

基于系统发育和功能性的森林群落构建机制*

Assembly Mechanism of Forest Community Based on Phylogeny and Functional Traits

周晓果,卢文科,叶 铎,温远光

ZHOU Xiao-guo, LU Wen-ke, YE Duo, WEN Yuan-guang

(广西大学林学院,亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室,广西南宁 530004)

(State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources, Forestry College, Guangxi University, Nanning, Guangxi, 530004, China)

摘要:群落物种共存机制是生态学研究的重要论题。共存物种的生态和进化相似性是用于验证群落构建机制的关键信息之一,生态学家常用系统发育和基于功能性状的方法间接或直接估算相似性,从而揭示驱动群落构建的主要生态学过程。系统发育分析方法和基于功能性状的方法均能检验生境过滤和竞争排斥过程在群落构建中的作用,并为解决生态位理论和中性理论之争提供新的视角。根据现代物种共存理论,在不同的功能性状进化模式下,不同生态过程构建的群落功能结构和系统发育结构可能不同,聚集的群落系统发育结构可能在性状进化保守的情况下由生境过滤过程构建,也有可能由性状趋同进化的情况下由竞争排斥过程构建而成,因此检验功能性状系统发育信号对于推断群落构建机制显得十分必要,联合系统发育和功能性状的研究将能更加精确地推断驱动群落构建的主要生态过程。联合系统发育和功能性状研究干扰和次生林演替对群落系统发育结构物种共存机制的影响,将有助于认识群落物种多样性对干扰的响应及不同演替阶段群落的构建机制,为群落的管理和恢复提供依据。

关键词:系统发育结构 功能性状 群落构建机制 生境过滤 竞争排斥

中图分类号:Q948.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1005-9164(2014)05-0525-09

Abstract: The mechanism of species co-occurrence has long been an important issue in ecology. The ecological and evolutionary similarity of co-occurring species is the crucial information for testing community assembly mechanism. Ecologists have increasingly utilized phylogenetic trees and functional traits to estimate the ecological similarity of species in order to test mechanistic community assembly hypotheses. Both the phylogenetic analysis and trait-based method can help to examine the effect of habitat filtering and limiting similarity on the community assembly, and provide the novel perspective on the solving of the debate of niche-based and neutral theory. According to the modern species co-occurrence theory, the community functional and phylogenetic structure driven by different ecological progresses should be different under different functional traits evolutionary pattern. That is phylogenetic clustering should be whether the result of habitat filtering under trait evolutionary conservation, or the result of competitive excluding under trait convergent evolution. So, examining the phylogenetic signal of functional

traits is critical for inferring community assembly mechanism. The combination of phylogeny and functional traits can help to accurately reveal the major ecological processes driving species co-occurrence in community. Merging phylogeny and functional traits to investigate influence of disturbance and secondary forest suc-

收稿日期:2014-08-20

修回日期:2014-10-05

作者简介:周晓果(1980-),女,博士,副教授,主要从事森林生态和系统发育研究。

* 国家自然科学基金项目(30860059)和广西优秀博士学位论文培育项目(YCBZ2014008)资助。

cession on species co-occurring mechanism can help to reveal the response of species diversity to disturbance and assembly mechanism during succession, and then provide suggestions for community management and recovery.

Key words: phylogenetic structure, functional traits, community assembly mechanism, habitat filtering, competitive excluding

生物多样性的形成与维持机制,即群落构建 (community assembly) 的成因,一直是群落生态学的重要论题。在过去的一个世纪里,生态学家一直在考虑和尝试验证到底是非随机的生物、非生物相互作用还是随机过程在主导群落的组成。人们常常会问,到底是植物-土壤、植物之间及植物-食草动物的相互作用还是扩散限制和随机作用是植物分布及共存格局的主要决定因子,解决这些问题对于从根本上认识生物多样性本身及预测生物多样性的未来分布及动态至关重要。共存物种的生态和进化相似性是用于验证群落构建机制的关键信息之一^[1~4]。例如,如果物种生态极限相似控制群落构建和物种共存,生态相似的物种往往不会共存^[5];相反,如果仅有少数生态策略适合于非生物环境,生态相似的物种则得以共存^[6]。

目前,生态学家常用两种不同的方法来估算物种的相似性以验证群落构建假说。一种方法是在过去一个世纪里群落生态学中常用的方法,即基于物种亲缘关系间接估算相似性^[7];另一种方法是通过量化 1 个或多个形态或生理性状(功能性状)直接测量物种相似性^[8~15]。这两种即分别为系统发育和基于功能性状的方法,广泛应用于群落生态学,尤其是用于研究物种丰富度极高的热带森林的群落构建^[1,16]。

1 利用群落系统发育分析研究群落构建

在过去一个世纪中,生态学家常用物种亲缘关系作为生态相似性的度量^[1,7,17,18],假设亲缘关系近的物种较亲缘关系远的物种更相似。这并不是说亲缘关系很近的物种是生态同一的,而是假设其较亲缘关系远的物种更相似。虽然这种间接的方法有其局限性,但它是粗略估算相似性的一种快速和实用的方法。尤其是在热带森林群落中,要一一量化上百个物种的生态相似性几乎是不可能的^[18,19]。

