



•综述•

生态网络分析：从集合群落到集合网络

冯志荣^{1,2}, 陈有城^{1,3}, 彭艳琼¹, 李莉¹, 王波^{1*}

1. 中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐腊 666303; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 贵州师范大学生命科学学院, 贵阳 550025

摘要: 在景观尺度上, 沿不同环境梯度分布着多个局域群落, 这些局域群落通过物种扩散相联系, 形成了集合群落(metacommunity)。当同时考虑集合群落的物种组成和种间互作时, 出现了集合网络(metanetwork)的概念。近年来, 基于集合网络的概念, 运用网络分析的方法描述物种互作在多个群落中的分布和动态成为生态网络研究的新趋势。在网络分析中, 研究的尺度及对应于不同数据类型的众多网络指标及其统计推断思路常常让研究者感到困惑。本文首先对网络指标进行了归类整理, 将其划分为全局网络指标和局域网络指标, 解释了网络指标的应用场景、计算过程和生态学意义, 讨论了采样强度对网络指标的影响以及指标之间的相关性; 介绍了基于互作多样性的网络 β 多样性指标。随后, 梳理了网络分析中基于单一网络指标和网络 β 多样性指标的统计推断思路。在此基础上, 总结了近年来从集合群落到集合网络的研究趋势的演变。我们对网络分析面临的问题进行了总结并对未来的研究方向进行了展望。强调在研究性论文中应该考虑物种系统发育关系对网络组成和互作的影响。多层网络能从更广泛的物种互作尺度反映群落结构, 揭示更加全面的群落动态。集合网络的分析思路应保持一致, 以利于在不同研究之间进行比较。

关键词: 生态网络; 集合群落; 集合网络; 网络指标; 网络 β 多样性

冯志荣, 陈有城, 彭艳琼, 李莉, 王波 (2023) 生态网络分析: 从集合群落到集合网络. 生物多样性, 31, 23171. doi: 10.17520/biods.2023171.
Feng ZR, Chen YC, Peng YQ, Li L, Wang B (2023) Ecological network analysis: From metacommunity to metanetwork. Biodiversity Science, 31, 23171. doi: 10.17520/biods.2023171.

Ecological network analysis: From metacommunity to metanetwork

Zhirong Feng^{1,2}, Youcheng Chen^{1,3}, Yanqiong Peng¹, Li Li¹, Bo Wang^{1*}

1 Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049

3 School of Life Sciences, Guizhou Normal University, Guiyang 550025

ABSTRACT

Background & Aims: At the landscape scale, multiple local communities are distributed along environmental gradients, and these local communities are interconnected through species dispersal, together forming metacommunity. When considering both the species composition and interspecific interactions of metacommunity, the concept of metanetwork emerges. With methods in network analysis, metanetwork illustrate the distribution of species interactions across multiple communities. The research scale and numerous network metrics corresponding to different data types often confuse researchers.

Progress: We begin by categorizing and organizing network metrics, and then proceed to differentiate between global and local network metrics. This provides explanations for their application scenarios, computation processes, and ecological significance, while also discussing the impact of sampling intensity on these metrics and exploring their relationships. We introduce the network β -diversity metrics that are computed based on interaction diversity. Subsequently, we outline the statistical inference approaches used in network analysis, incorporating both individual network metrics and network β -diversity metrics. Finally, we provide a summary of the recent research trends, which

收稿日期: 2023-05-26; 接受日期: 2023-08-19

基金项目: 国家自然科学基金(32171527; 31770463)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wangbo@xtbg.ac.cn

<https://www.biodiversity-science.net>

has shifted from metacommunity to metanetwork.

Prospects: We stress the significance of taking into account the influence of phylogenetic relationships on network composition and interactions in research papers. Multilayer networks offer the capability to represent community structures at a wider scale of species interactions, thus revealing more comprehensive community dynamics. Consistency in the analytical approach of metanetworks is vital for facilitating comparisons across diverse studies.

Key words: ecological networks; metacommunity; metanetwork; network metrics; network β -diversity

所有生物都是特定生物群落的一员，并与群落中的其他生物进行着互作，物种及种间互作共同构成了整个群落(Proulx et al, 2005)。生态网络(ecological network)的理念将群落中的物种组成和种间互作统一在一个整体的理论框架之内，用来揭示群落的组织模式和动态机制(Proulx et al, 2005)。通过生态网络分析，我们可以从两方面理解生物群落：(1)生态过程和进化过程及其共同作用在塑造群落物种组成和互作中的作用。生态过程包括外在因素(external factors)和内在动力(internal dynamics)：外在因素包括扩散限制(dispersal constraints)和环境限制(environmental constraints)；内在动力包括竞争、捕食、共生等种间互作(Belyea & Lancaster, 1999)。进化过程包括系统发育追踪、适应性辐射、协同进化等(Ponisio et al, 2019; Blasco-Costa et al, 2021)。(2)间接作用对网络结构的影响。网络结构展示了物种间的直接和间接互作的路径，呈现了间接作用的影响如何在系统中扩散，如何影响物种的种群动态和种间关系。而且，由于构建网络的数据和目的不同，我们可以构建不同类型的网络，用于呈现生态系统中能量和物质的流动、集合群落动态(metacommunity dynamics)、免疫遗传多样性和协同进化等多种生物学过程和关系。因此，网络分析能够揭示生态系统的构建过程以及直接效应和间接效应对生态系统动态的影响(Guimarães, 2020)。

网络的概念源自数学的一个分支——图论(graph theory)。网络指由顶点(vertex)和边(edge)组成的图形，顶点有时也被称为节点(node)，边有时也被称为连接(link)。生态网络的数据本质是包括了物种及种间互作的邻接矩阵(adjacency matrix)。该邻接矩阵可以图形化为由节点和连接组成的图形，即网络。理论上，任何包括了节点及其互作的邻接矩阵都可以图示为一个网络，无论这些节点代表的是蛋白质、个体、群体、物种甚至一个群落。在生态学领域，节点可能是不同的生物组织水平(个体、

物种、种群、功能团、群落或网络)(Pilosof et al, 2017; Guimarães, 2020)。

网络可分为单模(one-mode network, 如食物网或物种共存网络)(Pascual & Dunne, 2005; Freilich et al, 2018)和双模(two-mode network, 也称为二分网络bipartite network, 如植物–传粉者、寄主–寄生者等)(Dormann et al, 2008)。单模网络中所有的节点之间都可能发生互作关系。双模网络将整个网络节点分为两类，连接只存在于两类节点之间，而不发生在两类节点之内(Saavedra et al, 2009)。例如：昆虫与植物的双模网络，两类节点分别是昆虫和植物，这样的网络中仅考虑昆虫和植物之间的互作，而不考虑昆虫和昆虫或植物与植物同一类别内的互作。双模网络的优势是互作关系的类型以及互作的对象都是确定的，因此容易解释其生态学意义。根据连接的类型，可将双模网络分为互惠网络和拮抗网络。互惠网络，如：植物–传粉者(黄双全, 2007; Schleuning et al, 2014; Librán-Embí et al, 2021)、果实–种子传播者(Emer et al, 2018)以及植物–蚂蚁(王剑等, 2020)之间的相互作用网络。拮抗网络，如：寄主–寄生者(Runghen et al, 2021)以及植物–植食昆虫(Ibanez et al, 2016)之间的相互作用网络。

