科学通报 2011 年 第 56 卷 第 34 期: 2857 ~ 2864
论 文 www.scichina.com csb.scichina.com
《中国科学》杂志社
SCIENCE CHINA PRESS

系统发育β多样性指数的比较: 以古田山样地为例

冯刚[①②], 张金龙[①②], 裴男才[③], 饶米德[④], 米湘成[①*], 任海保[①], 马克平[①]

① 中国科学院植物研究所, 植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093;
② 中国科学院研究生院, 北京 100049;
③ 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广州 510520;
④ 浙江师范大学化学与生命科学学院, 金华 321004
* 联系人, E-mail: mixiangcheng@ibcas.ac.cn

2011-06-13 收稿, 2011-09-28 接受
中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-EW-Z-5)和国家自然科学基金(31170401)资助

摘要 系统发育β多样性由于在物种β多样性的基础上包含了群落的系统发育信息, 从而使人们能够从物种之间的亲缘关系来分析群落间的生态关系. 系统发育β多样性指数作为系统发育β多样性具体的度量, 为定量地研究系统发育β多样性提供了依据. 不同的系统发育β多样性指数反映不同侧面的β多样性信息, 同时也给研究者之间进行结果比较带来了不便. 本文以浙江古田山24 hm^2样地的森林群落为例, 对具有不同意义的系统发育β多样性指数进行比较后发现: (1) 物种多度加权处理的D_{pw}指数与Rao's二次熵的Rao's*D*定义相似; PhyloSor与UniFrac指数生态学含义相似, 因此具有很高的相关性; D_{nn}与PhyloSor, D_{nn}与UniFrac虽然生态学意义有些差别, 但相关性也很高; (2) 多度是否加权对同一个指数的影响在小尺度上并不明显; 随着尺度的增大, 多度加权与否的形式之间的差别才逐渐显现出来, 可能是因为群落物种均匀度随尺度增大而降低; (3) P_{ST}和Rao's*H*在较大尺度上比其他指数能够更好地反映生境和空间距离的衰减效应; 随着尺度的减小, AW-D_{nn}和D_{nn}能够更好地反映生境和空间距离的衰减效应.

关键词
尺度
多度
相关性
空间格局
距离衰减

β 多样性是指沿着某一环境梯度群落组成的变化. β 多样性将局部多样性(α 多样性)与区域多样性(γ 多样性)联系起来, 是群落生态学的核心内容之一[1,2]. 研究群落 β 多样性与物种自身特性、生境变化、种子传播限制等因子的关系可探讨群落组成变化的内在机制、验证生态学理论以及区域多样性对局部群落多样性的影响[3,4].

近年来, 物种系统发育关系被引入群落生态学中, 为群落生态学的研究提供了新的视角[5], 生态学家在β多样性研究的基础上提出了系统发育β多样性的概念. 系统发育β多样性是指同一时间2个不同地点上群落之间的系统发育距离[6]. 物种β多样性可以描述不同群落间物种组成的相异程度, 但是它不能提供不同群落间的亲缘关系上相异程度的信息[7,8]. 2 个具有完全不同物种组成的群落可能在亲缘关系上有一定的相似程度, 如存在 A, B, C, D 四个位于不同气候地带的森林群落, 可能 4 个样地之间的相异系数均为 1, 即 4 个样地之间的物种组成完全不同. 但是 4 个样地之间的系统发育 β 多样性可能各不相同, 这些群落系统发育的信息是物种β多样性研究所不能提供的.

由于系统发育β多样性这种特性, 群落生态学家们对它产生了极大兴趣. 近年来, 生态学家已经提出了很多系统发育 β 多样性的拓展性定义及相应的 β 多样性指数. 例如, D_{pw} 指群落间不同物种或个体之间的平均系统发育距离[9], PhyloSor 指 2 个群落共有物种的枝长和(2 个物种在系统发育树上的距离)占 2 个群落所有物种枝长和的比例[10], PCD 指一个群落中某一性状的变异程度能够被另一群落该性状的值

英文版见: Feng G, Zhang J L, Pei N C, et al. Comparison of phylobetadiversity indices based on community data from Gutianshan forest plot. Chinese Sci Bull, 2011, 56, doi: 10.1007/s11434-011-4869-1

预测的程度[11]. 到目前为止, 系统发育 β 多样性指数多达 12 个. 这些系统发育指数从不同的侧面反映了群落的不同特性, 但也给研究结果之间的比较带来了不便. 在群落生态学的研究中, 造成系统发育 β 多样性差异的主要生态学过程包括: (1) 生态位过程, 系统发育关系相近的群落, 具有相似的生境需求, 因此具有相似的群落系统发育结构; (2) 扩散限制, 即空间相近的群落由于传播限制, 具有相似的群落系统发育结构[6]. 众多的系统发育 β 多样性指数中哪些能较好地表现群落物种组成变化沿着空间和生境梯度的变化? 目前还没有研究对系统发育 β 多样性指数进行比较.

本研究利用浙江古田山亚热带常绿阔叶林 24 hm^2 监测样地的数据, 比较了不同系统发育 β 多样性指数的相似性, 分析了多度对系统发育 β 多样性指数的影响, 研究了不同系统发育 β 多样性指数对空间和环境梯度的表现程度. 古田山亚热带常绿阔叶林物种 β 多样性维持机制的研究表明, 生态位过程和空间过程对群落结构和生物多样性的影响较大, 并且生态位过程(30%)与空间过程(29%)的影响程度大致是相等的[12], 但是对不同系统发育 β 多样性指数的性质以及群落系统发育 β 多样性格局的成因还缺乏足够的认识. 为此, 我们尝试回答以下几个问题: (1) 与物种 β 多样性指数比较, 引入系统发育信息后, 系统发育 β 多样性指数是否产生了差异; (2) 系统发育 β 多样性指数之间的相似性如何以及是否具有相似的生态学意义; (3) 多度加权与否对系统发育 β 多样性指数的影响; (4) 不同的系统发育 β 多样性指数对群落物种组成变化沿着空间和生境梯度的表现程度如何?

