



种间互作网络的结构、生态系统功能及稳定性机制研究

李海东^{1,2} 吴新卫³ 肖治术^{1,2*}

¹中国科学院动物研究所农业虫害鼠害综合治理研究国家重点实验室, 北京 100101; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³南京大学生命科学学院, 南京 210023

摘要 生态群落中不同物种间发生多样化的相互作用, 形成了复杂的种间互作网络。复杂生态网络的结构如何影响群落的生态系统功能及稳定性是群落生态学的核心问题之一。种间互作直接影响到物质和能量在生态系统不同组分之间的流动和循环以及群落构建过程, 使得网络结构与生态系统功能和群落稳定性密切相关。在群落及生态系统水平上开展种间互作网络研究将为群落的构建机制、生物多样性维持、生态系统稳定性、物种协同进化和性状分化等领域提供新的视野。当前生物多样性的保护和生态系统功能受到全球变化的极大影响, 研究种间互作网络的拓扑结构、构建机制、稳定性和生态功能也可对生物多样性的保护和管理提供依据。该文从网络结构、构建机制、网络结构和稳定性关系、种间互作对生态系统功能的影响等4个方面综述当前种间网络研究进展, 并提出在今后的研究中利用机器学习和多层网络等来探究环境变化对种间互作网络结构和功能的影响, 并实现理论和实证研究的有效整合。

关键词 种间互作; 食物网; 二分网络; 生态系统功能; 稳定性

李海东, 吴新卫, 肖治术 (2021). 种间互作网络的结构、生态系统功能及稳定性机制研究. 植物生态学报, 45, 1049-1063. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0159

Assembly, ecosystem functions, and stability in species interaction networks

LI Hai-Dong^{1,2}, WU Xin-Wei³, and XIAO Zhi-Shu^{1,2*}

¹State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents in Agriculture, Institute of Zoology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ³School of Life Science, Nanjing University, Nanjing 210023, China

Abstract

Varied species interactions form complex species interaction networks in diverse ecological communities. Understanding how the network structure affects ecosystem functions and community stability is one major issue for community ecology. Species interactions can directly affect the flow and circulation of matter and energy among different components of ecosystems. As a result, the network structure is closely related to the structure, stability, and functioning of ecological communities. Prior studies on interaction networks have shed light on community assembly, biodiversity maintenance, ecosystem stability, coevolution and trait diversification. Currently, biodiversity and ecosystem functions have been largely affected by global environmental changes. The interaction networks and their relationship with biodiversity loss in a changing world have become important research topics. Exploring the structure and assembly of species interaction networks, stability, and ecosystem functions is significant for understanding the maintenance mechanism and biodiversity conservation. Here, we reviewed the research advances in the structure of ecological networks and their determinants, network stability, the relationship between network and ecosystem functions, and the mechanisms underlying these relationships. We also suggest future research directions on how to apply machine learning and multilayer network to disentangle the effects of environmental change on network structure and ecosystem functions by integrated theoretical and empirical studies.

Key words species interaction; food web; bipartite network; ecosystem function; stability

Li HD, Wu XW, Xiao ZS (2021). Assembly, ecosystem functions, and stability in species interaction networks. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1049-1063. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0159

收稿日期Received: 2019-06-25 接受日期Accepted: 2019-10-04

基金项目: 国家自然科学基金(31770565和31971441)、河南南太行山水林田湖草生态保护修复试点工程和2019年中央林业改革发展资金。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31770565 and 31971441), the Shanshuilintianhucao Ecological Restoration Pre-Project of Henan, and Central Forestry Reform and Development Fund (2019).

* 通信作者Corresponding author (xiaozs@ioz.ac.cn)

生物多样性是生态系统生产力、稳定性、可入侵性以及营养动态的主要决定因素(Hooper *et al.*, 2005)。在生物群落中,所有物种均与其他物种直接或间接相互作用。种间相互作用(简称种间互作)是实现生态系统功能和服务的基础,包括物质循环、传粉、种子传播、生物控制等(Bascompte & Jordano, 2007)。例如,植物与传粉者互作有助于实现植物繁殖的成功(Fründ *et al.*, 2013),植物与种子扩散者之间的互作有助于实现种子扩散和幼苗更新(Farwig & Berens, 2012),而鸟类取食昆虫有助于生物防治(Morante-Filho *et al.*, 2016)等。因此,种间互作在生物多样性及其生态系统功能与服务形成、维持等方面发挥了十分重要的作用。在生态群落或生态系统中,以物种为节点,相互作用为连接,形成的复杂的网状结构为种间互作网络。近年来,种间互作网络的研究成为生物多样性与生态系统功能研究的前沿领域。从生物多样性到生态系统功能的实现可分为以下几个过程:基于环境筛选作用的生态群落构建、群落内的种间互作网络的形成、种间互作提供的生态系统功能(Schleuning *et al.*, 2015)。目前,生态学家通过运用网络理论和方法来重点关注群落内物种、功能群或营养级水平之间的相互作用如何影响生物多样性以及生态系统功能或过程,从而阐明群落结构与功能、多样性与稳定性维持的生态和进化机制。

食物网是描述生物群落内物种间“谁吃谁”的关系网,其结构如何影响群落的稳定性是群落生态学中的一个经典命题。自May (1973)在20世纪70年代的先驱性工作以来,理论生态学一直在探究影响群落稳定性的条件。例如,用捕食者-猎物相互作用模型研究相互作用强度、弱相互作用、杂食性、体型比例以及生物异速生长在稳定性中的作用。近30年来,食物网的研究范围已有深度的拓展,特别是互惠网络研究使这一领域得到了快速发展。互惠网络指的是发生互作的物种都在互作过程中获利。如传粉网络,传粉者与植物都在互作过程中获利,传粉者获得报酬(花粉或花蜜),而植物则实现了传粉。目前,种间互作网络的概念已经突破了传统食物网的范畴,种间互作网络可作为生态系统中生命有机体间相互作用的一种表现。这些相互作用可以是营养的,也可以是非营养的,包括拮抗关系(如捕食等),互惠关系(如传粉、种子传播等),竞争,偏害共栖和

共生等类型。除传统食物网之外,任何一个由两类物种发生种间互作所形成的互作网络均为二分网络,是近30年来种间互作网络研究的重要内容。由于物种之间的营养关系直接影响到物质和能量在生态系统不同组分之间的流动和循环,故网络结构与生态系统功能密切相关。即使群落具有完全相同的物种多样性,但如果网络结构不同,生态系统功能也可能存在差别。因此,种间互作网络研究架起了连接生态系统生态学和群落生态学之间的桥梁。

当前种间互作网络的研究主要包括其拓扑结构的描述、网络的构建机制及种间互作网络结构的功能和稳定性等方面。尽管种间互作网络是近年来群落生态学和生态系统生态学的研究热点,但国内有关种间互作网络的研究尚处于起步阶段,尤其是实证方面的研究。目前,我国基于实证的种间互作网络研究主要涉及网络拓扑结构的描述(Sanitjan & Chen, 2009; Fang & Huang, 2012; 郭彦林等, 2012; Zhao *et al.*, 2016, 2019; Zhang & He, 2017),种间互作网络构建的影响因素(Zhao *et al.*, 2016; Yang *et al.*, 2018)等,但对种间互作网络结构与功能和稳定性关系的相关研究极少。在群落及生态系统水平上开展种间互作网络研究将为群落的构建机制、物种间协同进化、物种性状分化、生物多样性维持和生态系统稳定性等领域提供新的视野。因此,本文从种间互作网络的结构特征、构建机制、稳定性机制、生态系统功能维持等方面综述当前国际网络生态学研究中的热点问题(图1)。

1 种间互作网络的结构特征

传统的网络结构特征研究历经文字描述、概念图解、特征参数描述、定量分析等阶段。种间互作网络常包括定性网络和定量网络两大类。其中,定性网络,又称为未加权网络,是指当物种之间存在相互作用时连接为1,而没有相互作用时连接为0;而定量网络,也称为加权网络,是指通过种间互作的强度来表征连接强度。

早期对种间互作网络结构特征的描述仅限于一些简单的指数,如连接数分布及连接度等(Jordano *et al.*, 2003)。连接数分布指的是物种连接数的频率分布,常见的分布形式包括指数分布、幂律分布及指数截断的幂律分布等。连接度指的是所观测到的连接数占潜在的连接数的比例,通常用来描述网络

