物种谱系不确定性对群落谱系格局指标的影响

蔡佳瑶 丁媛媛 童 鑫 王忍忍 龚筱羚 陈小勇 沈国春^{』。}

(浙江天童森林生态系统国家野外科学观测研究站,浙江宁波 315114; 华东师范大学生态与环境科学学院,上海 200241)

摘 要 物种谱系关系常被用于衡量群落谱系格局及推断格局背后的生态过程,但多数研究 往往忽视谱系关系的不确定性及其可能对群落谱系格局造成的影响.为此,本文以浙江天童 20 hm²样地内150 个树种为研究对象,采用这些物种叶绿体 DNA 的 rbcL 和 matK 碱基序列构 建 1 棵一致系统发育树和反映谱系不确定性的999 棵系统发育树,然后结合样地物种分布数 据计算标准化净亲缘指数(NRI) 和最近亲缘指数(NTI),最后运用独立置换零模型衡量样地 群落谱系格局.结果表明:物种系统发育树在拓扑结构和物种谱系分支节点年龄上均存在较 大的不确定性,谱系不确定性随着谱系分支节点年龄的减小而增大,也随物种间平均谱系距 离的增加而增加;在样方尺度上,物种谱系的不确定性增加了标准化 NRI 和 NTI 指数的变异, 但对两个指数的影响几乎独立;其对两指数的空间分布影响不同,且程度不一,其中标准化 NRI 受到的影响相对更大;在群落尺度上,物种谱系的不确定性增加了标准化 NRI 和 NTI 的 变异,平均变异系数分别为 0.37 和 0.077,表明群落水平的标准化 NRI 更易受到谱系不确定 性的影响.这说明物种谱系不确定性会传递到常用的群落谱系格局指标中,且不同指标受影 响的程度不同,进而影响对群落谱系格局的衡量及相关生态过程的推断.该结论也暗示以往 不考虑谱系不确定性的研究中,非随机的群落谱系格局比例可能被高估.

关键词 系统发育树;森林动态;样地;天童

The impact of phylogenetic uncertainty on the metrics of community phylogenetic structure. CAI Jia-yao, DING Yuan-yuan, Tong Xin, WANG Ren-ren, GONG Xiao-ling, CHEN Xiao-yong, SHEN Guo-chun^{1*} (*Tiantong National Station for Forest Ecosystem Research*, Ningbo 315114, Zhejiang, China; School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China).

Abstract: Phylogeny has been widely used to quantify community phylogenetic structure and to infer the underlying mechanism. Many studies , however , neglected phylogeny uncertainty and its potential impact on community phylogenetic structure. In this study, we explored the potential impact of phylogenetic uncertainty among 150 species in a 20 hm² plot in Tiantong , Zhejiang. One consensus tree and 999 phylogenetic trees representing the phylogenetic uncertainty were estimated based on two cpDNA fragments (rbcL and matK). Combined with the species distribution data, community phylogenetic structure was quantified by two common indices (NRI and NTI) and their significances were tested by the independent swap null model. Our results showed that tree topology and node age showed a large uncertainty. The uncertainty was larger for young species and significantly increased with mean phylogenetic distance. Phylogenetic uncertainty increased the variation of both standardized NRI and NTI in each quadrat. These impacts were independent between both indices in either spatial pattern or the degree of impact. NRI was more sensitive than NTI to the uncertainty. At community scale, phylogenetic uncertainty also affected the variation of the mean standardized NRI and NTI of all quadrats , with mean standard deviation of 0.37 and 0.077 , respectively. Such a result suggests that mean standardized NRI at community level was more vulnerable to the phylogenetic uncertainty , which is consistent with the result at the sample level. Our findings

本项目由国家重点研发计划项目(2016YFC0503102)和国家自然科学基金项目(31470487)资助 This work was supported by the National Key Research and Development Program (2016YFC0503102) and the National Natural Science Foundation of China (31470487).

 $^{2017\}mathchar`-09\mathchar`-29$ Received , $2018\mathchar`-09$ Accepted.

^{*} 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gcshen@des.ecnu.edu.cn

showed that phylogenetic uncertainty could add different variation into the NRI and NTI series indices and might increase biases in the quantification of community phylogenetic structure and its underlying ecological processes. Our results implied that non-random community phylogenetic structure was probably overestimated in the previous studies which ignored phylogenetic uncertainty.