数十年来,物种比例,如属种比或科属比,被用来估算群落中共存物种的总体相似性^[7]。低的属种比或科属比表明物种亲缘关系近,因此可能生态相似,物种得以共存。高的属种比或科属比表明物种亲缘关系远,因此可能生态不相似,物种得以共存。抛开亲缘关系与生态相似性的关系不说,物种比例取决于

其排序,尤其是并不是所有的属或科都是起源于同一时期。因此,这会得出其他不切实际的假设(如不同世系的功能进化速率在时间上保持一致),两个相对年轻的属的两个物种较之较年老的属的两个物种会更加相似。解决这一问题的潜在方法是在量化共存物种系统发育亲缘关系时整合系统发育树上的枝长信息。直到 2000 年以后,随着方法和技术的进步,系统发育树得以构建,这一潜在方法才得以广泛应用^[1]。

Phyloomatic 方法^[20]使得研究者能够快速粗略估算任何群落中所有物种的系统发育相似性。Phyloomatic 软件以基于科水平的被子植物系统发育群 (APG) 为骨架,将已知的系统发育拓扑结构或分类群添加到该骨架以创建群落的进化分枝图谱,该图谱能通过估算的节点支持率附上进化时间。该方法的实现重新激发了生态学家对共存物种亲缘关系研究的兴趣,数以百计的论文发表推动了群落系统发育学这一新兴学科的发展。

随着 DNA 条形码技术的发展及基因测序费用的降低,热带森林固定样地群落分子系统发育关系得以重建^[21~27]。利用 DNA 条形码技术构建的分子系统发育树具有更好的末端分枝解决能力,能分辨到种水平,其分析结果较 Phyloomatic 方法构建的进化树更加精确^[21,28]。总之,在过去十年中,随着方法和技术的发展,过去在热带森林群落构建研究中,难于估算多样性极高的群落的系统发育关系的困境已得以解决,极大地促进了热带森林群落构建的研究。

Webb 及其同事率先开展了森林群落构建的群落系统发育分析的开创性工作。Webb^[18]为了揭示群落物种多样性维持机制中的确定性过程,提出将系统发育、性状进化和群落结构 3 方面结合起来,采用群落系统发育结构建立了一个启发式理论框架。该框架提出了一个简化的假设,即性状-环境的匹配(环境筛),以及种间竞争是构建群落结构的两个主要驱动力,它们决定着生态排序过程,并在系统发育亲缘关系方面,导致了非随机物种组合。当亲缘关系密切的物种聚集程度超过期望值,即系统发育聚集 (phylogenetic clustering) 时,表明生境过滤是群落生物多样性维持的驱动力,具有相同生理耐性的物种共

存于群落中;反之,当群落中物种亲缘关系比预期小时(系统发育过度离散, phylogenetic overdispersion),则竞争排斥是群落构建的主要生态过程,也可能是生境对生态学上重要趋同性状(convergent traits)筛选的结果^[1,19]。在这一理论框架的基础上,Webb等^[1]进一步提出利用亲缘关系指数计算物种间的系统发育距离:净亲缘指数(net relatedness index, NRI)是标准化样方内所有物种对的平均系统发育距离(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系统发育距离的平均值。通过统计检测 NRI 及 NTI 与零假设期望值的差异,即可检测群落是否存在系统发育结构。若 NTI、NRI > 0,说明物种在系统发育结构上聚集,群落由亲缘关系比较密切、性状比较接近的种构成,群落构建成因主要是由于生境滤过作用,导致生态位的聚集;若 NTI、NRI < 0,说明物种系统发育结构发散,群落由亲缘关系较远的种构成,群落成因主要是由于物种极限相似性的排斥,导致生态位的发散与分离;若 NTI、NRI = 0,说明物种在系统发育结构上呈现随机状态,中性作用或环境因素和生物因素的共同作用驱动群落生物多样性的维持^[1,29]。同时,有学者认为生态性状应该分为保守性状(conserved traits)和趋同性状(convergence traits),前者与亲缘关系呈正相关,符合以上的描述,但后者是由于物种对同一环境的适应,由起源不同的性状独立进化而来,与系统发育无关。因此,如果选用趋同性状,生境滤过作用下的群落系统发育结构是发散的,而竞争排斥作用下的群落系统发育结构可能呈现随机或聚集格局^[1]。

系统发育结构研究的零假设,假定群落是由从物种库随机选取的与实际物种数目相等的物种构成,群落内物种组成是随机构建的,类似中性理论的内涵。而在生态位保守假说的前提下,系统发育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。因此,群落系统发育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^[16]。但在实际应用中需要注意,系统发育随机可能是生境过滤和竞争排斥的中和产物^[30],因此不能简单地将系统发育随机确认为中性过程在群落构建中起主导作用,而应该考虑环境因素等作进一步细致分析。

目前,Phyloomatic、Phylocom 及 R 软件相关模块的不断完善促进了大量研究,在多空间尺度和分类群尺度上不断地证明了群落中显著非随机的系统发育结构^[31~47]。