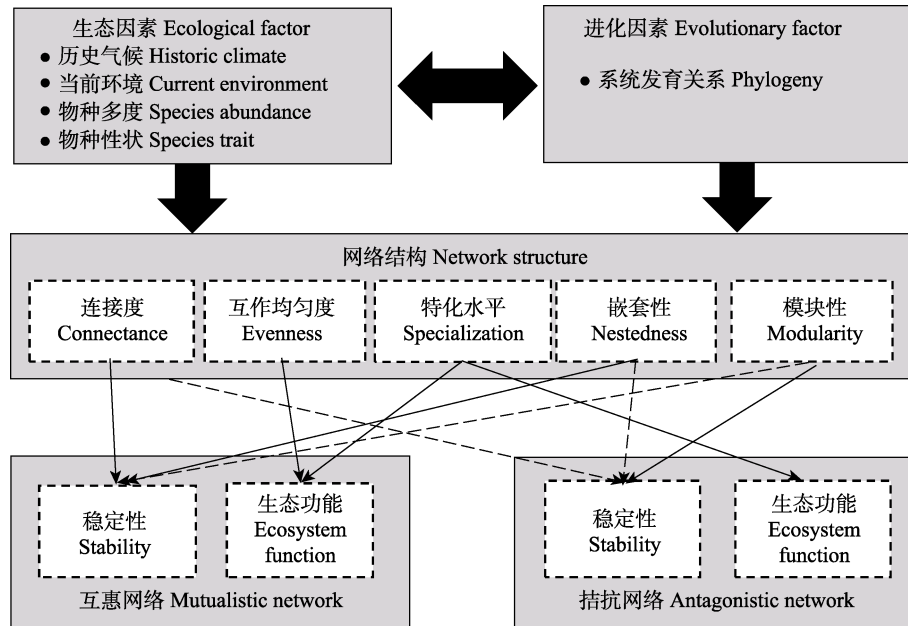


图1 物种间互作网络的结构、生态系统功能和稳定性的关系。

Fig. 1 Structures (and their determinants), ecosystem function and stability in species interaction networks.

的泛化水平及冗余程度, 连接度越高说明网络越泛化, 功能越冗余。然而, 连接度对网络大小和取样强度敏感, 因此用连接度指示网络结构和群落稳定性存在一定的局限性。随着研究的深入, 新的结构指数引入到互作网络研究中, 例如嵌套结构及模块结构等(Bascompte *et al.*, 2003; Olesen *et al.*, 2007)。嵌套结构通常是互惠网络的一个特点, 在嵌套的互作网络中, 特化物种的互作物种是泛化种互作物种的子集(Bascompte *et al.*, 2003)。嵌套是一种不对称特化的特定类型, 具有中心域与非对称性两个重要特征。嵌套结构中心域内泛化物种间形成密集的连接。嵌套结构的非对称性表现为网络中的每个物种与其他物种之间的连接数差异较大, 以及网络中特化种趋于与泛化种相互作用而不是与特化种相互作用。模块性是互作网络的另一个重要特性, 即模块内部物种连接紧密, 而模块间的物种连接较为松散(Olesen *et al.*, 2007)。拮抗网络通常呈现一定的模块结构, 但每个模块内部仍常具有一定程度的嵌套性(Kondoh *et al.*, 2010)。

除了上述网络水平的指数外, 还有一系列物种水平的指数可以用来描述物种的角色, 如物种连接数、特化指数等(表1)。对于二分网络的物种水平和网络水平的网络结构指数可以通过bipartite软件包(Dormann *et al.*, 2008) specieslevel和networklevel函数进行计算(表1)。

2 构建机制

研究物种间互作网络的构建机制能够为全面揭示生物多样性的形成和维持机制提供新视角。阐明群落内种间互作及互作网络结构是随机发生还是由一系列生态和进化因素所决定是种间互作网络构建机制的关键问题(Bascompte & Jordano, 2013)。现实中, 任何一个种间互作网络结构可表达为包含多种影响因素的一个函数(图1), 如物种特征、中性和扩散过程, 以及由此产生的物种时空分布格局、群落结构(物种丰富度、组成和多度)和取样效应等(Vázquez *et al.*, 2009a, 2009b)。基于不同因素影响的比较研究结果, 形成了种间互作网络构建机制的不同假说, 主要包括中性假说(neutral hypothesis)、限制性连接假说(forbidden links hypothesis)以及亲缘关系假说(phylogenetic-related hypothesis)等(表2)。中性假说认为群落内个体间的互作是随机的, 因此种间互作的发生概率受到物种多度的影响。而限制性连接假说则认为物种在时空匹配的前提下, 互作仅在种间形态或生理上相互匹配才会发生, 因此种间互作受到物种分布、物候、形态和生理等功能属性的限制(Jordano *et al.*, 2003)。亲缘关系假说认为近缘种往往具有相似的形态、物候、分布等特征, 因此近缘种由于系统发育限制在网络中有相似的相互作用从而扮演相似的角色(Olesen *et al.*, 2007)。

表1 二分网络结构指数

Table 1 Explanation of the bipartite network structure indices

水平 Level	结构指数和解释 Structure indices and explanation
物种水平 Species level	物种连接数 Species degree 网络中某物种与其他营养级物种发生联系的数量 The number of interacting partners
	物种强度 Species strength 指某一个动物或植物物种对植物或动物物种的依赖度或所受作用强度的总和。 The sum of dependences or interaction strengths of the animals on a specific plant species, or the sum of dependences of the plants on a specific animal species.
	嵌套等级 Nested rank 指在一个网络嵌套矩阵中所处的等级; 数值越低, 表示该物种更为泛化, 反之亦然。 Which is measured as the position in the nestedness matrix. A generalist will interact with more species and thus have a rank closer to 1, while specialists will have ranks with higher values.
	特化指数 Specialization index 用来衡量物种的特化程度的指数(0–1) Assesses the specialization of a species (ranging from 0 to 1)
	连接多样性 Partner diversity 某一物种的连接伙伴的Shannon多样性, 用于衡量物种的泛化程度。 Shannon diversity of the interacting partners of each species, which indicating generalization of a species.
网络水平 Network level	连接度 Connectance 网络中实际连接数与潜在连接数的比值 The proportion of potential links that are actually realized
	物种平均连接数 Links per species 网络中连接数与物种丰富度的比值 The average links per species
	嵌套性 Nestedness 在嵌套的互作网络中, 与特化物种相互作用的物种是与泛化物种相互作用的物种的子集。 A pattern of interaction in which specialists interact with species that form perfect subsets of the species with which generalists interact.
	模块性 Modularity 互作网络中一些物种通过连接会构成模块, 模块内部的物种间连接相对紧密, 而与模块外的物种连接较为松散。 A pattern which occurs when the species form cohesive subgroups (modules), such that species within a module interact more among themselves than with those of other modules.
	互作强度的非对称性 Interaction strength asymmetry 网络中发生互作关系的物种之间受影响程度的差异性 $ISA(i, j) = d_{ij}^P - d_{ji}^A / \max(d_{ij}^P, d_{ji}^A)$ 式中, d_{ij}^P 和 d_{ji}^A 分别表示植物 <i>i</i> 对动物 <i>j</i> 的依赖程度和动物 <i>j</i> 对植物 <i>i</i> 的依赖性。 Explaining dependence asymmetry across both trophic levels. $ISA(i, j) = d_{ij}^P - d_{ji}^A / \max(d_{ij}^P, d_{ji}^A)$ d_{ij}^P and d_{ji}^A represent plant <i>i</i> dependency on animal <i>j</i> and animal <i>j</i> dependency on plant <i>i</i> , respectively.

表2 种间互作网络构建的主要假说

Table 2 Main hypotheses for the assembly of species interaction networks

假说 Hypothesis	解释 Explanation
中性假说 Neutral hypothesis	群落中个体之间的互作是随机的, 因此多度越高的物种与其他物种发生互作的概率越高 Which assumes that individuals interact randomly, thus network interaction patterns are mainly dependent on species abundances; that is, abundant species interact more frequently and with more species than rare species
限制性连接假说 Forbidden links hypothesis	物种间互作的发生受限于物种间的时空分布, 以及物种特征的耦合度 Pairwise interactions that are impossible to occur owing to temporal-spatial or species traits mismatch
亲缘关系假说 Phylogenetic-related hypothesis	亲缘关系近的物种在互作网络中扮演相似的角色 Tendency of phylogenetically similar species to have similar roles in interaction network

2.1 物种多度

物种多度对种间相互作用及网络结构有重要影响, 如群落中的优势种比稀有种具有更多与之互作的物种(Vázquez *et al.*, 2009b)。在群落中, 物种多度分布表现为大部分物种多度很低, 仅有小部分物种多度很高, 呈对数正态分布。根据中性假说, 种群数量大的物种与其他物种相遇以及发生互作的概率要高于种群数量小的稀有物种, 导致多度高的物种能够与更多种类与数量的物种互作, 而多度低的物种趋于与多度高的物种互作, 形成非对称性和嵌套性网络结构(Bascompte *et al.*, 2003; Fontaine, 2013)。研究表明, 在一些互惠网络中, 仅用多度就能解释网络的连接数分布、嵌套结构、连接数及连接强度不