Key words: phylogenetic structure; forest dynamic plot; Tiantong.

生命树即物种谱系,它反映了物种的进化历 史^[1-2],可作为基本工具用于推断自然群落内复杂 的生态过程.一般认为,谱系较近的物种可能具有类 似的环境需求 因此这些物种之间对资源的竞争可 能会更强 对某一非生物环境的反应也可能更为一 致;这样竞争主导的自然群落可能会出现更多谱系 较远的物种(谱系分散),而环境过滤主导的群落则 会出现更多谱系较近的物种(谱系聚集)^[3-4].根据 这一前提,可以从群落谱系格局的特征来推断自然 群落是否由竞争、环境过滤或是随机过程主导[5-6]. 例如一个关于草地群落演替不同阶段的群落谱系格 局变化的研究 证实了谱系发散结构的产生原因之 一是谱系距离近的物种之间发生竞争排斥^[7];另有 关于地中海的木本植物群落的研究,通过谱系聚集 的特征推断出该群落由环境过滤(例如火等)主 导^[8].尽管真实群落谱系格局与群落生态过程的联 系可能更为复杂 但物种谱系无疑为生态学家提供 了探索自然群落构建机制的有力支撑,并已形成了 一个热门的生态学分支——谱系群落生态学^[9].

尽管群落谱系生态学已快速发展 10 余年 生态 学研究者很少注意到一个事实:物种谱系关系是由 分子、形态和化石等信息通过统计推断而来 其本身 存在一定的不确定性.这些不确定性的来源可能有 以下 3 个方面^[10]: 第一,依据不同的信息构建的系 统发育树很可能是不同的.这些信息可以是物种表 观形态、蛋白质或基因序列等的一种或数种,每种信 息或多种信息的组合都可能导致不同甚至是差异很 大的系统发育树.第二 即便采用同样的物种差异信 息构建系统发育树,在分析方法上的微小差异也可 能导致不同的谱系关系^[11].例如对不同物种基因的 比对过程存在很大的主观性,即使采用相同的基因 序列 也会得到不同的物种序列差异矩阵 最终构建 出不同的物种系统发育树.而且我们对于 DNA 序列 从起源到现有物种的演变历史了解甚少 因此无法 确定哪种碱基替换模型最为合适.这种模型的不确 定性也会导致物种谱系关系的不确定性.此外,在系 统发育树的构建过程中,如分子进化模型参数的估 计方法、化石参照点的选择和处理方法[12]、分子钟 模型的选择^[13]等都存在诸多不确定因素,这些不确 定性最终都会在物种谱系上反映出来.第三,所有的 系统发育树都是关于物种进化历史的假说,它们所 描述的历史关系无法在自然界直接观察到^[10],因而 就缺少检验系统发育树正确与否的终极标准.所以, 用现有的观测信息估计相应群落物种之间的谱系关 系,可以获得成千上万种结果,只是不同谱系关系在 现有观测信息下的可能性不同而已.

那么谱系不确定性对群落谱系格局的检测有何 影响?此问题尚未被深入探讨.在已有的群落谱系 格局研究中 物种谱系几乎只由一棵系统发育树表 示[14-16], 谱系不确定性被忽视, 该不确定性的影响 更加缺少关注.因此,本研究以天童 20 hm²样地内 150 个树种的谱系为研究对象,探索物种谱系的不 确定性及其特征,并初步探讨这些不确定性对群落 谱系格局检测的影响.本研究尝试回答 3 个问题: 1) 基于叶绿体 DNA 的 rbcL 和 matK 碱基序列构建的 系统发育树在拓扑结构和分化时间上存在多大程度 的不确定性?不确定性是否与物种分化时间或谱系 距离存在一定的相关性? 2) 谱系不确定性对样方 尺度(单一样方大小)的谱系格局检测有多大影响? 这些影响是否在不同谱系格局指标之间存在差异? 3) 谱系不确定性对群落尺度的谱系格局有多大影 响?并且在不同谱系指标上的表现是否存在差异?

