



# 菌根共生网络嵌套性判定的零模型选择

林力涛 马克明\*

中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085; 中国科学院大学, 北京 100049

**摘要** 零模型是判定网络嵌套性的重要依据, 菌根共生关系网络经常出现高度非对称性, 该文通过探究矩阵非对称变化对基于不同零模型构建方法的网络嵌套性的影响, 试图为非对称网络零模型的选择提供依据。结果表明: 不同零模型保守性不同, 增加限定条件减少零模型构建过程中的自由空间, 高度限定条件易导致第II类错误。高度非对称网络会增加基于完全随机( $r_{00}$ )零模型的矩阵温度( $NT$ )偏离、降低配对重叠度( $NODF$ )偏离, 标准化指数 $z$ -score值显示网络非对称增加后有助于 $NT$ 和 $NODF$ 显著性判定。行或列限定对非对称网络嵌套性判定的影响存在差异, 列限定( $c_0$ )的网络嵌套性判定对网络非对称性变化的响应规律与 $r_{00}$ 零模型的响应趋势基本一致, 具有更低的嵌套性偏离和标准差值。行限定( $r_0$ , 包括行列限定(backtrack))零模型 $NT$ 值和 $NT$ 偏移随矩阵非对称性的变化保持稳定, 较之 $c_0$ 零模型在高度非对称网络中呈现更低的 $NODF$ 偏离值。选用完全随机和限定零模型相结合的方法, 有助于更加准确判断非对称网络是否具有嵌套结构。高度非对称网络嵌套性判定中对属性特征比较敏感, 不同非对称性网络间嵌套性水平相比较时选用 $r_0$ 零模型要优于 $r_{00}$ 和 $c_0$ 零模型。

**关键词** 关系网络; 嵌套性; 零模型; 网络非对称性

林力涛, 马克明 (2019). 菌根共生网络嵌套性判定的零模型选择. 植物生态学报, 43, 611–623. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0065

## Selection of null models in nestedness pattern detection of highly asymmetric mycorrhizal networks

LIN Li-Tao and MA Ke-Ming\*

State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China; and University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

### Abstract

**Aims** Null model is an important basis for nesting judgment. Highly asymmetric structures often appear in plant symbolic fungal networks. This study aims to explore the influence of matrix asymmetric changes on network nesting judgment.

**Methods** The study was conducted based on various null model construction methods.

**Important findings** Constraints vary with changing null models, with reducing null space when additional qualifications were added during null model establishment. Highly constrained nulls are prone to causing type II errors. Highly asymmetric networks increase matrix temperature ( $NT$ ) deviation based on random (Equiprobable-equiprobable,  $r_{00}$ ) null model while reducing overlap and decreasing fill ( $NODF$ ) deviation. Values of  $z$ -score show that highly asymmetric networks contribute to the significant determination level of  $NT$  and  $NODF$ . The impacts on the judgment of nestedness of asymmetric networks differ between row and column fixed null models. The effects of network asymmetry change on nesting detection based on column constrained ( $c_0$ ) nulls are similar to that of random null model, but with smaller nesting deviation and standard deviations. No significant differences in both  $NT$  and  $NT$  deviations were observed among different asymmetry networks based on the row fixed ( $r_0$ ) nulls, with a lower  $NODF$  deviation in highly asymmetric network based on  $c_0$  nulls. To more accurately determine whether the asymmetric networks would have nested structures, we recommend using a combination of random and constrained null models. Our results also demonstrate that the  $r_0$  null model performs better than either the  $r_{00}$  null model or the  $c_0$  null model when comparing nesting level of different asymmetric networks.

**Key words** interaction network; nestedness; null model; web asymmetry

收稿日期Received: 2019-03-25 接受日期Accepted: 2019-06-05

基金项目: 国家自然科学基金(31470481)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31470481).

\* 通信作者Corresponding author (mkm@rcees.ac.cn)

Lin LT, Ma KM (2019). Selection of null models in nestedness pattern detection of highly asymmetric mycorrhizal networks. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 611–623. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0065

群落中物种之间通过相互作用(如捕食、竞争、寄生、互惠等)彼此关联构成网络(Bascompte, 2010; Thebault & Fontaine, 2010)。将网络分析方法应用于生态学研究由来已久(陈水华和王玉军, 2004; Ulrich *et al.*, 2009; 李中才等, 2011), 其中嵌套性是互惠共生关系网络(传粉、种子传播、菌根共生等)的典型特征(Ulrich *et al.*, 2009; 方强和黄双全, 2012), 即相互作用关系中相对特化种(specialist)相互作用的物种是相对泛化种(generalist)相互作用的物种子集的作用模式。为对相互作用关系类型进行甄别, 需要通过建立零模型(null model)来对网络嵌套结构进行显著性检验(Bascompte *et al.*, 2003; Ulrich & Gotelli, 2007)。当前, 不同零模型构建方法均在传粉网络和种子传播网络(具有较低的非对称性)嵌套性判定中应用较为成熟, 而基于不同零模型的网络非对称性变化对嵌套性判定影响的研究相对较少。近年来, 高通量技术的进步使得微生物信息获取量呈指数式增长(Liu *et al.*, 2012; Poisot *et al.*, 2013), 在构建菌根共生关系网络时, 宿主植物物种数量与共生真菌操作分类单元(OTUs)数量之间可能出现数量级的差异(Bahram *et al.*, 2014), 导致网络呈现高度的非对称性。相较于传统近方形的二分网络, 高度非对称网络对零模型构建自由空间具有较强的限定作用(Chagnon *et al.*, 2016)。因此, 明确矩阵非对称变化对基于不同零模型嵌套性判定的影响规律有助于高度非对称网嵌套性结构判定中选取适宜零模型, 提高网络嵌套结构判定的精准度。

不同的零模型检验反映的生态学意义存在区别(Atmar & Patterson, 1993; Wright *et al.*, 1997; Ulrich *et al.*, 2009; Kennedy *et al.*, 2014), 选取适当的零模型有助于准确揭示类群间相互作用关系的维持机制。目前, 基于被动取样的嵌套性判定的零模型选择已经进行了较多的研究。如完全随机零模型认为同一类群内的各元素以相同的概率与另一类群中任意元素建立共生关系(Atmar & Patterson, 1993); 在传粉网络研究中, 数量多且(或)分布广泛的物种更容易被调查观测到, 需要通过增加限定零模型构建条件(行列限定)抵消由于被动取样对共生关系嵌套性判定的影响(Bascompte *et al.*, 2003); 在探究海岛距离对鸟类栖息地嵌套性的影响时, 将海岛承载能

力作为零模型构建限定因子(Vázquez *et al.*, 2009; 罗芳等, 2013; 张雪梅等, 2016)等。然而, 关于非对称矩阵嵌套性判定中零模型的选择缺乏深入探究(Blüthgen *et al.*, 2007), Almeida-Neto等(2008)指出矩阵形状、大小、填充度等因素均是影响矩阵嵌套性度量值的重要因素, 矩阵非对称变化后对不限定零模型的构建自由度的影响程度存在差异(Chagnon *et al.*, 2016)。因此, 选取适宜的零模型对于非对称菌根共生关系网络嵌套性判定具有重要价值。当前, 在非对称网络属性特征方面已经进行了一些基础研究, 如Blüthgen等(2007)对51个动植物间互惠网络分析显示随矩阵非对称性增加网络特异性水平升高, Almeida-Neto等(2008)指出零模型构建方法是影响不同形状随机矩阵嵌套性度量值保守性的重要因素, 但仍缺乏基于多种零模型选择的网络非对称变化对嵌套性判定影响的研究。

目前, 已有相当多的研究显示宿主植物可与大量不同真菌建立共生关系(Bahram *et al.*, 2011; Gao *et al.*, 2015), 即基于高通量测序结果的植物共生真菌关系网络呈现高度非对称性(Bahram *et al.*, 2014)。同时, 进行关系网络构建时也会面临相互作用物种数量不保守情形, 如Toju等(2014)在构建外生菌根(EM)、丛枝菌根(AM)等关系子网络时面临共生真菌物种数存在差异的问题。共生关系网络中, 物种连接点数是直接反映物种间相互作用关系强度的重要指标, 然而针对不同形状、大小网络, 该指标可能存在上限不保守的问题; 灰度填充度是表征相互作用紧密程度的重要指标, 能够反映出当前网络中相互作用关系距离潜在最大相互作用强度的程度。此外, 我们对Atmar和Patterson (1995)研究中287个网络分析显示, 行数相近的各组网络其灰度填充度与非对称性之间相关性未达到显著水平(附录I), 即行数相近时网络内相对作用强度随矩阵非对称性变化差异不显著。为此, 本文以灰度填充度保守为前提进行非对称网络的阐述, 假定行元素表征宿主植物物种, 列元素表征共生真菌, 通过物种总数保守和宿主植物物种总数保守两种方式构建不同非对称性网络, 探究矩阵非对称变化对网络嵌套性判定的影响及其在不同限定零模型中的表现, 为高度非对称共生关系网络嵌套性判定零模型选择提供借鉴。

1 研究方法

1.1 关系矩阵的构建

本研究中所有运算均在统计分析软件R 3.5.2 (https://cran.r-project.org)中实现。随机矩阵由vegan 2.5-4包(Oksanen *et al.*, 2019)中nullmodel命令创建, 用method参数选用完全随机(equiprobable row-equiprobable column, r00)、行限定(fixed row-equiprobable column, r0)、列限定(equiprobable row-fixed column, c0)和行列限定(fixed row-fixed column, backtrack)等算法构建定性矩阵(附录II)。嵌套性指数用bipartite 2.11包(Dormann *et al.*, 2018)中nested命令实现, method参数确定嵌套性指标类型。本文中, 所有选用和构建的矩阵均假定行元素表征植物、列元素表征菌根真菌, 通过改变列数/行数比值来模拟关系网络中共生真菌OTUs分类单元数远高于宿主植物物种数量的情形。

