

综述与进展

群落谱系结构研究方法及其在昆虫学上的应用^{*}

刘重凌 于晓东 周红章^{**}

(中国科学院动物研究所 动物进化与系统学重点实验室 北京 100101)

摘要 群落谱系结构的研究是近年来才兴起的一种方法,其最大的特点是可以结合进化因素和环境因素来共同分析群落中物种的组成和动态变化,群落谱系方法已经得到了广泛的应用,然而把这一方法应用到昆虫学这一领域还极少。本文主要介绍这一方法的理论知识、群落谱系结构的计算方法以及群落谱系研究方法在昆虫领域的应用前景。

关键词 谱系多样性指数,生境过滤,竞争作用,零模型,尺度

Community phylogenetic structure and its application in entomology

LIU Chong-Ling YU Xiao-Dong ZHOU Hong-Zhang^{**}

(Key Laboratory of Zoological Systematics and Evolution, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract As better phylogenetic hypotheses are available for many groups of organisms, more and more studies in community ecology have involved the analysis of the phylogenetic structure of communities. This approach can help reveal contemporary ecological interactions, as well as link community ecology with biogeography and the study of character evolution. However, this kind of analysis has not been widely used in entomology. In this paper, we mainly discuss (i) the terminology and principles, (ii) the calculation of community phylogenetic values and (iii) their application in entomology.

Key words phylogenetic diversity, environmental filtering, competition, null model, scales

1 群落谱系结构研究方法

生物群落是一个复杂的集合体,其组成和动态变化受到进化因素(如物种分化和生态位改变等)和环境因素(如生境过滤等)的共同影响(Johnson and Stinchcombe, 2007),所以当把环境因素和进化因素结合在一起进行考虑时,就能对生物群落的形成和动态变化有新的理解和认识,从而解决很多生态学家和进化生物学家共同关心的问题。然而,环境因素和进化因素如何相互作用,进而共同影响群落的物种组成和动态变化一直是科学家们关注的焦点,也是一个难点。生态学家主要研究物种间的相互作用,以及环境如何影响

群落的物种分布模式和物种多样性,然而大多数生态学的理论和实验研究都忽视了群落中不同物种具有进化上的差异性,把群落中的物种看成是在进化没有任何关系的“平等个体”;而进化生物学家仅仅考虑物种间的遗传和变异,强调群落中不同物种间的基因型和表现型的差异,事实上,群落中的不同物种是具有相互作用关系的,这种相互作用关系又与物种间的进化关系有密切联系,所以可以预期群落中物种间的遗传和表型的差异其实一部分是物种间相互作用关系的结果。达尔文早于 1859 年就在《物种起源》一书中提出了类似的思想,他认为分类系统上的近缘种会具有相似的身体结构,并且会分布在相似的生态中,这样

^{*} 资助项目:中国科学院知识创新工程重要方向项目(KSCX2-EW-Z-5);中国科学院昆士兰州生物计划(GJHZ1130)和动物进化与系统学重点实验室项目(0529YX5105)。

^{**} 通讯作者, E-mail: zhoush@ioz.ac.cn

收稿日期:2011-10-08,接受日期:2011-12-07

他们之间的竞争作用会很明显 (Darwin, 1859)。这种思想成了后来一些群落研究的基础 (Elton, 1946; Moreau, 1948), 这些研究主要利用种与属的比例去进行群落结构的分析。

随着分子技术的进步和相应分析方法的改进, 物种间谱系关系 (phylogenetic relationship) 的研究越来越容易, 结果也更可信, 这就为生态学家提供了一个重要的新平台。尽管生态学家们很早就开始重视谱系关系在群落生态学研究中的重要价值 (Brooks and McLennan, 1991; Losos, 1996), 但把物种间的进化关系整合到群落结构的分析当中来仍然是个难题。Webb 于 2000 年以马来西亚的热带雨林植物群落为研究对象, 结合进化因素和环境因素, 最先尝试结合谱系关系来分析群落结构的可能性。以这篇文章的理论和方法论为基础, Webb 等 (2002) 后来又对这个方法做了综合性的阐述, 并结合随后的若干研究使得群落谱系结构研究的分析方法逐渐形成并趋于成熟 (Emerson and Gillespie, 2008; Cavender-Bares *et al.*, 2009; Vamosi, 2009; 牛红玉等, 2011)。