1 材料与方法

(ⅰ) 样地概况. 古田山亚热带常绿阔叶林森林动态监测样地位于浙江省西部的开化县古田山国家级自然保护区(29°10′19.4″~29°17′41.4″N, 118°03′49.7″~118°11′12.2″E). 保护区总面积 8107 hm^2, 地形复杂, 山势较陡; 属中亚热带季风气候, 年平均温度为 15.3℃, 最热月均温 28.9℃, 最冷月均温 4.1℃, 年降水量 1963.7 mm, 年降雨天数约 140 d, 年日照时数 1747.5 h, 无霜期约 250 d[13]. 古田山森林样地 24 hm^2, 东西长 600 m, 南北宽 400 m, 海拔为 446.3~714.9 m, 于 2004~2005 年按照 CTFS (The Center for Tropical Forest Science)的标准建立[14].

(ⅱ) 系统发育树的建立. 为了测定群落的系统发育多样性及衡量物种之间的亲缘关系, 采用 DNA 条码技术(DNA barcoding)[15], 通过对木本植物的 *rbcLa*, *matK* 和 *trnH-psbA* 3 个基因片段的测序建立样地内 156 个物种的系统发育树. 主要步骤为: (1) 在植物的嫩叶部位取样后, 采用改良的 CTAB 法提取植物叶片组织的总 DNA[16,17]; (2) PCR 扩增和测序: 分别用 3 对引物对植物的 *rbcL*, *matK* 和 *trnH-psbA* 3 个基因进行 PCR 扩增和测序; *rbcL* 片段长约 540 bp, *matK* 片段长约 900 bp, *trnH-psbA* 片段长度范围 300~800 bp; 为了验证测序的准确性, 对每一条序列在 GenBank 中搜索, 并进行 Blast 比对; (3) 用 MUSCLE 软件[18]分别对 3 个基因进行比对; (4) 手工校正后, 用 Phylotools 程序包[19]进行拼接, 建立超级矩阵; (5) 采用 RAxML 软件[20]对 3 个基因分别设定为 3 个分隔 GTR + GAMMA 模型, 用极大似然法建立 156 种木本植物的系统发育树; (6) 为了确定各节点的支持率, 进行 1000 次快速 bootstrap 检验; (7) 采用 r8s 软件包[21]用非参数速率平滑法(NPRS)对极大似然系统发育树进行处理, 获得等距系统发育树(ultrametric tree)[15,22].

(ⅲ) 数据分析方法. 群落学数据来自对 24 hm^2 古田山森林样地的第一次调查, 共有 140700 个胸径(DBH)≥1 cm 的独立木本植物个体, 分属 49 科, 104 属, 159 种. 样地内优势物种明显, 以甜槠(*Castanopsis eyrei*)和木荷(*Schima superba*)为主要的优势种. 我们将 24 hm^2 的大样地分别划分为 600 个 20 m × 20 m, 150 个 40 m × 40 m 和 24 个 100 m × 100 m 大小的样方. 首先, 在同一个空间尺度上分别对 12 个系统发育 β 多样性指数进行成对 Spearman 相关分析. 然后, 分别在 4 个空间尺度上对有将物种多度加权与否区别的 3 对指数进行相关性分析. 最后, 将各个小样方的空间距离、环境距离与对应尺度的系统发育 β 多样性值用偏 Mantel 检验(partial Mantel test)进行主玉带分解, 比较不同指数对环境距离和空间距离引起的群落变异的解释程度.

环境因子采用 4 个地形因子(平均海拔、凹凸度、坡度、坡向)[12]和 20 个土壤因子(全碳、全氮、全磷、有效铁、有效锰、有效锌、有效铜、有效钾、有效磷、有效钙、有效镁、有效钠、有效硼、有效硅、有效铝、有效氮、pH、氮矿化速率、土壤容重、土壤水分). 地

形因子是间接表现土壤水分和养分属性的因子, 土壤的水分、养分含量、土壤的温度等与地形因子直接相关; 不同的物种在不同的水分和养分状况下竞争能力是不同的, 土壤养分含量和水分含量直接影响植物的分布, 因此采用地形因子和土壤因子代表生态位过程, 采用样方之间的空间距离代表空间过程. 土壤取样采用地统计学方法, 在 30 m × 30 m 网格的不同尺度上取样[23], 根据因子的属性采用不同的标准化方法, 每一个样方的土壤 pH 采用标准化方法, 其他土壤因子取 log 值, 样方坡向取正弦和余弦值, 表示坡向朝南和朝东的程度, 其他地形因子处理方法与土壤 pH 的处理方法相同; 然后通过主成分分析(principal component analysis)得到能够代表所有环境因子的主成分, 通过对环境因子进行主成分分析得出第一主成分所包含的信息量就达到了 92.9%, 其中平均海拔的作用最大. 环境因子在主成分分析前三轴上的负荷值见表 S1, 因此采用不同样方在第一轴上的值代表不同的环境因子计算样方之间的环境距离. 最后我们分别用空间距离、环境距离和两者结合的 3 种方式对系统发育 β 多样性值进行方差分解.

