial scales

径级的 NRI 值,其余尺度下各径级的 NRI 值是随着空间尺度的增加而增大的(图 4)。

3 讨论

一般来说,谱系距离可以用来表示物种亲缘关系,谱系距离小的物种亲缘关系近,生态特征就有可能越相似,对类似环境的适应能力就越一致,也就是说生态位越相似^[26]。如果在一个样方中所观察到的物种间的亲缘关系与从物种库中随机抽取的相同物种形成的种间关系显著相近,说明样方内的物种是谱系聚集的,相反,如果观察到的物种亲缘关系与随机物种组成显著地更加疏远,说明样方内物种的谱系结构是发散的,如果观察值与随机值没有显著性差异,说明样方内的物种无谱系结构。生境过滤和竞争排斥是生态位理论的两种主要机制,用来解释形成群落现有谱系结构的成因。生境过滤机制指亲缘关系相近的物种有相似的生境偏好,因此生态特征相似的物种更有机会共存,谱系结构表现为谱系聚集,也就是生境能够筛选亲缘关系相近的物种共存;而竞争排斥机制是指生态特征相似的物种由于竞争相同的资源与环境而会互相排斥,因此会使亲缘关系较远的物种共存,谱系结构表现为谱系发散^[3]。随着研究的深入,人们发现不同海拔梯度、空间尺度或者谱系尺度下群落的谱系结构并不同,反映出群落构建成因会由于尺度不同而不同^[27]。

海拔梯度是影响群落谱系结构的一个重要因素,研究表明,随着海拔的升高,群落谱系结构由发散逐渐转变为聚集。中低海拔处群落的谱系结构是发散的,表明竞争排斥机制影响着现有群落的谱系结构,中低海拔地段的样方所处位置地势较平缓,区

域温度和降水量配置适宜,环境和资源条件优越,气候环境条件较好,生态胁迫作用不明显^[21],主要是物种间的竞争作用较大,导致群落内物种间亲缘关系较远的物种可以共存;而在较高海拔处,群落谱系结构是聚集的,表明生境过滤占主导作用,因为高海拔地段环境条件严峻,生境异质性高^[28],生理胁迫压力较大,强烈的生境压力驱使具有相同生物学特性即亲缘关系较近的物种聚集在一起形成谱系聚集的结构。从中低海拔谱系发散格局到高海拔聚集格局的转变表现了环境压力逐渐加强,竞争作用逐渐减弱的趋势。这与刘巍等^[2]在研究长白山植物群落谱系结构和 Kembel 等^[4]在研究巴拿马大样地内植物群落谱系结构的研究结论类似。

对不同空间尺度下的群落谱系结构的研究发现,在所设置的 5 个空间尺度下,群落谱系结构都表现为谱系聚集,并且随着空间尺度的增大,谱系结构的聚集程度也增大。谱系结构随着空间尺度变化的原因可能是因为在小的空间尺度下,物种的生境比较均质,各种资源相对有限,导致群落中物种之间的竞争排斥作用占主导,密度制约是竞争排斥的一种作用机制,而且在小尺度上密度制约是维持生物多样性的一个非常重要的作用因子^[29-30],随着所研究空间尺度的增大,密度制约作用逐渐减弱,环境变量逐渐增多,空间异质性越来越大,生境过滤成为影响群落谱系结构的主导因素,从而使较大尺度上的群落谱系结构越来越聚集^[5]。本研究结论与黄健雄等^[6]在研究古田山常绿阔叶林不同尺度下植物群落谱系结构和 Swenson 等^[26]关于 5 个样地不同空间尺度下植物群落谱系结构的研究结论相一致。

植物群落的谱系结构与树种的径级水平有一定的相关性,树种径级大小是依据空间代时间的方法进行划分的,6 个径级整体上的谱系结构都是聚集的,随着径级的增大,聚集程度越来越低,但是当 $DBH \geq 25$ cm 时, NRI 值相对前 2 个径级的大,也就是聚集程度比前 2 个径级的大,而且在研究 5 个不同空间尺度下不同径级群落的谱系结构时发现,在每一个空间尺度下,随着径级的增大,群落谱系结构的聚集程度逐渐减少,这与 6 个径级整体上的变化趋势是相似的,也就是说随着径级的增大,群落越来越趋向于谱系发散结构,这可能是由于大树种子扩散受到限制,导致小树聚集生长,整体上表现为谱

系聚集,随着物种径级的增加,同种物种间的竞争排斥作用加强,存活的物种间的地理距离会越来越大,整体表现为谱系发散^[5]。这与 Swenson 等^[26]的研究结果相一致,即小径级的谱系聚集或随机,而大径级的谱系结构则越来越趋向于发散的格局。但是本研究树木径级在 VI 径级时,群落 NRI 比 IV、V 径级的大,聚集程度也相对较高,可能是因为 $DBH \geq 25$ cm 的物种在整个群落中比较单一。这与张奎汉等^[31]的研究结果有较高相似。