对称性等网络结构特征(Vázquez *et al.*, 2009a)。

研究表明网络结构也是群落中物种多度格局形成和维持的驱动力之一(Fort *et al.*, 2016)。因此, 研究物种多度和种间互作网络结构关系需要同时考虑: 物种多度(或群落组成)是否以及如何影响种间互作, 以及种间互作和网络结构如何影响群落物种多度(或生物多样性)(Bascompte & Jordano, 2013)。如果物种多度能够影响网络结构, 形成新的网络结构亦能反作用于物种多度(反馈作用), 那么如何解决这个“鸡生蛋还是蛋生鸡”的循环性问题? Dormann等(2017)对此提出了几个判定多度驱动还是结构驱动的假说。首先, 当种群大小和其活动节律主要受环境(如巢穴和极端温度)决定时, 物种多度驱动网络

结构。当种间互作高度特化时,网络结构会驱动物种多度格局的形成。因此,物种多度作为驱动因素可能更适合于以种子传播网络为代表的泛化食物网(Schleuning *et al.*, 2011),而不适合于高度特化的宿主-拟寄生者互作网络(Maunsell *et al.*, 2015)。其次,在研究多度和食物网结构时同样还涉及以下两个方面的机制: 其一是生态学上的取样效应,因为优势种通常更为泛化,具有较多与之随机互作的物种(Fort *et al.*, 2016)。其二是观测上的取样效应,因为优势种通常比稀有种具有更多的观测数,使得稀有种更易受到取样的限制(Dormann *et al.*, 2017)。尽管这两种取样效应在实际研究中难以区分,但在解释上却完全不同,应尽量予以区分(Blüthgen *et al.*, 2008)。

2.2 物种性状和时空耦合

研究发现,仅用物种多度并不能完全解释某些群落中种间互作的模式以及所形成的网络结构,因为种间互作还受到物种间时空分布和性状匹配的影响。如果物种的物候和分布存在差异,或互作双方性状不匹配,尽管物种多度很高,仍不能发生相互作用,即形成了限制性连接(Jordano *et al.*, 2003; Olesen *et al.*, 2011)。例如,性状匹配程度决定了植物与蜂鸟相互作用的强度(Maglianesi *et al.*, 2014)。Vizentin-Bugoni等(2014)通过独立采样控制物种多度,发现限制性连接的影响强于多度的影响。因此,群落中互作物种的功能多样性也是种间互作网络构建的驱动力(Albrecht *et al.*, 2018)。植物-传粉者之间性状匹配的假说认为,只有当传粉者口器的长度等于或大于花粉管的长度时才会发生相互作用,故形态学上的限制性连接表现为短口器传粉者不能取食长管花植物的花蜜并为其传粉(Stang *et al.*, 2009; Vizentin-Bugoni *et al.*, 2014; Sazatornil *et al.*, 2016)。研究表明,性状匹配可发生在不同类型的种间互作网络中,从互惠的传粉网络、种子传播网络到拮抗的捕食者-猎物、寄生物-宿主互作网络(Eklöf *et al.*, 2013)。然而,限制性连接和取样不足导致的缺失连接在实际研究中仍难以完全区分开来(Fründ *et al.*, 2016; Jordano, 2016)。

2.3 进化因素

进化和生态过程共同塑造了复杂的种间互作关系及其所形成的互作网络结构(Olesen *et al.*, 2007)。如上所述,形态、物候、地理分布等物种特征会影

响种间相互作用,而这些物种特征通常具有系统发育相关性,因此种间互作网络结构同样会受到物种进化历史(即系统发育)的影响(Rezende *et al.*, 2007; Peralta, 2016; Volf *et al.*, 2017)。种间互作网络描述了物种间当前相互作用的模式,即过去的进化事件对种间互作的塑造可表现为当前网络中物种互作具有系统发育信号(Rezende *et al.*, 2009)。系统发育信号可能来源于两个方面: 第一是物种间互作模式在长期的历史进化生态事件中得以保留,使得物种互作具有系统发育信号; 第二是当前生态因素会筛选具有相似生态特征的物种,从而使得群落中物种互作具有系统发育信号(Thompson, 2005; Vázquez *et al.*, 2009b)。由于系统发育限制,近缘种在网络中有相似的相互作用,并扮演相似的角色。例如,系统发育关系较近的物种倾向于拥有同样的连接数,但互作强度可能不同(Rezende *et al.*, 2007),而种间互作网络模块内部由近缘物种所组成,且模块内的物种趋于拥有相似的性状(Dupont & Olesen, 2009; Donatti *et al.*, 2011; Poulin, 2013)。在同一个互作网络里,营养级间的系统发育信号通常都具有不对称性(Bergamini *et al.*, 2017)。例如,以捕食者-猎物为代表的拮抗网络中,低营养级物种(猎物)的系统发育信号常高于高营养级物种(捕食者)。这是因为捕食者趋于捕食具有相似性状的、亲缘关系较近的猎物,而近缘的捕食者之间的种间竞争会导致它们趋于捕食不同的物种(Rezende *et al.*, 2009)。然而,并非所有的种间互作网络都具有系统发育信号。如Schleuning等(2014)通过对种子传播网络研究发现,尽管物种的模块角色在系统发育上也是保守的,但是系统发育关系并不能完全解释模块性,而季节性气候则能够更好地预测网络的模块性。

总之,上述不同因素间存在着复杂的关系,并以多种方式影响网络结构。有关网络构建假说并非是相互排斥或相互独立的,而是互补或共同作用于种间互作网络的构建。除了上述的因素之外,种间互作网络还受到其他因素的影响。例如,模块和嵌套可能与群落的稳定性和抵御气候变化等干扰的能力有关,故历史气候波动可能会影响模块性和嵌套性。Dalsgaard等(2013)利用全球传粉网络数据的研究表明,在传粉网络的模块和嵌套结构形成方面,历史气候变化与当前气候同等重要。取样效应对研究和推断网络结构也有较大影响,在网络构建中应

该予以考虑(Fründ *et al.*, 2016; Jordano, 2016)。系统发育信号本身往往无法推断出网络构建和种间互动模式的潜在机制。因此, 如何解析系统发育和其他生态因子对网络构建和物种相互作用的影响, 是一个值得关注的方向(Dehling, 2018)。

3 稳定性机制

解析种间互作网络结构如何影响群落稳定性是生态学研究热点问题之一。网络分析的重要性在于其能辨析种间互作网络的哪些结构特征在应对各种自然和人为干扰因子时发挥何种作用, 从而揭示和预测群落结构与功能、多样性与稳定性之间的关系。有关群落多样性、复杂性与稳定性关系的争论由来已久(May, 1972; McCann, 2000)。基于经验证据, Odum (1953)、MacArthur (1955)和Elton (1958)认为复杂的群落比简单的群落更稳定, 即认为复杂性会导致稳定性。而May (1972, 1973)通过对随机组合的竞争群落结构进行稳定性分析, 发现稳定性随复杂性增加而降低; 且当物种数、连接度或相互作用强度增加超过某一临界值时, 生态系统会变得不稳定。此后基于捕食者-猎物网以及竞争性群落中的复杂性和稳定性关系受到了极大的关注。然而, 一个复杂的群落, 根据理论推导是不稳定的, 却能够在现实中持续存在。围绕如何解决理论和现实之间的矛盾是生态学领域一个悬而未决的重大课题。事实上, 如前文所述, 种间互作网络(或食物网)的构建是非随机的, 而正是这些非随机性可以促进物种在群落中持续存在(Thébault & Fontaine, 2010; Stouffer & Bascompte, 2011)。因此在探究种间互作网络结构、复杂性和稳定性的关系时应该充分考虑这些非随机性。

3.1 种间互作网络结构与稳定性

研究群落结构和稳定性之间的关系往往因使用的稳定性概念差异和测度不同而不同。常见的稳定性概念包括抵抗力、恢复力、脆弱性和稳健性等(McCann, 2000; Ives & Carpenter, 2007)(表3)。其中抵抗力用于描述群落免受外界干扰而保持原状的能力; 而恢复力则是描述群落受到外界干扰后回到原来状态的能力。脆弱性和稳健性用于测度生态群落或者生态系统对环境变化的忍受程度。因此, 在环境改变不大的条件下能保持稳定的群落或系统, 称之为脆弱系统; 而在很大的环境改变范围中能保持稳定的系统称之为稳健系统(Thompson *et al.*, 2012)。因此, 相关研究应注意区分不同的相互作用类型以及稳定性的测度。

迄今为止, 已有大量研究来描述互惠网络和拮抗网络等种间互作网络的结构, 并发现它们的结构模式会影响互作网络的稳定性(Bascompte & Jordano, 2013)。种子传播网络、传粉网络等互惠网络常具有较高的嵌套结构和模块结构(Donatti *et al.*, 2011; Mello *et al.*, 2011)。研究发现模块结构和嵌套结构都有利于种间互作网络的稳定(Bascompte & Jordano, 2013), 从而维持较高的生物多样性(Bastolla *et al.*, 2009)。在食物网中, 杂食环、节点连接数的异质分布、嵌套结构和模块化等结构模式都倾向于促进群落稳定性和物种共存(Ives & Carpenter, 2007)。研究表明在改变单个物种多度时, 群落或生态系统的多样性能增进其稳定性(Tilman *et al.*, 2001), 食物网中弱相互作用可能是促进系统稳定的关键因素(McCann *et al.*, 1998; Neutel *et al.*, 2002)。尽管如此, 关于网络的结构和稳定性研究仍有较多争议。不同类型的种间互作网络结构的驱动