(ⅳ) 系统发育 β 多样性指数. (1) D_{pw} (mean pairwise distance, 平均成对系统发育距离): 计算 2 个群落不同物种或个体之间的平均系统发育距离[9]. 计算方法如下:

$$D_{\mathrm{PW}}=\frac{\sum_{i=1}^{n_{k_1}}\overline{\delta_{ik_2}}+\sum_{j=1}^{n_{k_2}}\overline{\delta_{jk_1}}}{n_{k_1}+n_{k_2}}.$$

将物种多度加权形式的计算方法如下:

$$\text{AW-}D_{\mathrm{pw}}=\frac{\sum_{i=1}^{n_{k_1}}f_i\overline{\delta_{ik_2}}+\sum_{j=1}^{n_{k_2}}f_j\overline{\delta_{jk_1}}}{2},\quad \text{物种 } i\neq\text{物种 } j;$$

其中 $\overline{\delta_{ik_2}}$ 表示群落 k_1 中物种 i 与群落 k_2 中所有物种的平均成对系统发育距离; n_{k_1} 表示群落 k_1 中的物种数目; f_i 表示在群落 k_1 中物种 i 的相对多度[24]. AW-D_{pw} (abundance-weighted D_{pw}, 多度加权的 D_{pw})表示进行多度加权处理的 D_{pw}, 而 D_{pw} 代表不进行多度加权处理的形式.

(2) D_{nn} (mean nearest taxa distance, 平均最近系统发育距离), 指在 2 个群落中, 一个群落里的物种与另一群落中与其亲缘关系最近的物种的平均系统发育距离[9]. 这个指数其中也包括两个不同的形式, 即是否进行多度加权处理. 计算方法如下:

$$D_{\mathrm{nn}}=\frac{\sum_{i=1}^{S_A}\min\delta_{iB}+\sum_{j=1}^{S_B}\min\delta_{jA}}{S_A+S_B}.$$

将物种多度加权形式的计算方法如下:

$$\text{AW-}D_{\mathrm{nn}}=\frac{\sum_{i=1}^{S_A}f_i\min\delta_{iB}+\sum_{j=1}^{S_B}f_j\min\delta_{jA}}{2},\quad \text{物种 } i\neq\text{物种 } j;$$

其中 S_A 表示群落 A 中物种的数目; $\min\delta_{jA}$ 表示群落 B 中的物种 j 与群落 A 中所有物种的最近系统发育距离; f_i 表示物种 i 在群落 A 中的相对多度[25,24]; AW-D_{nn} (abundance-weighted D_{nn}, 多度加权的 D_{nn})表示进行多度加权处理的 D_{nn}, 而 D_{nn} 代表不进行多度加权处理的形式.

D_{PW} 与 D_{nn} 的区别在于前者反映的是不同的类群在整个系统发育树上的聚集程度, 而后者则表示不同的类群在某一特定末端分支上的局部聚集程度[5].

(3) PhyloSor (phylogenetic Sørensen's index), 指 2 个群落共有物种的枝长和占 2 个群落所有物种的枝长和的比例. 从名称上可以看出, PhyloSor 是由 Sørensen 指数演变得来的. Sørensen 指数表示 2 个群落中共有物种占 2 个群落内所有物种数的比例, 该比值越大, 说明 2 个群落的物种组成越相似; 而 PhyloSor 则表示 2 个群落中共有物种之间的枝长和与 2 个群落所有物种之间枝长和的比例, 比值越大, 2 个群落间的系统发育越小. 2 个指数在形式上有是相似的.

$$\mathrm{Sor}_{ij}=\frac{2\times S_{ij}}{S_i+S_j},$$

$$\mathrm{PhyloSor}_{ij}=\frac{2\times BL_{ij}}{BL_i+BL_j},$$

其中 Sor_{ij} 表示群落 i 和 j 的 β 多样性, $\mathrm{PhyloSor}_{ij}$ 表示群落 i 和 j 的系统发育 β 多样性, S_{ij} 表示 2 个群落的共有物种数目, S_i, S_j 分别表示 2 个群落各自所包含的物种数目[26]. 而 BL_{ij} 表示 2 个群落共有物种的枝长和, BL_i 和 BL_j 分别表示群落 i 和 j 中所含的物种的枝长和[10].

(4) UniFrac (unique fraction), 指 2 个群落中, 仅在一个群落中存在的物种之间的枝长和占 2 个群落所有物种的枝长和的比例[27]. Jaccard 指数[1]是与 UniFrac 意义相同的物种 β 多样性指数. 两者计算公式如下:

$$\mathrm{Jaccard}=\frac{b+c}{a+b+c},$$

$$\text{UniFrac} = \frac{B+C}{A+B+C},$$

其中, a 表示 2 个群落共有的物种, b 表示只在群落 1 存在的物种, c 表示只在群落 2 存在的物种; A 表示 2 个群落共有物种之间的枝长和, B 表示群落 1 中仅有的物种之间的枝长和, 而 C 表示群落 2 中仅有的物种之间的枝长和. UniFrac 与 PhyloSor 生态学意义相似, 其区别仅在于前者描述的是 2 个群落之间的相异性, 而后者表示的是相似性.

(5) Rao'sD 表示群落间的系统发育多样性, 即 2 个群落间物种多度加权的平均成对系统发育距离, 该指数与 AW-D_{PW} 的生态学意义相同. 其计算公式如下:

$$D_{kl} = \sum_i \sum_j t_{ij} x_{ki} x_{lj},$$

其中, x_{ki} 表示群落 k 中物种 i 的相对多度, t_{ij} 表示 i, j 两物种在系统发育树上的系统发育距离[28].

(6) Rao'sH 是 Rao'sD 去除了群落内系统发育多样性影响的群落间系统发育多样性. 其计算公式如下:

$$H_{kl} = D_{kl} - (D_{kk} + D_{ll})/2,$$

其中, D_{kl} 指群落间平均成对系统发育距离, D_{kk}, D_{ll} 是指 2 个群落内的平均成对系统发育距离, 计算方法同 D_{kl}.