1.1 群落谱系结构研究方法的理论基础

群落谱系结构分析的理论基础是假定在物种特征进化保守的情况下, 进化谱系树上的近缘种会具有相近的生态位 (Webb, 2000)。以这个理论为基础, 可以分析得到 3 种形式的群落谱系结构: 群落谱系聚集 (phylogenetic clustering)、群落谱系发散 (phylogenetic overdispersion) 和没有明显的群落谱系信号。群落谱系聚集是指进化上的近缘种具有相近的生态位, 他们的分布呈现出明显的正相关, 这时可以认为生境过滤 (environmental filtering) 对这个群落中的物种起主要作用 (Kembel and Hubbell, 2006), 这里所指的生境过滤是指除竞争之外生物能完成生活史的所有生物和非生物因子; 群落谱系发散是指进化上相近的物种分布在不同的生态位上, 呈现出明显的分布上的差异, 这时可以认为竞争作用 (competition) 是影响群落的最主要因素 (Letcher, 2010), 这里所指的竞争作用也是一个能隐含很多复杂作用机制的简单术语, 例如密度依赖的制约机制等 (Emerson and Gillespie, 2008); 而第 3 种情况是没有明显的群落谱系信号, 这时可以认为谱系学方法没能明显地检测出群落的谱系结构。

1.2 群落谱系结构研究方法的主要内容

1.2.1 谱系进化树的构建 进行谱系结构分析的首要任务是建立群落谱系树, 建立群落谱系树时需要采用合适的物种库 (Swenson and Enquist, 2007), 既可以是调查所得到的所有物种, 也可以是群落所在区域的物种名录。构建进化树最好的方法是对物种库中的每个物种进行测序分析, 然后应用相应的软件 (如 PhyML, PAUP 等) (Swofford, 2002; Guindon and Gascuel, 2003) 对物种间的进化关系进行分析, 最后建立物种间的分子系统进化树; 第二种方法是首先根据一些公认的进化网站 (如 Angiosperm Phylogeny Website, APGIII 等) (<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>) 或相应的文献来确定物种间的进化关系, 进化关系不明确的物种间则用并系 (Polytomy) 处理, 然后用软件 Phylocom (Webb *et al.*, 2008) 的 BLADJ 模块进行进化节点的校正, 最后应用 Pylocom 或 Picante 程序包 (Kembel *et al.*, 2010) 进行相应的群落谱系值的计算分析。

1.2.2 谱系 α 多样性指数 群落谱系结构分析主要是通过群落谱系多样性指数来反映的。现在已经发展出了很多谱系多样性指数来描述群落的谱系结构, 这些指数主要分成两种: 第一种主要描述的是物种或者个体间的相似度, 如种间平均谱系距离 (mean phylogenetic distance, MPD)、最近种间平均谱系距离 (mean nearest taxon distance, MNND)、物种谱系变异性指数 (phylogenetic species variability, PSV) 和物种谱系均匀度指数 (phylogenetic species evenness, PSE) 等 (Helmus *et al.*, 2007)。前两个指数计算的是群落间的相似性, 种间平均谱系距离是计算群落中不同物种在群落谱系树上的两两距离的平均值, 最近种间平均谱系距离是指两两最近物种间距离的平均。和前面两个指数相反, 物种谱系变异性指数和物种谱系均匀度指数描述的是谱系结构的差异性。第二种主要是计算谱系距离和物种以及物种间共同出现的皮尔森相关性指数 (pearson's correlation coefficient between PD and co-occurrence) (Cavender-Bares *et al.*, 2006, 2009)。这些指数可以用来比较不同群落谱系结构的差别 (Webb *et al.*, 2006)。

谱系多样性指数最常用在与零模型 (null model) 的对比上, 零模型是指对实验数据进行随

机化迭代得到的一组群落,谱系群落结构的零模型主要有 9 种 (Hardy,2008) (图 1),可归为三大类。第一类方法是对谱系树上的物种进行随机化排列,使物种间的谱系关系随机化,基于不同物种进行选择;这类方法包括 3 种,即图 1 中的零模型 1p(物种库),零模型 1s(群落中的物种)和零模型 1a(丰富度相近的物种);第二类方法主要是对样点进行随机排列,这类方法对应于图 1 中的零模

型 2p、零模型 2s 和零模型 2x;第三类方法是对物种进行独立的随机化排列,这类方法对应于零模型 3i、零模型 3x 和零模型 3t。现在应用最多的主要有零模型 1p、零模型 1s、零模型 2x 和零模型 3x (Kembel,2009)。