1 研究区域与研究方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于浙江省宁波市天童国家森林公园 的核心保护区(29°48.696′—29°48.938′N, 121°46.953′—121°47.278′E).该区属于我国中亚热 带东部的低山丘陵地区,地带性常绿阔叶林保存良 好,其中樟科、壳斗科和山茶科等为优势科,乔木层 的南酸枣(*Choerospondias axiliaris*)、亚乔木层的黄 丹木姜子(*Litsea elongata*)和灌木层的细枝柃(*Eurya loquaiana*)是主要优势种^[17].气候为温暖湿润的亚 热带季风气候,年均温为16.2 °C,7月均温为28.1 °C,1月均温4.2 °C,年降水量1374.7 mm,年蒸发量 1320.1 mm.森林公园的土壤主要为山地黄红壤,成 土母质主要是中生代的沉积岩及部分酸性火成岩和 花岗岩残积风化物^[18].

1.2 样地设置及调查方法

天童森林动态样地大小为 20 hm²,用全站仪将 整个样地划分成 500 个 20 m×20 m 的样方.以样地 西南角为原点,东西向为横轴(x),南北向为纵轴 (y),并在每个样方的 4 个顶点插埋已编号的水泥 桩作为标记,两个石桩的中点用 PVC 管标记.再将 每个 20 m×20 m 的样方分隔为 16 个 5 m×5 m 的样 格,对每个样格内所有胸径 \geq 1 cm 的个体挂牌编 号,记录每株植物的种类、胸径、坐标、编号、树高、萌 枝和分枝等信息^[17].

1.3 谱系数据

采用 159 个植物物种的叶绿体基因 rbcL(ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase large subunit) 和 matK (megakaryocyte-associated tyrosine kinase) 碱基序列进行联合构建系统发育树.这 159 个物种分为 3 个部分: 1) 150 个样地物种的 rbcL 和 matK 碱基序列,一部分碱基序列经测序得到,其余 碱基序列取自 Genbank; 2) 为了将参照化石嵌入系 统发育树 在谱系数据中增加了7个物种的 rbcL 和 matK 的碱基序列,该7个物种的序列全部取自 Genbank ,分别是美洲水青冈(Fagus grandifolia)、轮 叶三棱栎(Trigonobalanus verticillata)、欧洲栗 (Castanea sativa)、美洲南水青冈(Nothofagus alpine)、 新西兰南水青冈(Nothofagus menziesii)、塔斯曼尼亚 南水青冈(Nothofagus cunninghamii)、澳大利亚南水 青冈(Nothofagus moorei); 3) 2个外类群:金狗毛蕨 (Cibotium barometz)、桫椤(Cyathea spinulosa).

1.4 系统发育树的构建

碱基序列用 MEGA5 中的 ClustalW 比对^[19],经 人工调整后,以 AIC 为衡量依据,利用 CIPRES 平台 的 jModelTest2^[20]分别得到 rbcL 和 matK 的最佳碱 基替换模型.采用贝叶斯法重建系统发育树 在软件 BEAUTi 中生成包含各似然模型参数信息的 xml 文 件 然后放置 CIPRES 平台的 BEAST 软件进行计 算^[21].BEAUTi 中似然模型参数设置如下: rbcL 和 matK 碱基替换模型均为 GTR 模型^[22],碱基替换的 位点变异速率采用伽马分布.谱系分支分歧模型选 择尤尔(Yule)模型,假定宽松分子钟,谱系分支进 化速率随机取自无自相关的对数正态分布(uncorrelated lognormal,UCLN)^[23].选择 5 个化石校准点用 于估算分化时间,它们分别是 Antiquacupula sulcata、 Fagus langevinii、Castanopsoidea columbiana、Nothofagidites senectus、Nothofagus tasmanica.采用截断指数 分布模拟化石相应节点的年龄,其最小值为化石记 录时间,平均值为化石记录时间的 1.1 倍,化石记录 时间取化石记录时间范围的上限^[12].节点后验概率 由 Metropolis-Hastings-Green 算法通过 2 条 MCMC 链(Markov Chain Monte Carlo)运行 30000000 代估 计得到^[24].每 3000 代保存 1 棵树.MCMC 分析以随 机树起始.摒弃 10% 的模拟样本(Burn-in)后,从剩 余的系统发育树中随机选取 999 棵,作为具有不确 定性的系统发育树的代表.用 TreeAnnotator 和 R 语 言程序包 "ape"^[25]计算得到以上 999 棵系统发育树 的一致树(consensus tree).