(7) $\prod_{\text{ST}}$ 和 P_{ST}. $\prod_{\text{ST}}$ 表示群落间平均成对系统发育距离比群落内平均成对系统发育距离增加的部分, 该指数仅需要(0,1)数据, 即物种存在与否的数据. 而 P_{ST} 与 $\prod_{\text{ST}}$ 意义相似, 区别在于前者包括了物种多度信息[8].

$$\Pi_{\text{ST}} = \frac{\Delta_T^P - \Delta_S^P}{\Delta_T^P},$$

$$P_{\text{ST}} = \frac{D_T^P - D_S^P}{D_T^P},$$

其中, Δ_T^P 表示所有群落的总的系统发育多样性, 可以理解为系统发育 γ 多样性, 而 Δ_S^P 则表示所有群落内部的系统发育多样性的平均值, 可以理解为系统发育 α 多样性. D_T^P, D_S^P 分别表示将多度信息加权处理后的群落之间总的系统发育多样性和群落内部的系统发育多样性的平均值.

(8) PCD (phylogenetic community dissimilarity) 指数有 2 个组成部分, 即反映 2 个群落共有物种部分的非系统发育部分(PCDc)及反映 2 个群落不同物种进化关系的系统发育部分(PCDp), 并且 Ives 和 Helmus[11]将三者的关系定义为 PCD=PCDc × PCDp. 为了更好地理解这一个系统发育 β 多样性指数意义, 他们假定性状在进化过程中的变化是随机的, 即呈布朗运动. 在给定了两个群落系统发育关系的前提下, PCD 表示一个群落中性状的变异程度可以被另一群落的性状的值预测的程度.

$$\text{PCD} = \frac{n_1 \text{PSV}_{1|2} + n_2 \text{PSV}_{2|1}}{n_1 \text{PSV}_1 + n_2 \text{PSV}_2} \times \frac{1}{\overline{D}(n_1 \times n_2 \times C_{\text{pool}})},$$

其中, n_1 表示群落 1 中的物种数; $\text{PSV}_{1|2}$ 表示基于群落 2 中的物种系统发育变异程度(phylogenetic species variability)[29]信息的前提下, 群落 1 中的物种系统发育变异程度; PSV_1 表示群落 1 中的物种系统发育变异程度; $\overline{D}(n_1 \times n_2 \times C_{\text{pool}})$ 被用来去除由 n_1, n_2 带来的偏差, 详细的计算过程可参考文献[11].

2 分析结果

2.1 各种指数的相关性

为了说明物种 β 多样性指数引入系统发育信息后是否引起了系统发育指数之间的差异, 我们计算了生态学意义一致的两对指数 UniFrac 与 Jaccard[1], PhyloSor 与 Sørensen[26]的相关性, 20 m × 20 m, 40 m × 40 m 和 100 m × 100 m 3 个尺度上的结果见表 1. 由于 Sørensen 与 Jaccard 分别是 PhyloSor 与 UniFrac 的物种水平上的 β 多样性, 因此可以看出引入系统发育信息后, 系统发育 β 多样性指数之间的相关性产生了变化.

在上面的介绍中我们提到了 8 种不同的系统发育 β 多样性指数, 其中如果包括了多度加权与否的形式后共有 12 种. 在这 12 种指数中, 有 5 对指数在 3 个尺度上相关系数接近 1 (图 1, 表 2). 其中有 AW-D_{PW} 与 Rao'sD, PhyloSor 与 UniFrac, D_{nn} 与 PhyloSor, D_{nn} 与 UniFrac, Rao'sH 与 P_{ST}. 100 m×100 m 尺度上具体结果见图 1 和表 2:

由于 PCD 与 PCDp 在计算过程中采用的是物种之间系统发育距离的协方差[11], 所以我们单独把 这 2 个指数和 UniFrac 和 $\prod_{\text{ST}}$ 做相关性分析, 此时

表 1 不同尺度上 UniFrac 与 Jaccard, PhyloSor 与 Sørensen 的 Spearman 相关系数

指数	20 m×20 m	40 m × 40 m	100 m × 100 m
UniFrac 与 PhyloSor	−1	−1	−1
UniFrac 与 Jaccard	0.81	0.82	0.81
PhyloSor 与 Sørensen	0.81	0.82	0.81