通过对取样得到的群落谱系结构和零模型的群落结构进行比对,就可以得到相应的标准化的群落谱系多样性指数,即物种谱系变异性指数和

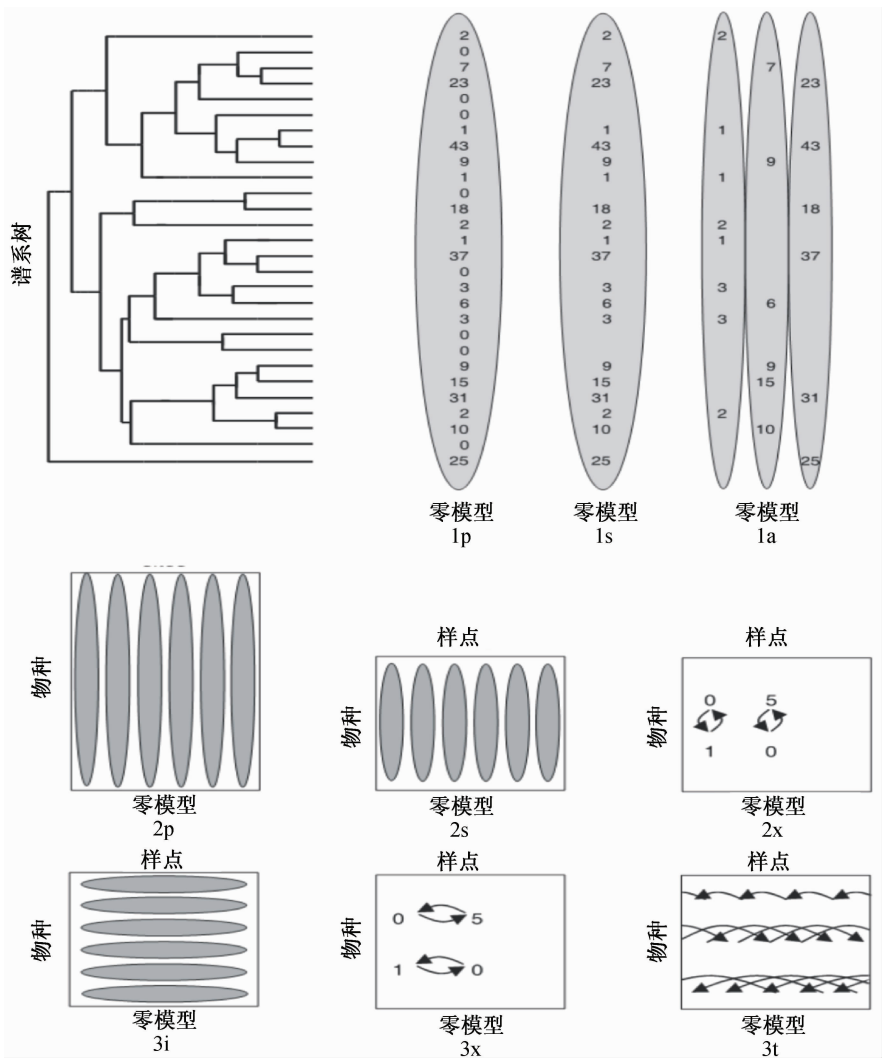


图 1 9 种不同的零模型 (仿 Hardy,2008)

Fig.1 Nine null models (from Hardy,2008)

各个不同的随机模型的图示;数字代表物种丰富度;阴影代表被随机重排的物种;零模型 1p ~ 3t 分别代表 9 种零模型。

Schematic representation of different randomization schemes of a phylogenetic tree. Numbers represent global species abundances (or number of occurrences) observed in the studied community. Shaded areas indicate groups within which species represented by their abundance are randomly permuted. Null models 1p ~ 3t represent nine different null models.