1.5 群落谱系格局的计算

1.5.1 样方设计 本研究设置了 20 m×20 m 和 5 m×5 m两个尺度的小样方,以探究不同空间上谱 系不确定性的影响.设计方案为:在 20 hm²大样地 中,以样地西南角为起始点,沿着东西向和南北向分 别以 20 m 和 5 m 为边长取正方形,正方形内所有个 体组成一个小样方.由于 2 个小样方尺度结果类似, 故本文仅展示基于 20 m×20 m 样方尺度的结果.

1.5.2 谱系指数的选择 采用净亲缘指数(net relatedness index ,NRI) 和最近亲缘指数(nearest taxon index ,NTI) 分别描述群落谱系格局^[4].NRI 侧重于 从整体上描述群落中物种形成的谱系结构 ,而 NTI 着重描述近缘物种间构成的群落谱系格局^[26].假定 整个样地中所有的物种组成一个局域物种库 ,首先 分别计算出小样方中所有物种对的平均谱系距离 (mean phylogenetic distance ,MPD) 和样方内每个物 种的最近谱系距离的平均值(mean nearest taxon index ,MNTD) 运用独立交换(independent swap)算 法作为零模型^[27],分别生成 999 个随机群落 ,可分 别获得该小样方中物种在随机零模型下的 MPD 和 MNTD 的分布 ,最后利用随机分布结果将观察值标 准化 ,得到 NRI 和 NTI.其计算公式^[28]为:

$$NRI_{sam} = -1 \times \frac{MPD_{sam} - MPD_{rnd}}{sd(MPD_{rnd})}$$
$$NTI = _{sam} = -1 \times \frac{MNTD_{sam} - MNTD_{rnd}}{sd(MNTD_{rnd})}$$

式中: MPD_{sam}、NRI_{sam}、NINTD_{sam}、NTI_{sam}代表观察值; MPD_{rnd}、NNTD_{rnd}分别为随机群落的 MPD 和 MNTD 的平均值; sd 为标准偏差.

由独立交换算法获得随机群落的具体过程如 下:1)生成"样方编号/物种名"矩阵,矩阵行名称 为样方编号,列名称为局域物种库的各个物种,若样 方中出现某物种,则相应的值记为"1",否则记为 "0";2)保持每个样方的物种丰富度和局域物种库 中每个物种出现频率不变,只改变物种共存格局.使 得"样方编号/物种名"矩阵的行数和列数不变的同 时,寻找矩阵中形如(1,0)(0,1)或者(0,1)(1,0) 的子阵,将子阵的上下两列调换位置.3)每个随机群 落由独立交换子阵 1000次得到,运行 999次,生成 999个随机群落.

为了检测整个样地的群落谱系格局,以给定空间尺度的所有小样方的指数平均值作为天童森林样地的整体替代^[29].NRI和 NTI 是群落谱系距离的标准化值,当 NRI和 NTI 等于零时,群落谱系格局为随机;当 NRI和 NTI 大于零时,群落谱系格局为聚集;当 NRI和 NTI 大于零时,群落谱系格局为分散. 由此,根据 t 检验(置信度为95%),如果 NRI和 NTI 的平均值和零有显著差异,则认为该群落谱系格局为分散,若这 2 个指数的平均值大于 2 ,则由该系统发育树得到的群落谱系格局为聚集分布;若这 2 个指数的平均值小于-2 ,则由该系统发育树得到的群落谱系格局为分散分布;若 NRI和 NTI 的平均值落在(-2 2)区间,则由该系统发育树得到的群落谱系格局为随机分布^[30].

对于 每 棵 系 统 发 育 树 , 用 R 语言 程 序 包 "Picante"^[31]计算得到 500 个 20 m×20 m 小样方的 NRI 和 NTI ,分别取两个指数的平均值 ,据上述判断 原则进行群落谱系格局的判断.