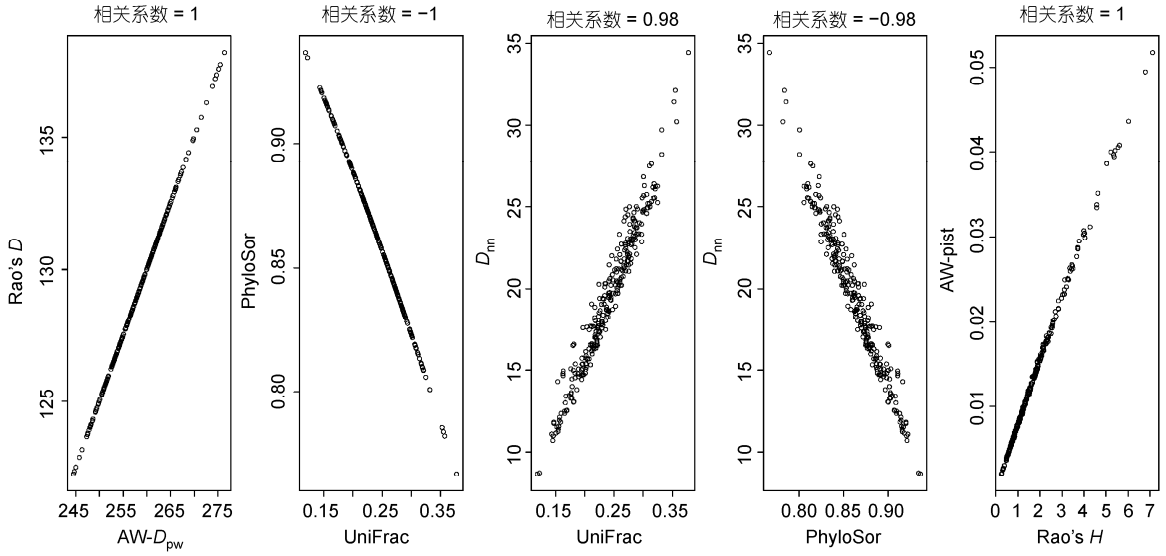


图 1　100 m×100 m 尺度上系统发育 β 多样性指数之间的 Spearman 相关系数

其他尺度上结果与上图相似, AW-pist 表示 P_{ST}, 下同

表 2　100 m×100 m 尺度上系统发育 β 多样性指数之间的 Spearman 相关系数

0.26	0.47	0.34	0.31	–0.32	0.32	1	0.47	0.41	P_{ST}
0.04	0.36	0.6	0.6	–0.55	0.55	0.42	0.36	Π_{ST}	
–0.05	1	0.11	0.17	–0.11	0.11	0.49	Rao's*D*		
0.25	0.49	0.34	0.32	–0.32	0.32	Rao's*H*			
–0.08	0.11	0.98	0.66	–1	UniFrac				
0.08	–0.11	–0.98	–0.66	PhyloSor					
–0.02	0.17	0.66	AW-D_{nn}						
–0.01	0.11	D_{nn}							
–0.05	AW-D_{pw}								
D_{pw}									

表 3　100 m×100 m 尺度上系统发育 β 多样性指数之间的 Spearman 相关系数

0.27	0.57	0.24	Π_{ST}
0.86	0.43	UniFrac	
0.53	PCDp		
PCD			

UniFrac 和Π_{ST}的计算也采用物种之间系统发育距离的协方差. 分析结果见表 3. 另外两个尺度上的结果分别见表 S2 和 S3.

2.2　多度对系统发育 β 多样性指数的影响

我们在 4 个不同的尺度, 即 10 m × 10 m, 20 m × 20 m, 40 m × 40 m 和 100 m × 100 m, 对有无多度加权的同一指数(D_{pw}, D_{nn}, P_{ST})进行了相关性分析. 结果表明, 两种形式的差别在小的尺度上相对是比较小的, 随着尺度的增大, 两种指数之间的相关性逐渐降低(图 2). 指数加权与否随着尺度增大差异增大的原因可能是, 随着尺度的增大, 种间的多度差异增大. 对不同尺度样方的物种-多度分布曲线取样验证了这个的假设, 图 3 清晰地反映了在不同尺度上物种多度差异的区别.

2.3　各种指数对生境差异和空间变化的表现

为了研究哪一个指数能够最好地解释群落组成的变异, 我们对系统发育 β 多样性值与环境因子、空间距离做了方差分解. 分析结果见表 4 及表 S4 和 S5.

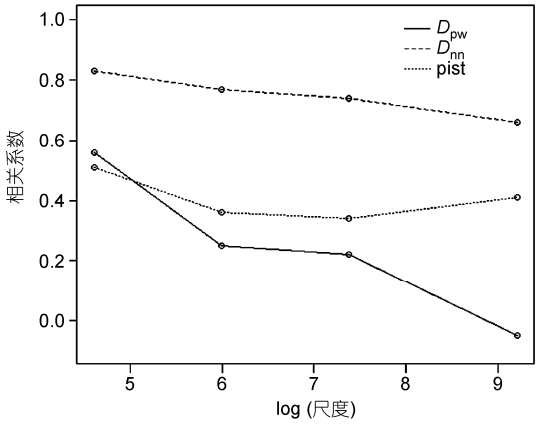


图 2 多度加权与否的系统发育 β 多样性指数相关性随着尺度变化的趋势

x 轴表示取 log 值后的空间尺度; *y* 轴表示一个指数加权多度与否的两种形式的相关性值; pist 表示 Π_{ST} 和 P_{ST}

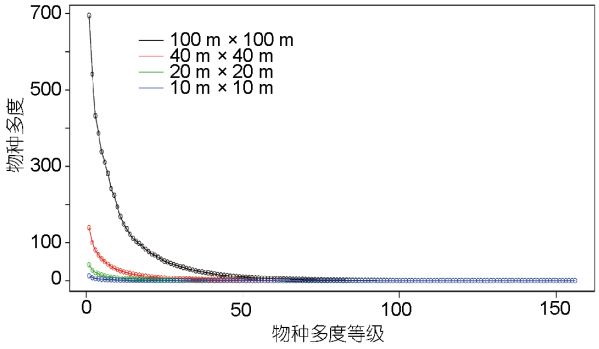


图 3 不同尺度上物种多度随物种多度等级的变化趋势

表 4 100 m × 100 m 尺度上系统发育 β 多样性值与环境因子、空间距离的方差分解检验结果 a)

指数	$a+b+c$	$a+b$	$b+c$	a	c
D_{pw}	0.025	–0.004	0.022	0.003	0.029
AW-D_{pw}	0.065	0.002	0.067	–0.002	0.063
D_{nn}	0.225	0.097	0.206	0.018	0.128
AW-D_{nn}	0.303	0.106	0.29	0.013	0.197
Unifrac	0.233	0.091	0.219	0.014	0.142
PhyloSor	0.236	0.091	0.222	0.014	0.145
Rao's*D*	0.065	0.002	0.067	–0.002	0.063
Rao's*H*	0.321	0.053	0.323	–0.002	0.268
Π_{ST}	0.216	0.121	0.18	0.037	0.096
P_{ST}	0.328	0.056	0.33	–0.002	0.272
PCD	0.018	0.021	0.005	0.013	–0.002
PCDp	0.002	0.001	–0.003	0.005	0

a) $a+b+c$ 表示环境因子和空间距离解释的部分, $a+b$ 表示空间距离解释的部分, $b+c$ 表示环境因子解释的部分, a 表示去除环境因子影响后空间距离解释的部分, c 表示去除空间距离影响后环境因子解释的部分

3 讨论

系统发育 β 多样性在物种 β 多样性的基础上整合了种间亲缘关系信息, 能使我们能从种间亲缘关系出发考虑种间的生态关系[6]. 物种的生态位在进化过程中具有系统发育保守性, 这种保守性在决定物种分布中可能发挥着重要作用[30,31]. 系统发育 β 多样性从进化的角度来解释群落生物多样性的形成和物种共存机制, 也能够为制定更加科学的生物多样性保护策略提供合理的依据[4].