在目前已有的群落谱系结构研究中,尽管出现了各种研究结果,如谱系聚集、谱系发散、谱系随机,但是在大多数的植物群落内部,物种间的亲缘关系往往呈现出的是非随机的格局^[32]。在本次所调查的植物群落中,不同海拔梯度,不同空间尺度和不同径级下的群落类型均表现出一定的谱系结构,而中性理论所预测的物种的分布趋向于随机,群落构建是随机的,呈现谱系随机的结构^[3]并不一致,更加表明生态位理论相对于中性理论在暖温带落叶阔叶林植物群落构建过程中的重要作用。

研究群落的谱系结构对探讨群落构建成因、群落发展动态有着重要的作用。通过研究群落的谱系结构来探讨某种机制对群落构建的主导作用已经被广泛应用。关于谱系指数 NRI 现在也被很多研究所采用,一方面是由于其设计科学^[6],另一方面,计算该指数的 R 软件中的 *picante* 程序包以及 *Phylocom* 软件的发展也为该指数的应用提供了有力的支持。由于谱系结构受到不同尺度、环境因子和生态特征等多方面的影响,而现在关于谱系结构的研究还主要是用生境过滤、竞争排斥和中性理论来解释,因此以后通过谱系结构的研究判断群落构建时,需要全面考虑这几方面的因素^[33]。作为群落谱系生态学中的一项重要内容,谱系结构的研究会随着分子生物学的发展和一些相关软件的完善在生态学中得到广泛的应用。本研究应用 NRI 指数对七里峪植物群落的谱系结构进行了分析,探讨了其在不同研究方向上的变化规律,并分析了生态位理论和中性理论在植物群落构建过程中的相对重要性,但是由于谱系结构的研究开展起来的时间并不久,在很多方面需要进一步的完善,如果想要更加深入探讨群落构建成因,还需结合生态特征、环境变量、谱系结构和多种生态过程进行共同分析。

参考文献:

- [1] ROSINDELL J, HUBBELL S P, ETIENNE R S. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2011, **26**(7): 340-348.
- [2] 刘巍, 曹伟. 长白山植物群落谱系结构及环境因子对其的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2013, **27**(5): 63-68.
- LIU W, CAO W. Phylogenetic structure and influence of environmental factors on phylogenetic structure of plant community in Changbai Mountains[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2013, **27**(5): 63-68.
- [3] WEBB C O, ACKERLY D D, MCPEEK M A, *et al.* Phylogenies and community ecology[J]. *Annual Review of Ecology Systematics*, 2002, **33**(1): 475-505.
- [4] KEMBEL S W, HUBBELL S P. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community[J]. *Ecology*, 2006, **87**(S7): S86-S89.
- [5] 牛红玉, 王峥峰, 练琚愉, 等. 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**(3): 275-283.
- NIU Y H, WANG Z F, LIAN J Y, *et al.* New progress in community assembly: community phylogenetic structure combining evolution and ecology[J]. *Biodiversity Science*, 2011, **19**(3): 275-283.
- [6] 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**(3): 309-315.
- HUANG J X, ZHENG F Y, MI X C. Influence of environmental factors on phylogenetic structure at multiple spatial scales in an evergreen broad-leaved forest of China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, **34**(3): 309-315.
- [7] MERWIN L, HE T, LAMONT B B. Phylogenetic and phenotypic structure among Banksia communities in south-western Australia[J]. *Journal of Biogeography*, 2012, **39**(2): 397-407.
- [8] 冷海楠, 崔福星, 张荣涛, 等. 兴安落叶松林植物群落谱系结构研究[J]. 黑龙江科学, 2014, **5**(12): 10-12.
- LENG H N, CUI F X, ZHANG R T, *et al.* Research of forest community phylogeny based on phylomatic from *Larix gmelinii* forest[J]. *Heilongjiang Science*, 2014, **5**(12): 10-12.
- [9] 宋凯, 米湘成, 贾琪, 等. 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**(2): 190-196.
- SONG K, MI X C, JIA Q, *et al.* Variation in phylogenetic structure of forest communities along a human disturbance gra-
- dient in Gutianshan forest, China[J]. *Biodiversity Science*, 2011, **19**(2): 190-196.
- [10] 柴永福, 岳明. 植物群落构建机制研究进展[J]. 生态学报, 2016, **36**(15): 1-8.
- CAI Y F, YUE M. Research advances in plant community assembly mechanisms[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(15): 1-8.
- [11] GETSCHKE G. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography[J]. *Plant Systematics & Evolution*, 2002, **85**(11): 3 172-3 174.
- [12] WIENS J J, GRAHAM C H. Niche conservatism: integrating evolution, ecology and conservation biology[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 2005, **36**(1): 519-539.
- [13] SILVA I A, BATALHA M A. Phylogenetic overdispersion of plant species in southern Brazilian savannas[J]. *Brazilian Journal of Biology*, 2009, **69**(3): 845-851.
- [14] LETCHER S G. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, **277**(1 678): 97-104.
- [15] 黄建雄, 叶万辉, 练琚愉, 等. 谱系结构、环境因子及空间因子对群落动态变化的影响[J]. 科学通报, 2014, **59**(35): 3 471-3 478.
- HUANG J X, YE W H, LIAN J Y, *et al.* Detecting the influence of phylogenetic structure, environmental factors and PCNM factors in population dynamics in a subtropical forest community in Guangdong, China[J]. *Chin. Sci. Bull.*, 2014, **59**(35): 3 471-3 478.
- [16] 茹文明, 张金屯, 毕润成, 等. 山西霍山森林群落林下物种多样性研究[J]. 生态学杂志, 2005, **24**(10): 1 139-1 142.
- RU W M, ZHANG J T, BI R C, *et al.* Species diversity of undergrowths in Huoshan Mountain of Shanxi Province[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, **24**(10): 1 139-1 142.
- [17] 白聪, 闫明, 毕润成, 等. 山西太岳山兴唐寺红柄白鹃梅群落优势种的空间格局分析[J]. 植物生态学报, 2014, **38**(12): 1 283-1 295.
- BAI C, YAN M, BI R C, *et al.* Spatial pattern analysis of dominant species in *Exochorda giralddii* community in Xingtang Temple of Taiyue Mountains, Shanxi, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, **38**(12): 1 283-1 295.
- [18] 吴征镒. 中国植被[M]. 北京: 科学出版社, 1980: 279-280.
- [19] 闫明, 毕润成. 山西霍山植被分类及不同演替阶段群落物种多样性的比较分析[J]. 植物资源与环境学报, 2009, **18**(3): 56-62.