以填充度50%、行列数10 × 10完全嵌套和均匀分布的矩阵为初始矩阵(IM), 初步探析不同零模型构建方法对矩阵嵌套性和反嵌套性判定的影响(附录II)。在矩阵非对称变化对嵌套性判定影响中, 为保证矩阵非对称变化后具有相近的嵌套性水平, 使其更具可对比性, 本文选用了物种总数保守和宿主植物物种总数保守两种网络构建方式:

(1)物种总数保守: 以物种总数60, 行列数30/30、25/35、20/40、15/35、10/50、5/55, 填充度50%左右的600个(每水平100个)完全随机r00矩阵作为初始矩阵, 用以表征不同非对称性同时具有相同嵌套水平的网络。

(2)宿主植物物种总数保守: 本研究选取bipartite包中5个最接近方形互惠关系网络作为初始矩阵(附录III), 假定行元素表征植物、列元素表征菌根

真菌, 基于初始矩阵通过列合并方式产生1倍、5倍、10倍的初始矩阵, 探究矩阵非对称性变化对网络嵌套性判定的影响, 及零模型选择对其的影响。通过列合并的方式产生矩阵, 虽然物种连接强度发生变化, 但其具有相同水平的相对连接强度, 即网络具有相同的灰度填充度水平。列合并非对称网络中共生真菌和宿主植物在选择合作对象时与近方形网络具有相同的作用格局, 因而, 用其来表征具有相同嵌套性水平但不同非对称性水平的关系矩阵。

1.2 嵌套性指标选择

矩阵温度(*NT*)和配对重叠度(*NODF*)是两种较为常用的计算网络嵌套性的方法(表1)。*T*由Atmar和Patterson (1993)提出, 是针对矩阵与相同大小且填充度完全嵌套矩阵之间偏离的计算指标, 由于*T*值随嵌套性增加而下降, 我们用 $NT = 100 - T$ 转换来表征基于矩阵温度的嵌套性指标(Bascompte *et al.*, 2003; Almeida-Neto *et al.*, 2008)。调整矩阵行列顺序使灰度单元格尽可能地排在矩阵的左上角, 辨识矩阵中与其相应嵌套矩阵不同的“缺失”和“多余”, 计算与其相应最大程度嵌套矩阵的偏离:

$$u_{ij} = (d_{ij}/D_{ij})^2 \tag{1}$$

式中,  $u_{ij}$ 为矩阵中位于*i*行*j*列的意外值(“缺失”和“多余”);  $D_{ij}$ 为贯穿*ij*点对角线距离;  $d_{ij}$ 为*ij*点沿这条线的特定距离。

$$U = \frac{1}{fP} \sum_i \sum_j u_{ij} \tag{2}$$

式中, *f*为行数, *P*为列数, *U*为总意外值, 为两次标准化后的指标, 不受矩阵大小和性状约束; 矩阵完全嵌套时*U*值等于0, 矩阵完全无序化 $U_m \approx 0.04145$ 。

$$T = kU \tag{3}$$

式中,  $k = 100/U_{max}$ , *T*值的变化范围是从0° (矩阵完全

表1 嵌套性度量指标特征  
Table 1 Characteristics of various nestedness metrics

指标 Index	反映特征 Underlying feature	下限保守 Bottom boundary conservative	上限保守 Top boundary conservative	零模型保守 Null model conservative	存在上限 Top limit
矩阵温度 matrix temperature ( <i>NT</i> )	矩阵中异常点数量、位置 Relative abundance and position of unexpected absences or presences in a matrix	是 Yes	是 Yes	否 No	是 Yes
配对重叠度 nestedness metric based on overlap and decreasing fill ( <i>NODF</i> )	矩阵配对重叠中非子集行列的数量及位置 Percentage and position of columns (rows) overlaps with other columns (rows)	是 Yes	是 Yes	是 Yes	是 Yes
嵌套性偏移 Nestedness deviation	网络与零模型的距离 Distance deviates from null models	是 Yes	否 No	是 Yes	是 Yes
标准化指数 Standardized effect size	网络达到显著水平的难易程度 Significance of a network deviates from null models	是 Yes	否 No	是 Yes	否 No

嵌套)到100°(矩阵完全无序),且不受矩阵大小约束。

配对重叠度由Almeida-Neto等(2008)基于矩阵两个基本性质,填充逐渐下降( $DF$ )和配对重叠( $PO$ ),针对矩阵中物种相互配对重叠比例提出的计算指标。调整矩阵物种填充(1's)尽可能地排在矩阵的左上角,矩阵中行总和、列总和逐渐递减;假设调整后的 $m \times n$ 矩阵, $i$ 行在 $j$ 行上方, $k$ 列在 $l$ 列左方, $MT$ 为行或列的填充之和;对任意两行,如果 $MT_j < MT_i$ ,则 $DF_{ij}$ 等于100,否则 $DF_{ij}$ 为0;同样,矩阵中任意两列 $MT_l < MT_k$ ,则 $DF_{kl}$ 等于100,否则 $DF_{kl}$ 为0。列配对重叠 $PO_{kl}$ 表示 $l$ 列中1's在 $k$ 列中具有相同1's所占的比例,行配对重叠 $PO_{ij}$ 表示 $j$ 行中1's在 $i$ 行中具有相同1's所占的比例。配对嵌套程度 $N_{paired}$ 定义为:若 $DF_{paired} = 0$ ,则 $N_{paired} = 0$ ;若 $DF_{paired} = 100$ ,则 $N_{paired} = PO$ 。

$$NODF = \frac{\sum N_{paired}}{\left[ \frac{n(n-1)}{2} \right] + \left[ \frac{m(m-1)}{2} \right]} \quad (4)$$

式中, $NODF$ 值的变化范围是从0(矩阵完全无序)到100(矩阵完全嵌套),且不受矩阵大小约束。

为方便不同矩阵嵌套性对比,Ulrich和Gotelli(2007)提出标准化指数( $SES$ )记为 $z\text{-score} = (x - \mu)/\sigma$ ,

其中 $x$ 为实际观测值, $\mu$ 为100个模拟值矩阵嵌套性平均值, $\sigma$ 为100个模拟矩阵嵌套性标准差。当 $z\text{-score}$ 高于或低于 $\pm 1.96$ 时达到统计学双尾检验0.05显著水平,认为该网络具有显著(反)嵌套结构。除直接的显著水平比较之外,这里将嵌套性偏移定义为矩阵真实值与模拟矩阵平均值的差值,能够量化显示矩阵嵌套性值与零模型值数值差距(Montesinos-Navarro *et al.*, 2012)。

## 2 结果

### 2.1 不同零模型嵌套性度量值变化特征

不同零模型相比较,高嵌套性和均匀分布(高模块性)矩阵均表明行列频度(关系矩阵中非0单元格的个数)限定零模型(backtrack)能够较大程度上保留初始矩阵特征属性;同时,高度规整的矩阵具有较小的零模型构建自由空间,其标准差接近于0(图1)。完全随机零模型(r00)在嵌套性或非嵌套性判定中更易达到显著水平,其嵌套性水平仅与初始矩阵内部元素分布格局相关,以高嵌套或均匀分布矩阵为初始矩阵构建r00零模型具有相同的 $NT$ 值及 $NODF$ 值。行(r0)或列(c0)频度限定零模型较r00保守

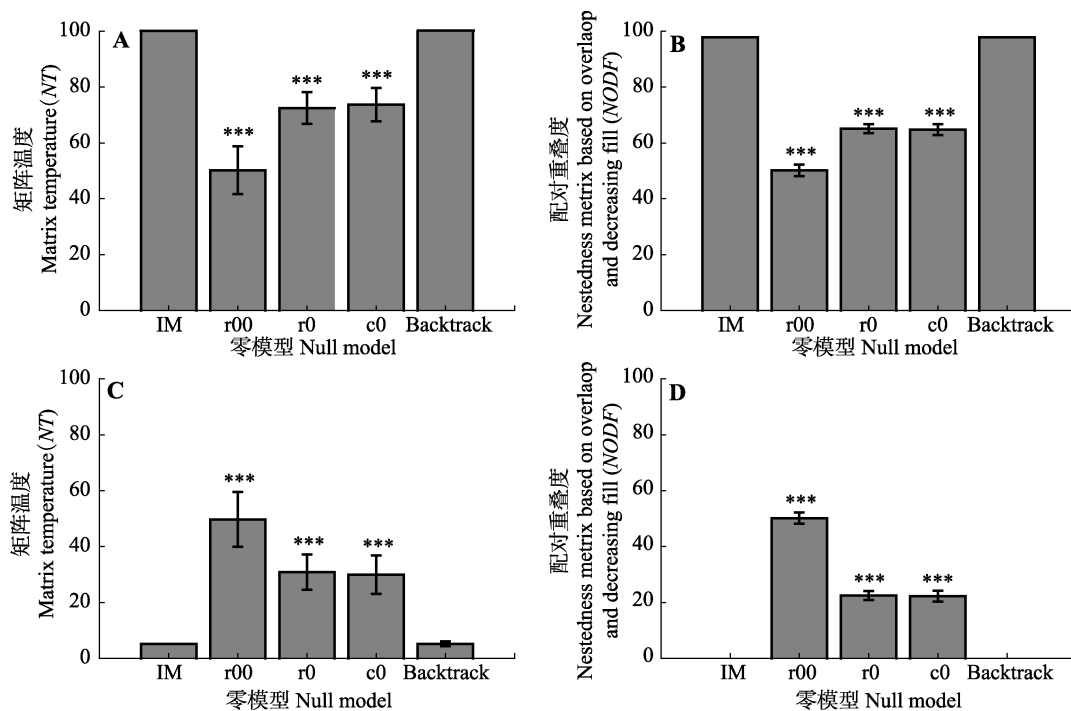


图1 基于完全嵌套(A, B)和均匀分布(C, D)矩阵构建的不同零模型嵌套性特征(平均值 $\pm$ 标准偏差)。Backtrack, 行列限定; c0, 列限定; IM, 初始矩阵; r0, 行限定; r00, 完全随机。\*\*\*, 0.001水平显著。

Fig. 1 Absolute values of nestedness from null models constructed based on fully nested (A, B) and uniformly distributed matrices (C, D) (mean  $\pm$  SD). Backtrack, fixed row-fixed column; c0, equiprobable row-fixed column; IM, initial matrix; r0, fixed row-equiprobable column; r00, equiprobable row-equiprobable column. \*\*\*, significant at 0.001 level.