表3 关于群落(生态系统)稳定性的相关概念

Table 3 Main concepts of community (ecosystem) stability

概念 Concept	解释 Explanation
复杂性 Complexity	用于描述群落和网络复杂程度, 通常用网络的连接度来表征 Describing the extent of complex a community (network), which measured as connectance
抵抗力 Residence	群落和互作网络免受外界干扰而保持原状的能力 The system return to its ecological regime after a perturbation in the state of the system
恢复力 Resilience	群落受到外界干扰后回到原来状态的能力 Return time to ecological regime after a perturbation
持久性 Persistence	物种在动态网络中持续存在的能力 Proportion of coexisting species at dynamic ecological network
次生灭绝 Second extinction	群落中某些物种的灭绝导致其他物种随之灭绝的情形 Loss of additional species after the extinction of one target species
稳健性 Robustness	生态群落或种间互作网络对物种的丧失导致次生灭绝的容忍度, 用灭绝曲线下的面积表示 Resistance of a community (network) against additional extinction after species elimination, measured as the area below the extinction curve

因子可能存在一定的差异,使得种间互作网络结构和稳定性的关系与相互作用类型相关(图1)。Allesina和Tang (2012)研究发现在捕食网络中弱相互作用和嵌套结构并不一定利于稳定性。Okuyama和Holland (2008)发现在互惠网络中,使用恢复力作为群落稳定性的指标时,群落恢复力的增加与物种多样性和物种相互作用数量(连通性)以及网络嵌套性和对称性相互作用强度的增加有关,并呈现与传统模式相反的正向复杂性和稳定性的关系。Thébault和Fontaine (2010)发现在互惠网络(传粉网络)中,高度连接和高度嵌套的网络结构促进了稳定性(恢复力);而在拮抗网络(植食网络)中,则是高度模块化和低连接网络促进食物网的稳定性。

3.2 干扰对互作网络结构与稳健性的影响

网络的稳定性会受到一系列人为过程的影响,如物种和种群的灭绝、生物入侵、栖息地丧失以及生态恢复等。因此,在环境变化的背景下,生态群落或生态系统的稳健性受到了持续的关注,并成为当前种间互作网络稳定性实证和理论研究的热点问题(Saavedra *et al.*, 2008; Pocock *et al.*, 2012; Grass *et al.*, 2018)。群落中某些物种的丧失可能会导致其他物种产生级联的次生灭绝。研究种间互作网络的稳健性对预测群落中的物种丧失和灭绝的影响至关重要。Mommott等(2004)对2个传粉网络的稳定性进行模拟分析,发现优先去除连接最多的传粉者可导致植物物种多样性的线性下降。

网络的拓扑结构、物种性状、行为及多度均可影响互作网络对物种丧失的稳健性。在结构上,较高的连接度、模块性和嵌套性等结构,可促进互作网络的动态稳定性或结构稳定性。例如,连接度增加会使得消费者次生灭绝的风险降低,从而增加群落稳定性。在行为上,存在物种重新连接的互作网络,其对物种丧失的稳健性要高于那些没有发生重新连接的静态网络,即当网络中某个物种消失时,幸存的物种之间形成新的相互作用,会增加网络稳健性(Kaiser-Bunbury *et al.*, 2010)。同样地,在传统的食物网中,由于生态位重叠物种的存在,会使得某些物种消失时,捕食者和食物之间形成新的营养相互作用,因此重叠物种的比例与稳健性高度正相关(Staniczenko *et al.*, 2010)。泛化的优势物种通常在觅食行为上有较高的可塑性,当它们多度发生改变时,就会转而使用不同的资源(Kondoh, 2003)。通过

这种方式,它们可以利用已灭绝物种的生态位,从而保持网络的稳定性和生态系统功能(Valdovinos *et al.*, 2016)。此外,多度最高的物种是网络稳定的关键,因为它们往往最不容易灭绝,并且它们会通过直接或间接的相互作用与网络中的其他物种发生紧密联系(Aizen *et al.*, 2012)。相反,对于更特化的种间相互作用或网络而言,环境变化所导致的物种灭绝或相互作用消失的风险往往更大(Aizen *et al.*, 2012; Burkle *et al.*, 2013)。Pocock等(2012)在农业生态系统中对多个类型互作网络的综合研究发现,不同类型网络对植物丧失的稳健性不同,其中传粉网络最为脆弱,且不同类型的网络之间的稳健性并无显著的协同变化。因此,生态恢复对某一个功能群有利,不一定对其他功能群也有利。

4 结构多样性与生态系统功能维持

在生态群落中,捕食者与猎物之间的营养关系(植食、捕食和资源利用型竞争),不仅是生态系统物质循环和能量流动的决定因素,而且能够通过改变自然选择压力来影响生物群落中物种间的遗传变异程度(Pimm & Pimm, 1982)。营养级内和营养级间的物种对环境变化的差异性通过种间竞争、上行或下行控制的非对称性响应可能导致群落结构的再组织,进而改变生物多样性格局以及生态系统过程和功能(Chase, 2000)。在种间互作网络中,既有广受关注的营养关系,也有复杂的非营养关系。描述和定量网络中不同组分间的相互关系及其作用强度,不仅可以阐明群落物种多样性的维持机制和生物多样性影响生态系统功能的作用机理,而且可通过建立网络模型来预测当前全球变化和物种多样性丧失背景下生态系统结构和功能的演变趋势。

4.1 营养关系和非营养关系的生态效应

捕食者-猎物营养关系的生态效应包含捕食者对猎物的消耗效应和非消耗效应等作用机制。关于捕食者对猎物的消耗效应研究最早可追溯到20世纪60年代提出的营养级联效应理论(Hairston *et al.*, 1960)。以捕食者-草食者-植物三级食物链为例,捕食者通过直接捕食草食动物而降低其数量,从而减轻了草食动物对植物的压力。因此,处于食物链不同位置的物种对环境变化的响应并不一致(Liao *et al.*, 2017)。传统的群落生态学观点认为,能量需经过食物链传递。基于能量守恒定律,食物网中捕

食者-猎物之间最基础、最直接的关系就是消耗型的营养关系。无论是关键捕食者效应、营养级联效应,还是非对称竞争均可看作是由于食物网内物种的丰富度变化衍生而来的(Paine, 1966; Oksanen *et al.*, 1981)。但是,如果把物种作为群落生态学的基本组成单元,那么物种本身固有的特征才是种间关系发生的真正决定因素(Abrams, 1992)。例如,捕食者捕食猎物时通常由捕食者特征(大小、速度、捕食工具、搜寻能力、追击策略)和猎物特征(如感知能力、大小、速度、形态和隐藏策略)共同影响。在这种情况下,捕食者不能直接杀死猎物或是捕食者对猎物所产生的捕食压力不足以使猎物强烈地感受到,但猎物仍会产生在大小、活动、形态和行为等特征上的改变以躲避捕食者,这就是所谓的非消耗效应。任何猎物在其一生中无时无刻不面临着捕食者的压力,捕食者对猎物特征的影响涉及猎物整个种群的变化,是长期和具有遗传性的。这种效果比起猎物仅仅在数量上的变化影响更为深远(Werner & Peacor, 2003)。因此,非消耗型的营养关系在预测群落动态的理论框架中已越来越重要。

鉴于营养关系的重要性,在传统的食物网研究中,往往忽视自然群落中物种间的非营养关系(共生、传粉、种子传播、干扰性竞争、偏害和“工程师”效应)。但这些非营养关系是普遍存在的(Goudard & Loreau, 2008)。例如,在非洲稀树草原的大象经常连根拔起灌木和乔木的幼树,甚至成体,但并不以这些本木植物为食物,大象和这些植物之间不存在物质和能量转移的营养关系。然而,大象的这种行为可能减少一些其他动物的食物资源或庇护所,因此这种行为可能是维持草地群落结构和功能的一种重要机制(Coverdale *et al.*, 2016)。近年来,人们逐渐认识到非营养关系能够修饰食物网结构及其生态系统功能(Arditi *et al.*, 2005; Goudard & Loreau, 2008; Kéfi *et al.*, 2012)。其中,碎屑食物网中的非营养关系在碎屑分解过程中的作用可能大于营养关系(Majdi *et al.*, 2014)。模型分析表明,对于存在着非营养关系如互利共生的群落而言,非营养关系的作用强度越大,越有利于高效的生物群落构建(Arditi *et al.*, 2005)。在地上与地下的连接网络中,碎屑食物网中的捕食者可以通过抑制碎屑分解者,降低碎屑分解速率,从而进一步降低土壤养分浓度以及植物生长速率(Wu *et al.*, 2011; Zhao *et al.*, 2013)。从碎