2 利用功能性状研究群落构建

在森林生态学中以性状(trait)为基础的研究历史远比基于系统发育的研究更久远。根据达尔文的提法,性状最初主要是用于个体生物表现的一个指标。在过去 30 年中,随着群落和生态系统研究方法和内容的发展,性状的定义超出了其原有的界限,以性状为基础的生态学研究法从个体水平扩展到生态系统水平,在众多文献中对于性状有许多混用的情况。如 Petchey^[48]在检验功能多样性的不同指标如何解释生产力的差异的研究中,用了很多所谓的性状来计算功能多样性的指标:其中 8 个是测量于植物个体水平(4 个叶性状、3 个表述植物形态的性状以及种子质量),另外 3 个却是测量于样地水平(生物量、植被盖度以及植被高度)。Eviner^[49]在研究植物生产力、土壤条件和微生物磷对生态系统功能的影响中,将每一个因素都称为性状。赋予性状如此不同的特征混淆了群落功能的不同层次,为揭示影响群落结构和生态系统功能的潜在机制造成很大困扰。因此,Violle等^[50]将性状定义为个体水平,即从细胞到植株水平,植物所表现出的进化、生理或形态特征,不涉及环境或其它组织水平(例如种群、群落或生态系统),至于种群水平则用“demographic parameter”(种群参数)来替代性状;在群落或生态系统功能水平,则用“property”(性能)来表明任何特征或进程,例如群落多样性、生产力或土壤可利用资源。在此基础上,他们进一步将功能性状定义为:间接的通过影响物种的“生长-生殖-生存”3 方面的个体表现,而影响物种适合度的任何一种“形态-生理-物候”(morpho-physio-phenological)性状。

20 世纪 60 年代以来,群落生态学的研究往往是针对一个地区成对物种的种群动态研究,针对整个群落所有物种的研究非常少^[51]。以性状为基础的研究使得生态学家得以从种群统计为基础的群落学研究中脱离出来,研究群落物种的共存机制。McGill等^[2]甚至提出性状是重新构建群落生态学的核心基石。Diamond^[52]首次正式从性状角度提出了群落构建规则,随后一些学者进一步提出从性状出发找寻群落构建、物种分布格局及共存的规则,并对群落构建规则做出了进一步的完善^[6,11,53~55]。

如果从性状角度考虑物种-物种间或物种-环境间的相互作用,那么驱动群落物种共存的主要过程是生境过滤(environment filtering)和限制相似性(limiting similarity)或物种间相互作用(interspecific interaction)^[56~58]。这两种过程对群落内共存物种的

类型具有相反的作用。在生境过滤过程中,物种按照它们的性状值通过“环境过滤筛”被选择,过滤因子包括生物因素、非生物因素、扩散、生物地理因素。性状,而非系统命名法的分类名,是物种从区域物种库内被筛选的基本单位。群落构建可以被认为是物种筛选的过程,环境条件和生物间的相互作用可以被看作一个个相互嵌套的筛子,区域物种库中的物种经过这些筛子的筛选,只有那些具有特定性状以符合环境的特定物种才能进入局域群落中^[6]。生境过滤过程使群落内共存的物种具有适应所处生境的性状从而能在特定的环境中生存下来。这些共存物种具有生态上的相似性(similarity),生境过滤提高了共存物种之间的相似性。性状的这种分布趋势被称为性状趋同(trait convergence)。但是,根据生态位理论,物种在群落中的共存是以生态位的分化为前提的,在物种过于相似的情况下,生态位相同的物种可能因竞争共同的资源而发生竞争排斥,不能稳定共存。为了通过资源的互补利用达到物种间的稳定共存,限制相似性便通过物种间相互作用发挥作用,它增大了物种之间的不相似性(dissimilarity),使物种在资源需求重叠太大的情况下也可以稳定共存,性状的这种分布趋势即为性状趋异(trait divergence)。虽然近年来,以Hubbell为代表的生态学家提出了群落中性理论^[59~62],并以其简约性和可预测能力迅速赢得许多生态学家的青睐,成为了过去几年来关注度极高的生态学理论热点。然而,大量的实验研究表明,群落各物种并非如中性理论所假设的那样在功能上等价,基于功能性状的物种生态位分化和种间作用在群落构建多样性维持中起着决定性作用。

3 联合系统发育结构及植物功能性状推断群落构建机制

Webb等^[1]在其构建的群落系统发育结构分析理论框架中提出,生态性状在进化保守的情况下,生境过滤为主的生态过程产生聚集的群落系统发育结构,而竞争排斥为主的生态过程产生发散的群落系统发育结构;在生态性状趋同进化的情况下,生境过滤为主的生态过程则产生发散的群落系统发育结构,而竞争排斥则产生随机的群落系统发育结构。基于该框架,聚集的群落系统发育结构只由生态位保守情况下的生境过滤构建而成,因此早期的群落系统发育结构研究大都采用生态位保守假设,并没有检验群落内物种功能性状是否在系统发育上是保守的,即是否具有系统发育信号。

