



川西北高寒草甸“传粉昆虫-植物-食草昆虫”互作网络的结构与稳健性

习新强^{*}, 公欣桐, 张尚云, 杨南, 孙书存

南京大学生命科学学院生态学系, 南京 210023

^{*} 联系人, E-mail: xixq@nju.edu.cn

收稿日期: 2021-05-20; 接受日期: 2021-08-26; 网络版发表日期: 2021-12-10

国家自然科学基金(批准号: 32022409, 31870417, 32071605, 31530007)资助项目

摘要 传粉和植食作用是自然界最为常见的两类动植物互作关系, 这些互惠和拮抗型的相互作用交织在一起共同影响着动植物的种群动态和群落结构。然而, “植物-传粉者”和“植物-食草昆虫”互作网络往往是独立调查和研究的, 同一群落中两种网络的耦合格局和稳健性仍不清楚。我们调查并分析了我国四川省西北部高寒草甸上“传粉昆虫-植物-植食性昆虫”构成的生态网络。结果发现, “植物-传粉者”网络和“植物-食种子昆虫”网络均呈现显著的嵌套结构, 网络中相对特化的传粉者和食种子昆虫多与泛化植物发生相互作用, 定量的“植物-传粉昆虫”和“植物-食种子昆虫”网络还呈现出显著的模块化结构: 网络中的连接集中分布在若干模块中, 模块内部物种间的连接较强, 而模块之间物种的连接较弱; 受到多种传粉者服务的植物也受到多种食种子昆虫的啃食, 与多个特化性传粉昆虫互作的植物也受到多种专食性食种子昆虫的破坏; 植物的随机丢失或以“特化种-泛化种”顺序丢失时, 传粉者与食种子昆虫比随机网络具有更高的稳健性, 而植物以“泛化种-特化种”的顺序丢失时, 传粉者与食种子昆虫群落比随机网络具有更低的稳健性。此外, 该互作网络在随机和小幅度扰动时具有较强的稳健性, 传粉者的灭绝不会引发食种子昆虫的严重次生灭绝, 而当系统受到大幅度扰动时, 传粉者的灭绝会引起食种子昆虫严重的次生灭绝。这表明群落里的互惠和拮抗型种间互作密切联系, 共同决定了群落的稳健性。

关键词 传粉网络, 食物网, 嵌套结构, 模块化结构, 生物多样性, 似然竞争

植物和昆虫是地球上多样性极高的两大类群, 地球上大约87.5%的被子植物会与传粉者发生互惠型的相互作用^[1], 并且植物作为初级生产者, 为食草动物提供了生长发育所需的食物资源^[2]。植物与传粉和食草昆虫之间的相互作用是自然界最为常见的两类动植物关系, 这两种种间相互作用通过协同进化促进了动植物物种分化^[3], 并且也是维持生物多样性的生物

因素^[4]。自然界大多数的植食性昆虫^[5]和传粉昆虫^[6]是广食性的, 任意一对动植物之间的相互作用都会受到其他物种的影响。群落里的传粉者和植食性昆虫与植物之间构成了形成复杂的传粉和植食性食物网络^[7], 解析网络的结构是全面认识传粉和食草作用如何影响生物多样性的产生和维持的基础^[8~11]。

May^[12]利用简单的模型指出随机的复杂网络是不

引用格式: 习新强, 公欣桐, 张尚云, 等. 川西北高寒草甸“传粉昆虫-植物-食草昆虫”互作网络的结构与稳健性. 中国科学: 生命科学, 2022, 52: 449–458
Xi X Q, Gong X T, Zhang S Y, et al. Structure and robustness of “pollinators-plants-herbivores” network in the alpine meadow of the Northwestern Sichuan Province (in Chinese). Sci Sin Vitae, 2022, 52: 449–458, doi: 10.1360/SSV-2021-0150

稳定的, 之后相关的研究致力于解析什么样的互作网络结构维持了群落的稳定性。Yodzis^[13]揭示了现实食物网中的连通度远低于May的模型中的连通度, 并认为低连通度以及较弱的种间相互作用会在一定程度上会促进网络的稳定性^[14]。随后研究人员将网络分析法引入到生态网络的研究中, 分析发现群落里物种之间的相互作用并非随机分布在物种之间, 而是呈现一定的结构特征^[15]。例如, 生态网络中连接数多服从幂律或截断幂律分布(truncated power-law distribution), 即群落中大多数物种只具有少数的连接, 而少数的物种具有较多的连接^[16]。“植物-传粉昆虫”互惠型的网络中连接呈现更明显的嵌套性: 群落中相对特化的传粉者往往与泛化的植物互作, 而特化的植物往往与泛化的传粉者发生相互作用^[17,18], 而“植物-食草昆虫”食物网中的连接呈现更强的模块化结构: 网络中的种间相互作用分布在若干模块中, 模块内部的种间相互作用较强, 而模块之间的相互作用较弱^[19]。有研究借助模型揭示了互惠型与拮抗性网络在结构方面的差异分别促进了各自的稳定性^[20], 嵌套性会降低同一营养级物种间的竞争而促进互惠型网络中物种的共存^[21], 而模块化结构会减弱次生灭绝的发生而促进食物网的稳定性^[22]。然而, 互惠型和拮抗性网络的结构特征并非截然不同, 食物网中存在明显的嵌套结构^[23], 传粉网中也存在明显的模块化结构^[24]。