2 结果与分析

2.1 对象树种的谱系不确定性

图1显示的是天童森林公园150个树种一致树中的谱系分支节点年龄与谱系分支不确定性之间的关系.整体来说,分支的支持率范围在[0.075,1],节点年龄与分支不确定性之间不存在显著的相关性. 如单看分支支持率不为1的节点,则谱系分支节点年龄较小的物种谱系拓扑结构不确定性更大,这说明分化较晚的物种谱系拓扑结构不确定性更大,这说明分化较晚的物种谱系树的拓扑结构存在很大的不确定性.此外物种间谱系距离也存在较大不确定性(图2),一致树的平均谱系距离的变异幅度为62.25 Ma.同时,近缘种(平均谱系距离小于100 Ma)的谱系距离不确定性随着平均谱系距离的增加而增加,对所有研究物种而言,它们在一致树上的平均谱系距离存在显著的正相关关系(斜率为0.037,P</br>





Fig.1 Relationship between node age and clade uncertainty in the phylogenetic consensus tree.

实线表示后验概率非 1 的谱系分支节点的年龄及其不确定性之间的 关系(斜率=0.002 P=0.037; 模型整体矫正 R^2 =0.05) The solid line indicated the relationship between the node age and the uncertainty of the clades whose posterior probability was less than 1. (Slope=0.002, P= 0.037; Adjusted R^2 =0.05)



图 2 谱系不确定性与平均谱系距离的关系

Fig.2 Relationship between phylogenetic uncertainty and the phylogenetic distance.

实线表示两者的简单线性回归(斜率=0.04 *P*<0.001; 模型整体矫正 R^2 =0.04); 虚线表示图 1 的线性回归线 The solid line represented a simple linear regression of them (Slope=0.04 , *P*<0.001; Adjusted R^2 =0.04); the dotted line represented the line shown in Fig. 1.

物种谱系的不确定性在以往研究中几乎都被忽略, 但它们可能会影响谱系群落格局的检测.

2.2 谱系不确定性对小样方水平 NRI 和 NTI 的影响

谱系不确定性在小样方尺度上也存在很大差 异 指数 NRI 的变异范围为 [0.046,0.410],标准差 0.053;指数 NTI 的变异范围为 [0.066,0.288],标准 差为 0.037.所以 NRI 受谱系不确定性的影响更大. 在同一样方尺度下这两指数反映的谱系格局不确定 性在空间上有着不同的分布(图3);虽然这两者谱 系格局指数存在一定的正相关(图4),但整体解释 度只有0.035,所以两个谱系格局指数的变异几乎是 相互独立的,可能存在不同的变化规律.



图 3 20 m×20 m 的样方尺度上谱系净亲缘指数(NRI) 和最 近亲缘指数(NTI) 的空间分布格局

Fig.3 Spatial patterns of net relatedness index (NRI) and nearest taxon index (NTI) in 20 m×20 m quadrat scale.



图 4 20 m×20 m 的样方尺度上标准化 MPD 与标准化 MNTI 的变异关系

Fig.4 Relationship between standard deviations of standardized mean phylogenetic distance (MPD) and standardized mean nearest taxon index (MNTI) at 20 m×20 m quadrat scale.

直线表示简单线性回归线(斜率=0.135 ,P<0.001; 矫正 R^2 =0.035) The solid line represents a simple linear regression line. (Slope=0.135 , P<0.001; Adjusted R^2 =0.035)

2.3 谱系不确定性对群落水平 NRI 和 NTI 的影响

群落水平的平均标准化 NRI 和 NTI 是样方水 平 NRI 和 NTI 的算术平均值,所以在 999 个系统发 育树下得到了 999 个群落水平的 NRI 和 NTI,其各 自的分布如图 5.其中 NRI 的变异系数为 0.37,NTI 的变异系数为 0.077.因此谱系不确定性对群落水平 的 NRI 影响更大,从而对其谱系格局类型(如谱系 随机、聚集和分散分布)的判断影响更大.



图 5 植物群落水平的净亲缘指数(NRI)和最近亲缘指数 (NTI)分布

Fig.5 Distribution of net relatedness index (NRI) and nearest taxon index (NTI) at the plant community scale.