3.1 指数之间的相关性

系统发育 β 多样性指数之间的相关性分析能够使人们更好地理解系统发育 β 多样性的生态学意义, 并且减少重复性的分析. AW-D_{pw} 与 Rao's*D* 均表示将多度加权的平均成对系统发育距离, 其计算结果极为相似, 因此在今后的研究中只需选用其中一种即可; PhyloSor 和 UniFrac 在涵义上均源于 Sørensen 多样性指数, 表达了相似的生态学意义, 即 2 个群落共有物种之间的枝长与 2 个群落所有的物种枝长和的比例. 两者区别仅在于一个以相似性的涵义来表达, 而另一个则描述的是相异性, 因此两者相关性很高; Rao's*H* 与 P_{ST} 具有相似的的生态学涵义, 所以相关性很高; 需要注意的是 D_{nn} 与 PhyloSor 和 UniFrac 的相似性很高, 前者表示两个群落间的平均最近系统发育距离, 而后两个则表示共有物种枝长与所有种的枝长的比. 这 3 个指数的相似性可能是由于他们均表示 2 个群落中物种在系统发育树分支端的差异造成的.

3.2 多度对指数的影响

多度作为群落生态学中的一个重要概念, 多度差异大小表示了群落内均匀度的差异. 在计算 β 多样性时, 是否考虑多度, 其生态学意义是不同的. Lozupone 等人[32]提出多度加权的指数适合研究引起群落中物种多度变化的原因, 而无多度加权的指数更适合探讨限制物种存在与否的因素, 两类分析都是必要的. 因此, 在研究过程中如果仅需考虑物种存在与否, 就应该选择无多度加权的指数; 但如果需要同时考虑物种之间的均匀度对群落生物多样性的影响, 就需要采用多度加权的 β 多样性指数.

对 3 对具有多度加权与否区别的指数在 4 个空间尺度上进行的相关性分析表明随着尺度的增加, 多度

加权与否的一对指数的相关性逐渐降低, 即多度在小尺度上对不同指数的影响不大; 随着尺度的增大, 多度的影响才逐渐显现出来. 所以, 如果我们研究的尺度相对较小, 那么就不需要重复计算该对指数.

3.3 各种指数对生境和空间距离衰减效应的表现

群落间相似性随着空间尺度的增加而减小的现象已经得到了广泛证实[33]. 造成距离衰减的原因主要有 3 种机制. 首先, 生境特征随着空间距离的增加发生着变化, 生境特征又是影响群落组成的一个很重要的因素, 这一点可以用生态位假说来解释[34]; 其次, 空间结构与地形决定着生物体在不同群落间的传播速率[35]; 另外, 根据中性理论假说[36], 即使群落间的生境完全一致, 群落间的相似性也会因为生物体本身有限的传播能力而随着空间距离的增加而减小.

系统发育 β 多样性作为群落间系统发育距离的度量也存在距离衰减效应, 不同的系统发育β多样性指数对这种效应有不同的表现. 系统发育β多样性与空间距离、环境因子的方差分解结果表明, 在 100 m × 100 m 尺度上, P_{ST} 和 Rao'sH 最能反映亚热带森林群落沿生境和空间距离的衰减效应, 生境和空间可以共同解释 P_{ST} 和 Rao'sH 方差的 32.77%和 32.1%; 但在 20 m × 20 m 和 40 m × 40 m 尺度上, 最能反映生境和空间距离衰减效应的是 AW-D_{nn} 和 D_{nn}, 在前一个尺度上两者的解释量分别为 13.4%和 9.375%, 后一个尺度上分别为 18.63%和 13.47%. 因此, 在较大尺度上研究不同因子对系统发育 β 多样性值的影响时, 我们建议使用 P_{ST} 和 Rao'H 两个指数, 而随着尺度的减小应用 AW-D_{nn} 和 D_{nn} 可能会得到更好的结果.

通过研究, 我们发现 AW-D_{pw} 与 Rao'sD, PhyloSor 与 UniFrac, D_{nn} 与 PhyloSor, D_{nn} 与 UniFrac, Rao'sH 与 P_{ST} 有很高的相关性; D_{pw}, AW-D_{pw}, Rao'sD, Rao'sH, P_{ST} 以及 $\prod_{ST}$ 在计算过程中均以两个物种之间的平均系统发育距离为基础, 反映两个群落靠近系统发育树根节点分枝的差异, 因而能更好地反映群落生境的差异; 而 D_{nn}, AW-D_{nn}, UniFrac 与 PhyloSor 是主要反映 2 个群落靠系统发育树末端分枝的差异, 即进化特异性(evolutionary distinctiveness)上的差异[37], 能更好地反映群落对资源利用策略的差异. 多度加权与否的一对指数在小尺度上差别不大, 随着尺度的增大, 多度的影响逐渐增大; 在较大尺度上, P_{ST} 和 Rao'sH 可以由生境和空间距离更好地解释; 而在小尺度上, AW-D_{nn} 和 D_{nn} 可能会得到更好的解释.

系统发育 β 多样性能从新的侧面反映群落之间的关系, 因此在研究中结合物种β多样性和系统发育 β 多样性分析能得到更加真实、全面的信息. 本研究分析了各种系统发育β多样性指数之间的相关性, 多度加权在不同尺度上对指数的影响以及不同指数对空间变化、环境梯度的解释能力. 为人们选取合适的指数进行系统发育生态学研究提供了参考.

致谢 感谢中国科学院植物研究所刘晓娟、曼兴兴、宋凯等人在数据处理上给予的大力帮助; 感谢中国科学院烟台海岸带可持续发展研究所张俪文博士提供的土壤数据; 感谢为古田山 24 hm^2 样地建设付出努力与汗水的各位老师、同学及工人.