Cavender-Bares等^[32]认为,在不同的功能性状

进化模式下,不同生态过程构建的群落功能结构和系统发育结构可能不同,聚集的群落系统发育结构可能在性状进化保守的情况下由生境过滤过程构建,也有可能在性状趋同进化的情况下由竞争排斥过程构建而成,因此检验功能性状系统发育信号对于推断群落构建机制就显得十分必要。而且生态位保守在大的空间和分类尺度上得到验证,但是在群落尺度上生态位保守假设的普遍性受到质疑。Losos^[63]对生态位保守假设检验的研究进行综述,发现生态相似性与亲缘关系并不总是相关的。他建议生态学家不要默认生态位保守假设的存在,而是要严格地检验生态位保守假设是否在群落水平存在。因此在群落系统发育结构研究中,检验功能性状的系统发育信号已经成为推断群落构建机制非常关键的一环。

近年来,许多学者利用森林大型固定样地研究群落构建机制时采用联合系统发育结构和功能结构的方法,发现并非所有检测的功能性状均具有系统发育信号,群落功能结构与系统发育结构也并不总是一致的^[3,15,26,27,41,46,64~72]。由于热带森林群落高多样性的物种的性状相似性较之温带森林具有更广泛的变异,因此在热带森林群落构建机制研究中更应该考虑功能性状的信息,联合系统发育结构和功能结构的分析将能更加精确地推断驱动物种共存的主要生态过程^[4,73]。

4 联合系统发育和功能性状研究干扰和次生林演替对群落物种共存的影响

干扰通过移除部分植被,释放空间和资源,从而暂时减少种间竞争压力,随着植物群落的重建,群落系统发育结构也将改变^[74]。Verdú和Pausas^[39]对地中海盆地木本植物群落的研究发现,具有硬种壳、晚熟球果特性的植物能在火灾中幸存下来,并在火干扰后迅速更新。免受火灾侵害是一个进化上保守的性状,在高频火灾发生地区,火是引起群落系统发育结构聚集的重要驱动因子;而在低频火灾地区,其他生态学过程如种间竞争排斥导致发散的群落系统发育结构。但Silva和Batalha^[75]对比分析了巴西中部和东南部不同火灾发生频度的热带稀树草原及季节性半落叶森林群落的系统发育结构,发现火干扰并未促进系统发育结构聚集,他们认为火干扰后群落系统发育结构发散的主要原因是,群落中存在来自不同谱系分支的长寿命的强萌芽力物种。Cianciaruso等^[71]在对位于巴西中部高原的热带稀树草原不同火灾发生频率的木本植物的群落系统发育结构和功能结构的研究中,也发现过高频率的火干扰导致了群落系统

发育结构的发散和功能结构的聚集。

演替阶段的不同会导致群落系统发育结构的不同。Letcher^[76]对哥斯达黎加东北部的热带低地潮湿雨林进行研究,以不同年龄的次生林及老龄林组成一个时间序列,分析不同演替阶段森林不同径级树种的系统发育结构,发现演替早期群落的系统发育结构发散,随着径级的增加,群落系统发育结构更加发散;她认为在生态位保守的假设下,除演替早期以外群落物种共存由较强的竞争排斥过程驱动,这与演替中后期的林下层竞争排斥阶段和林下层重新初始化阶段的生态过程相一致。随后,Letcher等^[77]比较哥斯达黎加、墨西哥和巴西3个新热带地区次生林不同演替阶段的群落系统发育结构也得到了类似的结论。Norden等^[78]对哥斯达黎加东北部低地次生林的长期监测研究发现,在短时间尺度上,先锋树种优势度降低导致群落均匀度的增加;在长时间尺度上,幼苗不断定居的过程导致群落系统发育结构的发散;由此可以预测,在演替后期,成熟个体间的系统发育结构发散程度将增加。Whitfield等^[79]以新几内亚低地雨林中年轻次生林、老次生林及原始林群落组成的演替序列进行研究,发现次生林群落系统发育结构为聚集,而原始林为发散,表明在热带森林中,随着演替的进行,以生境过滤为主的群落构建过程最终逐渐为其他包括密度制约在内的过程所取代。Purschke等^[80]研究了波罗的海岛上的次生林,发现演替过程中早中期次生林群落的物种多样性增加,但系统发育和功能 α 多样性随着演替的进行并未增加;演替早期和早中期物种的功能相似性高于零模型的预测值,表明早中期生境过滤是群落构建的主导过程;演替中后期和后期物种多样性不再增加,但功能 α 多样性和系统发育 α 多样性增加,表明演替中后期竞争排斥是群落构建的主导过程。

国内学者利用森林大型固定样地也开展了大量关于次生林干扰与演替过程群落系统发育结构变化的研究。宋凯等^[81]分析了浙江古田山自然保护区亚热带常绿阔叶林内沿不同人为干扰梯度12个1hm²样地的群落系统发育结构,以20m×20m为研究尺度,发现人工林(砍伐清理之后人工种植的杉木林,林龄约20年)的系统发育结构发散,间伐林(50年前皆伐后自然更新,20年前择伐抚育)、自然恢复林(50年前皆伐后自然更新)和老龄林(林龄>100年)则为系统发育结构聚集,且以间伐林和老龄林的聚集度最高。他们推测造成这种差异的原因可能是:由于人工林尚处于演替早期,生境同质性强,群落内种间竞争作用强烈,因此系统发育结构发散;而其余类型群落