3 讨 论

3.1 谱系不确定性及其可能的改进

本研究结果表明,物种谱系拓扑关系存在较大 的不确定性,并且谱系分支节点年龄较小的物种谱 系拓扑结构不确定性较大 ,其原因可能是重建系统 发育树(后文简称"构树")时进行的序列比对基于 序列之间的差异,碱基替换积累数量越多,差异越 大,可用于构树的信息越多.而在进化的历程中,一 般情况下物种分化时间越晚,其潜在的碱基替换积 累数量越少.所以 在本研究中尽管分化早和分化晚 的物种同样都基于叶绿体的 rbcL 和 matK 两个基因 位点构树 但后者的碱基序列可利用信息少 增加了 序列比对结果的不确定性 从而导致谱系不确定性 增加.此外 物种间谱系距离存在较大不确定性,并 且随着物种间平均谱系距离增加而增加.其原因可 能是由于物种谱系距离的衡量方式导致.给定一对 物种 其间的谱系距离是连接两者所有分支的长度 之和.所以当2个物种分化时间较早时,其谱系距离 中包含的分支就会更多,所包含分支的不确定性也 会更大.虽然这种正相关关系在本研究中较弱,但在 包含更古老物种的系统发育树重建时,该正相关性 可能会变强 而古老物种对群落谱系格局的影响权 重会增加.然而 本研究讨论的谱系不确定性只是谱 系不确定性的一个子集 .谱系不确定性来源很多 .从 构树所使用的信息^[10](如多位点基因、形态特征、蛋白质等的选取)到人工序列比对的主观性,再到构树使用的方法^[11](如分子进化模型参数的估计方法^[13]、化石参照点的选择和处理方法^[12]、分子钟模型的选择^[13])等.这些都有可能造成谱系不确定性, 但由于篇幅有限,上述不确定性的分析未纳入到本文中.

本文揭示的谱系不确定性可能对谱系群落格局 的检测造成潜在的影响.为了更准确地分析群落谱 系格局,可通过一些途径降低谱系的不确定性^[10]: 如增加构树所用的基因位点或针对某些物种采用全 基因组序列就可以增加构树所用的样本信息,降低 序列取样不确定性对构树的影响,从而降低谱系不 确定性.此外可以通过改进化石校准方案、增加化石 校准点等来降低分子进化速率估计的误差,从而降 低谱系不确定性.但是,由于物种实际进化过程远比 构树模型复杂,所以无论采用何种方法,物种谱系不 确定性仍会存在,仍然会对谱系群落格局的衡量产 生影响.

3.2 谱系不确定性对群落谱系格局的影响

无论在小样方水平还是群落水平,谱系不确定 性造成 NRI 的变异比 NTI 的大.其原因可能是 尽管 NRI和 NTI 均可作为群落谱系格局的衡量指标,但 是 NRI 侧重于从整体上描述群落中物种形成的谱 系结构 而 NTI 侧重于从系统发育树分支末端上描 述谱系结构^[29].由 3.1 可知 物种间谱系距离存在较 大不确定性,并且随着种间平均谱系距离增加而增 加.整体上群落物种间谱系距离往往比系统发育树 分支末端的物种间谱系距离大,所以前者的谱系距 离不确定性更大,由此计算得到的 NRI 比 NTI 不确 定性更大,其变异也更大.不过无论哪种谱系格局指 标 谱系不确定性最终会传递到这些谱系格局指标 上,增加了谱系格局类型判断的不确定性.需要着重 说明的是 最终群落谱系格局类型的判定不仅取决 于谱系格局指标的不确定性,而且还依赖于谱系格 局指标的均值.就像经典 t 检验一样,虽然增加样本 的变异的确会影响到 t 检验显著与否,但最终是否 显著仍受样本均值偏离期望值的多少的影响.同理, 如果群落谱系格局指标的均值与零只有微小的差 异 则谱系不确定性对最终谱系格局类型的显著性 判断影响较小.但当谱系格局指标的均值已经与零 有较大差异时 微弱的谱系不确定性都会对群落谱 系格局类型判断造成很大的影响.这也意味着以往 研究中发现边缘显著的群落谱系格局可能更易受到

物种谱系不确定性的影响,更有必要将谱系不确定 纳入分析后重新评估这些结构.