根据是否考虑互作的强度，双模网络可分为：定性(或非加权)或定量(加权)网络。定性网络仅展示每两个物种之间是否存在互作，存在则邻接矩阵的元素为1，否则为0，所有的互作都被认为是生态等效的(Almeida-Neto & Ulrich, 2011)。对于定量网络(weighted network)，在计算网络指标时会考虑互作的权重，即描述互作关系强度的频率(例如，植物在空间或时间上与动物互作的次数)或多度数据(例如，与植物互作的动物的个体数量)(Bascompte, 2009)。

网络分析已经成为群落生态学中多物种互作关系研究的常见方法。但是不同的研究因其构建网络的数据集不同(例如：基于多度、共存频率的网络或基于实际观测到的物种互作频率的网络)而得到

不同的网络类型(例如: 单模网络/二分网络或加权/非加权网络)(Proulx et al, 2005)。研究者常常选择计算特定的指标来描述网络, 丰富的(或冗余的)网络指标常常令读者困惑。而有些指标仅适用于特定的网络类型, 使用不当不仅无法解释其生态学意义, 还可能会造成误解, 得出错误的结论。

生态网络的研究中基于物种共存关系进行的网络推断在方法和结果上存在争议(Freilich et al, 2018; Blanchet et al, 2020)。而基于实验观测的、确定的种间关系构建的生态网络接受度更高(Fang & Huang, 2013; 黄双全, 2018; Li et al, 2020), 相关的研究案例和新的理念、方法不断迭代, 解释力逐步深入。因此, 本文将仅仅讨论基于实验观测的、互作关系明确的二分网络及其研究进展。本文的主要目的包括: (1)解释常见的全局(global network metric)及局域网络指标(local network metric)的生态学意义及指标的相关性并解释网络的 β 多样性; (2)对网络指标进行统计分析的思路; (3)呈现从集合群落(metacommunity)到集合网络(metanetwork)的研究趋势; (4)对网络分析的未来发展方向进行展望。

1 网络的指标描述: 网络指标和网络的 β 多样性

基于构建的网络, 我们可以选择不同的指标对网络进行描述。对于单个网络, 可以计算相应的指标(**附录1**)来描述网络的整体特性, 即网络的 α 多样性。根据群落的种间互作关系及其频率, 还可以计算不同网络间互作的差异, 即网络的 β 多样性(Poisot et al, 2012; Ohlmann et al, 2019)。

1.1 单一网络指标

我们可以计算一系列指标来描述单个网络, 这些网络指标可分为描述网络整体属性的全局网络指标, 以及描述网络节点或连接的局部属性的局部网络指标。R软件的Bipartite包是进行网络分析的附加包, 其中用于计算网络指标的函数有34个(Dormann et al, 2008)。根据指标代表的网络属性以及指标的生态学意义, 我们将网络指标划分为9大类: 连通性、对称性、专化性、多样性、嵌套性、模块性、聚集性、稳健性及群落指标(**附录1**)。每一个网络属性可能由多个指标来描述。为了对网络的属性和具体的指标进行区分, 我们用“某某性”来描

述一类网络属性, 例如: 连通性、对称性; 我们用“某某度”来描述具体的网络指标, 例如: 连接度(connectance)、互作专化度(specialization, H_2')、互作均匀度(interaction evenness)等。这些指标一部分来自经典的网络分析, 例如: 描述局域网络特征的连接度、平均连接数、网络不对称度等指标。另外一些指标来自生态学研究。例如, 描述二分网络嵌套性的多个指标最初用来描述岛屿上物种分布的重合度, 在网络分析中则用于描述物种互作对象的重合度(刘灿然等, 2002; Almeida-Neto et al, 2008)。还有一些指标来自群落生态学, 描述了物种资源利用的分化或重叠, 包括, 生态位重叠(niche overlap)、聚集度(togetherness)、分化度(C score)等。这些网络指标虽然来源领域不同但往往是对同一网络属性从不同角度的观察。在理解网络指标计算过程的基础上阐明其可能的生态学意义, 对科研实践中选择合理的网络指标至关重要。

1.1.1 采样强度对网络指标的影响

生态网络分析需要对群落物种组成和互作关系进行采样, 采样的完整性会影响网络指标的计算结果(Llopis-Belenguer et al, 2023)。对物种丰富度(species richness)的采样表明, 一个群落的物种丰富度会随着采样强度的增加而趋近渐近线(asymptote), 对物种互作关系的采样也会呈现类似的模式(Henriksen et al, 2019)。获得群落中物种互作关系的渐近线比得到物种多度的渐近线更加困难, 因为物种互作关系可能具有多种组合, 而稀有种互作关系需要更大的采样强度才能呈现(Henriksen et al, 2019)。一项对植物–传粉者网络的研究显示, 当对传粉者类群的采样强度达到80%时, 对互作关系的记录仅达到了55%, 当采样强度再增加64%, 可以检测到90%的传粉者, 但要检测到90%的互动需要增加5倍的采样强度(Chacoff et al, 2012)。对于植物–传粉者网络来说, 多数植物–传粉者关系的采样都是不完整的, 特别是对于花期长、花量大的专性互作, 亦或者那些花期短且花朵稀少的兼性互作植物。因此, 采样强度不仅影响网络的物种数量(网络大小), 也会影响种间互作关系, 而网络大小和互作关系会进一步影响其他网络指标(Nielsen & Bascompte, 2007)。

可以使用计算机模拟数据和对实际采样数据

进行重抽样的方法来研究采样强度对网络参数的影响。一项基于模拟网络数据的研究结果表明, 对于泛化互作网络, 网络指标倾向于高估专性互作的作用; 基于物种丰富度的采样完整性估计则会导致网络的互作专化性被高估(Fründ et al, 2016)。而对实际采样数据的研究表明: 互作专化度不受采样强度和网络大小的影响(Blüthgen et al, 2006)。较低的采样强度会导致低的模块度, 而嵌套度(Nielsen & Bascompte, 2007)、连接度和互作专化度对采样强度是稳健的(Rivera-Hutinel et al, 2012; Llopis-Belenguer et al, 2023)。互作矩阵的填充度(指邻接矩阵中非0单元格的数量, 代表了互作关系的采样量)对分化度和嵌套性的影响很大, 而且对边际多度的分布也有影响(Ulrich & Gotelli, 2007)。Casas等(2018)采用自助法(bootstrapping)对节点数从16到115, 连接数从17到2,745的网络进行的模拟研究显示, 连接度、嵌套度、模块度3个指标达到稳定所需的采样强度是不同的。而且, 对于其中两个最大的网络, 重抽样可以获得稳定的网络指标, 但是对于3个最小的网络, 网络指标随着重抽样数量的增加并未呈现出逐渐稳定的趋势(Casas et al, 2018)。