物种谱系发散度指数等指数,其中绝大多数用的都是采用净谱系亲缘关系指数 (net relatedness index, NRI) 和最近种间亲缘关系指数 (nearest taxon index, NTI) 这两个指数。这两个指数的计算公式如下:

$$NRI = -1 \times (MPD_{sample} - Mean(MPD)_{null}) / SD(MPD)_{null},$$
$$NTI = -1 \times (MNND_{sample} - Mean(MNND)_{null}) / SD(MNND)_{null}。$$

式中 MPD_{sample} 和 $MNND_{sample}$ 代表观察值, $Mean(MPD)_{null}$ 和 $Mean(MNND)_{null}$ 代表零模型得到的值的平均数, $SD(MPD)_{null}$ 和 $SD(MNND)_{null}$ 代表零模型得到的值的标准差。

根据上面这两个指数,就可以推断出群落的谱系结构。一般认为,如果 $NRI > 1.96$, 就可以说这个群落是明显聚集的,推断影响这个群落结构的主要因素是生境过滤;如果 $NRI < -1.96$, 可以说这个群落是谱系发散的,影响这个群落结构的主要因素是物种间的竞争作用。此外,也有研究以零作为一个参考标准,如果 NRI 和 NTI 大于零,那么认为生境过滤的作用更大,而如果这两

个指数小于零,则认为竞争作用是主要影响因素 (Ricotta *et al.* ,2009)。

1.2.3 谱系 β 多样性指数 与谱系结构相对应,描述不同群落谱系结构差别的指数可以定义为谱系 β 多样性指数 (phylobetadiversity)。相应的多样性指数也很多 (Swenson, 2011), 而现在研究最多的是与物种多样性 Sorensen 指数相对应的谱系索伦森指数 (PhyloSor) (Bryant *et al.* , 2008; Graham *et al.* ,2009)。谱系 β 多样性也可以通过和谱系 β 多样性的零模型对比进行分析,如果相应的谱系 β 多样性指数的 *P* 值小于 0.05, 则说明这两个群落有显著性差异;此外,还可以把物种 β 多样性 (β-diversity) 和群落谱系 β 多样性结合起来进行分析,从而揭示影响群落结构的进化因素和 (或) 环境因素 (Graham and Fine, 2008; Graham *et al.* , 2009; Fine and Kembel, 2011; Kooyman *et al.* ,2011)。Fine 和 Kembel (2011) 提出了结合谱系群落结构,物种 β 多样性和谱系 β 多样性的研究框架,通过结合 3 种指数的分析,可以得到影响群落组成和动态变化的一些生物学作用过程,如物种扩散,生境特化性和物种分化 (表 1)。

表 1 不同生物学过程作用下,群落谱系值、物种 β 多样性和谱系 β 多样性的预测值
(以一个区域两种不同生境为例) (仿自 Fine 和 Kembel, 2011)

Table 1 Predictions of phylogenetic community structure, beta-diversity, and phylobetadiversity for different processes that influence community assembly (e. g. two communities of different habitats in a region)
(from Fine and Kembel, 2011)

生物学作用过程 Biological processes	群落谱系值 Community phylogenetic value	物种 β 多样性 Species beta-diversity	谱系 β 多样性 Phylobeta-diversity
扩散限制	—	物种 β 多样性高	明显的谱系 β 多样性模式
无扩散限制	无明显群落谱系信号	物种 β 多样性低	谱系 β 多样性模式不明显
生境特化	两种生境内有明显的群落谱系结构	两种不同生境间的物种 β 多样性高	明显的谱系 β 多样性模式
生境泛化	生境内无明显的群落谱系信号	两种不同生境间的物种 β 多样性低	谱系 β 多样性模式不明显
地理种分化	在一定的地理区域内呈现为群落谱系聚集	不同分化中心的物种多样性高	谱系 β 多样性低 (分化中心在同一区域) 或高 (在不同生境)
无地理种分化	无明显群落谱系信号	—	谱系 β 多样性模式不明显

1.3 群落谱系结构研究方法的进展

至今,重点研究群落谱系结构的文章已经发表了几十篇,其中约一半的群落呈现明显的聚集

状态,还有一些群落在特定的环境条件下或者特定的尺度下呈现为谱系聚集 (Vamosi, 2009), 这反映出谱系结构与特定的生态因素和尺度等因素有

密切联系。

1.3.1 影响群落谱系结构的生态因素 很多生态因素都能明显地改变植物群落的谱系结构。若干研究发现,农业砍伐干扰能使明显改变植物群落的谱系结构(Dinnage and Chave, 2009);热带雨林变到干扰后,不同演替阶段的植物群落谱系结构也有较大的差别(Letcher, 2010);火灾干扰能使抗火灾的植物呈现为谱系聚集,而不能抗火灾的植物则表现为群落谱系发散(Verdú and Pausas, 2007);土壤的性质也能影响植物群落的谱系结构(Ojeda *et al.*, 2010)。各种生态因素对动物群落谱系结构的影响也很明显,Graham 等(2009)发现海拔和山脉阻隔对阿尔卑斯山脉区域鸟类群落的谱系结构有明显的影响;Cardillo 等(2008)对全球的大部分岛屿上的哺乳动物群落进行了分析,发现岛屿对哺乳动物群落谱系结构也有较明显的影响;此外,一些生物间的相互作用也会对群落谱系结构产生影响,如外来蚂蚁的入侵能很明显地改变本地蚂蚁群落的谱系结构(Lessard *et al.*, 2009),而共生也能使群落中的近缘物种分布更加地聚集(Elias *et al.*, 2008)。