系统发育结构聚集,表明生境过滤是这些群落物种共存的主要驱动因子。Feng等^[46]对古田山自然保护区内的间伐林、自然恢复林和老龄林样地进一步进行不同人为采伐干扰下群落系统发育结构和功能结构的研究,发现裸子植物对群落功能结构没有显著影响;但干扰后群落演替早期裸子植物先锋树种马尾松和杉木共存显著地影响群落的系统发育结构,在包括裸子植物时,次生林大径级群落系统发育结构比仅包括被子植物的群落更加发散。在仅考虑被子植物的群落中,随着干扰后恢复时间的增加,群落系统发育和功能结构的聚集程度均降低,在未受干扰的老龄林中,系统发育和功能结构更为发散。Ding等^[69]比较了海南霸王岭热带次生林和老龄林的群落系统发育结构和功能结构,发现干扰严重的次生林不同径级群落系统发育结构和功能结构均为聚集,其他森林类型的群落系统发育结构和功能结构都相对比较发散,这表明强干扰后的森林由生境过滤主导群落构建过程,干扰较轻的森林和老龄林则由竞争排斥主导群落的构建过程。Yang等^[82]以青藏高原地区经历过土地利用变化(施肥和放牧)的高山植物群落为研究对象,发现高山植物群落中植株高度和组织氮含量表现为聚集结构,但比叶面积表现为发散结构,表明环境过滤和竞争排斥同时作用于群落构建过程。该研究没有发现系统发育生态位保守性与高强度土地利用有关的证据,但发现植物群落系统发育结构影响群落加权平均性状数值,表明进化约束作用显著地驱动着群落构建过程,由此可见,在土地利用状况加剧的背景下,进化过程和生态过程可能独立影响着高山植物群落。Mo等^[29]在西双版纳纳版河自然保护区对人为干扰后恢复程度不同的森林群落研究发现,演替程度较高的群落系统发育趋向于随机分布,中性作用的影响更大。卜文圣等^[72]在海南岛尖峰岭自然保护区以热带山地雨林老龄林及经过择伐和皆伐后自然恢复约40年的次生林为研究对象,分析不同干扰方式对群落组成及系统发育结构的影响,发现从不受采伐干扰的老龄林、择伐后恢复的次生林到皆伐后恢复的次生林,群落幼树($1 \leq DBH < 5\text{cm}$)和总体的系统发育结构由聚集转向发散,而成年树($DBH \geq 10\text{cm}$)的系统发育结构则由发散转为聚集,小树($5 \leq DBH < 10\text{cm}$)的系统发育结构基本上是随机的。他们认为,老龄林中,成年树往往受到生态位分化或竞争作用等物种间相互作用的影响,因而成年树的谱系结构是发散的。由于群落冠层高度地郁闭,林下只能生存耐荫性的树种,因而,幼树谱系结构的聚集状态有可能由于生境过滤作用所导致。该研究还发现,皆伐干扰后

的次生林历经长达 40 年的恢复,绝大多数大径级树种仍然为先锋树种,由于先锋树种依旧在群落中起着主导作用,因而其成年树的谱系结构是聚集的;且由于同时生存了先锋树种和耐荫性树种的幼树,因而其幼树的谱系关系呈现发散状态。而择伐后恢复的次生林在幼树成年树和总体的谱系结构中均处于接近随机状态,可能由于处于中等干扰强度下的择伐林同时受到环境筛和竞争作用的影响,而使群落的谱系结构趋于随机。

随着全球变化速度的加快,森林生态系统受到的自然及人为干扰加剧。干扰发生后,次生林的演替由一系列复杂的生态位过程和中性过程相互作用组成,研究干扰和次生林演替对群落物种共存的影响,将有助于认识群落物种多样性对干扰的响应及不同演替阶段群落的构建机制,为群落的管理和恢复提供依据。

参考文献:

- [1] Webb C O, Ackerly D D, McPeck M A, et al. Phylogenies and community ecology[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 475-505.
- [2] McGill B J, Enquist B J, Weiher E, et al. Rebuilding community ecology from functional traits[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, 21(4): 178-185.
- [3] Swenson N G, Anglada-Cordero P, Barone J A. Deterministic tropical tree community turnover: Evidence from patterns of functional beta diversity along an elevational gradient[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2011, 278: 877-884.
- [4] Swenson N G. The assembly of tropical tree communities—the advances and shortcomings of phylogenetic and functional trait analyses[J]. *Ecography*, 2013, 36: 264-276.
- [5] MacArthur R, Levins R. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species[J]. *American Naturalist*, 1967, 101: 377-385.
- [6] Keddy P A. Assembly and response rules: Two goals for predictive community ecology[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1992, 3(2): 157-164.
- [7] Jarvinen O. Species-to-genus ratios in biogeography: A historical note[J]. *Journal of Biogeography*, 1982, 9: 363-370.
- [8] Ricklefs R E, O' Rourke K O. Aspect diversity in moths: A temperate-tropical comparison[J]. *Evolution*, 1975, 29: 313-324.
- [9] Ricklefs R E, Cox G W. Morphological similarity and ecological overlap among passerine birds on St. Kitts, British West Indies[J]. *Oikos*, 1977, 29: 60-66.
- [10] Ricklefs R E, Travis J. A morphological approach to the study of avian community organization[J]. *The Auk*, 1980, 97: 321-338.
- [11] Weiher E, Clarke G D P, Keddy P A. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species[J]. *Oikos*, 1998, 81: 309-322.
- [12] Stubbs W J, Wilson J B. Evidence for limiting similarity in a sand dune community[J]. *Journal of Ecology*, 2004, 92: 557-567.
- [13] Grime J P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17: 255-260.
- [14] Swenson N G, Enquist B J. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: Wood density and its community-wide variation across latitude and elevation[J]. *American Journal of Botany*, 2007, 94: 451-459.
- [15] Kraft N J B, Valencia R, Ackerly D D. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest[J]. *Science*, 2008, 322: 580-582.
- [16] Cavender-Bares J, Kozak K H, Fine P V A, et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology[J]. *Ecology Letters*, 2009, 12: 693-715.
- [17] Simberloff D. Taxonomic diversity of island biotas[J]. *Evolution*, 1970, 24: 23-47.
- [18] Webb C O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees[J]. *American Naturalist*, 2000, 156: 145-155.
- [19] Webb C O, Gilbert G S, Donoghue M J. Phylodiversity-dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest[J]. *Ecology*, 2006, 87: S123-S131.
- [20] Webb C O, Donoghue M J. Phylomatic: Tree assembly for applied phylogenetics [J]. *Molecular Ecology Notes*, 2005, 5: 181-183.
- [21] 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 [J]. *PNAS*, 2009, 44: 18621-18626.
- [22] Kress W J, Erickson D L, Swenson N G, et al. Advances in the use of DNA barcodes to build a community phylogeny for tropical trees in a Puerto Rican forest dynamics plot[J]. *Plos One*, 2010, 5(11): e15409. doi: 10.1371/journal.pone.0015409.
- [23] Gonzalez M A, Roger A, Courtois E A, et al. Shifts in species and phylogenetic diversity between sapling and tree communities indicate negative density dependence in a lowland rain forest[J]. *Journal of Ecology*, 2010,

- [24] Pei N C, Lian J Y, Erickson D L, et al. Exploring tree-habitat associations in a Chinese subtropical forest plot using a molecular phylogeny generated from DNA barcode loci[J]. *PLoS ONE*, 2011, 6(6): e21273. doi:10.1371/journal.pone.0021273.
- [25] 裴男才. 利用植物 DNA 条形码构建亚热带森林群落系统发育关系——以鼎湖山样地为例[J]. *植物分类与资源学报*, 2012, 3: 263-270.
- Pei N C. Building a subtropical forest community phylogeny based on plant DNA barcodes from Dinghushan plot[J]. *Plant Diversity and Resources*, 2012, 3: 263-270.
- [26] Swenson N G, Erickson D L, Mi X, et al. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in temperate and tropical tree communities[J]. *Ecology*, 2012, 93: S112-S125.
- [27] Swenson N G, Stegen J C, Davies S J, et al. Temporal turnover in the composition of tropical tree communities; Functional determinism and phylogenetic stochasticity[J]. *Ecology*, 2012, 93: 490-499.
- [28] 卢孟孟, 慈秀芹, 杨国平, 等. 亚热带森林乔木树种 DNA 条形码研究——以哀牢山自然保护区为例[J]. *植物分类与资源学报*, 2013, 6: 733-741.
- Lu M M, Ci X Q, Yang G P, et al. DNA barcoding of subtropical forest trees—A study from Ailao Mountains Nature Reserve, Yunnan, China [J]. *Plant Diversity and Resources*, 2013, 6: 733-741.
- [29] Mo X X, Shi L L, Zhang Y J, et al. Change in phylogenetic community structure during succession of traditionally managed tropical rain forest in Southwest China[J]. *PLoS ONE*, 2013, 8(7): e71464. doi:10.1371/journal.pone.0071464.
- [30] Mayfield M M, Levine J M. Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities[J]. *Ecology Letters*, 2010, 13: 1085-1093.
- [31] Losos J B, Leal M, Glor R E, et al. Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community[J]. *Nature*, 2003, 424: 542-545.
- [32] Cavender-Bares J, Ackerly D D, Baum D A, et al. Phylogenetic overdispersion in floridian oak communities [J]. *The American Naturalist*, 2004, 163: 823-843.
- [33] Kozak K H, Weisrock D W, Larson A. Rapid lineage accumulation in a non-adaptive radiation; Phylogenetic analysis of diversification rates in eastern North American woodland salamanders (Plethodontidae: Plethodon)[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2006, 273: 539-546.
- [34] Kembel S, Hubbell S P. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community[J]. *Ecology*, 2006, 87: 86-99.
- [35] Lovette I J, Hochachka W M. Simultaneous effects of phylogenetic niche conservatism and competition on avian community structure[J]. *Ecology*, 2006, 87: S14-S28.
- [36] Davies T, Meiri S, Barraclough T, et al. Species co-existence and character divergence across carnivores[J]. *Ecology Letters*, 2007, 10: 146-152.
- [37] Hardy O J, Senterre B. Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity[J]. *Journal of Ecology*, 2007, 95: 493-506.
- [38] Helmus M R. Separating the determinants of phylogenetic community structure[J]. *Ecology Letters*, 2007, 10: 917-925.
- [39] Verdu' M, Pausas J G. Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities [J]. *Journal of Ecology*, 2007, 95: 1316-1323.
- [40] Helmus M R, Keller W, Paterson M J, et al. Communities contain closely related species during ecosystem disturbance[J]. *Ecology Letters*, 2010, 13: 162-174.
- [41] Pavoine S, Vela E, Gachet S, et al. Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space; A novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly[J]. *Journal of Ecology*, 2011, 99: 65-175.
- [42] 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[J]. *Functional Ecology*, 2014, 28(2): 520-529. doi:10.1111/1365-2435.12176.
- [43] 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, 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, 3: 309-315.
- [44] 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, 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, 5: 63-68.
- [45] 饶米德, 冯刚, 张金龙, 等. 生境过滤和扩散限制作用对古田山森林物种和系统发育 β 多样性的影响[J]. *科学通报*, 2013, 13: 1204-1212.