事实上, 这些研究往往只关注某一类型的种间互作网络, 而群落中互惠型与拮抗性相互作用是同时发生的, 两种网络交织在一起形成了复杂的整合网络。仅有的少数研究表明, 在整合拮抗型和互惠型相互作用的网络中, 连通度与网络中物种数目对稳健性有重要影响, 而嵌套结构与模块化程度的作用大大减弱^[25,26]。有诸多案例指出传粉昆虫和食草昆虫可以通过植物介导的间接作用而彼此影响。例如, 植食性昆虫的啃食可能会提高植物次生挥发物浓度而驱离传粉昆虫, 一些食花昆虫还会直接降低植物对传粉者的吸引力从而减弱植物与传粉者的相互作用^[27-30]。对应地, 传粉者提高了植物的结实率后也可能改变食草昆虫的存活率和群落结构^[31], 传粉者还会与盗蜜型或食花性的昆虫直接竞争有限的花蜜资源^[32,33]。然而在很长一段时间里, 关于“植物-传粉者”和“植物-食草昆虫”的相互作用多是独立地开展的^[34], 可能是受限于人力物力和研究者的兴趣, 传粉昆虫和食草昆虫与植物形成的

互作网络也常常被独立地调查研究^[35,36]。调查同一群落中不同类型的种间相互作用网络并解析其结构和耦合特征将有助于提升我们对于种间互作网络形成机制和稳定性的认识^[37-39]。

青藏高原的高寒草甸是多样性极高的生态系统, 相比热带雨林等生态系统而言, 在高寒草甸上更容易观察到高解析度的动植物种间互作网络。本文报告了作者在川西北高寒草甸上调查构建的“植物-传粉昆虫”和“植物-食种子昆虫”物种间互作网络, 重点分析了以同一批植物互作的两类网络的结构特征与稳健性方面的差异, 揭示了同一群落中两种类型的互作网络具有相似的结构特征, 且两个物种间的相互作用共同决定了群落的稳健性。

1 研究方法

1.1 研究区概况

本文的研究样地地处四川省阿坝州红原县, 地理坐标为32°48'N, 102°33'E, 样地海拔约3500 m, 研究区1960~2020年间的平均温度约为1.7°C, 年均降雨量约为744 mm。研究地为典型的高寒草甸, 植物多样性极高, 优势植物类群包括莎草科(Cyperaceae)、菊科(Asteraceae)、龙胆科(Gentianaceae)、毛茛科(Ranunculaceae)等。研究区的草场多用于放牧牦牛, 当地居民通常将地势平坦、交通便利的草场作为冬季牧场, 在10月至来年5月放牧, 而将山坡或交通不便的草场作为夏季牧场, 在6~10月间放牧。本文的研究地是在冬季牧场, 调查期间没有用于放牧。

1.2 研究对象

菊科植物是研究区最为常见的双子叶植物, 多样性较高, 主要包括风毛菊属(*Saussurea*)、香青属(*Anaphalis*)、垂头菊属(*Cremanthodium Benth.*)、火绒草属(*Leontopodium*)、橐吾属(*Ligularia Cass.*)等。菊科植物在现蕾阶段常受到寄生性食种子昆虫的寄生, 这些昆虫多在菊科植物的花序里产卵, 孵化出来的幼虫取食花序中正在发育的种子, 会导致植物种子产量下降。实蝇(双翅目: 实蝇科, Tephritidae)是寄生菊科植物花序的主要类群, 它们的幼虫会在花序内完成生长发育至蛹期, 羽化为成虫后钻出花序。其他常见的食种子昆虫主要包括麦蛾(Gelechiidae)、象甲(Curculionidae)

等. 龙胆科和毛茛科等一些植物的种子也会受到食种子昆虫的破坏.

1.3 植物-食种子昆虫网络的构建

根据前期调查的结果, 研究区共有24种植物的花序会受到食种子昆虫的破坏, 在西南民族大学青藏高原研究基地周围1 km²范围内, 针对每一种植物采集了1000个以上的花序. 我们将采集的花序带回实验室, 逐一解剖查看其是否受到虫子的啃食, 将从花序里解剖出来的虫子逐一养在10 mL的玻璃指形管中, 用脱脂棉封口, 待成虫羽化后通过形态特征进行鉴定. 此外, 将羽化前死掉的幼虫置于-20℃的冰箱里保存, 之后在实验室提取这些幼虫的DNA, 扩增并测定其线粒体色素氧化酶的第一片段(COI), 将测定的COI序列与研究区昆虫COI片段库进行比对, 进而鉴定出幼虫.