专性互作可能对网络指标具有显著的影响, 但是之前尚未进行过这方面的研究。而在群落数据的分析中, 该问题已经得到了相当大的关注。尽管一对一互作在网络中的比例很高(约为40%), 而且它们可能会在某些指标的计算中非常关键, 排除一对一互作无论是对人工模拟网络还是对观测网络的指标影响都较小(Dormann et al, 2009)。对于定性指标, 对单个观测值的不敏感暗示稀有互作是随机分布的。然而, 对于定量指标, 这种不敏感暗示物种间高的互作频率在指标的计算中占主导地位。另一种可能是, 除了高频互作之外, 其他互作频率的变化对指标的影响很小。其生态学解释是, 稀有物种对二阶网络模式(如连通度、嵌套性等)的贡献不大, 暗示它们在传粉网络中的生态重要性较低。

采样的完整性不仅决定网络的组成, 还能决定网络中物种间的互作, 从而对网络指标造成影响。虽然一些研究表明网络指标对采样的完整性是稳健的, 但是这种关系可能和网络本身的特征有关。有些网络倾向于更普遍的泛化互作, 而另外一些倾向于由专性互作组成, 网络本身的性质也会决定采

样完整性和网络指标间的关系。因此, 在进行网络分析之前进行采样的完整性估计是必要的步骤。而且不仅可以对个体数-物种数进行稀疏曲线估计, 还可以通过互作频率-互作关系数量的稀疏曲线来估计互作关系采样的完整性。

1.1.2 网络指标间的相关性

大量的指标为从不同角度描述网络特征提供了丰富的选项, 但是指标的冗余和指标间的相关性使得在实际分析中选择合适的指标成为一个棘手的问题。网络分析的初始数据是通过野外观察、采样得到的物种互作矩阵, 网络指标都是基于该矩阵计算得到的。各种不同的指标实际上都是在衡量维度(即物种数量)或连接(互作的数量)这两个网络特征。网络维度和连接是最基本的网络描述, 从数据的角度看, 网络指标可分为一阶指标(如物种数量、多度及其互作关系、频率)和二阶指标(如连通度和嵌套度)。由于二阶指标是基于一阶指标计算得到的, 因此可以看作一阶指标的衍生结果, 指标间的关联成为由计算方法决定的必然。在实际分析中, 选择合适的指标是分析的第一步。合理的指标选择策略应该紧扣所提出的科学问题, 在明确指标生态学意义的基础上根据研究网络的特性来选择。甚至, 在对数据的预分析中可以提供选择指标的过程, 通过主成分分析(principal component analysis, PCA)或因子分析的方法来对主要的网络指标进行概括和提炼, 以此作为指标选择的依据。对于不同类型的互作网络(例如: 传粉网络、寄生者-寄主网络、资源利用网络), 由于网络的连接所代表的生态学意义不同, 指标间可能表现出不同的相关模式。

连接度是最常用的网络指标, 与多个其他网络指标间表现出显著的相关, 如与脆弱度(vulnerability)、连接密度(linkage density)、网络不对称度(web asymmetry)、分化度成负相关, 与互作均匀度(Alatalo interaction evenness)、聚类系数(cluster coefficient)、聚集度成正相关(Dormann et al, 2009)。连接度是描述网络连接性的指标, 导致连接度和其他指标之间存在相关的原因是, 其他的网络指标可能反映了连接性的一个方面(例如: 连接的普遍度、聚集度或连接专化度)亦或不同层次(例如: 营养级水平、物种水平)的连接性。

除了对网络指标进行相关分析, 还可以对其进

行聚类和主成分分析, 以探讨网络指标间的共性。基于观察到的传粉网络的标准化指标, 对网络指标进行分组的结果表明, PCA第一主轴主要代表描述高营养级物种或受高营养级物种数影响的指标, 而第二主轴主要受到低营养级物种数量、关联度(V-ratio)和普遍度(generality)的影响。网络维度对几乎所有网络指标都具有根本的影响(Dormann et al, 2009)。聚类分析展示了一些指标之间的显著相关, 例如: 脆弱度和连接密度本质上测量同一属性; 而连接度和聚类系数测量同一属性; 高营养级生态位重叠度(niche overlap of higher trophic level)和分化度也是如此。只有极少数指标提供独立的网络特征描述, 包括互作专化度、嵌套度和互作均匀度。传粉网络对随机灭绝的响应与传粉昆虫共享植物的平均数量和植物的数量高度相关。从生态学的角度来理解, 这种相关暗示高营养级物种资源利用的丰富程度(低营养级物种数量)和专化度(共享寄主数量)促进了网络的稳健性。

1.2 网络的 β 多样性

物种互作关系是构成群落的重要部分, 研究互作关系在群落间的差异, 即网络的 β 多样性, 具有重要的生态学意义(Poisot et al, 2012; Ohlmann et al, 2019)。Burkle等(2016)将网络 β 多样性定义为跨空间或随时间的网络互作关系的变化, 可为群落构建机制、物种共存以及营养级互作和生态系统对全球气候变化的响应提供独特的视角。

两个网络间互作的总差异(β_{WN})由 β_{ST} 和 β_{OS} 组成), β_{ST} 指由物种组成的变化导致的互作差异, β_{OS} 指共有物种互作的不同(Poisot et al, 2012), 即:

$$\beta_{WN} = \beta_{ST} + \beta_{OS} \quad (1)$$

根据定义, β_{WN} 和 β_{ST} 将随网络间的 β_S (物种组成差异)而变化(附录1)。鉴于 β_{OS} 是 β_{WN} 的一个组成部分, 则总是满足不等式 $\beta_{OS} \leq \beta_{WN}$, 并且 β_{ST} 取值在0和 β_{WN} 之间。取值为0表示两个网络之间的差异完全由共享物种互作不同来解释, 取值为 β_{WN} 表示共享物种以相同的方式互作, 两个网络之间的所有差异都由物种组成的变化来解释。

网络中互作差异的计算参照了群落物种组成的 β 多样性的计算方法(Krebs, 1999)。假设两个网络A和B中, c是A中唯一的互作关系, b是B中唯一的互作关系, a是A和B中共享的互作关系, 因此, $a + b + c$ 是两个网络的总体互作关系。则两个网络A和B之

间的差异(dissimilarity)计算方法如下:

$$\beta_W = \frac{a + b + c}{(2a + b + c) / 2} - 1 \quad (2)$$

网络的 β 多样性测量了成对网络的差异, 考虑了物种和互作沿空间、时间或环境梯度的变化, 适用于不同类型的网络和不同的 β 多样性测量。Poisot等(2012)将网络 β 多样性应用于宿主和寄生者互作网络, 结果显示物种 β 多样性和互作 β 多样性之间没有相关性, 这表明物种和互作是由不同的机制决定的。网络 β 多样性不仅可以用于比较不同地点间的互作关系差异, 也可用于展示地理距离与网络 β 多样性的关系。例如: Dátillo和Vasconcelos (2019)发现蚂蚁和植物组成的相似性随着距离的增加而降低。Carstensen等(2014)量化了跨空间互作的 β 多样性, 并研究了成对互作的改变, 展示了地理距离与物种和网络 β 多样性之间的正相关。White等(2022)的研究结果表明, 物种更替(尤其是植物)是互作更替的主要驱动因素, 且这种贡献随环境差异而增加, 随空间距离的增加而增加。但Burkle和Alarcón (2011)基于传粉网络的研究发现, 地理距离和网络 β 多样性之间没有相关性, 也没有发现跨网络的互作相似性。暗示不同类型的网络 β 多样性模式不仅源自自身的特征, 也受非生物环境因子的强烈影响。网络的 β 多样性描述了两个网络互作关系的总体差异, 相当于对网络互作的类型进行了降维处理。虽然我们可以通过用环境梯度差异和网络 β 多样性进行相关或回归分析的方式来解释 β 多样性, 但是忽略了较多的细节, 在对网络 β 多样性的解释上丢失了较多信息。