性高,表明矩阵需要更高的嵌套性(反嵌套性)特征时与零模型对比才能达到显著水平,如图1B中行(列)频率总和限制零模型显著高于(低于)完全随机零模型。

## 2.2 矩阵行列属性对完全随机矩阵嵌套值的影响

根据嵌套性的定义,认为不同非对称性各组随机矩阵具有相同的嵌套性显著水平。由图2可知,不同嵌套性度量指标对矩阵非对称性变化相应存在区

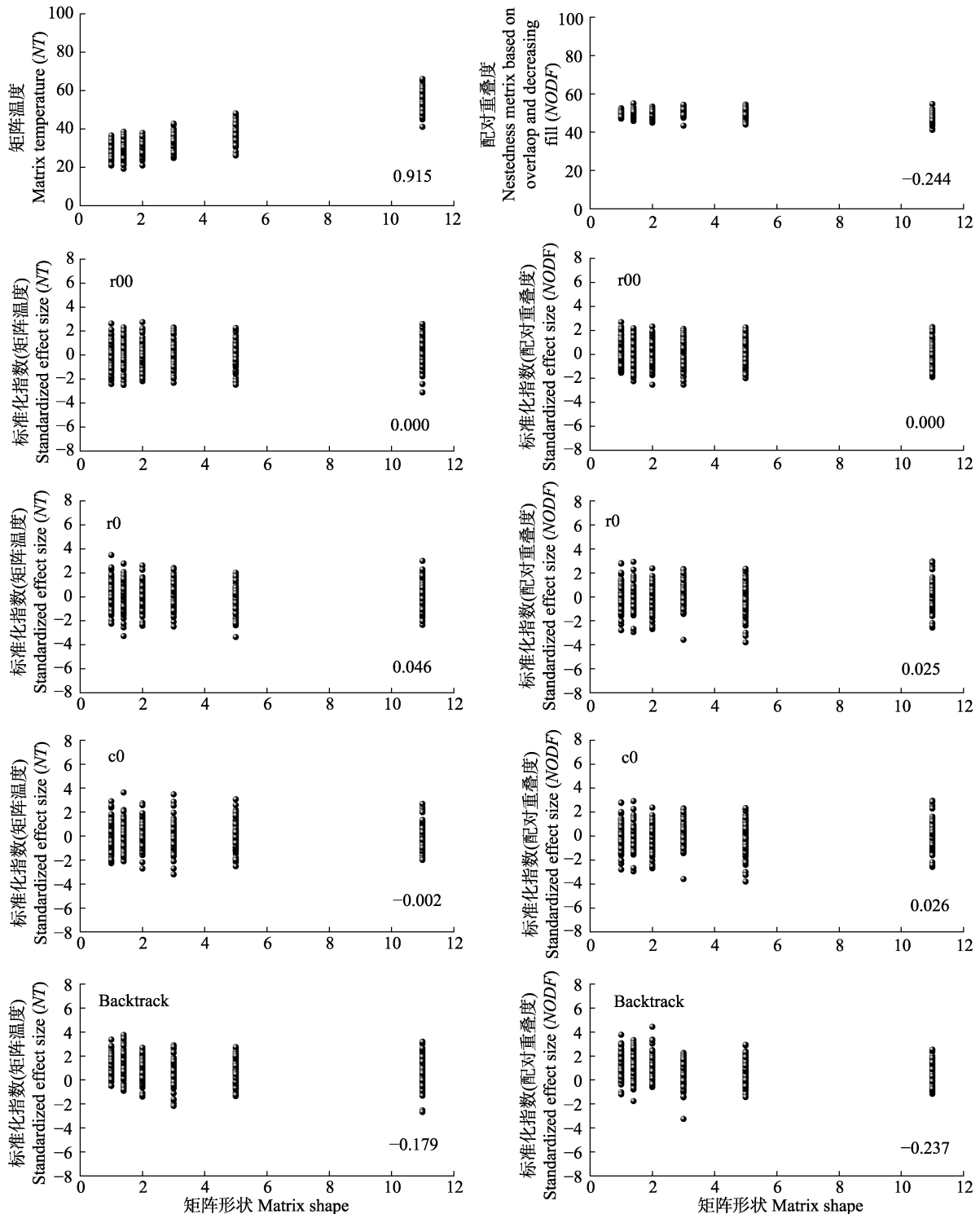


图2 矩阵形状变动对矩阵嵌套性指数影响。矩阵形状, 矩阵列数/矩阵行数。Backtrack, 行列限定; c0, 列限定; r0, 行限定; r00, 完全随机。

Fig. 2 Effects of changes in matrix shape on nestedness metrics. Matrix shape, number of columns/number of rows. Backtrack, fixed row-fixed column; c0, equiprobable row-fixed column; r0, fixed row-equiprobable column; r00, equiprobable row-equiprobable column.

别, *NT*随矩阵非对称性增大呈显著增加的趋势, 对矩阵形状具有显著的依赖性; 而矩阵非对称性变化对*NODF*指标无显著影响, 二者相关性未达到显著水平。在嵌套显著水平判定中, 基于*r00*、*r0*、*c0*零模型的标准化两种度量指标*z-score*指数随矩阵非对称变化均能保持稳定, 然而基于高度限定的*backtrack*零模型的*z-score*指数随矩阵非对称性增加呈下

降的趋势。

2.3 非对称性对不同零模型矩阵温度的影响

行元素总数限定的网络中, 基于不同零模型构建方法*NT*值对矩阵非对称性变化的响应规律存在差异(图3)。*r0*和*backtrack*零模型*NT*值对矩阵非对称变化响应不敏感; 而*r00*和*c0*零模型*NT*值随矩阵非对称性增加而降低, 为IM > 5倍>10倍, 这可能是