1.3.2 影响群落谱系结构的尺度因素 群落谱系结构与不同的尺度密切相关,主要包括空间尺度、时间尺度和系统分类单元尺度3种。

1.3.2.1 空间尺度 植物群落谱系结构的研究结果表明,植物在邻域尺度上为谱系聚集,群落尺度为谱系发散,而区域尺度又表现为谱系聚集,这揭示了不同的空间尺度对群落谱系结构的影响(Cavender-Bares *et al.*, 2006)。此外,对物种库的选择对谱系结构的影响也很明显,Swenson 等(2006)发现用局域尺度的物种库来分析局域尺度的群落结构时,更大可能会得到群落谱系发散的结果,当用地理尺度逐渐增大的物种库来分析局域尺度的群落结构时,群落便会逐渐变为谱系聚集。

1.3.2.2 时间尺度 时间尺度的研究相对较少。Raia(2010)通过化石研究了从上新世-更新世到现在这段时间内欧亚大陆西部的大型哺乳动物群落组成和谱系结构,发现在更新世气候恶化的一段时间内,群落明显呈现为谱系聚集。其实,群落的谱系结构本身就隐含着时间因素,在较长的时间里,很多长期作用的生物地理因素会明显地影响着群落的谱系结构,因为更长时间必定包括更多

的物种进化、生态位分化、物种灭绝等过程。

1.3.2.3 物种分类单元尺度 很多研究表明物种分类单元尺度对谱系结构的影响也很明显(Cavender-Bares *et al.*, 2006; Swenson *et al.*, 2006; Newton *et al.*, 2007; Swenson and Enquist, 2007)。原因可能是因为近缘物种之间的竞争关系会更激烈,使得它们的地理分布会更趋向于分散,而亲缘关系较远的物种间竞争作用会被冲淡,地理分布会相对更聚集,例如,同一个属物种间竞争关系肯定比不同属的物种间的竞争作用更大,分布也相对比较聚集。此外,包含更多的物种则意味着所研究的生态位将扩大,而不同物种之间的生态位又是可以变化的,所以随着生态位范围的扩大,不同物种分类单元的谱系结构也可能会受到影响(Horner-Devine and Bohannan, 2006; Cavender-Bares *et al.*, 2009)。

2 群落谱系结构研究方法在昆虫学上的应用及其展望

群落谱系学方法已经趋于成熟,但是群落谱系结构的研究对象仍然主要聚焦在植物群落上。主要因为以下几个方面:首先,方法的提出和早期的应用主要都是由植物群落学家完成的,他们最先应用到自己的领域并对方法的可行性进行验证;其次,植物多样性受到了很多分子系统学家的关注,进化关系已经比较明确,并且已经建立起了相应的分子进化系统,应用起来很方便;最后,植物的取样尺度和取样范围很容易确定,并且相对于活动的动物来说更易取样(Vamosi, 2009)。相对而言,动物谱系群落的研究还比较滞后,最主要的原因是取样难度大,现在很多涉及动物群落谱系结构的研究主要是通过对其他文献的二次检索提取数据(Lessard *et al.*, 2009; Graham *et al.*, 2009),这种方法很简便实用,但是却有很多局限性,例如大部分地区和(或)物种的文献数据不全甚至完全缺乏,所以比较大地制约了这个研究的进展。

到目前为止,研究昆虫群落谱系结构研究相对较少,主要有3篇分别关于龙虱和蚂蚁的研究发表(Vamosi and Vamosi, 2007; Lessard *et al.*, 2009; Machac *et al.*, 2011)。Vamosi 和 Vamosi(2007)统计了保存在博物馆中的阿尔贝特省