3.3 如何将谱系不确定性纳入经典群落谱系格局 分析框架

为正确判断经典群落谱系格局,笔者建议在之 后的相关研究中将谱系不确定性纳入传统群落谱系 格局分析框架中.采取的途径有:1)采用贝叶斯估计 法构树.相比于其他构树算法(如最大似然法等),贝 叶斯估计法结合 MCMC 算法,可以通过找出系统发 育树参数的最优后验分布(而非最佳参数点)^[32].以 此可以生成代表谱系不确定性特征的一组系统发育 树 用以替代以往研究常用且单一的一致性树来衡 量群落谱系格局,更好地将谱系不确定性考虑进来. 其实 这种考虑谱系不确定性的分析思路在祖先状 态重建等分析^[33]中已较为常见,笔者仅将这种思路 运用到群落谱系格局分析中.2) 合理选择群落谱系 格局指数.本研究发现 不管在群落水平还是样方水 平相比于 NTI, NRI 对谱系不确定性更敏感, 因而 在分析群落谱系格局的时候,如果采用 NRI 作为衡 量指标 应当保证系统发育树的准确性 因为此时允 许的谱系不确定性更小.而 NTI 对谱系不确定性的 敏感度不高 即当谱系的不确定性维持在一定阈值 时,由该谱系计算得到的 NTI 变异不明显,进而根据 NTI 判断得到的群落谱系格局无明显变化,所以 NTI 对谱系格局类型(如谱系随机、聚集和分散格 局) 的判断效果优于 NRI 这一指数.3) 除了指数的 正确选择 还可将谱系不确定性纳入群落谱系格局 的零模型计算中 以避免忽视谱系不确定性导致的 群落谱系格局误判.

本研究是将群落谱系不确定性纳入传统群落谱 系格局分析的一次初探.研究表明,谱系存在较大的 不确定性,系统发育树拓扑结构的不确定性和谱系 分支节点年龄有关,节点年龄越小相应的分支不确 定性越大.同时,物种间谱系距离存在较大不确定 性,并且随着物种间平均谱系距离增加而增加.这些 不确定性对 NRI 和 NTI 的影响不一样,但是无论在 群落还是小样方尺度上,NTI 对谱系关系的变化更 不敏感,可更好地应用于群落谱系格局分析中.最 后,本研究仅仅是谱系不确定性对群落谱系结构格 局的影响的初步探究,今后的研究可基于此思路进 一步深入分析,为正确地衡量群落谱系格局及推断 其背后生态过程奠定理论基础.

参考文献

[1] Darwin C. On the origin of species by means of natural

selection , or preservation of favoured races in the struggle for life. London: John Murray , 1859

- [2] Mindell DP. The tree of life: Metaphor, model, and heuristic device. Systematic Biology, 2013, 62: 479–89
- [3] Cavender-Bares J , Kozak KH , Fine PVA , et al. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters* , 2009 , 12: 693-715
- [4] Webb CO. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. *The American naturalist*, 2000, **156**: 145–155
- [5] Webb CO, Ackerly DD, Mcpeek MA, et al. Phylogenies and Community Ecology. Annual Review of Ecology and Systematics, 2002, 33: 475–505
- [6] Kraft NJ, Cornwell WK, Webb CO, et al. Trait evolution, community assembly, and the phylogenetic structure of ecological communities. The American Naturalist, 2007, 170: 271–283
- [7] Verdú M , Rey PJ , Alcántara JM , et al. Phylogenetic signatures of facilitation and competition in successional communities. *Journal of Ecology* , 2010 , 97: 1171 – 1180
- [8] Verdú M, Pausas JG. Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities. *Jour*nal of Ecology , 2010, 95: 1316–1323
- [9] Qian H, Jiang L. Phylogenetic community ecology: Integrating community ecology and evolutionary biology. *Journal of Plant Ecology*, 2014, 7: 97–100
- [10] Rangel TF, Colwell RK, Graves GR, et al. Phylogenetic uncertainty revisited: Implications for ecological analyses. Evolution, 2015, 69: 1301–1312
- [11] Sauquet H , Balthazar MV , MagallónS , et al. The ancestral flower of angiosperms and its early diversification. Nature Communications , 2017 , 8: 16047 , doi: 10. 1038/ncomms16047
- [12] Sauquet H, Ho SYW, Gandolfo MA, et al. Testing the impact of calibration on molecular divergence times using a fossil-rich group: The case of Nothofagus (Fagales). Systematic Biology, 2012, 61: 289-313
- [13] Yang Q(杨 群), Cong P-Y(丛培允), Sun X-Y (孙晓燕), et al. Advances in phylogenetic chronology. Acta Palaeontologica Sinica (古生物学报), 2009, 48 (3): 364-374 (in Chinese)
- [14] Whitfeld TJS, Kress WJ, Erickson DL, et al. Change in community phylogenetic structure during tropical forest succession: Evidence from New Guinea. Ecography, 2012, 35: 821-830
- [15] Letcher SG, Chazdon RL, Andrade ACS, et al. Phylogenetic community structure during succession: Evidence from three Neotropical forest sites. Perspectives in Plant Ecology, Evolution & Systematics, 2012, 14: 79-87
- [16] Letcher SG. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession. Proceedings Biological Sciences, 2010, 277: 97–104
- [17] Yang Q-S (杨庆松), Ma Z-P (马遵平), Xie Y-B (谢玉彬), et al. Community structure and species composition of an evergreen broad-leaved forest in Tiantong's 20 ha dynamic plot, Zhejiang Province, eastern China. Biodiversity Science (生物多样性), 2011, 19(2): 215-223 (in Chinese)
- [18] Da L-J (达良俊), Yang Y-C (杨永川), Song Y-C (宋永昌). Pupulation structure and regeneration types