2 对网络指标的统计分析

早期的生态网络多以单一的网络为对象, 统计、描述网络的节点组成、互作特征以及网络指标。然而人们更想探讨的问题是, 不同类型的网络指标之间是否具有统计学差异, 以及哪些因素影响了网络指标。对单一网络或少数网络的分析中, 常见的做法是与基于零模型方法的随机网络进行比较来推断网络全局指标的统计显著性, 或者使用重抽样的方法结合置换检验来对网络指标进行比较, 或对网络的 β 多样性进行两两比较。此外, 可以根据物种特征使用显性模型或机器学习算法对局域网络指标进行统计推断, 从物种特征解释网络的连接特性(Pichler et al, 2020)。最近, 随着大量网络数据集的

累积, 已经可以结合环境因子, 在线性模型的框架下来解释影响网络指标的原因, 推断解释变量对网络组织和结构的影响, 或呈现网络 β 多样性与环境因子差异之间的相关性。

2.1 对网络指标的比较

计算得到的网络指标是对网络特征的描述, 因此对网络的比较即是对网络指标的比较。在现实的研究中我们常常想知道网络的指标是否具有统计学意义。统计检验的思路包括两种:

(1)零模型(null model)方法。其原假设为: 观测到的网络与随机生成的网络指标没有差异。对通过零模型方法得到的随机网络指标, 重复若干次(一般重复999次), 得到多个指标, 合并在一起即形成了指标的重抽样分布。使用重抽样指标中大于或小于观测网络指标的数量与总的指标数量的比值来近似比观测值分布更偏的重抽样网络指标的概率(即为P值), 据此概率, 做出接受或拒绝原假设的推断。

针对定性和定量的网络, 需选择合适的零模型方法。常用的零模型算法有3种: (1) Patefield算法, 该算法根据已有的定量矩阵(例如附录1中图S1(A)的植物–传粉者互作矩阵), 保持边缘和(marginal total, 行或列的总和)不变的前提下, 对单元格进行随机填充, 生成新的随机矩阵, 构建网络; (2) shuffle算法是在维持网络维度不变的情况下, 将观测的互作值散布到矩阵中; (3) swap算法首先利用Patefield算法产生矩阵, 随后将连接限制为与原始数据同样的值(Dormann et al, 2009)。

(2)自助法, 即放回重抽样。可以使用自助法对两个或多个网络指标进行比较。首先对每个网络进行多次有放回的重抽样, 然后使用置换单因素方差分析(permutation tests of analysis of variance)比较指标间的整体差异, 及两两指标之间是否具有统计显著性(Wang et al, 2022)。

上述方法都是针对少数几个网络进行比较的思路。通过这些方法, 我们可以比较处于不同时间或空间的网络指标的大小。但是, 寻找影响网络指标的原因, 并推断这些原因的作用过程, 是生态学家更进一步的目标。

2.2 用环境因子解释全局网络指标及其生态学过程

总体来看, 探讨环境因子对网络影响的分析思

路有两种。其一, 对沿环境梯度构建的多个网络, 计算各自的网络指标(全局网络指标), 以网络指标为因变量, 环境因子为自变量, 在线性模型框架下进行拟合(Classen et al, 2020)。其二, 以环境因子(例如, 季节、空间的不同)之间的差异为自变量, 以网络的 β 多样性为因变量, 使用线性模型分析影响网络 β 多样性的因素(Burk & Alarcón, 2011; White et al, 2022)。第一种分析思路的优点是可以解释环境因子对网络 α 多样性指标的影响, 例如: 网络的大小、连接度、嵌套性、稳定性等, 结果具有较好的解释性。第二种分析思路将环境因子首先转换为距离再作为自变量与网络的 β 多样性指标进行回归或相关分析, 这样可以解释环境因子之间的差异对网络 β 多样性(互作差异)的影响, 但是无法定量解释网络随环境的变化。

对网络指标进行因果推断使得我们可以深入理解群落对自然环境变化以及人类活动干扰的响应机制。自然环境变化, 包括气候、栖息地、海拔、斑块大小和纬度梯度的变化; 人类引起的环境变化包括人类活动引起的气候变化以及物种灭绝和入侵, 两者都可能导致物种的多度、物候、行为和物种共存的改变(肖宜安等, 2015)。这种改变不仅会影响群落的物种组成和种间互作, 还会改变生态网络的结构和动态, 甚至会导致物种灭绝等更显著的网络组成和结构变化(Tylianakis et al, 2008)。使用环境因子对网络进行统计推断需要沿环境梯度的多个网络数据, 对数据量的要求较高。而且, 除了环境梯度, 网络也会随时间而变化, 需要控制时间的影响进行分析。

截至目前的研究发现, 海拔、温度、降水、土地利用等因素对网络指标均表现出不同的影响。一般来说, 随着海拔的增加整个网络的互作专化度和模块度降低, 而连接度、普遍度和嵌套性增加。这通常是由于物种丰富度降低使互作对象数量降低导致的(Dátillo & Vasconcelos, 2019; Lara-Romero et al, 2019; Chesshire et al, 2021)。

环境因子并不能完全预测网络指标, 其结果会随着网络分析中包含的互作对象类群的不同而异, 如Minachilis等(2020)的研究表明, 在高海拔群落中, 熊蜂–植物(bumblebee–plant)互作网络的嵌套度增加, 但网络特化与海拔之间没有相关性。

Ramos-Jiliberto等(2010)基于安第斯山脉不同海拔的植物–传粉者网络的研究发现, 在高海拔, 每种植物的潜在传粉者数量减少, 物种的度分布(degree distribution, 物种连接数量的分布)更接近随机分布。另一方面, 嵌套结构随着海拔的降低而降低, 网络模块性显著高于随机网络; 随着海拔的增加, 传粉网络组成了较少的但是更强的连接模块。Classen等(2020)对沿海拔梯度的植物–传粉者网络的研究表明, 互作专化度在不同的传粉者类群中是不同的, 但是与传粉者特征无关; 网络的稳健度在高度特化的网络中都是最低的。此外, 所研究物种的物候特性也对网络具有显著的影响。例如: Oliveira等(2022)在蝙蝠–植物互作网络的研究中发现, 与雨季相比, 在干季网络的嵌套性变低而模块性增加, 这一结果可能是由于干季食物资源变少, 对食物的竞争加剧导致的。