屑食物网中的捕食者到植物的过程是被碎屑和土壤等非生物组分分离的,因此整个级联效应的过程既包括营养关系,也包括非营养关系。将两种关系完整结合起来的,虽然对种间互作网络研究非常重要,但在当前的群落生态学研究中还很少涉及。

“生态系统工程师”是自然生物群落的一种重要现象,其功能主要体现在植物或动物物种或种群通过改变周围生物和非生物条件而影响其他生物的生存状况(Sanders *et al.*, 2014)。在这种情况下,“生态系统工程师”与受影响的生物之间的关系也是种间互作网络中的一种重要的非营养关系类型。例如,蚯蚓通过改变土壤物理结构和化学组成影响其他土壤节肢动物群落结构和植物生长,但是蚯蚓与土壤节肢动物和植物之间不存在营养关系(Eisenhauer, 2010)。“生态系统工程师”的生境修饰或重建能够增加营养级水平和食物链长度,从而增加食物网的复杂性和稳定性(Sanders *et al.*, 2014)。

4.2 生态系统功能稳定性

全球变化和人类活动使生物多样性受到了严重的威胁,而生物多样性的丧失会对生态系统功能产生负面影响(Dirzo *et al.*, 2014)。自20世纪90年代以来,生物多样性与生态系统功能(Biodiversity and Ecosystem Functioning, BEF)研究极大地推动了生态学理论的发展,而且对预测生物多样性丧失对生态系统功能的影响有潜在的应用价值,同时对生物多样性保护和探究生态系统功能维持有着重要的指导意义(Tilman *et al.*, 2014)。在传统BEF研究中,主要集中在针对单一营养级水平进行小规模试验,通过物种丰富度或功能多样性以及系统发育多样性对生态系统功能的影响将生物多样性与生态系统功能联系起来。然而,目前对种间互作网络结构和BEF之间的关系仍然缺乏相关研究。因此,网络结构与生态系统功能维持是种间互作网络研究需要突破的一个重要问题(Bascompte & Jordano, 2013; Schleuning *et al.*, 2015)。

尽管种间互作网络和生态系统功能的关系的研究尚处于初始阶段,但在概念、理论以及实证等方面也取得了一些成果。首先,种间互作和网络结构与生态系统功能之间存在线性或非线性的关系。与物种多样性与生态系统功能关系类似,研究发现在互惠传粉网络中,较高的蜜蜂多样性会增加种子产量,但是与蜜蜂多样性相比,蜜蜂物种间的功能互

补性能更好地解释种子产量的变化,即增加功能生态位(即网络特化水平和模块结构),更能实现传粉的成功(Fründ *et al.*, 2013)。在种子传播网络中,鸟类多度和多样性促进种子扩散,而且被扩散的种子密度随着种子传播网络的特化水平增加而增加,表明植物-食果鸟互作网络的特化程度驱动了大尺度的种子传播过程(García *et al.*, 2018)。在一定的营养供给条件下,食物网中的总营养摄入量随食物网的垂直多样性增加而增加(Wang & Brose, 2018)。此外,在拮抗网络中决定寄生虫共享宿主因素(即宿主-寄生虫网络的结构)可能会影响种间寄生虫的传播和疾病传播模式(Pilosof *et al.*, 2015)。其次,生态系统功能稳定性在一定程度上与种间互作网络的稳健性相关,而物种冗余(或互补)、嵌套结构以及模块结构可影响种间互作网络的稳定性(Memmott *et al.*, 2004),因此生态系统的稳定性可以通过网络的结构以及结构的稳定性来预测。年际间共享的植物和传粉者,在网络中处于相对稳定的位置,且相对泛化物种构成了稳定的传粉网络内核,这些物种可能与网络结构和生态功能稳定性的维持有关(Fang & Huang, 2012)。此外,植物物种多样性能影响多个高营养级的相互作用多样性,而这些相互作用本身就是生态系统功能,如植食、寄生等。在BEF-China的一系列研究中发现,植物多样性会促进多个更高营养级的种间相互作用(Staab *et al.*, 2015, 2016; Fornoff *et al.*, 2019),会改变蚂蚁-半翅目互作多样性与植食率的关系(Schuldt *et al.*, 2017)。然而,这些研究均未直接分析种间互作网络结构与生态系统功能的关系。Schleuning等(2015)提出了整合功能多样性、互作网络结构和生态系统功能研究的概念框架,但仍需有关实证研究。

5 问题和展望

综上所述,种间互作网络的研究在近30年的发展为生态学家全面认识物种共存、群落构建机制、稳定性维持机制、生物多样性和生态系统功能关系提供了新的角度。在今后的研究中,如何利用机器学习和多层网络等来探究环境变化对种间互作网络结构和功能的影响,并亟待加强理论和实证的整合性研究。

5.1 网络结构的预测

通过已知的种间互作网络结构可用于预测生态

系统功能的动态以及由环境变化所导致的生态后果。然而,在一个群落中,种间互作网络数据获取要比生物多样性数据获取的难度大得多。目前,已有大量的全球共享的生物多样性数据库可供使用,如分子数据库(如NCBI),物种系统发育数据库(如Phyloomatic、BirdTree等)、功能性状(如TRY)、物种分布数据库(如GBIF)等(王昕等, 2017; 张健, 2017)。关键在于能否利用这些已知的种间互作网络的构建机制,以及相关生物多样性数据来预测群落中的物种间是否发生相互作用。根据前文所述的种间互作网络的构建机制,目前已有多个统计模型来推断物种之间相互作用发生的概率以及网络结构特征(如:传粉网络: Vázquez *et al.*, 2009b; 植食网络: Pearse & Altermatt, 2013; 食物网: Gravel *et al.*, 2013; Gray *et al.*, 2015; Pomeranz *et al.*, 2019)。这些统计模型主要以特征匹配和系统发育关系机制为主。然而,这些模型对应对当前的生态大数据来说存在一定的局限性。生态大数据往往是高维度的,变量之间存在着非线性和复杂的交互作用,同时变量之间存在着较多的缺失值(Cutler *et al.*, 2007)。应用传统的统计方法很难克服如过拟合和多重共线性等问题,不利于对这些数据进行深入分析。因此,拓展新的模型和算法显得尤其必要。近年来,随机森林、支持向量机(SVM)、卷积神经网络(CNN)等机器学习模型因其解释简单、分类精度高、能够表征变量间复杂的相互作用而被生态学家广泛应用(Cutler *et al.*, 2007),但如何来推断物种间的相互作用仍有待研究(Derocles *et al.*, 2018)。总之,运用生态大数据和有关机器学习算法在分析和推断物种间的相互作用方面有着宽广的发展前景。

5.2 多层互作网络的研究

多层或多维度的互作网络是近年来生态网络研究领域的一个新方向(Pilosof *et al.*, 2017)。尽管多层网络在社会学和物理学领域有着较好的理论和应用基础(Boccaletti *et al.*, 2014),但是在生态学领域,有关理论和方法的研究仍有待开展(Hutchinson *et al.*, 2018)。一个多层网络由4个部分构成:一组表征实体的“物理节点”,如物种;一组不同的“层”;一组“状态节点”,状态节点指的是物理节点在特定层上的表现;一组“边”或称之为连接,把多层网络中的状态节点连接起来,这些边(连接)像传统的种间互作网络一样可以带权重或不带权重,分为层内连接

和层间连接。层可以通过不同的研究系统来定义:通过跨空间或时间层定义,例如不同斑块和不同季节;通过不同互作类型定义,例如植食层、传粉层以及种子扩散层等;通过不同的功能群组来定义以及通过一个组织中不同水平来定义等。生态多层网络更能代表自然界中的真实情况,因此,无论是理论生态学还是实验生态学,都应加强多层网络的研究,以揭示生态系统过程以及生态系统功能的维持机制。当前生态多层网络研究的难点包括两个方面:一是如何找到具有生态学和生物学意义的多层网络结构指数,二是如何测度层与层之间连接的权重。针对第一个方面,目前已有一些指数用于描述多层网络的结构和功能,如模块性(Pilosof *et al.*, 2017; Timóteo *et al.*, 2018)、连通性、物种的角色(Hackett *et al.*, 2019)等。但是,这些结构指数仍不足以描述多层网络的复杂结构和功能,仍需继续开发新的结构指数和预测指数。针对第二方面,Hutchinson等(2018)提出了一系列方案来测度层与层之间连接的强度(例如物种在斑块间的扩散、多度的差异和不同相互作用类型间的依赖性等),在目前仅有的几个案例中,大部分未加权重,或者把权重设置为从小到无穷大的梯度再进行计算。因此,这一系列的测度方法仍需大量的实验来检验。此外,层间连接和层内连接是如何相互影响的也需要加强研究。例如,在空间的种子传播多层网络中,动物在斑块间的移动会影响到某个斑块内动物对植物的取食强度,同样斑块内食物资源的丰富程度以及动植物间互作的强度会影响到动物的移动以及植物在斑块间的传播。而在多种互作类型的多层网络中,层与层之间的依赖关系会影响到层内的连接,例如通过传粉层所实现的结实率(与种子传播层的连接)会影响到食果动物和植物的互作强度。