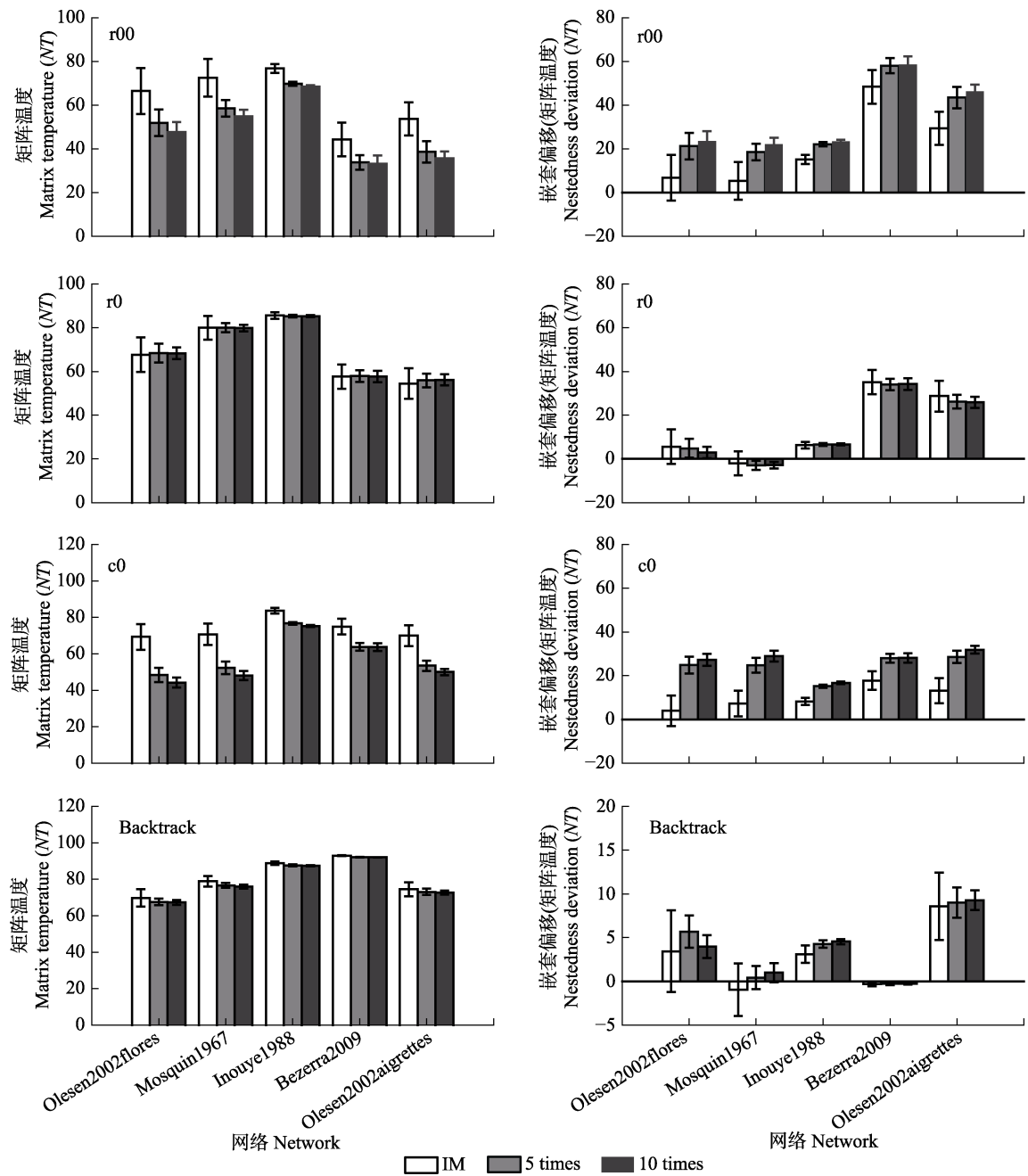


图3 非对称性变化对构建二分零模型矩阵温度(*NT*)和*NT*偏移的影响(平均值±标准偏差)。Backtrack, 行列限定; *c0*, 列限定; *r0*, 行限定; *r00*, 完全随机。IM, 初始矩阵; 5 times, 5倍列合并网络; 10 times, 10倍列合并网络。  
Fig. 3 Effects of matrix asymmetric variations on matrix temperature (*NT*) and *NT* deviation based on different binary matrix construction methods (mean ± *SD*). Backtrack, fixed row-fixed column; *c0*, equiprobable row-fixed column; *r0*, fixed row-equiprobable column; *r00*, equiprobable row-equiprobable column. IM, Initial matrix; 5 times, 5 times column merge network; 10 times, 10 times column merge network.



与矩阵属性特征改变相关(图1)。嵌套性偏移显示,  $r_0$  和 *backtrack* 构建矩阵的  $NT$  偏移在非对称性发生变化后保持稳定; 而  $r_{00}$  和  $c_0$  构建矩阵的  $NT$  偏移值随矩阵非对称性增加而逐渐增加, 与  $NT$  值下降趋势相对应。此外,  $c_0$  零模型对不同对称性矩阵  $NT$  偏移影响存在差异, 与完全随机  $r_{00}$  方法相比,  $IM$  矩阵  $NT$  降低 ( $34.37 \pm 17.40\%$ ), 而5倍和10倍矩阵  $NT$  偏移较之  $r_{00}$  矩阵仅降低 ( $13.40 \pm 16.34\%$ ) 和 ( $13.15 \pm 15.55\%$ )。

标准化指数 ( $z$ -score) 显示, 不同零模型构建方法对矩阵嵌套性显著性判定具有较大的影响(图4)。如基于  $r_{00}$  零模型显著的 *olesen2002flores* 和 *mosquin1967* 网络在对比  $r_0$  零模型时其  $z$ -score 接近0, 即行属性特征是导致网络矩阵嵌套性的因素, 对行属性限定后其嵌套性未达到显著水平。参照 *backtrack* 零模型的 *bezerra2009* 网络在与其他零模型相比较时其嵌套显著水平发生转变, 较之  $r_{00}$  较高的  $z$ -score 指数以及  $r_0$ 、 $c_0$  达到显著嵌套水平, *backtrack* 具有更高的矩阵嵌套判定保守性。随初始矩阵非对称性增加, 基于  $r_{00}$  和  $c_0$  零模型  $z$ -score 呈增加趋势; 而基于  $r_0$  零模型, 嵌套性中性的网络在非对称性发生变化后  $z$ -score 指数基本稳定, 显著嵌套的网络在非对称变化后  $z$ -score 指数呈增加趋势; 基于 *backtrack* 构建方法  $z$ -score 指数变化与  $r_0$  具有相近的变化趋势, 但其  $z$ -score 绝对值低于  $r_0$ 。

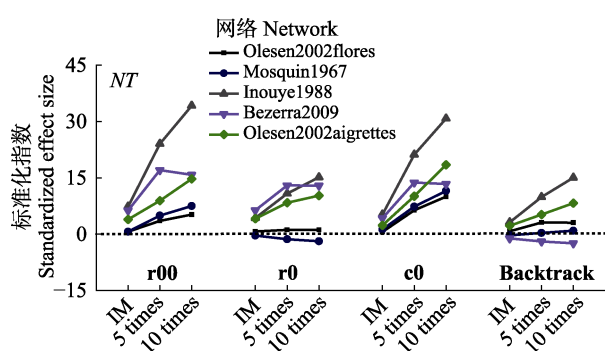


图4 非对称性变化对矩阵温度标准化指数的影响。Backtrack, 行列限定;  $c_0$ , 列限定;  $r_0$ , 行限定;  $r_{00}$ , 完全随机。IM, 初始矩阵; 5 times, 5倍列合并网络; 10 times, 10倍列合并网络。

Fig. 4 Effects of matrix asymmetric variations on the standardized effect size ( $z$ -score) of matrix temperature ( $NT$ ). Backtrack, fixed row-fixed column;  $c_0$ , equiprobable row-fixed column;  $r_0$ , fixed row-equiprobable column;  $r_{00}$ , equiprobable row-equiprobable column. IM, initial matrix; 5 times, 5 times column merge network; 10 times, 10 times column merge network.

## 2.4 非对称性对不同零模型配对重叠度的影响

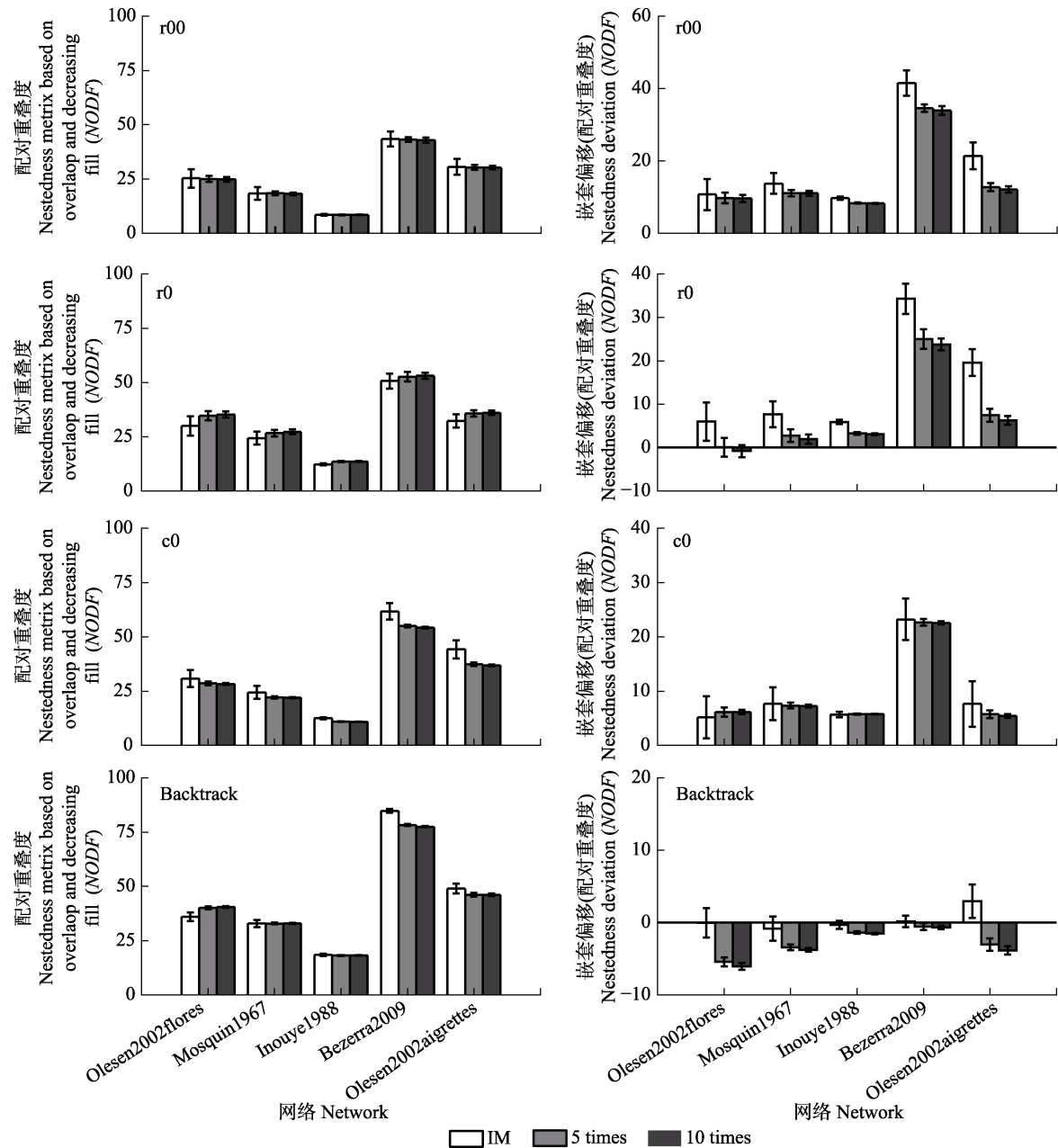
$NODF$  是基于配对重叠的嵌套性度量指标, 不同零模型构建方法  $NODF$  值对矩阵非对称性变化响应亦存在差异(图5)。矩阵非对称性对  $r_{00}$  零模型  $NODF$  值无显著影响, 而  $r_0$ 、 $c_0$  和 *backtrack* 零模型  $NODF$  值随矩阵非对称变化表现不同: 网络在  $r_0$  零模型随对称性增大  $NODF$  值表现为增加趋势; 在  $c_0$  零模型中表现为下降趋势; *backtrack* 零模型  $NODF$  值变化特征介于二者之间, 如  $r_0$  增幅较大的 *olesen2002flores* 网络在 *backtrack* 零模型中随非对称增加呈增大的趋势,  $c_0$  降幅较大的 *bezerra2009* 和 *olesen2002aigrettes* 网络表现为下降趋势。结果显示, 基于  $c_0$  零模型的  $NODF$  偏移随网络非对称性变化基本保持稳定, 而基于  $r_{00}$ 、 $r_0$  和 *backtrack* 零模型的  $NODF$  偏移随网络非对称性变化呈下降的趋势。相较于  $r_0$  构建方法  $NT$  偏移基本稳定,  $NODF$  偏移随网络非对称性增加呈现较大幅度的下降。基于 *backtrack* 零模型的  $NODF$  偏移随网络非对称增加逐渐降低至负值, 即呈现反嵌套模式。