寻找影响网络指标的因素, 推断其背后的生态学过程是网络分析的最终目的。Tylianakis和Morris(2017)将环境变化影响网络的机制归纳为3类: (1)网络物种组成的变化。例如: 由物种的灭绝和生物入侵导致的相互作用改变, 造成网络结构的改变。特化物种更有可能灭绝, 而入侵者通常是高度泛化的, 因此这些过程增加了每个物种的平均连接数量。一些物种数量的增加导致其对其他物种互作的吸引力和互作频率增强。(2)通过改变物种行为(例如对食物或授粉植物的搜索效率)或共存(例如, 时、空上的重叠), 导致互作频率的变化。因为栖息地环境限制互作对象的分布或因为物种在空间或时间上没有重叠, 本来可能的物种互作并没有真实发生。(3)协同进化过程和模式的改变。环境因素可以改变物种互作的普遍程度, 而这些互作对系统发育趋同模式与可以产生这些模式的协同进化过程具有重要影响。因此, 考虑时、空过程能进一步解释网络的变异, 并提高网络对环境变化响应的预测。

3 从集合群落到集合网络

群落生态学的早期理论集中于单个群落, 假设局域群落是封闭和孤立的。在这样的局域群落中, 不同物种的种群通过影响彼此的出生和死亡率而直接互作, 其作用方式类似于经典的Lotka–Volterra模型及其扩展形式的模拟结果(McCann et al,

1998)。然而, 群落生态学的研究目的涉及对物种分布、多度变化和种间互作模式及其机制的解析。这些模式及其机制往往发生在不同的空间尺度, 具有尺度依赖的特点——随着研究空间尺度的变化呈现不同的模式, 其内在机制也随空间尺度而变化(Chase & Leibold, 2002)。因此, 对群落生态学的研究逐渐从对单一群落的研究发展为对多个群落的研究。

涉及物种互作的生态学过程可能发生在不同的空间尺度。其中一种生态学过程是由于不同的生境斑块中存在不同大小(密度)的种群, 因此在斑块间存在物种个体的扩散而导致的群落空间动态机制, 称为质量效应(mass effect) (Shmida & Wilson, 1985)。另一种是源–汇效应(source–sink effects), 用来描述种群在不同生境之间的迁移(Pulliam, 1988)。该机制中“源”指的是资源丰富、生境条件良好, 能够支持物种的生存和繁殖的地区; 而“汇”指资源相对贫乏、生境条件较差的地区, 物种在这些地区的生存和繁殖受到限制。物种从“源”位点迁入“汇”位点, 从而强化了“汇”位点的种群, “源”位点种群大小(密度)降低。例如, 物种互作可以发生在多个局域群落中, 相较于传统的基于种群动态方程的研究, 在基于多个群落的区域尺度中, 种间互作能在更大的尺度上(相比单个群落的局域尺度)影响物种定殖和灭绝。局域群落的种间互作和种群动态也会受群落间空间动态的影响, 例如那些能造成质量效应的个体水平的扩散和源–汇间的种群扩散动态。这些动态涉及较大尺度上(相比单个群落的局域尺度)多个局域群落中的种间互作, 这里研究的由多个局域群落形成的总体称为集合群落(Leibold et al, 2004)。集合群落是由多个具有互作关系的物种的扩散联系起来的一系列局域群落, 即一组存在物种扩散互作的局域群落(Wilson, 1992)。集合群落为生态学家提供了一种在更大尺度上寻求解释生态模式的原理方法, 可以识别更大空间尺度上生态系统特征变化的模式。

在集合群落中, 局域群落的结构和动态变化是由物种的种群在局域群落间的扩散和种间相互作用共同决定的。将群落的物种组成和种间互作相结合来描述群落动态是生态学家的夙愿。将多个局域群落的物种组成和种间互作相结合, 分析其差异及

导致差异的原因, 产生了集合网络的概念(Thompson & Gonzalez, 2017)。集合网络呈现了局域群落中多个可以互作的物种相连接的局域群落构成, 描述了集合群落的物种组成、种间互作、动态变化模式及其影响因素。

Pilosof等(2017)提出了一个构建多层网络的框架, 整体网络包括多层, 层内为互作网络。这里的层可以表示不同时间、空间、营养级甚至不同类型互作关系。这样的多层网络可用来表示集合群落, 每一层代表一个群落, 节点表示物种, 层内的连接表示互作, 层间的连接代表物种的扩散(图1)。这样的集合网络可以比较网络的 β 多样性与环境因子的相关性; 全局网络指标随环境因子(在多层网络中表示各层的环境因子)的变化; 通过对节点在层内和层间连接性的比较, 可以推断物种在集合群落中的角色和重要性; 通过将集合网络中的物种按照功能团(guild)或生物学特征(例如, 不同类群、体型、食性)进行划分, 探讨这些因素对局域网络特征(连接度、中介性、密接性)的影响。

一种构建集合网络的方法是基于局域群落中的物种互作网络(二分网络), 以物种间的互作(例如,

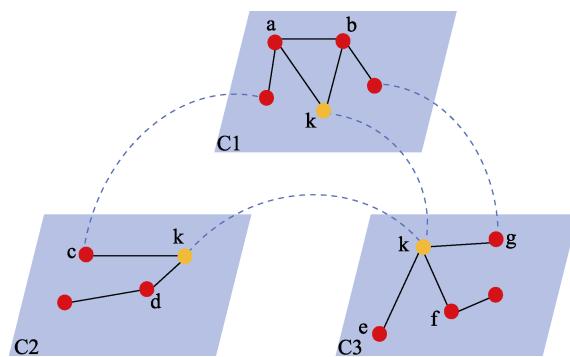


图1 具有3个层的多层网络示意图。蓝色平行四边形框表示网络的层(C1, C2, C3)。彩色圆点代表层内的网络节点, 红色表示一般节点, 黄色表示在3层中都出现的节点k。小写字母是节点标记。黑色实线为层内连接, 蓝色虚线为层间连接(仿 Pilosof等(2017))。这里的层可以代表不同的时间、空间、互作类型。

Fig. 1 A schematic diagram to show a three-layered multilayer network. Blue parallelograms represent layers (C1, C2, C3) of the network. Colored dots represent network nodes for each layer, red dots denote normal nodes, yellow dots are employed to emphasize the presence of node k, which is shared across all three layers. The lowercase letters denote identity of nodes. Black lines are links within the layer, and blue dash lines represent among-layer links (simulated Pilosof et al (2007)). Layers can be of different time, space, or interaction types.