参考文献

1 Whittaker R H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecol Monogr, 1960, 30: 280–338
2 Cody M L. Towards a theory of continental species diversities: Bird distributions over Mediterranean habitat gradients. In: Cody M L, Diamond J M, eds. Ecology and Evolution of Communities. Harvard: Harvard University Press, 1975. 214–257
3 Koleff P, Gaston K J, Lennon J J. Measuring beta diversity for presence-absence data. J Anim Ecol, 2003, 72: 367–382
4 陈圣宾, 欧阳志云, 徐卫华, 等. Beta 多样性研究进展. 生物多样性, 2010, 18: 323–335
5 Webb C O. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: An example for rain forest trees. Am Nat, 2000, 156: 145–155
6 Graham C H, Fine P V A. Phylogenetic beta diversity: Linking ecological and evolutionary processes across space in time. Ecol Lett, 2008, 11: 1265–1277
7 Chave J, Chust G, Thébaud C. The importance of phylogenetic structure in biodiversity studies. In: Storch D, Marquet, Brown J H, eds. Scaling Biodiversity. Institute Editions, Santa Fe, 2007. 151–167
8 Hardy O J, Senterre B. Characterizing the phylogenetic structure of communities by an additive partitioning of phylogenetic diversity. J Anim Ecol, 2007, 95: 493–506

9 Webb C O, Ackerly D D, Kembel S W. Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. Bioinformatics, 2008, 24: 2098–2100
10 Bryant J A, Lamanna C, Morlon H, et al. Microbes on mountainsides: Contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. Proc Natl Acad Sci USA, 2008, 105: 11505–11511
11 Ives A R, Helmus M R. Phylogenetic metrics of community similarity. Am Nat, 2010, 176: E128–E142
12 Pierre L, Mi X C, Ren H B, et al. Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. Ecology, 2009, 90: 663–674
13 楼炉焕, 金水虎. 浙江古田山自然保护区种子植物区系分析. 北京林业大学学报, 2000, 22: 33–39
14 陈彬, 米湘成, 方腾, 等. 浙江古田山森林——树种及其分布格局. 北京: 中国林业出版社, 2009. 4
15 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. Proc Natl Acad Sci USA, 2009, 106: 18621–18626
16 Doyle J J, Doyle J L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. Phytochem Bull, 1987, 19: 11–15
17 Khanuja S P S, Shasany A K, Darokar M P, et al. Rapid isolation of DNA from dry and fresh samples of plants producing large amounts of secondary metabolites and essential oils. Plant Mol Biol Rep, 1999, 17: 1–7
18 Edgar R C. MUSCLE: Multiple seq uence alignment with high accuracy and high throughput. Nucleic Acids Res, 2004, 32: 1792–1797
19 Zhang J L, Mi X C, Pei N C. Phylotools: Phylogenetic tools for ecologists. R Package Version 0.0.7.4. 201019
20 Alexandros S. RAxML-VI-HPC: Maximum likelihood-based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. Bioinformatics, 2006, 22: 2688–2690
21 Sanderson M J. r8s: Inferring absolute rates of molecular evolution and divergence times in the absence of a molecular clock. Bioinformatics, 2003, 19: 301–302
22 Lemey P, Rambaut A, Drummond A J, et al. Bayesian phylogeography finds its roots. PLoS Comput Biol, 2009, 9: e1000520
23 Zhang L W, Mi X C, Shao H B, et al. Strong plant-soil associations in a heterogeneous subtropical broad-leaved forest. Plant Soil, 2011, doi: 10.1007/s11104-001-0839-2
24 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. Proc R Soc London Ser B, 2011, 278: 877–884
25 Ricotta C, Burrascano S. Testing for differences in beta diversity with asymmetric dissimilarities. Ecol Indic, 2009, 9: 719–724
26 Krebs C J. Ecological Methodology. Menlo Park: Addison-Wesley, 1999
27 Lozupone C, Hamady M, Knight R. UniFrac—An online tool for comparing microbial community diversity in a phylogenetic context. BMC Bioinformatics, 2006, 7: 371–384
28 Rao C R. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. Theor Popul Biol, 1982, 21: 2443
29 Helmus M R, Bland T J, Williams C K, et al. Phylogenetic measures of biodiversity. Am Nat, 2007, 169: E68–E83
30 Donoghue M J. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. Proc Natl Acad Sci USA, 2008, 105: 11549–11555
31 Cavender-Bares J, Ackerly D D, Baum D A, et al. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. Am Nat, 2004, 163: 823–843
32 Lozupone C A, Hamady M, Kelley S T, et al. Quantitative and qualitative beta diversity measures lead to different insights into factors that structure microbial communities. Appl Environ Microbiol, 2007, 73: 1576–1585
33 Soininen J, McDonald R, Hillebrand H. The distance decay of similarity in ecological communities. Ecography, 2007, 30: 3–12
34 Nekola J C, White P S. The distance decay of similarity in biogeography and ecology. J Biogeogr, 1999, 26: 867–878
35 Garcillán P P, Ezcurra E. Biogeographic regions and β-diversity of woody dryland legumes in the Baja California peninsula. J Veg Sci, 2003, 14: 859–868
36 Hubbell S P. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton: Princeton University Press. 2001
37 Redding D W, Mooers A O. Incorporating evolutionary measures into conservation prioritization. Conserv Biol, 2006, 20: 1670–1678

补充材料:

表 S1 100 m×100 m 尺度上主成分分析的环境因子负荷量矩阵
表 S2 40 m×40 m 尺度上系统发育 β 多样性指数之间的相关系数
表 S3 20 m×20 m 尺度上系统发育 β 多样性指数之间的相关系数
表 S4 40 m×40 m 尺度上系统发育 β 多样性值与环境因子、空间距离的 Mantel 检验结果
表 S5 20 m×20 m 尺度上系统发育 β 多样性值与环境因子、空间距离的 Mantel 检验结果