YAN M, BI R C. Vegetation classification and comparative analysis of species diversity of community at different succession stages in Huoshan Mountain of Shanxi Province[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2009, **18**(3), 56-62.

[20] 田慧霞, 闫明. 山西七里峪油松种群空间格局的分形特征[J]. 生态学杂志, 2015, **34**(2): 326-332.

TIAN H X, YAN M. Fractal properties of spatial pattern of *Pinus tabulaeformis* population in Qiliyu, Shanxi[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, **34**(2): 326-332.

[21] 何艳华, 闫明, 张钦弟, 等. 五鹿山国家级自然保护区物种多样性海拔格局[J]. 生态学报, 2013, **33**(8): 2 452-2 462.

HE Y H, YAN M, ZHANG Q D, *et al.* Altitudinal pattern of plant species diversity in the Wulu Mountain Nature Reserve, Shanxi, China[J]. *Acta Ecological Sinica*, 2013, **33**(8): 2 452-2 462.

[22] WEBB C O, DONOGHUE M J. Phylomatic: tree assembly for applied phylogenetics[J]. *Mol. Ecol. Notes*, 2005, **5**(1): 181-183.

[23] 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 Version4.1[EB/OL]. <http://phylodiversity.net/phylocom/>, 2009.

[24] WIKSTROM N, SAVOLAINEN V, CHASE M W. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2001, **268**(1 482): 2 211-2 220.

[25] 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.

[26] SWENSON N G, ENQUIST B J, THOMPSON J, *et al.* The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities[J]. *Ecology*, 2007, **88**(7): 1 770-1 780.

[27] PRINZING A, DURKA W, KLOTZ S, *et al.* The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2001, **268**(1 483): 2 383-2 389.

[28] LAI J S, MI X C, REN H B, *et al.* Species-habitat associations change in a subtropical forest of China[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2009, **20**(3): 415-423.

[29] WEBB C O, GILBERT G S, DONOGHUE M J. Phylodiversity-dependent seeding mortality, size structure, and disease in a bornean rain forest[J]. *Ecology*, 2006, **87**(7 Suppl): S123-S131.

[30] WRIGHT J S. Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence[J]. *Oecologia*, 2002, **130**(1): 1-14.

[31] 张奎汉, 鲍大川, 郭屹立, 等. 后河自然保护区珍稀植物群落谱系结构的时空变化[J]. 植物科学学报, 2013, **31**(5): 454-460.

ZHANG K H, BAO D C, GUO Y L, *et al.* Phylogenetic structure of a rare plant community in Houhe Nature Reserve over Time and Space[J]. *Plant Science Journal*, 2013, **31**(5), 454-460.

[32] VAMOSI S M, HEARD S B, VAMOSI J C, *et al.* Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure[J]. *Molecular Ecology*, 2009, **18**(4): 572-592.

[33] PAUSAS J G, VERDU M. The jungle of methods for evaluating phenotypic and phylogenetic structure of communities[J]. *Bioscience*, 2010, **60**(8): 614-625.

(编辑:潘新社)