种子-食果者互作、植物-昆虫互作)和局域群落作为网络中的节点, 边表示互作在局域群落中的存在状态(有/无数据)。由此构建的集合网络可用来识别局域群落的关键互作(例如, 连接度或中介性比较高的互作关系), 这些互作对于维持集合群落功能至关重要(Librán-Embid et al, 2021)。Li等(2020)基于构建的集合网络, 根据网络的模块内标准连接度(z 值)来定量评估一个物种在模块内的中心性。用参与度(participation coefficient, PC)来描述连通度, 可以发现网络中的关键连接(关键互作关系)。连接不同栖息地的互作关系可以在不同的斑块间进行物种的扩散, 影响局域群落物种的种群动态。例如, Li等(2020)对食果鸟-树种子散布集合网络的研究表明, 当按照取食的空间分布(树上取食、树下取食、树上树下共同取食)把鸟划分成不同的功能团(guilds)时, 树上取食和树上树下共同取食的鸟类对集合网络组织的贡献更大, 而树下取食的鸟类更多地涉及到局域生态过程。Emer等(2018)基于鸟-种子散布的集合网络研究发现, 涉及大体型物种的互作在面积较小(小于10,000 ha)的斑块中消失, 暗示生境片断化对鸟-种子互作中功能多样性的强过滤作用。持续的互作发生在小种子、快速生长的植物物种以及泛化的、小体型的能够跨斑块扩散的鸟类之间。这样的集合网络将群落视为网络的一部分, 将共有的互作看作连接不同群落的网络连接, 这会导致遗漏一些能在群落间扩散的物种。基于这样的数据进行群落扩散模式的分析会出现极大的误判。对于一些能够在两个群落间扩散的物种, 与其互作的物种可能并不存在于两个群落中。例如, 假设一个超级泛化互作的物种k, 其在群落C1中与a、b物种发生互作, 在群落C2中与c、d物种发生互作, 在群落C3中与e、f、g物种发生互作, 这样的泛化互作物种可以与多个物种互作, 并在3个群落间扩散, 应该是连接度很高的物种(图1)。但是基于Li等(2020)和Emer等(2018)的方法, 这样的物种其连接度是不高的, 因为它在3个群落间并没有共享的连接, 也无法分析其扩散对群落的影响。这样的情况最可能发生在沿海拔梯度分布的动、植物互作网络。扩散能力强的动物可能沿海拔广泛分布, 但是与其互作的植物只能分布在特定海拔的生境中。基于互作关系构建的集合网络会低估这样的泛化互作物种在群落动

态中的作用。

Fricke和Svenning (2020)基于全球植物–食果动物互作数据, 构建了全球的集合网络。该集合网络并未像Li等(2020)那样使用物种互作与局域群落的对应关系来构建, 而是直接使用物种和互作关系及其在不同区域的分布。结果发现, 物种的引入减少了生物地理层面的模块性。这种同质性的影响沿空间尺度延伸, 减少了局域网络的 β 多样性和局域网络的模块性。生物入侵引起的物种互作的发生率与人类对环境的修饰程度直接相关, 而且在逐渐提速, 在过去的75年间增加了7倍。这些动态改变了互利共生物种的协同进化环境, 而且外来种与其他外来种之间具有更高的互作比例。这些过程很可能会加剧未来生态系统中生物同质化的趋势, 同时可能会降低生态系统的弹性, 因为它们会使干扰更快地传播, 并使不同的生态系统面临类似的压力。相比于物种互作关系–斑块构建的集合网络, 基于物种及其互作关系构建的网络更加直接。Fricke和Svenning (2020)根据物种及其互作关系构建集合网络, 将不同的群落作为影响集合网络节点的空间解释变量(节点的属性), 在呈现集合网络特性以及对节点局域网络指标的解释上更加直接。

集合网络的研究能促进景观水平对群落动态的理解。Hall等(2022)的研究表明, 景观水平的集合网络可以识别传粉者提供的生态系统服务, 并以多种方式制定保护目标, 从而确保实施针对性的物种保护措施。也会从物种的生物地理特征(例如系统地理分布、范围动态)、种间互作或迁徙习性方面提供与局域网络互补的新视角。

4 总结与展望

生态网络结合了群落的物种组成及其互作关系两方面数据, 扩展了人们看待群落的方式。网络分析可以与群落生态学的不同方向、不同尺度的研究进行整合。网络分析与群落构建的理念相结合可用于分析进化因素和物种特征在网络组织和互作形成中的作用。从对单个网络指标的描述和稳定性分析到对沿着环境梯度解释网络 β 多样性的成因, 及至与集合群落的理念结合, 解释物种及其互作关系在区域尺度的动态变化。网络分析为群落的组织、形成及动态变化的研究提供了新的观察角度和

理解方式, 展现出强大的解释力。生态网络分析常常定位于以下科学问题:

(1) 网络基本属性和特征。一个特定的网络由哪些节点组成? 具有怎样的互作特征? 节点的特征在网络的组织中发挥着怎样的作用? 如何根据节点特征预测可能的网络互作? 哪些节点或互作是网络的核心节点或核心互作? 这些核心节点或核心互作在网络的组织和稳定性维持中具有怎样的作用? 节点或连接对网络稳定性的贡献对制定生物多样性保护策略具有怎样的启示?

(2) 不同尺度上影响网络的生态和进化因素。具体问题包括: 哪些因素(外部因素: 空间环境、气候因素; 内部因素: 物种互作、协同演化)决定了网络的组成、互作? 哪些因素决定网络的稳定性? 此外, 全球尺度的气候变化能造成物种分布、多度、植物物候(肖宜安等, 2015), 甚至进化上互作关系的改变(孙杉等, 2012)。相应地, 物种互作网络在全球尺度呈现怎样的变化格局是当前关注的热点。以全球物种互作数据库为基础的生态网络研究已经出现(Fricke & Svenning, 2020), 进一步的研究值得期待。

(3) 物种共存与生态网络。基于物种共存数据, 如何准确地预测互作网络? 能否根据已有的物种互作预测未观测到的物种互作?

基于上述问题的研究日益增加, 而在网络分析的实践中仍有以下3方面不足有待解决。其一, 如何将进化关系纳入网络分析的考量, 参考物种的进化历史, 揭示网络的形成机制? 物种系统发育在很大程度上决定了互作伙伴、模块组成、物种角色和嵌套模式, 尽管这些影响在不同类型的网络中并不总是一致的(Peralta, 2016; Bastazini et al, 2017)。目前的网络分析大部分都尚未考虑物种之间的系统发育关系。Rafferty和Ives (2013)提出的系统发育线性混合模型(phylogenetic linear mixed model, PLMM)将种间成对互作的强度作为因变量, 将两个互作类群的系统发育距离作为协变量, 分析物种特征对互作强度的影响。Gallinat和Pearse (2021)提出的系统发育广义线性混合模型(phylogenetic generalized linear mixed model, PGLMM)可用于回答以下问题:(1)区域尺度物种对环境的响应是否受到进化约束?(2)进化上物种对竞争的反应如何影响现存的种间

竞争? (3)类群间的关联是否受到进化约束? 虽然上述研究提出了将系统发育与网络分析相结合的研究框架, 但是研究性论文仍然缺乏。结合系统发育关系从进化的角度揭示网络的构造, 会提供更有启发性的解释。将网络分析与群落构建理论相融合, 同时探讨进化历史(系统发育关系匹配、特征演化)和物种互作(互作频率、特征匹配)对群落的塑造机制会更有解释力。其二, 如何将不同类型的互作网络统一起来, 呈现一个完整群落的组成和动态, 即多层网络? 哪些指标能够描述多层网络? 目前的网络分析大多是基于某种特定的种间互作关系(例如: 传粉、取食或寄生等), 或者一个特定的营养级来构建网络。然而, 在现实的群落中, 这些不同类型、不同营养级的网络之间也存在互作。如何将这些不同类型的网络统一到一个框架之内进行综合分析, 需要理念和方法上的创新。使用机器学习算法和多层网络理念探讨环境变化对网络结构和功能的影响, 实现理论和实证研究的整合是值得探索的方向(李海东等, 2021)。其三, 如前文所述, 目前有两种不同的思路来进行集合网络分析。如果分析方法不同可能无法在不同研究之间进行比较, 因此有必要统一对集合网络的分析思路, 形成一致的分析方法。