标准化指数 ( $z$ -score) 显示, 不同零模型构建方法的矩阵嵌套性显著水平可能发生改变, 如 *inouye1988* 网络  $z$ -score 指数在  $r_{00}$ 、 $r_0$  和  $c_0$  零模型比中对达到嵌套性显著嵌套水平, 而在 *backtrack* 零模型比对中呈现随机或显著反嵌套结构。如图6所示, 随矩阵非对称性增加基于  $r_{00}$  和  $c_0$  零模型  $z$ -score 呈增加趋势, 而基于  $r_0$  方法网络矩阵在非对称性发生变化后  $z$ -score 基本保持稳定。与  $NT$  值  $z$ -score 不同, 基于 *backtrack* 构建方法的  $NODF$  值  $z$ -score 在矩阵非对称性增加后对矩阵嵌套性判定中更为保守, 而对反嵌套性判定更为敏感, 如 *backtrack* 方法 *olesen2002aigrettes* 网络嵌套性的显著性发生转变,  $NODF$  值  $z$ -score 低于  $NT$  值  $z$ -score。

## 3 讨论

### 3.1 不同零模型在嵌套性判定中保守性的差异

零模型是进行嵌套性判定的重要依据 (Ulrich & Gotelli, 2007; Ulrich *et al.*, 2009), 通过零模型比较可以看出:  $r_{00}$  零模型具有较高的构建自由空间, 受初始矩阵内单元格嵌套性或反嵌套性分布格局影响较小(图2), 仅与矩阵自身填充度相关 (Almeida-Neto *et al.*, 2008)。在探究菌丝网络中共生真菌在网络中作用差别时, 通过与  $r_{00}$  对比显示部分共生真菌在整个



**图5** 非对称性变化对构建二分零模型配对重叠度(*NODF*)和*NODF*偏移影响(平均值±标准偏差)。Backtrack, 行列限定; c0, 列限定; r0, 行限定; r00, 完全随机。IM, 初始矩阵; 5 times, 5倍列合并网络; 10 times, 10倍列合并网络。  
**Fig. 5** Effects of matrix asymmetric variations on nestedness metric based on overlap and decreasing fill (*NODF*) and *NODF* deviation based on different binary matrix construction methods (mean ± *SD*). Backtrack, fixed row-fixed column; c0, equiprobable row-fixed column; r0, fixed row-equiprobable column; r00, equiprobable row-equiprobable column. IM, Initial matrix; 5 times, 5 times column merge network; 10 times, 10 times column merge network.

菌丝网络中可能起关键节点作用(Southworth *et al.*, 2005)。通常认为嵌套性检验中最好的零假设可能是所有的物种具有相同的出现概率(Cook & Quinn, 1998), 然而, 受取样因素的影响, 稀有物种之间的相互作用往往难以被直接观测到(Vázquez *et al.*, 2009)。因此, 需要通过增加零模型行(列)限定条件来抵消被动取样对嵌套性判定的影响(Gotelli, 2000)。近方形的传粉网络或种子传播网络中, 植物限定的r0

和传粉昆虫或食果动物限定的c0零模型较完全随机r00零模型保守性高, 应用该方法生成的随机矩阵能够保留初始矩阵中植物(传粉昆虫或食果动物)的部分特征, 其嵌套性度量值较之r00零模型更为接近初始矩阵真实值(图1, 图3, 图5)。限定零模型应用较为广泛, 鸟类岛屿生物地理学研究中常利用该方法将海岛承载能力作为构建零模型的限定因素用于探究距离因子对鸟类栖息地嵌套性的影响(Vázquez



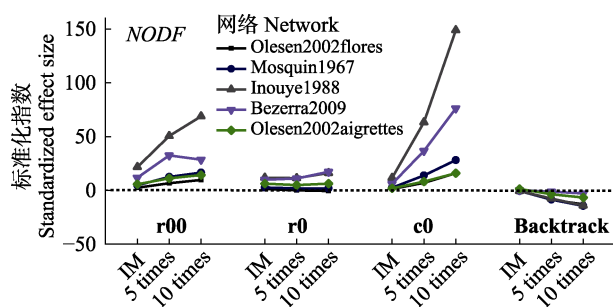


图6 非对称性变化对矩阵配对重叠度标准化指数的影响。Backtrack, 行列限定; c0, 列限定; r0, 行限定; r00, 完全随机。IM, 初始矩阵; 5 times, 5倍列合并网络; 10 times, 10倍列合并网络。

**Fig. 6** Effects of matrix asymmetric variations on  $z$ -scores of nestedness metric based on overlap and decreasing fill (NODF). Backtrack, fixed row-fixed column; c0, equiprobable row-fixed column; r0, fixed row-equiprobable column; r00, equiprobable row-equiprobable column. IM, Initial matrix; 5 times, 5 times column merge network; 10 times, 10 times column merge network.

*et al.*, 2009; 罗芳等, 2013; 张雪梅等, 2016)。此外, 当二分网络相互作用两大类群其中一个类群的各物种为均等取样时, 即该类群在构建共生关系网络时不受种群数量差异的影响, 可使用r0或c0零模型去除被动取样因素影响并进行网络显著性的检验 (Ulrich & Gotelli, 2013)。

高度限定的backtrack零模型较之r0和c0方法又具有更高的保守性, 适用于相互作用两大类群在构建关系网络时均受被动取样影响的情况, 如传粉网络调查取样过程中数量多且(或)分布广泛的植物或传粉昆虫种更容易被调查观测到 (Bascompte *et al.*, 2003), 但该方法对于高度规整网络嵌套性检验中具有一定局限性 (Chagnon *et al.*, 2016), 易引发第II类错误 (图1), 即显著嵌套的关系网络在统计分析过程中判定为未达到嵌套性显著水平, 过低估计网络嵌套结构的显著性水平。嵌套性是互惠关系网络的典型特征, 基于不同零模型构建方法网络的嵌套性水平可能会发生改变, 如Bascompte等 (2003) 对52个食果、传粉网络嵌套性分析发现当参照零模型由r00变为backtrack时有6个网络嵌套性水平发生改变; Kennedy等 (2014) 的研究也表明backtrack零模型在嵌套性判断中具有较高的保守性, 基于backtrack方法未达到显著的网络在与r0零模型对比后达到嵌套性显著水平。本研究亦显示出类似规律, 如bezerra2009网络嵌套性NT在r00、r0、c0构建方法对比中达到显著水平, 而与backtrack零模型对比后未达到显著水平;

甚者, NODF嵌套性衡量方法中bezerra2009网络在backtrack零模型对比后呈现显著的反嵌套水平。

### 3.2 非对称网络与传统近方形网络在嵌套性判定中的不同

矩阵嵌套性度量指标对矩阵属性变化的响应存在差异 (Ulrich & Gotelli, 2007), 完全零模型大小及形状改变后NODF值无显著变化, 而NT值与矩阵形状呈显著正相关关系 (图2), 与Almeida-Neto等 (2008) 的研究结果相一致。宿主植物总数保持不变时, r00零模型NT值随矩阵非对称性增加呈降低的趋势, 而NODF值基本保持稳定 (图3, 图5)。两种嵌套性方法相比较, 随矩阵有序程度降低至完全随机分布, NT值在测定高度有序水平矩阵时发挥出色, 但其在完全随机分布时NT度量值不保守; 而NODF值在低有序水平度量时发挥出色, 矩阵随机分布时具有相同的NODF度量值 (图7, 图8)。虽然NT和NODF对矩阵非对称性变化相应存在差异, 但在与r00零模型进行显著性检验时, 网络非对称变化对各组矩阵NT和NODF显著性检验均无显著的影响 (图2), 二者的 $z$ -score指数均能呈现相等的下限, 但随矩阵有序程度增加,  $z$ -score指数上限不保守, 近方形网络 $z$ -score指数要高于非对称性网络 (图9; 表1), 即基于r00的 $z$ -score指数可在显著性判定中进行应用, 在不同非对称性的高度有序网络间进行比较时仍具有一定局限性。