本文以上补充材料见网络版 csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

表 S1　100 m×100 m 尺度上主成分分析的环境因子负荷量矩阵

主分量	第一主分量	第二主分量	第三主分量
全碳	–0.0017	–0.0068	0.0012
全氮	–0.0019	–0.0079	0.0023
全磷	–0.0016	–0.0087	0.0034
有效铁	–0.0001	0.0035	0.0045
有效锰	0.0008	0.0015	0.0182
有效锌	0.0003	–0.0042	0.0005
有效铜	0.0013	–0.0016	0.0024
有效钾	–0.0005	–0.0024	0.0063
有效磷	–0.0086	–0.0347	0.0198
有效钙	0.001	–0.0102	0.0086
有效镁	0.0002	–0.0063	0.0053
有效钠	0.0019	0.0093	0.0199
有效硼	0.001	0.0045	0.0096
有效硅	0.0014	0.0074	0.0052
有效铝	0	–0.0015	0.0011
有效氮	–0.0003	–0.0034	0.0055
pH	0.0005	–0.008	–0.0049
氮矿化速率	–0.0035	–0.0221	–0.013
土壤容重	0.0006	0.0036	0.0039
土壤水分	–0.0009	–0.0105	–0.0082
平均海拔	0.9983	–0.0538	–0.0229
凹凸度	0.0523	0.9964	–0.0437
坡度	0.0253	0.0426	0.9978
坡向	–0.0002	–0.0016	–0.0173
特征值	2982.823	194.041	33.5091
信息百分比	0.929	0.0604	0.0104
累计百分比	0.929	0.989	0.9994

表 S2　40 m × 40 m 尺度上系统发育 β 多样性指数之间的相关系数

0.04	0.34	0.35	0.40	–0.32	0.32	**1**	0.34	0.34	P_{ST}
0.06	0.18	0.71	0.58	–0.65	0.65	0.34	0.18	$\prod_{ST}$	
0.22	**1**	0.15	0.24	–0.10	0.10	0.38	Rao's*D*		
0.06	0.38	0.35	0.41	–0.32	0.32	Rao's*H*			
–0.22	0.10	**0.97**	0..75	**–1**	UniFrac				
0.22	–0.10	**–0.97**	–0.75	PhyloSor					
–0.15	0.24	0.74	AW-D_{nn}						
–0.09	0.15	D_{nn}							
0.22	AW-D_{pw}								
D_{pw}									

0.42	0.63	0.35	$\prod_{ST}$
0.92	0.55	UniFrac	
0.59	PCDp		
PCD			

表 S3 20 m × 20 m 尺度上系统发育 β 多样性指数之间的相关系数

0.08	0.34	0.34	0.42	–0.31	0.31	**1**	0.34	0.36	P_{ST}
0.05	0.17	0.75	0.61	–0.67	0.67	0.36	0.17	$\prod_{ST}$	
0.25	**1**	0.18	0.34	–0.12	0.12	0.40	Rao's*D*		
0.1	0.40	0.35	0.43	–0.31	0.31	Rao's*H*			
–0.07	0.12	**0.96**	0..75	**–1**	UniFrac				
0.07	–0.12	**–0.96**	–0.75	PhyloSor					
0.02	0.34	0.77	AW–D_{nn}						
0.07	0.18	D_{nn}							
0.25	AW–D_{pw}								
D_{pw}									

0.40	0.62	0.33	$\prod_{ST}$
0.94	0.58	UniFrac	
0.59	PCDp		
PCD			

表 S4 40 m × 40 m 尺度上系统发育 β 多样性值与环境因子、空间距离的方差分析检验结果

指数/因子	*a* + *b* + *c*	*a* + *b*	*b* + *c*	*b*	*a*	*c*
D_{pw}	0.038	0.011	0.010	–0.017	0.028	0.027
AW-D_{pw}	0.056	0.006	0.055	0.005	0.001	0.050
D_{nn}	0.135	0.036	0.134	0.035	0.001	0.099
AW-D_{nn}	0.186	0.053	0.184	0.050	0.002	0.134
UniFrac	0.117	0.042	0.112	0.038	0.005	0.074
PhyloSor	0.118	0.042	0.114	0.038	0.004	0.077
Rao's*D*	0.056	0.006	0.055	0.005	0.001	0.050
Rao's*H*	0.128	0.035	0.126	0.034	0.001	0.093
$\prod_{ST}$	0.075	0.025	0.073	0.023	0.002	0.050
P_{ST}	0.125	0.036	0.123	0.035	0.002	0.088
PCD	0.010	0.002	0.010	0.002	0.000	0.007
PCDp	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

表 S5 20 m × 20 m 尺度上系统发育 β 多样性值与环境因子、空间距离的方差分析检验结果

指数/因子	*a* + *b* + *c*	*a* + *b*	*b* + *c*	*b*	*a*	*c*
D_{pw}	0.012	0.002	0.005	–0.005	0.008	0.010
AW-D_{pw}	0.029	0.003	0.029	0.003	0.000	0.026
D_{nn}	0.094	0.020	0.094	0.020	0.000	0.074
AW-D_{nn}	0.134	0.037	0.132	0.035	0.002	0.097
UniFrac	0.088	0.021	0.088	0.021	0.001	0.067
PhyloSor	0.092	0.021	0.091	0.020	0.000	0.071
Rao's*D*	0.029	0.003	0.029	0.003	0.000	0.026
Rao's*H*	0.058	0.018	0.057	0.017	0.001	0.040
$\prod_{ST}$	0.034	0.010	0.033	0.009	0.001	0.024
P_{ST}	0.057	0.019	0.056	0.017	0.002	0.038
PCD	0.007	0.001	0.007	0.001	0.000	0.006
PCDp	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000