of dominant species in an evergreen broadleaved forest in Tiantong National Forest Park, Zhejiang Province, eastern China. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学 报), 2004, **28**(3): 376-384 (in Chinese)

- [19] Tamura K , Peterson D , Peterson N , et al. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood , evolutionary distance , and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* , 2011 , 28: 2731-2739
- [20] Darriba D , Taboada GL , Doallo R , et al. jModelTest 2: more models , new heuristics and parallel computing. Nature Methods , 2012 , 9 (8): 772 , doi: 10.1038/ nmeth.210
- [21] Bouckaert R, Heled J, Kühnert D, et al. BEAST 2: A software platform for Bayesian evolutionary analysis. PLoS Computational Biology, 2014, 10(4): e1003537, doi: 10.1371/journal.pcbi.1003537
- [22] Tavaré S. Some probabilistic and statistical problems in the analysis of DNA sequences. American Mathematical Society: Lectures on Mathematics in the Life Sciences, 1986, 17: 57–86
- [23] Drummond AJ, Ho SYW, Phillips MJ, et al. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. PLoS Biology, 2006, 4(5): 699–710
- [24] Larget B, Simon DL. Markov chain Monte Carlo algorithms for the Bayesian analysis of phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 1999, 16: 750-759
- [25] Paradis E , Claude J , Strimmer K. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics* , 2004 , 20: 289–290
- [26] Swenson NG, Enquist BJ, Thompson J, et al. The influence of spatial and size scale on phylogenetic relatedness in tropical forest communities. *Ecology*, 2007, 88: 1770– 1780
- [27] Gotelli NJ. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 2000, 81: 2606–2621
- [28] Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW. Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 2008, 24: 2098 – 2100
- [29] Kembel SW, Hubbell SP. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, 2006, 87: 86–99
- [30] Gotelli NJ, Rohde K. Co-occurrence of ectoparasites of marine fishes: A null model analysis. *Ecology Letters*, 2002, 5: 86–94
- [31] Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, et al. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. Bioinformatics, 2010, 26: 1463–1464
- [32] Holder M, Lewis PO. Phylogeny estimation: Traditional and Bayesian approaches. Nature Reviews Genetics, 2003, 4: 275–284
- [33] Pagel M, Meade A, Barker D. Bayesian estimation of ancestral character states on phylogenies. *Systematic Biology*, 2004, 53: 673–684

作者简介 蔡佳瑶,女,1996年生,本科生. E-mail: jiayaocaicai@gmail.com

责任编辑 肖 红

蔡佳瑶,丁媛媛 童鑫,等.物种谱系不确定性对群落谱系格局指标的影响.应用生态学报,2018,29(3):790-796

Cai J-Y, Ding Y-Y, Tong X, et al. The impact of phylogenetic uncertainty on the metrics of community phylogenetic structure. Chinese Journal of Applied Ecology, 2018, 29(3): 790-796 (in Chinese)