增加限定条件的零模型构建方法能够去除取样环节中被动取样因素的影响, 有助于更加保守地判定物种间相互作用的本质 (Ulrich *et al.*, 2009)。同时, 增加限定条件的同时将会极大减少零模型构建过程中的自由空间 (Chagnon *et al.*, 2016), 对于低填充度、高非对称网络选用限定零模型不能有效地随机化共生关系矩阵。物种总数一定的随机网络中, 基于backtrack零模型NT和NODF值的 $z$ -score指数在提高判定保守性的同时, 容易引发第II类错误; 从backtrack零模型构建自由度来看, NT和NODF值的 $z$ -score指数与矩阵非对称性负相关, 表明高度非对称网络较之近方形网络保留更多原始矩阵的信息 (图2)。本研究显示, 利用backtrack零模型对高度规整网络进行显著性验证时亦存在较大的局限性 (图1, 图5), 完全随机的零模型是较好的替代选择 (Ulrich & Gotelli, 2013), 利用r00方法生成矩阵NODF值随矩阵非对称性变化基本稳定, NT值随矩阵非对称性增大而减小,

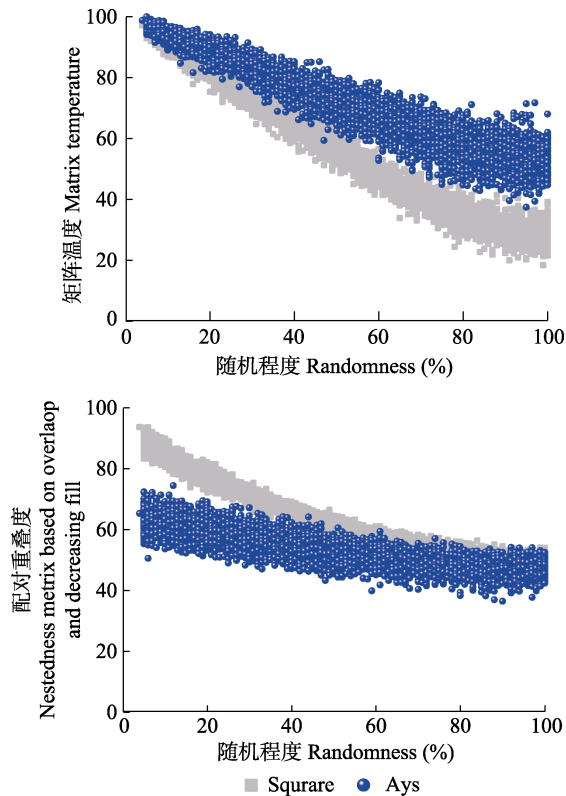


图7 矩阵随机化程度对嵌套性度量指标的影响。Square, 对称网络, 行列数30/30; Asy, 非对称网络, 行列数5/55。随机化程度, 网络中无序单元格的数量/单元格总数量。随机化程度包含4:100 (%)共计97水平, 每水平50个重复, 共计4 850矩阵。

**Fig. 7** Effects of the level of matrix randomness on nestedness metrics. Square, symmetric networks with rows and columns 30/30; Asy, asymmetric networks with rows and columns 5/55. Randomness, percentage of disordered cells deviates from fully nested matrix. Data contains a total of 4 850 matrices, with 4:100 (%) randomness degree 97 levels of, 50 repetitions per level.

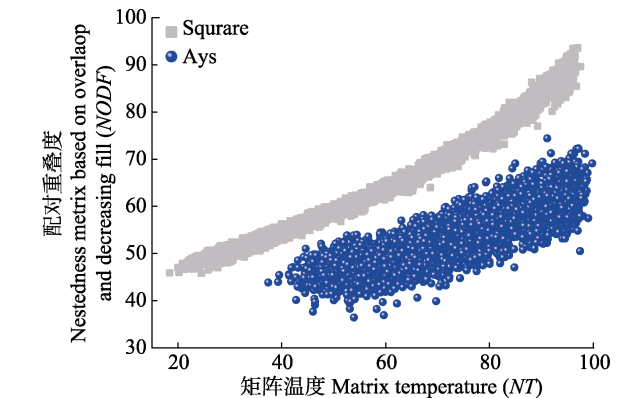
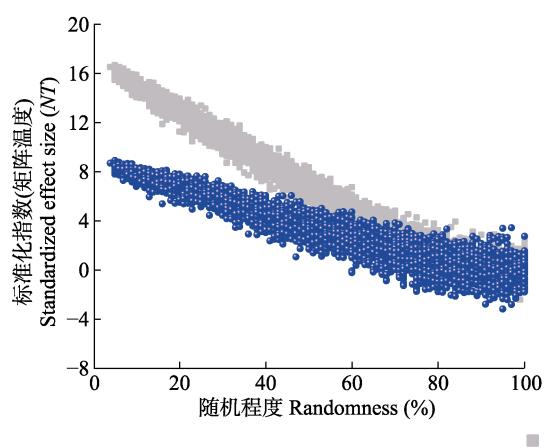


图8 矩阵温度(NT)与配对重叠度(NODF)间的相关性。Square, 对称网络, 行列数30/30; Asy, 非对称网络, 行列数5/55。随机化程度, 网络中无序单元格的数量/单元格总数量。随机化程度包含4:100 (%)共计97水平, 每水平50个重复, 共计4 850矩阵。

**Fig. 8** Correlation between matrix temperature (NT) and nestedness metric based on overlap and decreasing fill (NODF). Square, symmetric networks with rows and columns 30/30; Asy, asymmetric networks with rows and columns 5/55. Randomness, percentage of disordered cells deviates from fully nested matrix. Data contains a total of 4 850 matrices, with 4:100 (%) randomness degree 97 levels of, 50 repetitions per level.

NT偏移和z-score随非对称性增大而增大, 均未对网络嵌套性判定产生负效应。

行(列)限定对矩阵非对称变化后嵌套性判定影响不同, 本研究中, 行限定的r0和backtrack零模型NT值和NT偏移随网络非对称性增加无显著变化, 而列限定c0零模型NT值和NT偏移变化与r00零模型结果相近(图3)。基于矩阵温度的嵌套性判定方法在高度非对称矩阵嵌套性判定中对行属性特征更敏感, 即

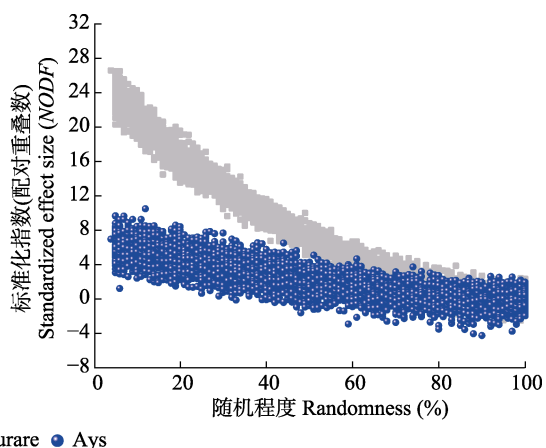


图9 矩阵随机化程度对嵌套标准化指标影响。Square, 对称网络, 行列数30/30; Asy, 非对称网络, 行列数5/55。随机化程度, 网络中无序单元格的数量/单元格总数量。随机化程度包含4:100 (%)共计97水平, 每水平50个重复, 共计4 850矩阵。NT, 矩阵温度; NODF, 配对重叠度。

**Fig. 9** Effects of the level of matrix randomness on the standardized effect size of nestedness. Square, symmetric networks with rows and columns 30/30; Asy, asymmetric networks with rows and columns 5/55. Randomness, percentage of disordered cells deviates from fully nested matrix. Data contains a total of 4 850 matrices, with 4:100 (%) randomness degree 97 levels of, 50 repetitions per level. NT, matrix temperature; NODF, nestedness metric based on overlap and decreasing fill.

宿主植物行属性特征是影响非对称网络零模型构建自由度的主导因素。*NODF*值对矩阵大小及形状不敏感,但基于*r00*方法生成矩阵*NODF*偏移随矩阵非对称性增加呈下降趋势,与*NT*指标趋势相反。这主要是由于二者对待调整后矩阵中互为子集列(行)处理方式不同(表1),*NT*强调异常点出现点数量和位置,而*NODF*将相同列(行)结构视为妨碍矩阵嵌套的结构(Ulrich *et al.*, 2009)。随非对称性增加基于backtrack零模型的*NODF*偏移表现出与*r00*方法相反的结果,如基于backtrack方法的bezerra2009网络嵌套偏移显示由嵌套向反嵌套方向发生转变(图5)。此外,矩阵非对称性变化对基于不同零模型的*z-score*指数影响存在差异,行限定的*r0*方法网络矩阵非对称性变化*z-score*基本稳定,列限定*z-score*指数随矩阵非对称增加而呈现升高趋势。这可能与不同零模型生成矩阵的标准差存在差异相关联,*c0*零模型构建自由度低于*r00*零模型导致*c0*零模型生成随机矩阵的标准差相对较小,当标准差的变化超过嵌套性偏移的变化时*z-score*指数发生相应改变。