- Rao M D, Feng G, Zhang J L, et al. Effects of environmental filtering and dispersal limitation on species and phylogenetic beta diversity in Gutianshan National Nature Reserve[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2013, 13: 1204-1212.
- [46] Feng G, Svenning J C, Mi X C, et al. Anthropogenic disturbance shapes phylogenetic and functional tree community structure in a subtropical forest[J]. *Forest Ecology and Management*, 2014, 313: 188-198.
- [47] 卢孟孟, 黄小翠, 慈秀芹, 等. 沿海海拔梯度变化的哀牢山亚热带森林群落系统发育结构[J]. *生物多样性*, 2014, 4: 438-449.
- Lu M M, Huang X C, Ci X Q, et al. Phylogenetic community structure of subtropical forests along elevational gradients in Ailao Mountains of southwest China [J]. *Biodiversity Science*, 2014, 4: 438-449.
- [48] Petchey O L. On the statistical significance of functional diversity effects[J]. *Functional Ecology*, 2004, 18 (3): 297-303.
- [49] Eviner V T. Plant traits that influence ecosystem processes vary independently among species[J]. *Ecology*, 2004, 85(8): 2215-2229.
- [50] Violle C, Navas M L, Vile D, et al. Let the concept of trait be functional[J]. *Oikos*, 2007, 116(5): 882-892.
- [51] Mulkey S S, Chazdon R L, Smith A P. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*[M]. New York: Springer-Verlag New York Inc, 1996.
- [52] Diamond J M. *Assembly of species communities*[M]// Translated by Cody M L, Diamond J M. *Ecology and Evolution of Communities*. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 1975.
- [53] Weiher E, Keddy P A. Assembly rules, null models, and trait dispersion: New questions from old patterns [J]. *Oikos*, 1995, 74(1): 159-164.
- [54] Weiher E, Keddy P A. *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1999.
- [55] Shi Pley B. *From Plant Traits to Vegetation Structure: Chance and Selection in the Assembly of Ecological Communities* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2009.
- [56] Graham C H, Fine P V A. Phylogenetic beta diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time[J]. *Ecology Letters*, 2008, 11: 1265-1277.
- [57] Kraft N J B, Cornwell W K, Webb C O, et al. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities[J]. *The American Naturalist*, 2007, 2: 271-283.
- [58] Pillar V D, Duarte L D S. A framework for metacom-
munity analysis of phylogenetic structure[J]. *Ecology Letters*, 2010, 13: 587-596.
- [59] Hubbell S P. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* [M]. Princeton and Oxford: Princeton University Press, 2001.
- [60] Hubbell S P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence[J]. *Functional Ecology*, 2005, 19: 166-172.
- [61] Hubbell S P. The neutral theory and evolution of ecological equivalence[J]. *Ecology*, 2006, 87: 1387-1398.
- [62] Hubbell S P. *Approaching ecological complexity from the perspective of symmetric neutral theory* [M]// Translated by Carson W P, Schnitzer S A. *Tropical Forest Community Ecology*. Oxford: Blackwell Publishing Ltd, 2008: 144-159.
- [63] Losos J B. Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species [J]. *Ecology Letters*, 2008, 11: 995-1007.
- [64] Swenson N G, Enquist B J. Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: Implications for phylogenetic and functional community ecology[J]. *Ecology*, 2009, 90: 2161-2170.
- [65] Lebrija-Trejos E, Pérez-García E A, Meave J A, et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system[J]. *Ecology*, 2010, 91: 386-398.
- [66] Paine C E T, Baraloto C, Chave J, et al. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests[J]. *Oikos*, 2011, 120: 720-727.
- [67] Andersen K M, Endara M J, Turner B L, et al. Trait-based community assembly of understory palms along a soil nutrient gradient in a lower montane tropical forest[J]. *Oecologia*, 2012, 168: 519-531.
- [68] Baraloto C, Hardy O J, Timothy Paine C E, et al. Using functional traits and phylogenetic trees to examine the assembly of tropical tree communities[J]. *Journal of Ecology*, 2012, 100: 690-701.
- [69] Ding Y, Zang R, Letcher S G, et al. Disturbance regime changes the trait distribution, phylogenetic structure and community assembly of tropical rain forests[J]. *Oikos*, 2012, 121: 1263-1270.
- [70] Katabuchi M, Kurokawa H, Davies S J, et al. Soil resource availability shapes community trait structure in a species-rich dipterocarp forest[J]. *Journal of Ecology*, 2012, 100: 643-651.
- [71] Cianciaruso M V, Silva I A, Batalha M A, et al. The influence of fire on phylogenetic and functional structure