(Alberta) 53 个湖边的龙虱群落组成,发现龙虱在几乎所有湖边均有聚集现象,并且在一部分湖边呈现明显的聚集状态,而龙虱的体积也有明显的谱系信号,并且揭示了在相互隔离的微环境中捕食可能是导致龙虱共存的重要因素。Lessard 等(2009)通过对已经发表的蚂蚁入侵种相关文献中的数据进行比较,发现有入侵蚂蚁的群落中本地蚂蚁群落的谱系多样性指数(NRI 和 NTI)会显著性地升高,证明入侵种会使本地的蚂蚁群落产生明显的聚集。Machac 等(2011)分别研究了 3 个区域的不同海拔梯度的蚂蚁群落谱系结构,结果表明在低海拔蚂蚁群落谱系结构倾向于群落谱系发散,而高海拔的蚂蚁群落谱系结构呈现为群落谱系聚集,且群落谱系结构与温度有明显的相关性。虽然昆虫方面的群落谱系结构研究非常少,但是这 3 个研究为我们展示了谱系群落学在昆虫研究领域的巨大潜力。因此,结合谱系对昆虫的群落结构进行研究是非常有意义和必要的。

展望未来,把谱系群落值、物种 β 多样性、谱系 β 多样性和物种特征结合起来进行分析,将是群落谱系结构研究的重点方向,可以藉此从众多方面去开展群落谱系结构的研究。例如,研究同一区域不同环境梯度条件下(如不用森林演替阶段、不同的森林类型、不同的土地利用类型等)昆虫群落谱系结构的变化过程;研究不同昆虫类群(如步甲 vs 蜣螂,膜翅目 vs 鳞翅目等)对环境梯度的变化差异;研究昆虫群落和其他类群群落的谱系结构的差异(如昆虫 vs 植物等);在大尺度下研究不同区域的昆虫的群落谱系结构的差异(温带 vs 亚热带)等。

参考文献 (References)

- Brooks DR, McLennan DA, 1991. Phylogeny, Ecology, and Behavior: a Research Program Incomparative Biology. Chicago: University of Chicago Press. 1 – 434.
- Bryant JA, Lamanna C, Morlon H, Kerkhoff AJ, Enquist BJ, Green JL, 2008. Microbes on mountainsides: contrasting elevational patterns of bacterial and plant diversity. *PNAS*, 105 (Suppl. 1):11505 – 11511.
- Cardillo M, Gittleman JL, Purvis A, 2008. Global patterns in the phylogenetic structure of island mammal assemblages. *P. Roy. Soc. B*, 275(1642):1549 – 1556.
- Cavender-Bares J, Keen A, Miles B, 2006. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 87(7 Suppl.):S109 – S122.
- Cavender-Bares J, Kozak KH, Fine PV, Kembel SW, 2009. The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecol. Lett.*, 12(7):693 – 715.
- Darwin C, 1859. The Origin of Species by Means of Natural Selection. London: Murray. 1 – 502.
- Dinnage R, 2009. Disturbance alters the phylogenetic composition and structure of plant communities in an old field system. *PLoS ONE*, 4: e7071. doi:10.1371/journal.pone.0007071.
- Elias M, Gompert Z, Jiggins C, Willmott K, 2008. Mutualistic interactions drive ecological niche convergence in a diverse butterfly community. *PLoS Biol.*, 6(12):2642 – 2649.
- Elton C, 1946. Competition and the structure of ecological communities. *J. Anim. Ecol.*, 15(1):54 – 68.
- Emerson BC, Gillespie RG, 2008. Phylogenetic analysis of community assembly and structure over space and time. *Trends Ecol. Evol.*, 23(11):619 – 630.
- Fine PVA, Kembel SW, 2011. Phylogenetic community structure and phylogenetic turnover across space and edaphic gradients in western Amazonian tree communities. *Ecography*, 34(4):552 – 565.
- Graham CH, Fine PVA, 2008. Phylogenetic beta diversity: linking ecological and evolutionary processes across space in time. *Ecol. Lett.*, 11(12):1265 – 1277.
- Graham CH, Parra JL, Rahbek C, McGuire JA, 2009. Phylogenetic structure in tropical hummingbird communities. *PNAS*, 106(Suppl. 2):19673 – 19678.
- Guindon S, Gascuel O, 2003. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Syst. Biol.*, 52(5):696 – 704.
- Hardy OJ, 2008. Testing the spatial phylogenetic structure of local communities: statistical performances of different null models and test statistics on a locally neutral community. *J. Ecol.*, 96(5):914 – 926.
- Helmus MR, Bland TJ, Williams CK, Ives AR, 2007. Phylogenetic measures of biodiversity. *Am. Nat.*, 169(3):E68 – E83.
- Horner-Devine MC, Bohannan BJM, 2006. Phylogenetic clustering and overdispersion in bacterial communities. *Ecology*, 87(7 Suppl.):S100 – S108.
- Johnson M, Stinchcombe J, 2007. An emerging synthesis between community ecology and evolutionary biology. *Trends Ecol. Evol.*, 22(5):250 – 257.