### 3.3 单网络嵌套性的判定及多网络间的比较

菌根非对称网络嵌套性判定中,兼顾保守型的同时也需要警惕第II类错误的发生,可以采用多个零模型相结合的方法进行验证。同时,集合种群嵌套性研究指出,对于可能影响物种分布的因素(如生境大小、隔离程度及其质量等)都是当嵌套性在统计上被证明以后才考虑的问题(刘灿然等, 2002)。完全随机零模型(*r00*),假定同一类群内所有物种具有相等概率与另一类群内任一物种建立联系,具有较高的零模型构建自由度(图2),可以先将菌根非对称网络通过与*r00*零模型比较判定网络的嵌套性情况,然后对嵌套性的成因进行解析。经由*r00*检验后达到嵌套性显著的网络仍无法确定相互作用的双方是否存在彼此选择的倾向性(Ulrich *et al.*, 2009),被动取样亦是导致网络嵌套性的可能因素。后续嵌套性检验中,可通过构建限定零模型来去除物种的出现频率差异影响(Bahram *et al.*, 2011),探究导致网络出现嵌套性结构的原因。在检验过程中,行或列限定零模型对高度非对称网络嵌套性判定的影响存在差异(图3, 图5),这主要与矩阵本身宿主植物行或共生真菌列自由度空间差异有关。高度非对称矩阵嵌套性判定中对宿主植物行属性特征更敏感(Beiler *et al.*, 2015),与*r00*方法相比呈现更低的嵌套性偏离值(图3, 图5)。不同

于昆虫传粉网络、动物种子传播网络,在植物-共生真菌网络研究中由宿主植物频度差异部分产生的影响能够在取样过程中予以控制(Ulrich & Gotelli, 2013),因此,被动取样影响主要来自于共生真菌出现频率的差异,可选用*c0*零模型对网络中共生真菌物种出现频率进行限定,*c0*零模型较大程度地保留了*r00*方法的特征,具有较高的零模型构建自由度(图3)。如果不同零模型嵌套性判定结果存在差异且限定零模型方差值很小时,可以谨慎选用*r00*零模型结果进行解释,同时辅以物种累计曲线来阐述被动取样在网络构建中的影响。当物种累计曲线达到饱和时,则认为取样量能够涵盖该研究区内所有的物种,不存在由于数量少而未被监测到的物种,即被动取样效应对共生关系网络结构无影响。

通常,*NT*和*NODF*值均能够直观地反映相互作用关系网络的有序水平,且*NODF*对于关系矩阵大小、性状变化不敏感,能够较好地指示不同网络的有序水平差异。然而,网络间相互作用关系对网络结构的贡献很难判断比较,相关指示指标也相对较少。在与零模型比较中容易确定网络是否具有显著嵌套结构,判定过程中嵌套性偏移和*z-score*指数均能定量化反映当前网络结构与随机情况的差异。本研究中5组网络结果均显示,基于行限定零模型的*NT*偏移值随网络非对称性变化保持稳定(图3),而*NT*标准化的*z-score*指数由于随机矩阵方差差异随非对称性增加呈现增大的趋势(附录I; 图4)。同时,基于行限定零模型*NODF*标准化*z-score*指数亦显示随矩阵非对称性变化维持不变(图5)。因此,非对称性差异较大的网络间进行嵌套性水平比较时,鉴于非对称性网络中行属性因素较强的限定作用,选择*r0*零模型要优于*r00*和*c0*零模型。

## 4 结论

高度非对称关系网络嵌套性判定,选择零模型强调保守性同时要注意零模型构建的自由空间,*r00*和*c0*方法均是不错的选择。选用*r00*和限定零模型相结合的方法,有助于更加准确地判断非对称关系网络是否嵌套,揭示类群水平物种间相互作用的本质。行或列限定零模型对高度非对称网络嵌套性判定的影响存在差异,矩阵嵌套性判定中对行属性特征更敏感,不同非对称性网络间嵌套性水平相比较时选用*r0*零模型要优于*r00*和*c0*零模型。

## 参考文献

- Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães Jr PR, Loyola RD, Ulrich W (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: Reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117, 1227–1239.
- Atmar W, Patterson BD (1993). The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, 96, 373–382.
- Atmar W, Patterson BD (1995). *The Nestedness Temperature Calculator: A Visual Basic Program, Including 294 Presence-absence Matrices*. AICS Research, University Park, NM and Field Museum, Chicago.
- Bahram M, Harend H, Tedersoo L (2014). Network perspectives of ectomycorrhizal associations. *Fungal Ecology*, 7, 70–77.
- Bahram M, Põlme S, Kõljalg U, Tedersoo L (2011). A single European aspen (*Populus tremula*) tree individual may potentially harbour dozens of *Cenococcum geophilum* ITS genotypes and hundreds of species of ectomycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology*, 75, 313–320.
- Bascompte J (2010). Structure and dynamics of ecological networks. *Science*, 329, 765–766.
- Bascompte J, Jordano P, Melian CJ, Olesen JM (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 9383–9387.
- Beiler KJ, Simard SW, Durall DM (2015). Topology of tree-mycorrhizal fungus interaction networks in xeric and mesic Douglas-fir forests. *Journal of Ecology*, 103, 616–628.
- Bezerra ELS, Machado IC, Mello MAR (2009). Pollination networks of oil-flowers: A tiny world within the smallest of all worlds. *Journal of Animal Ecology*, 78, 1096–1101.
- Blüthgen N, Menzel F, Hovestadt T, Fiala B, Blüthgen N (2007). Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology*, 17, 341–346.
- Chagnon PL, U'Ren JM, Miadlikowska J, Lutzoni F, Elizabeth Arnold A (2016). Interaction type influences ecological network structure more than local abiotic conditions: Evidence from endophytic and endolichenic fungi at a continental scale. *Oecologia*, 180, 181–191.
- Chen SH, Wang YJ (2004). Nestedness pattern of insular community assemblages and its applications. *Chinese Journal of Ecology*, 23, 81–87. [陈水华, 王玉军 (2004). 岛屿群落组成的嵌套格局及其应用. 生态学报, 23, 81–87.]
- Cook RR, Quinn JF (1998). An evaluation of randomization models for nested species subsets analysis. *Oecologia*, 113, 584–592.
- Dormann CF, Gruber B, Fruend J, Gruber B (2018). Bipartite: Analysis of bipartite ecological webs. R package version 2.11. <https://cran.r-project.org/package=bipartite>.
- Fang Q, Huang SQ (2012). Progress in pollination networks: Network structure and dynamics. *Biodiversity Science*, 20, 300–307. [方强, 黄双全 (2012). 传粉网络的研究进展: 网络的结构和动态. 生物多样性, 20, 300–307.]
- Gao C, Zhang Y, Shi NN, Zheng Y, Chen L, Wubet T, Bruehlheide H, Both S, Buscot F, Ding Q, Erfmeier A, Kühn P, Nadrowski K, Scholten T, Guo LD (2015). Community assembly of ectomycorrhizal fungi along a subtropical secondary forest succession. *New Phytologist*, 205, 771–785.
- Gotelli NJ (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 81, 2606–2621.
- Inouye DW, Pyke GH (1988). Pollination biology in the Snowy Mountains of Australia: Comparisons with montane Colorado, USA. *Australian Journal of Ecology*, 13, 191–205.
- Kennedy P, Nguyen NH, Cohen H, Peay K (2014). Missing checkerboards? An absence of competitive signal in *Alnus*-associated ectomycorrhizal fungal communities. *Peer J*, 2, e686. DOI: 10.7717/peerj.686.
- Li ZC, Xu JY, Wu CY, Zhang Y (2011). A review of studies using ecological network analysis. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 5396–5405. [李中才, 徐俊艳, 吴昌友, 张漪 (2011). 生态网络分析方法研究综述. 生态学报, 31, 5396–5405.]
- Liu CR, Ma KP, Chen LZ (2002). Nestedness: Methods, mechanisms and implications for biological conservation. *Acta Phytocologica Sinica*, 26, 68–72. [刘灿然, 马克平, 陈灵芝 (2002). 嵌套性: 研究方法、形成机制及其对生物保护的意义. 植物生态学报, 26, 68–72.]
- Liu KL, Porras-Alfaro A, Kuske CR, Eichorst SA, Xie G (2012). Accurate, rapid taxonomic classification of fungal large-subunit rRNA genes. *Applied and Environmental Microbiology*, 78, 1523–1533.
- Luo F, Pan Y, Lu CH (2013). Structural characteristics of plant-animal mutualistic networks and related affecting factors. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 2179–2185. [罗芳, 潘扬, 鲁长虎 (2013). 动植物互惠网络结构及影响因素. 生态学杂志, 32, 2179–2185.]
- Montesinos-Navarro A, Segarra-Moragues JG, Valiente-Banuet A, Verdú M (2012). The network structure of plant-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 194, 536–547.
- Mosquin T, Martin JEH (1967). Observations on the pollination biology of plants on Melville Island, N.W.T, Canada. *Canadian Field Naturalist*, 81, 201–205.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Szoecs E, Wagner H (2019). Vegan: Community ecology package. R package version 2.5-4. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Cited:

2019-03-20

- Olesen JM, ESKILDSEN LI, Venkatasamy S (2002). Invasion of pollination networks on oceanic islands: Importance of invader complexes and endemic super generalists. *Diversity and Distributions*, 8, 181–192.
- Poisot T, Péquin B, Gravel D (2013). High-throughput sequencing: A roadmap toward community ecology. *Ecology and Evolution*, 3, 1125–1139.
- Southworth D, He XH, Swenson W, Bledsoe CS, Horwath WR (2005). Application of network theory to potential mycorrhizal networks. *Mycorrhiza*, 15, 589–595.
- Thebault E, Fontaine C (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329, 853–856.
- Toju H, Guimarães PR, Olesen JM, Thompson JN (2014). Assembly of complex plant-fungus networks. *Nature Communications*, 5, 5273. DOI: 10.1038/ncomms6273.
- Ulrich W, Almeida-Neto M, Gotelli NJ (2009). A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos*, 118, 3–17.
- Ulrich W, Gotelli NJ (2007). Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology*, 88, 1824–1831.
- Ulrich W, Gotelli NJ (2013). Pattern detection in null model analysis. *Oikos*, 122, 2–18.
- Vázquez DP, Blüthgen N, Cagnolo L, Chacoff NP (2009). Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: A review. *Annals of Botany*, 103, 1445–1457.
- Wright DH, Patterson BD, Mikkelsen GM, Cutler A, Atmar W (1997). A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, 113, 1–20.
- Zhang XM, Han XF, Liu LW, Xu AC (2016). Influencing factors of the nested distribution of butterfly assemblages in the Zhoushan Archipelago, China. *Biodiversity Science*, 24, 321–331. [张雪梅, 韩徐芳, 刘立伟, 徐爱春 (2016). 舟山群岛蝶类群落嵌套分布格局及其影响因素. 生物多样性, 24, 321–331.]