在群落生态学的研究中, 网络不仅可以呈现不同类型的种间互作关系, 也可以通过构建物种-资源利用网络呈现物种对资源的利用关系(Marini et al, 2019)。构建物种-资源利用网络需要合理的解释网络指标的生态学意义, 许多已有的网络指标可用于描述物种在资源利用上的重叠、分化或嵌套。例如, 描述二分网络嵌套性的多个指标最初用来描述物种在岛屿上的嵌套分布(刘灿然等, 2002; Almeida-Neto et al, 2008), 在一个物种-资源网络中, 嵌套性可用来描述物种资源利用的嵌合度。在实际分析中, 网络的构建和指标的选择没有固定的标准, 应该从具体的问题出发。指标选择是否合理的评判依据是其能否有效地呈现互作关系, 是否具有生态学意义, 以及通过对网络指标的分析能否解释网络的结构动态和影响因素。

致谢: 感谢两位匿名审稿人, 他们极具建设性的意见极大地提高了本文的质量。

ORCID

彭艳琼  <https://orcid.org/0000-0002-7453-9119>

李莉  <https://orcid.org/0000-0002-0523-6499>

王波  <https://orcid.org/0000-0002-3541-4639>

参考文献

- Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães PR Jr, Loyola RD, Ulrich W (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: Reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117, 1227–1239.
- Almeida-Neto M, Ulrich W (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software*, 26, 173–178.
- Bascompte J (2009) Mutualistic networks. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7, 429–436.
- Bastazini VAG, Ferreira PMA, Azambuja BO, Casas G, Debastiani VJ, Guimarães PR Jr, Pillar VD (2017) Untangling the tangled bank: A novel method for partitioning the effects of phylogenies and traits on ecological networks. *Evolutionary Biology*, 44, 312–324.
- Belyea LR, Lancaster J (1999) Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 86, 402–416.
- Blanchet FG, Cazelles K, Gravel D (2020) Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecology Letters*, 23, 1050–1063.
- Blasco-Costa I, Hayward A, Poulin R, Balbuena JA (2021) Next-generation cophylogeny: Unravelling eco-evolutionary processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 36, 907–918.
- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6, 9.
- Burkle LA, Alarcón R (2011) The future of plant-pollinator diversity: Understanding interaction networks across time, space, and global change. *American Journal of Botany*, 98, 528–538.
- Burkle LA, Myers JA, Belote RT (2016) The beta-diversity of species interactions: Untangling the drivers of geographic variation in plant-pollinator diversity and function across scales. *American Journal of Botany*, 103, 118–128.
- Carstensen DW, Sabatino M, Trøjelsgaard K, Morellato LPC (2014) Beta diversity of plant-pollinator networks and the spatial turnover of pairwise interactions. *PLoS ONE*, 9, e112903.
- Casas G, Bastazini VAG, Debastiani VJ, Pillar VD (2018) Assessing sampling sufficiency of network metrics using bootstrap. *Ecological Complexity*, 36, 268–275.
- Chacoff NP, Vázquez DP, Lomáscolo SB, Stevani EL, Dorado J, Padrón B (2012) Evaluating sampling completeness in a desert plant-pollinator network. *Journal of Animal Ecology*, 81, 190–200.
- Chase JM, Leibold MA (2002) Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature*, 416, 427–430.
- Chesshire PR, McCabe LM, Cobb NS (2021) Variation in

- plant–pollinator network structure along the elevational gradient of the San Francisco Peaks, Arizona. *Insects*, 12, 1060.
- Classen A, Eardley CD, Hemp A, Peters MK, Peters RS, Ssymank A, Steffan-Dewenter I (2020) Specialization of plant–pollinator interactions increases with temperature at Mt. Kilimanjaro. *Ecology and Evolution*, 10, 2182–2195.
- Dátillo W, Vasconcelos HL (2019) Macroecological patterns and correlates of ant–tree interaction networks in Neotropical savannas. *Global Ecology and Biogeography*, 28, 1283–1294.
- Dormann CF, Fründ J, Blüthgen N, Gruber B (2009) Indices, graphs and null models: Analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal*, 2, 7–24.
- Dormann CF, Gruber B, Fründ J (2008) Introducing the bipartite package: Analysing ecological networks. *R News*, 8, 8–11.
- Emer C, Galetti M, Pizo MA, Guimarães PR Jr, Moraes S, Piratelli A, Jordano P (2018) Seed–dispersal interactions in fragmented landscapes—A metanetwork approach. *Ecology Letters*, 21, 484–493.
- Fang Q, Huang SQ (2013) A directed network analysis of heterospecific pollen transfer in a biodiverse community. *Ecology*, 94, 1176–1185.
- Freilich MA, Wieters E, Broitman BR, Marquet PA, Navarrete SA (2018) Species co-occurrence networks: Can they reveal trophic and non-trophic interactions in ecological communities? *Ecology*, 99, 690–699.
- Fricke EC, Svensson JC (2020) Accelerating homogenization of the global plant–frugivore meta-network. *Nature*, 585, 74–78.
- 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.
- Gallinat AS, Pearse WD (2021) Phylogenetic generalized linear mixed modeling presents novel opportunities for eco-evolutionary synthesis. *Oikos*, 130, 669–679.
- Guimarães PR Jr (2020) The structure of ecological networks across levels of organization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51, 433–460.
- Hall MA, Stavert JR, Saunders ME, Barr S, Haberle SG, Rader R (2022) Pollen–insect interaction meta-networks identify key relationships for conservation in mosaic agricultural landscapes. *Ecological Applications*, 32, e2537.
- Henriksen MV, Chapple DG, Chown SL, McGeoch MA (2019) The effect of network size and sampling completeness in depauperate networks. *Journal of Animal Ecology*, 88, 211–222.
- Huang SQ (2007) Studies on plant–pollinator interaction and its significances. *Biodiversity Science*, 15, 569–575. (in Chinese with English abstract) [黄双全 (2007) 植物与传粉者相互作用的研究及其意义. *生物多样性*, 15, 569–575.]
- Huang SQ (2018) A better understanding of ecological networks needs studying plant–pollinator interactions. *Biodiversity Science*, 26, 429–432. (in Chinese with English abstract) [黄双全 (2018) 了解生态网络需要监测植物与传粉者的相互作用. *生物多样性*, 26, 429–432.]
- Ibanez S, Arène F, Lavergne S (2016) How phylogeny shapes the taxonomic and functional structure of plant–insect networks. *Oecologia*, 180, 989–1000.
- Krebs CJ (1999) *Ecological Methodology*, 2nd edn. Addison-Wesley Educational Publishers, Menlo Park, CA.
- Lara-Romero C, Seguí J, Pérez-Delgado A, Nogales M, Traveset A (2019) Beta diversity and specialization in plant–pollinator networks along an elevational gradient. *Journal of Biogeography*, 46, 1598–1610.
- Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A (2004) The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7, 601–613.
- Li HD, Tang LF, Jia CX, Holyoak M, Fründ J, Huang XQ, Xiao ZS (2020) The functional roles of species in metacommunities, as revealed by metanetwork analyses of bird–plant frugivory networks. *Ecology Letters*, 23, 1252–1262.
- Li HD, Wu XW, Xiao ZS (2021) Assembly, ecosystem functions, and stability in species interaction networks. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1049–1063. (in Chinese with English abstract) [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.]
- Librán-Embidi F, Grass I, Emer C, Ganuza C, Tscharntke T (2021) A plant–pollinator metanetwork along a habitat fragmentation gradient. *Ecology Letters*, 24, 2700–2712.
- Liu CR, Ma KP, Chen LZ (2002) Nestedness: Methods mechanisms and implications for biological conservation. *Acta Phytocologica Sinica*, 26, 68–72. (in Chinese with English abstract) [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.]
- Llopis-Belenguer C, Balbuena JA, Blasco-Costa I, Karvonen A, Sarabéev V, Jokela J (2023) Sensitivity of bipartite network analyses to incomplete sampling and taxonomic uncertainty. *Ecology*, 104, e3974.
- Marini L, Bartomeus I, Rader R, Lami F (2019) Species–habitat networks: A tool to improve landscape management for conservation. *Journal of Applied Ecology*, 56, 923–928.
- McCann K, Hastings A, Huxel GR (1998) Weak trophic interactions and the balance of nature. *Nature*, 395, 794–798.
- Minachilis K, Kantsa A, Devalez J, Trigas P, Tscheulin T, Petanidou T (2020) Bumblebee diversity and pollination networks along the elevation gradient of Mount Olympus, Greece. *Diversity and Distributions*, 26, 1566–1581.
- Nielsen A, Bascompte J (2007) Ecological networks, nestedness and sampling effort. *Journal of Ecology*, 95, 1134–1141.
- Ohlmann M, Miele V, Dray S, Chalmandrier L, O'Connor L, Thuiller W (2019) Diversity indices for ecological networks: A unifying framework using Hill numbers. *Ecology Letters*, 22, 737–747.