- Kembel SW, 2009. Disentangling niche and neutral influences on community assembly: assessing the performance of community phylogenetic structure tests. *Ecol. Lett.*, 12(9):949–960.
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO, 2010. Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26(11):1463–1464.
- Kembel SW, Hubbell S, 2006. The phylogenetic structure of a neotropical forest tree community. *Ecology*, 87(7 Suppl.):S86–S99.
- Kooyman R, Rossetto M, Cornwell W, Westoby M, 2011. Phylogenetic tests of community assembly across regional to continental scales in tropical and subtropical rain forests. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 20(5):707–716.
- Lessard JP, Fordyce JA, Gotelli NJ, Sanders NJ, 2009. Invasive ants alter the phylogenetic structure of ant communities. *Ecology*, 90(10):2664–2669.
- Letcher SG, 2010. Phylogenetic structure of angiosperm communities during tropical forest succession. *Proc. Roy. Soc. B*, 277(1678):97–104.
- Losos JB, 1996. Phylogenetic perspectives on community ecology. *Ecology*, 77(5):1344–1354.
- Machac A, Janda M, Dunn RR, Sanders NJ, 2011. Elevational gradients in phylogenetic structure of ant communities reveal the interplay of biotic and abiotic constraints on diversity. *Ecography*, 34(3):364–371.
- Moreau RE, 1948. Ecological isolation in a rich tropical avifauna. *J. Anim. Ecol.*, 17(2):113–126.
- Newton RJ, Jones SE, Helmus MR, McMahon KD, 2007. Phylogenetic ecology of the freshwater Actinobacteria *aci* lineage. *Appl. Environ. Microbiol.*, 73(22):7169–7176.
- Ojeda F, Pausas JG, Verdú M, 2010. Soil shapes community structure through fire. *Oecologia*, 163(3):729–735.
- Raia P, 2010. Phylogenetic community assembly over time in Eurasian Plio-Pleistocene mammals. *Palaio*, 25(5):327–338.
- Ricotta C, Sorte FAL, Pysek P, Rapson GL, Celesti-Grapow L, Thompson K, 2009. Phyloecology of urban alien floras. *J. Ecol.*, 97(6):1243–1251.
- Swenson NG, 2011. Phylogenetic beta diversity metrics, trait evolution and inferring the functional beta diversity of communities. *PLoS ONE*, 6:e21264. doi:10.1371/journal.pone.0021264
- Swenson NG, Enquist BJ, 2007. Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *Am. J. Bot.*, 94(3):451–459.
- Swenson NG, Enquist BJ, Pither J, Thompson J, Zimmerman J, 2006. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, 87(10):2418–2424.
- Swofford DL, 2002. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and Other Methods). <http://www.sinauer.com/detail.php?id=8060>.
- Vamosi JC, Vamosi SM, 2007. Body size, rarity, and phylogenetic community structure: insights from diving beetle assemblages of Alberta. *Divers. Distrib.*, 13(1):1–10.
- Vamosi SM, 2009. Emerging patterns in the comparative analysis of phylogenetic community structure. *Mol. Ecol.*, 18(4):572–592.
- Verdú M, Pausas JG, 2007. Fire drives phylogenetic clustering in Mediterranean Basin woody plant communities. *J. Ecol.*, 95(6):1316–1323.
- Webb CO, 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *Am. Nat.*, 156(2):145–155.
- Webb CO, Ackerly DD, Kembel SW, 2008. Phylocom: software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution. *Bioinformatics*, 24(18):2098–2100.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ, 2002. Phylogenies and community ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33:475–505.
- Webb CO, Gilbert GS, Donoghue MJ, 2006. Phylodiversity-dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest. *Ecology*, 87(7 Suppl.):S123–S131.
- 牛红玉, 王峥嵘, 练璐愉, 叶万辉, 沈浩, 2011. 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. 生物多样性, 19(3):275–283.