责任编辑: 周淑荣 责任编辑: 李 敏 实习编辑: 赵 航

## 附录I 行数相近矩阵形状变化对填充度的影响

Supplement I Effects of matrix shape variations on connectance

<http://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2019.0065-S1.pdf>

## 附录II 不同零模型构建方法及其特征

Supplement II Null model construction methods and characteristics

<http://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2019.0065-S2.pdf>

## 附录III 5个互惠共生关系网络及基本特征

Supplement III Five mutually-symbiotic relationship networks and their basic properties

<http://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2019.0065-S3.pdf>

DOI: 10.17521/cjpe.2019.0065



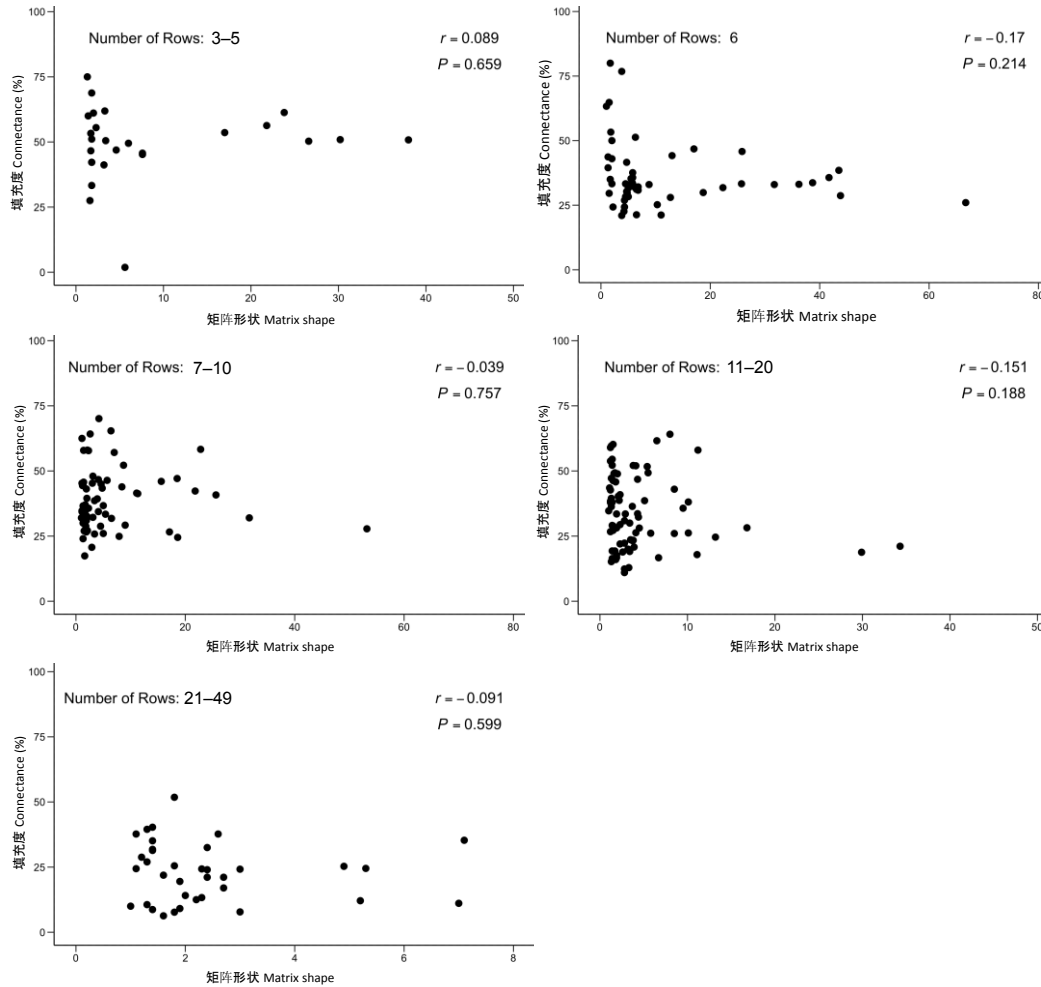
林力涛, 马克明 (2019). 菌根共生网络嵌套性判定的零模型选择. 植物生态学报, 43, 611–623. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0065

Lin LT, Ma KM (2019). Selection of null models in nestedness pattern detection of highly asymmetric mycorrhizal networks. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 611–623. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0065

<http://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2019.0065>

附录I 行数相近矩阵形状变化对填充度的影响。

Supplement I Effects of matrix shape variations on connectance.



矩阵形状, 矩阵列数/矩阵行数。数据来源于 Atmar & Patterson (1995)。

Matrix shape, number of columns / number of rows. Using 287 data sets provided by Atmar & Patterson (1995).

参考文献

Atmar W, Patterson BD (1995). *The Nestedness Temperature Calculator: A Visual Basic Program, Including 294 Presence-absence Matrices*. AICS Research, University Park, NM and Field Museum, Chicago.

林力涛, 马克明 (2019). 菌根共生网络嵌套性判定的零模型选择. 植物生态学报, 43, 611–623. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0065

Lin LT, Ma KM (2019). Selection of null models in nestedness pattern detection of highly asymmetric mycorrhizal networks. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 611–623. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0065

<http://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2019.0065>

## 附录II 不同零模型构建方法及其特征

### Supplement II Null model construction methods and characteristics

零模型	限定条件	定量矩阵	构建方法	参考文献
Null model	Constraints	Quantitative matrix	Method of construction	Reference
r00	矩阵填充度 Connectance	否 No	节点等概率 Equiprobability among cells	Atmar & Patterson (1993)
r0	矩阵填充度、行频度总和 Connectance, row frequencies	否 No	行等概率 Equiprobability among rows	Patterson & Atmar (1986)
c0	矩阵填充度、列频度总和 Connectance, column frequencies	否 No	列等概率 Equiprobability among columns	Jonsson (2001)
backtrack	矩阵填充度、行频度总和、列频度总和 Connectance, row frequencies, column frequencies	否 No	随机填充后矫正至行、列频度保守 Filling randomly, then backtracking with constraints both for row and column frequencies	Bascompte <i>et al.</i> (2003)

行(列)频度总和, 行(列)中灰度单元格(非0单元格)的数量保持不变。

Keep the number of gray cells (non-zero cells) in the row (column) being consistent.

## 参考文献

- Atmar W, Patterson BD (1993). The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. *Oecologia*, 96, 373–382.
- Bascompte J, Jordano P, Melian CJ, Olesen JM (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, 100, 9383–9387.
- Jonsson BG (2001). A null model for randomization tests of nestedness in species assemblages. *Oecologia*, 127, 309–313.
- Patterson BD, Atmar W (1986). Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagoes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28, 65–82.

林力涛, 马克明 (2019). 菌根共生网络嵌套性判定的零模型选择. 植物生态学报, 43, 611–623. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0065

Lin LT, Ma KM (2019). Selection of null models in nestedness pattern detection of highly asymmetric mycorrhizal networks. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 611–623. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0065

<http://www.plant-ecology.com/CN/10.17521/cjpe.2019.0065>

### 附录III 5个互惠共生关系网络及基本特征

#### Supplement III Five mutually-symbiotic relationship networks and their basic properties

网络	行数	列数	填充度	连接度	矩阵温度	配对	参考文献
Network	Rows	Columns	Connectance	Link per specie	NT	重叠度 NODF	Reference
olesen2002flores	10	12	0.25	1.36	73.26	35.96	Olesen <i>et al.</i> (2002)
mosquin1967	11	18	0.19	1.31	77.93	32.07	Mosquin & Martin (1967)
inouye1988	41	83	0.08	2.16	91.96	84.93	Inouye & Pyke (1988)
bezerra2009	13	13	0.42	2.73	92.71	76.88	Bezerra <i>et al.</i> (2009)
olesen2002aigrettes	14	13	0.29	1.93	83.15	51.87	Olesen <i>et al.</i> (2002)

NT, matrix temperature; NODF, nestedness metric based on overlap and decreasing fill.

### 参考文献

- Olesen JM, Eskildsen LI, Venkatasamy S (2002). Invasion of pollination networks on oceanic islands, importance of invader complexes and endemic super generalists. *Diversity and Distributions*, 8, 181–192.
- Mosquin T, Martin JEH (1967). Observations on the pollination biology of plants on Melville Island, N.W.T, Canada. *Canadian Field Naturalist*, 81, 201–205.
- Inouye DW, Pyke GH (1988). Pollination biology in the snowy mountains of Australia—Comparisons with Montane Colorado, USA. *Australian Journal of Ecology*, 13, 191–210.
- Bezerra ELS, Machado IC, Mello MAR (2009). Pollination networks of oil-flowers: A tiny world within the smallest of all worlds. *Journal of Animal Ecology*, 78, 1096–1101.