5.3 种间互作网络结构和功能对环境变化的响应

全球生物多样性格局面临来自人类活动干扰和全球气候变化等的威胁:一方面生态群落中生物多样性呈显著降低的趋势,大量物种加速灭绝;另一方面生物多样性变化显著改变了种间互作的格局,引起食物链的断裂,可能促使其他物种的相继灭绝,从而影响生态系统功能和过程(Morris, 2010; Thompson *et al.*, 2012)。全球变化所造成的生物多样性变化(如某个物种或功能群的丧失或灭绝)可显著改变群落内物种间直接作用和间接作用的格局和强度,

导致相互作用的物种或功能群随之消失,从而改变物种间的互作网络,对群落结构与功能、多样性与稳定性产生显著影响(Dyer *et al.*, 2010; Tylianakis *et al.*, 2010; Pocock *et al.*, 2012)。因此,探究种间互作网络结构和生态功能随环境梯度的变化是当前生态学的热点问题之一(Tylianakis & Morris, 2017)。相关研究结果对揭示和预测生物多样性丧失或功能性灭绝所产生的生态后果,以及对生态系统管理、生物多样性保护和生态恢复等均有重要的实践价值。环境变化对种间互作网络结构和功能的影响可以通过设定一系列自然环境梯度(如纬度梯度、海拔梯度、干扰梯度等)和人工操控梯度(如温度梯度、降水梯度等)来研究。例如, Tylianakis和Morris (2017)对种间互作网络对环境梯度变化的模式、潜在机制以及时空过程对网络的塑造等方面进行了全面的综述; Peters等(2019)利用较为翔实的数据探究了气候因子和土地利用对热带多个营养级的生物多样性和多种生态系统功能的影响。然而,以往有关种间互作网络、生态系统功能对环境梯度的响应机制大多是独立开展的,而极少探究种间互作网络结构与生态系统功能的关系如何随环境梯度的变化而变化。此外,在网络随环境梯度变化的研究中,都是把各个网络当作一个独立的单元来对待,从而忽略了网络间的各物种存在物种迁移扩散的事实。因此,采用上述多层网络模型同时考虑不同维度的生物多样性(尤其是功能多样性)、种间互作网络结构以及生态系统功能,有助于揭示种间互作和生态系统功能对环境梯度的响应机制。

5.4 加强理论和实证的整合性研究

当前理论与实证研究在很大程度上处于相对独立的状态,导致了目前理论模型预测与实际结果可能存在较多的争论,因此亟待实验生态学及理论模型研究的有效结合进行相互印证。首先,理论模型对条件的限制相对严格,而事实上自然界往往比较复杂,拓展现有的理论模型更能解释复杂的生态过程和结果。例如将生境损失与破碎化融入当前的食物链模型,发现处于食物链不同位置的物种对生境丧失与破碎化的响应并不一致(Liao *et al.*, 2016, 2017)。其次,目前种间互作网络理论模型研究很少同时考虑物种间的直接作用(如捕食、传粉和种子传播等)和间接作用(竞争、促进、似然竞争和似然互惠等),而这些间接作用在网络的稳定性、物种维持

和协同进化扮演着十分重要的角色(Guimarães *et al.*, 2017; Gracia-Lázaro *et al.*, 2018)。同时考虑同一营养级水平的间接作用(水平结构)和营养级间直接作用(垂直结构)及其交互关系对网络结构和功能以及稳定性的影响将成为理论和实证研究的重点内容。第三, 实证研究往往不符合理论模型的限定条件, 导致结果与理论预测相左。故通过一系列人工操纵实验对验证理论模型是十分必要的。此外, 在进行理论模拟分析时, 参数化的过程也十分关键。如这些参数的设置是否符合自然界真实情况对理论模型的预测准确性有着很大的影响, 而这在较大程度上受限于人们对物种自然史和生物学的认知。通常, 分析网络的稳定性时需要物种的内禀增长率进行参数化, 但目前很多物种内禀增长率的数据依然匮乏。因此, 实现理论研究和实证研究的有效结合有助于预测环境变化对种间互作网络结构和稳定性以及生态系统功能的影响。

参考文献

- Abrams PA (1992). Predators that benefit prey and prey that harm predators: unusual effects of interacting foraging adaptation. *The American Naturalist*, 140, 573-600.
- Aizen MA, Sabatino M, Tylianakis JM (2012). Specialization and rarity predict nonrandom loss of interactions from mutualist networks. *Science*, 335, 1486-1489.
- Albrecht J, Classen A, Vollstädt MGR, Mayr A, Mollel NP, Schellenberger Costa D, Dulle HI, Fischer M, Hemp A, Howell KM, Kleyer M, Nauss T, Peters MK, Tschapka M, Steffan-Dewenter I, Böhning-Gaese K, Schleuning M (2018). Plant and animal functional diversity drive mutualistic network assembly across an elevational gradient. *Nature Communications*, 9, 3177. DOI: 10.1038/s41467-018-05610-w.
- Allesina S, Tang S (2012). Stability criteria for complex ecosystems. *Nature*, 483, 205-208.
- Arditi R, Michalski J, Hirzel AH (2005). Rheagogies: modeling non-trophic effects in food webs. *Ecological Complexity*, 2, 249-258.
- Bascompte J, Jordano P (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 567-593.
- Bascompte J, Jordano P (2013). *Mutualistic Networks*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Bascompte J, Jordano P, Melián 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.
- Bastolla U, Fortuna MA, Pascual-García A, Ferrera A, Luque B, Bascompte J (2009). The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 458, 1018-1020.
- Bergamini LL, Lewinsohn TM, Jorge LR, Almeida-Neto M (2017). Manifold influences of phylogenetic structure on a plant-herbivore network. *Oikos*, 126, 703-712.
- Blüthgen N, Fründ J, Vázquez DP, Menzel F (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits. *Ecology*, 89, 3387-3399.
- Boccaletti S, Bianconi G, Criado R, del Genio CI, Gómez-Gardeñes J, Romance M, Sendiña-Nadal I, Wang Z, Zanin M (2014). The structure and dynamics of multilayer networks. *Physics Reports*, 544, 1-122.
- Burkle LA, Marlin JC, Knight TM (2013). Plant-pollinator interactions over 120 years: loss of species, co-occurrence, and function. *Science*, 339, 1611-1615.
- Chase JM (2000). Are there real differences among aquatic and terrestrial food webs? *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 408-412.
- Coverdale TC, Kartzinel TR, Grabowski KL, Shriver RK, Hassan AA, Goheen JR, Palmer TM, Pringle RM (2016). Elephants in the understory: opposing direct and indirect effects of consumption and ecosystem engineering by megaherbivores. *Ecology*, 97, 3219-3230.
- Cutler DR, Edwards Jr TC, Beard KH, Cutler A, Hess KT, Gibson J, Lawler JJ (2007). Random Forests for classification in ecology. *Ecology*, 88, 2783-2792.
- Dalsgaard B, Trøjelsgaard K, Martín González AM, Nogués-Bravo D, Ollerton J, Petanidou T, Sandel B, Schleuning M, Wang Z, Rahbek C, Sutherland WJ, Svenning JC, Olesen JM (2013). Historical climate-change influences modularity and nestedness of pollination networks. *Ecography*, 36, 1331-1340.
- Dehling DM (2018). The structure of ecological networks// Dáttilo W, Rico-Gray V. *Ecological Networks in the Tropics*. Springer, Cham, Switzerland. 29-42.
- Derocles SAP, Bohan DA, Dumbrell AJ, Kitson JJN, Massol F, Pauvert C, Plantegenest M, Vacher C, Evans DM (2018). Biomonitoring for the 21st Century: integrating next-generation sequencing into ecological network analysis. *Advances in Ecological Research*, 58, 1-62.
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science*, 345, 401-406.
- Donatti CI, Guimarães PR, Galetti M, Pizo MA, Marquitti FMD, Dirzo R (2011). Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 14, 773-781.
- Dormann CF, Fründ J, Schaefer HM (2017). Identifying causes of patterns in ecological networks: opportunities and limitations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*,