- Oliveira HFM, Pinheiro RBP, Varassin IG, Rodríguez-Herrera B, Kuzmina M, Rossiter SJ, Clare EL (2022) The structure of tropical bat–plant interaction networks during an extreme El Niño-Southern Oscillation event. *Molecular Ecology*, 31, 1892–1906.
- Pascual M, Dunne JA (2005) *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*. Oxford University Press, New York.
- Peralta G (2016) Merging evolutionary history into species interaction networks. *Functional Ecology*, 30, 1917–1925.
- Pichler M, Boreux V, Klein AM, Schleuning M, Hartig F (2020) Machine learning algorithms to infer trait-matching and predict species interactions in ecological networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 11, 281–293.
- Pilosof S, Porter MA, Pascual M, Kéfi S (2017) The multilayer nature of ecological networks. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 101.
- Poisot T, Canard E, Mouillot D, Mouquet N, Gravel D (2012) The dissimilarity of species interaction networks. *Ecology Letters*, 15, 1353–1361.
- Ponisio LC, Valdovinos FS, Allhoff KT, Gaiarsa MP, Barner A, Guimarães PR Jr, Hembry DH, Morrison B, Gillespie R (2019) A network perspective for community assembly. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 103.
- Proulx SR, Promislow DEL, Phillips PC (2005) Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 345–353.
- Pulliam HR (1988) Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132, 652–661.
- Rafferty NE, Ives AR (2013) Phylogenetic trait-based analyses of ecological networks. *Ecology*, 94, 2321–2333.
- Ramos-Jiliberto R, Domínguez D, Espinoza C, López G, Valdovinos FS, Bustamante RO, Medel R (2010) Topological change of Andean plant–pollinator networks along an altitudinal gradient. *Ecological Complexity*, 7, 86–90.
- Rivera-Hutinel A, Bustamante RO, Marín VH, Medel R (2012) Effects of sampling completeness on the structure of plant–pollinator networks. *Ecology*, 93, 1593–1603.
- Runghen R, Poulin R, Monlleó-Borrull C, Llopis-Belenguer C (2021) Network analysis: Ten years shining light on host–parasite interactions. *Trends in Parasitology*, 37, 445–455.
- Saavedra S, Reed-Tsochas F, Uzzi B (2009) A simple model of bipartite cooperation for ecological and organizational networks. *Nature*, 457, 463–466.
- 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.
- Shmida A, Wilson MV (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, 12, 1–20.
- Sun S, Zhang ZQ, Zhang B, Yang YP (2012) Perspectives on plant–pollinator interactions from the evolution of cooperation. *Biodiversity Science*, 20, 250–263. (in Chinese with English abstract) [孙杉, 张志强, 张勃, 杨永平 (2012) 从合作的进化探讨植物与传粉者的相互作用. 生物多样性, 20, 250–263.]
- Thompson PL, Gonzalez A (2017) Dispersal governs the reorganization of ecological networks under environmental change. *Nature Ecology & Evolution*, 1, 162.
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11, 1351–1363.
- Tylianakis JM, Morris RJ (2017) Ecological networks across environmental gradients. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 25–48.
- Ulrich W, Gotelli NJ (2007) Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence. *Oikos*, 116, 2053–2061.
- Wang B, Ma LB, Pan B, Dong YY, Huang JF, Peng YQ (2022) Spatial variation in ant–tree bipartite networks is driven by a bottom-up process. *Ecological Entomology*, 47, 1011–1021.
- Wang J, Dong YY, Ma LB, Pan B, Ma FZ, Ding H, Hu YP, Peng YQ, Wu XB, Wang B (2020) Spatial variation in ant–tree network organization in the Xishuangbanna National Nature Reserve. *Biodiversity Science*, 28, 695–706. (in Chinese with English abstract) [王剑, 董乙义, 马丽滨, 潘勃, 马方舟, 丁晖, 胡亚萍, 彭艳琼, 吴孝兵, 王波 (2020) 西双版纳国家级自然保护区蚂蚁–树互作网络空间变异. 生物多样性, 28, 695–706.]
- White CD, Collier MJ, Stout JC (2022) Anthropogenic induced beta diversity in plant–pollinator networks: Dissimilarity, turnover, and predictive power. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10, 806615.
- Wilson DS (1992) Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology*, 73, 1984–2000.
- Xiao YA, Zhang SS, Yan XH, Dong M (2015) New advances in effects of global warming on plant–pollinator networks. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 3871–3880. (in Chinese with English abstract) [肖宜安, 张斯斯, 闫小红, 董鸣 (2015) 全球气候变暖影响植物–传粉者网络的研究进展. 生态学报, 35, 3871–3880.]

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 网络指标及其生态学意义

Appendix 1 Description of network metrics and their ecological significance
<https://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2023171-1.pdf>