- of woody savannas; Moving from species to individuals [J]. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2012, 14: 205-216.
- [72] 卜文圣, 许涵, 臧润国, 等. 不同采伐干扰方式对热带山地雨林谱系结构的影响[J]. *林业科学*, 2014, 4: 15-21.
Bu W S, Xu H, Zang R G, et al. Impacts of different logging methods on phylogenetic structure in tropical montane rainforest of Hainan Island, China[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2014, 4: 15-21.
- [73] 杨洁, 卢孟孟, 曹敏, 等. 中山湿性常绿阔叶林系统发育和功能性的 α 及 β 多样性[J]. *科学通报*, 2014, 24: 2349-2358.
Yang J, Lu M M, Cao M, et al. Phylogenetic and functional alpha and beta diversity in mid-mountain humid evergreen broad-leaved forest[J]. *Chinese Science Bulletin*, 24: 2349-2358.
- [74] Dinnage R. Disturbance alters the phylogenetic composition and structure of plant communities in an old field system[J]. *PLoS ONE*, 2009, 4: e7071. doi: 10.1371/journal.pone.0007071.
- [75] Silva I A, Batalha M A. Phylogenetic structure of Brazilian savannas under different fire regimes[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2010, 21: 1003-1013.
- [76] Letcher S G. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010, 277: 97-104.
- [77] Letcher S G, Chazdon R L, Andrade A C S, et al. Phylogenetic community structure during succession: Evidence from three neotropical forest sites[J]. *Perspec-*
- tives in *Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2012, 14: 79-87.
- [78] Norden N, Letcher S G, Boukili V, et al. Demographic drivers of successional changes in phylogenetic structure across life-history stages in plant communities [J]. *Ecology*, 2012, 93: S70-S82.
- [79] Whitfeld T J S, Kress W J, Erickson D L, et al. Change in community phylogenetic structure during tropical forest succession: Evidence from New Guinea[J]. *Ecography*, 2012, 35: 001-010.
- [80] Purschke O, Schmid B C, Sykes M T, et al. Contrasting changes in taxonomic, phylogenetic and functional diversity during a long-term succession: Insights into assembly processes[J]. *Journal of Ecology*, 2013, 101: 857-866.
- [81] 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, 2: 190-196.
Song K, Mi X C, Jia Q, et al. Variation in phylogenetic structure of forest communities along a human disturbance gradient in Gutianshan forest, China[J]. *Biodiversity Science*, 2011, 2: 190-196.
- [82] Yang Z, Powell J R, Zhang C, et al. The effect of environmental and phylogenetic drivers on community assembly in an alpine meadow community[J]. *Ecology*, 2012, 93: 2321-2328.

(责任编辑: 陆 雁)

(上接第 524 页 Continue from page 524)

- [19] 周生贤. 中国林业的历史性转变[M]. 北京: 中国林业出版社, 2002: 1-304.
Zhou S X. *Historic Transitions of Forestry in China* [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2002: 1-304.
- [20] 温远光. 桉树生态、社会问题与科学发展[M]. 北京: 中国林业出版社, 2008.
Wen Y G. *Eucalyptus Ecological, Social Issues and Scientific Development*[M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 2008.
- [21] 尹伟伦, 翟明普. 南方低温雨雪冰冻的林业灾害与防治对策研究[M]. 北京: 中国环境科学出版社, 2010.
Yin W L, Zhai M P. *Forestry Disaster of Freezing Rain and Ice Storm in Southern China and Control Counter-*
- measures [M]. Beijing: China Environmental Science Press, 2010.
- [22] 朱宏光, 李燕群, 温远光, 等. 特大冰冻灾害后大明山常绿阔叶林结构及物种多样性动态[J]. *生态学报*, 2011, 31(19): 5571-5577.
Zhu H G, Li Y Q, Wen Y G, et al. The dynamics of the structure and plant species diversity of evergreen broadleaved forests in Damingshan National Nature Reserve after a severe ice storm damage in 2008, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(19): 5571-5577.

(责任编辑: 陆 雁)