- 48, 559-584.
- Dormann CF, Gruber B, Fründ J (2008). Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *R News*, 8, 8-11.
- Dupont YL, Olesen JM (2009). Ecological modules and roles of species in heathland plant-insect flower visitor networks. *Journal of Animal Ecology*, 78, 346-353.
- Dyer LA, Walla TR, Greeney HF, Stireman III JO, Hazen RF (2010). Diversity of interactions: a metric for studies of biodiversity. *Biotropica*, 42, 281-289.
- Eisenhauer N (2010). The action of an animal ecosystem engineer: identification of the main mechanisms of earthworm impacts on soil microarthropods. *Pedobiologia*, 53, 343-352.
- Eklöf A, Jacob U, Kopp J, Bosch J, Castro-Urgal R, Chacoff NP, Dalsgaard B, de Sassi C, Galetti M, Guimarães PR, Lomáscolo SB, Martín González AM, Pizo MA, Rader R, Rodrigo A, *et al.* (2013). The dimensionality of ecological networks. *Ecology Letters*, 16, 577-583.
- Elton CS (1958). *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Springer, Boston, USA.
- Fang Q, Huang SQ (2012). Relative stability of core groups in pollination networks in a biodiversity hotspot over four years. *PLOS ONE*, 7, e32663. DOI: 10.1371/journal.pone.0032663.
- Farwig N, Berens DG (2012). Imagine a world without seed dispersers: a review of threats, consequences and future directions. *Basic and Applied Ecology*, 13, 109-115.
- Fontaine C (2013). Abundant equals nested. *Nature*, 500, 411-412.
- Fornoff F, Klein AM, Blüthgen N, Staab M (2019). Tree diversity increases robustness of multi-trophic interactions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 286, 20182399. DOI: 10.1098/rspb.2018.2399.
- Fort H, Vázquez DP, Lan BL (2016). Abundance and generalisation in mutualistic networks: solving the chicken-and-egg dilemma. *Ecology Letters*, 19, 4-11.
- Fründ J, Dormann CF, Holzschuh A, Tschamntke T (2013). Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology*, 94, 2042-2054.
- Fründ J, McCann KS, Williams NM (2016). Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: lessons from a quantitative niche model. *Oikos*, 125, 502-513.
- García D, Donoso I, Rodríguez-Pérez J (2018). Frugivore biodiversity and complementarity in interaction networks enhance landscape-scale seed dispersal function. *Functional Ecology*, 32, 2742-2752.
- Goudard A, Loreau M (2008). Nontrophic interactions, biodiversity, and ecosystem functioning: an interaction web model. *The American Naturalist*, 171, 91-106.
- Gracia-Lázaro C, Hernández L, Borge-Holthoefer J, Moreno Y (2018). The joint influence of competition and mutualism on the biodiversity of mutualistic ecosystems. *Scientific Reports*, 8, 9253. DOI: 10.1038/s41598-018-27498-8.
- Grass I, Jaunker B, Steffan-Dewenter I, Tschamntke T, Jaunker F (2018). Past and potential future effects of habitat fragmentation on structure and stability of plant-pollinator and host-parasitoid networks. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1408. DOI: 10.1038/s41559-018-0631-2.
- Gravel D, Poisot T, Albouy C, Velez L, Mouillot D (2013). Inferring food web structure from predator-prey body size relationships. *Methods in Ecology and Evolution*, 4, 1083-1090.
- Gray C, Figueroa DH, Hudson LN, Ma A, Perkins D, Woodward G (2015). Joining the dots: an automated method for constructing food webs from compendia of published interactions. *Food Webs*, 5, 11-20.
- Guimarães Jr PR, Pires MM, Jordano P, Bascompte J, Thompson JN (2017). Indirect effects drive coevolution in mutualistic networks. *Nature*, 550, 511-514.
- Guo YL, Meng QF, Gao WT (2012). Visualization and pattern analysis of plant-insect pollinator interaction networks in subalpine meadow in Changbai Mountain. *Scientia Sinicae*, 48(12), 141-147. [郭彦林, 孟庆繁, 高文韬 (2012). 长白山高山草甸植物-传粉昆虫相互作用网络可视化及格局分析. *林业科学*, 48(12), 141-147.]
- Hackett TD, Sauve AMC, Davies N, Montoya D, Tylianakis JM, Memmott J (2019). Reshaping our understanding of species' roles in landscape-scale networks. *Ecology Letters*, 22, 1367-1377.
- Hairton NG, Smith FE, Slobodkin LB (1960). Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*, 94, 421-425.
- Hooper DU, Chapin III FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3-35.
- Hutchinson MC, Bramon Mora B, Pilosof S, Barner AK, Kéfi S, Thébault E, Jordano P, Stouffer DB (2018). Seeing the forest for the trees: putting multilayer networks to work for community ecology. *Functional Ecology*, 33, 206-217.
- Ives AR, Carpenter SR (2007). Stability and diversity of ecosystems. *Science*, 317, 58-62.
- Jordano P (2016). Sampling networks of ecological interactions. *Functional Ecology*, 30, 1883-1893.
- Jordano P, Bascompte J, Olesen JM (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecology Letters*, 6, 69-81.
- Kaiser-Bunbury CN, Muff S, Memmott J, Müller CB, Caflisch A (2010). The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach

- incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters*, 13, 442-452.
- Kéfi S, Berlow EL, Wieters EA, Navarrete SA, Petchey OL, Wood SA, Boit A, Joppa LN, Lafferty KD, Williams RJ, Martinez ND, Menge BA, Blanchette CA, Iles AC, Brose U (2012). More than a meal... integrating non-feeding interactions into food webs. *Ecology Letters*, 15, 291-300.
- Kondoh M (2003). Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability. *Science*, 299, 1388-1391.
- Kondoh M, Kato S, Sakato Y (2010). Food webs are built up with nested subwebs. *Ecology*, 91, 3123-3130.
- Liao JB, Bearup D, Blasius B (2017). Diverse responses of species to landscape fragmentation in a simple food chain. *Journal of Animal Ecology*, 86, 1169-1178.
- Liao JB, Chen JH, Ying ZX, Hiebeler DE, Nijs I (2016). An extended patch-dynamic framework for food chains in fragmented landscapes. *Scientific Reports*, 6, 33100. DOI: 10.1038/srep33100.
- MacArthur R (1955). Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36, 533-536.
- Maglianesi MA, Blüthgen N, Böhning-Gaese K, Schleuning M (2014). Morphological traits determine specialization and resource use in plant-hummingbird networks in the neotropics. *Ecology*, 95, 3325-3334.
- Majdi N, Boiché A, Traunspurger W, Lecerf A (2014). Predator effects on a detritus-based food web are primarily mediated by non-trophic interactions. *Journal of Animal Ecology*, 83, 953-962.
- Maunsell SC, Kitching RL, Burwell CJ, Morris RJ (2015). Changes in host-parasitoid food web structure with elevation. *Journal of Animal Ecology*, 84, 353-363.
- May RM (1972). Will a large complex system be stable? *Nature*, 238, 413-414.
- May RM (1973). *Stability and Complexity in Model Ecosystems. Monographs in Population Biology, No. 6*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- McCann KS (2000). The diversity-stability debate. *Nature*, 405, 228-233.
- McCann KS, Hastings A, Huxel GR (1998). Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395, 794-798.
- Mello MAR, Marquitti FMD, Guimarães PR, Kalko EKV, Jordano P, de Aguiar MAM (2011). The missing part of seed dispersal networks: Structure and robustness of bat-fruit interactions. *PLOS ONE*, 6, e17395. DOI: 10.1371/journal.pone.0017395.
- Memmott J, Waser NM, Price MV (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 271, 2605-2611.
- Morante-Filho JC, Arroyo-Rodríguez V, Lohbeck M, Tschamtké T, Faria D (2016). Tropical forest loss and its multitrophic effects on insect herbivory. *Ecology*, 97, 3315-3325.
- Morris RJ (2010). Anthropogenic impacts on tropical forest biodiversity: a network structure and ecosystem functioning perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 3709-3718.
- Neutel AM, Heesterbeek JAP, de Ruiter PC (2002). Stability in real food webs: weak links in long loops. *Science*, 296, 1120-1123.
- Odum EP (1953). *Fundamental of Ecology*. Saunders College Publishing, Philadelphia.
- Oksanen L, Fretwell SD, Arruda J, Niemela P (1981). Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *The American Naturalist*, 118, 240-261.
- Okuyama T, Holland JN (2008). Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities. *Ecology Letters*, 11, 208-216.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Elberling H, Rasmussen C, Jordano P (2011). Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 725-732.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 19891-19896.
- Paine RT (1966). Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100, 65-75.
- Pearse IS, Altermatt F (2013). Predicting novel trophic interactions in a non-native world. *Ecology Letters*, 16, 1088-1094.
- Peralta G (2016). Merging evolutionary history into species interaction networks. *Functional Ecology*, 30, 1917-1925.
- Peters MK, Hemp A, Appelhans T, Becker JN, Behler C, Classen A, Detsch F, Ensslin A, Ferger SW, Frederiksen SB, Gebert F, Gerschlaue F, Gütlein A, Helbig-Bonitz M, Hemp C, et al. (2019). Climate-land-use interactions shape tropical mountain biodiversity and ecosystem functions. *Nature*, 568, 88-92.
- Pilosof S, Morand S, Krasnov BR, Nunn CL (2015). Potential parasite transmission in multi-host networks based on parasite sharing. *PLOS ONE*, 10, e0117909. DOI: 10.1371/journal.pone.0117909.
- Pilosof S, Porter MA, Pascual M, Kéfi S (2017). The multilayer nature of ecological networks. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 101. DOI: 10.1038/s41559-017-0101.
- Pimm SL, Pimm JW (1982). Resource use, competition, and resource availability in Hawaiian honeycreepers. *Ecology*, 63, 1468-1480.
- Pocock MJO, Evans DM, Memmott J (2012). The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science*, 335, 973-977.
- Pomeranz JPF, Thompson RM, Poisot T, Harding JS (2019). Inferring predator-prey interactions in food webs. *Methods*

DOI: 10.17521/cjpe.2019.0159

- in *Ecology and Evolution*, 10, 356-367.
- Poulin R, Krasnov BR, Pilosof S, Thieltges DW (2013). Phylogeny determines the role of helminth parasites in intertidal food webs. *Journal of Animal Ecology*, 82, 1265-1275.
- Rezende EL, Albert EM, Fortuna MA, Bascompte J (2009). Compartments in a marine food web associated with phylogeny, body mass, and habitat structure. *Ecology Letters*, 12, 779-788.
- Rezende EL, Jordano P, Bascompte J (2007). Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. *Oikos*, 116, 1919-1929.
- Saavedra S, Reed-Tsochas F, Uzzi B (2008). Asymmetric disassembly and robustness in declining networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 16466-16471.
- Sanders D, Jones CG, Thébault E, Bouma TJ, van der Heide T, van Belzen J, Barot S (2014). Integrating ecosystem engineering and food webs. *Oikos*, 123, 513-524.
- Sanitjan S, Chen J (2009). Habitat and fig characteristics influence the bird assemblage and network properties of fig trees from Xishuangbanna, South-West China. *Journal of Tropical Ecology*, 25, 161-170.
- Sazatornil FD, Moré M, Benitez-Vieyra S, Cocucci AA, Kitching IJ, Schlumpberger BO, Oliveira PE, Sazima M, Amorim FW (2016). Beyond neutral and forbidden links: morphological matches and the assembly of mutualistic hawkmoth-plant networks. *Journal of Animal Ecology*, 85, 1586-1594.
- Schleuning M, Blüthgen N, Flörchinger M, Braun J, Schaefer HM, Böhning-Gaese K (2011). Specialization and interaction strength in a tropical plant-frugivore network differ among forest strata. *Ecology*, 92, 26-36.
- Schleuning M, Fründ J, García D (2015). Predicting ecosystem functions from biodiversity and mutualistic networks: an extension of trait-based concepts to plant-animal interactions. *Ecography*, 38, 380-392.
- Schleuning M, Ingmann L, Strauß R, Fritz SA, Dalsgaard B, Matthias Dehling D, Plein M, Saavedra F, Sandel B, Svenning JC, Böhning-Gaese K, Dormann CF (2014). Ecological, historical and evolutionary determinants of modularity in weighted seed-dispersal networks. *Ecology Letters*, 17, 454-463.
- Schuldt A, Fornoff F, Bruelheide H, Klein AM, Staab M (2017). Tree species richness attenuates the positive relationship between mutualistic ant-hemipteran interactions and leaf chewer herbivory. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 284, 20171489. DOI: 10.1098/rspb.2017.1489.
- Staab M, Blüthgen N, Klein AM (2015). Tree diversity alters the structure of a tri-trophic network in a biodiversity experiment. *Oikos*, 124, 827-834.
- Staab M, Bruelheide H, Durka W, Michalski S, Purschke O, Zhu CD, Klein AM (2016). Tree phylogenetic diversity promotes host-parasitoid interactions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 283, 20160275. DOI: 10.1098/rspb.2016.0275.
- Stang M, Klinkhamer PGL, Waser NM, Stang I, van der Meijden E (2009). Size-specific interaction patterns and size matching in a plant-pollinator interaction web. *Annals of Botany*, 103, 1459-1469.
- Staniczenko PPA, Lewis OT, Jones NS, Reed-Tsochas F (2010). Structural dynamics and robustness of food webs. *Ecology Letters*, 13, 891-899.
- Stouffer DB, Bascompte J (2011). Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108, 3648-3652.
- Thébault E, Fontaine C (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329, 853-856.
- Thompson JN (2005). *The Geographic Mosaic of Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Thompson RM, Brose U, Dunne JA, Hall Jr RO, Hladysz S, Kitching RL, Martinez ND, Rantala H, Romanuk TN, Stouffer DB, Tylianakis JM (2012). Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 689-697.
- Tilman D, Isbell F, Cowles JM (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471-493.
- Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C. (2001). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294, 843-845.
- Timóteo S, Correia M, Rodríguez-Echeverría S, Freitas H, Heleno R (2018). Multilayer networks reveal the spatial structure of seed-dispersal interactions across the Great Rift landscapes. *Nature Communications*, 9, 140. DOI: 10.1038/s41467-017-02658-y.
- Tylianakis JM, Laliberté E, Nielsen A, Bascompte J (2010). Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*, 143, 2270-2279.
- Tylianakis JM, Morris RJ (2017). Ecological networks across environmental gradients. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 25-48.
- Valdovinos FS, Brosi BJ, Briggs HM, Moisset de Espanés P, Ramos-Jiliberto R, Martinez ND (2016). Niche partitioning due to adaptive foraging reverses effects of nestedness and connectance on pollination network stability. *Ecology Letters*, 19, 1277-1286.
- Vázquez DP, Blüthgen N, Cagnolo L, Chacoff NP (2009a). Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103, 1445-1457.
- Vázquez DP, Chacoff NP, Cagnolo L (2009b). Evaluating multiple

- determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology*, 90, 2039-2046.
- Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, Sazima M (2014). Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird-plant network. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 281, 20132397. DOI: 10.1098/rspb.2013.2397.
- Volf M, Pyszko P, Abe T, Libra M, Kotásková N, Šigut M, Kumar R, Kaman O, Butterill PT, Šipoš J, Abe H, Fukushima H, Drozd P, Kamata N, Murakami M, Novotny V (2017). Phylogenetic composition of host plant communities drives plant-herbivore food web structure. *Journal of Animal Ecology*, 86, 556-565.
- Wang SP, Brose U (2018). Biodiversity and ecosystem functioning in food webs: the vertical diversity hypothesis. *Ecology Letters*, 21, 9-20.
- Wang X, Zhang FL, Zhang J (2017). Biodiversity information resources. I. Species distribution, catalogue, phylogeny, and life history traits. *Biodiversity Science*, 25, 1223-1238. [王昕, 张凤麟, 张健 (2017). 生物多样性信息资源. I. 物种分布、编目、系统发育与生活史性状. 生物多样性, 25, 1223-1238.]
- Werner EE, Peacor SD (2003). A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology*, 84, 1083-1100.
- Wu XW, Duffy JE, Reich PB, Sun SC (2011). A brown-world cascade in the dung decomposer food web of an alpine meadow: effects of predator interactions and warming. *Ecological Monographs*, 81, 313-328.
- Yang XF, Yan C, Zhao QJ, Holyoak M, Fortuna MA, Bascompte J, Jansen PA, Zhang ZB (2018). Ecological succession drives the structural change of seed-rodent interaction networks in fragmented forests. *Forest Ecology and Management*, 419-420, 42-50.
- Zhang J (2017). Biodiversity science and macroecology in the era of big data. *Biodiversity Science*, 25, 355-363. [张健 (2017). 大数据时代的生物多样性科学与宏生态学. 生物多样性, 25, 355-363.]
- Zhang MH, He FL (2017). Plant sex affects the structure of plant-pollinator networks in a subtropical forest. *Oecologia*, 185, 269-279.
- Zhao C, Griffin JN, Wu XW, Sun SC (2013). Predatory beetles facilitate plant growth by driving earthworms to lower-soil layers. *Journal of Animal Ecology*, 82, 749-758.
- Zhao YH, Lázaro A, Ren ZX, Zhou W, Li HD, Tao ZB, Xu K, Wu ZK, Wolfe LM, Li DZ, Wang H (2019). The topological differences between visitation and pollen transport networks: a comparison in species rich communities of the Himalaya-Hengduan Mountains. *Oikos*, 128, 551-562.
- Zhao YH, Ren ZX, Lázaro A, Wang H, Bernhardt P, Li HD, Li DZ (2016). Floral traits influence pollen vectors' choices in higher elevation communities in the Himalaya-Hengduan Mountains. *BMC Ecology*, 16, 26. DOI: 10.1186/s12898-016-0080-1.

责任编辑: 李镇清 责任编辑: 李 敏