根据每种植物花序对应的食种子昆虫的物种信息, 构建了研究区的“植物-食种子昆虫”网络. 此外, 我们根据研究区植物的密度和其被每种食种子昆虫寄生的比例, 将调查得到的网络换算至1 km²范围的定量食物网, 详见文献^[40].

1.4 植物-传粉者网络的构建

在上述的调查样地内, 在每种植物的开花期调查了其传粉昆虫多样性. 每次调查时, 选定4~15株植物作为观察对象, 在距离植物2 m以上的地方静坐观察所有的访花昆虫, 用捕虫网捕获每一种访花的昆虫, 将其装入干净的离心管里带回实验室. 为避免捕虫带来的干扰, 设定每个观察单元为30 min, 之后更换新的植物种群进行下一次观察. 回到实验室后在显微镜下观察每种捕捉到的访花昆虫的身体上是否带有花粉, 只有带花粉的访花昆虫被认定为传粉者. 每种植物的总观察时长均在16 h以上.

我们计算了每种植物花序上所有传粉者的访问频次, 结合植物的花期和花序密度, 整合构建了研究区的“植物-传粉者”互惠型网络, 详见文献^[41].

1.5 网络参数的计算与检验

我们采用R语言的“bipartite”软件包中^[42]的“networklevel”函数来计算网络的嵌套性(nestedness), 用于表征网络中特化的植物/动物倾向于与泛化的动物/植物互作的程度^[17,18]. 采用“nestendness”来衡量定性网

的嵌套程度, 该值越小表示网络的嵌套程度越高, 而定量网的嵌套程度由“WNODF”来衡量, 该值越大表示网络的嵌套程度越高. 用“computeModules”函数来计算网络的模块化程度^[43], 用于表征网络中的连接是否集中分布于若干互作关系较强的物种集团之间^[19]. 采用“specieslevel”函数计算植物在两个网络中植物的合作伙伴的数目(degree)以及种间互作的不对称性(interaction push pull), 该值可以衡量每种植物的传粉昆虫和食种子昆虫的特化性程度, 值越大表示植物与更多特化性较高的昆虫互作, 详细算法参考文献^[44,45]. 考虑到上述参数的计算往往受到物种间连接强度的影响, 为了更全面地分析网络的结构特征, 分别计算了定性和定量网络的结构参数. 此外, 利用“shuffle.web”和“vaznull”函数分别构建了1000个定性定量的随机网络, 分别计算每个随机网络的上述结构参数, 以检验观测网络中的连接是否随机发生, 这两种随机模型的构建方法请参阅软件包的说明书.

为了评估观测网络的稳健性, 模拟了植物以随机、从特化到泛化种以及从泛化到特化种三种方式逐一灭绝时昆虫存活的比例以评估其稳健性. 其中, 从特化到泛化顺序灭绝用于评估受到小幅度干扰时系统的稳健性, 而从泛化到特化的灭绝顺序用于评估受到大幅度干扰时系统的稳健性. 模拟过程中当某一种传粉者或食种子昆虫因为植物的随机丢失而找不到宿主时就丢失. 当两个植物具有相同的传粉者或食草昆虫物种数时, 在该节点随机选一个物种进行模拟剔除, 重复10次取存活昆虫的平均值用于构建灭绝曲线. 灭绝曲线下方的面积表示系统的稳健性, 详细指标和计算过程参考文献^[46]. 为了探讨传粉者与食草昆虫对彼此的影响, 还模拟了传粉者灭绝引发植物的次生灭绝而导致食草昆虫找不到宿主植物时所引发的次生灭绝, 据此来评估传粉者对食草昆虫多样性的影响. 稳健性的计算由“second.extinct”和“robustness”函数实现. 我们同时计算了上述随机模型的稳健性以评估观测网络的稳健性是否与随机网络有显著差别.

2 结果

2.1 “植物-传粉者”网络和“植物-食种子昆虫”网络结构特征

本文调查的“植物-传粉昆虫-食种子昆虫”网络中

共包含24种植物, 其中有18种菊科植物, 3种龙胆科植物, 毛茛科、石竹科和玄参科植物各1种; 共计31种食种子昆虫, 其中实蝇科昆虫19种, 花蝇科昆虫6种, 鳞翅目昆虫4种以及2种象甲; 共计97种传粉昆虫包括12种鳞翅目、32种膜翅目昆虫、2种鞘翅目昆虫和51种双翅目昆虫(图1), 详细的物种名录请参考文献^[40,41].

分析发现, 研究区的“植物-传粉者”网络和“植物-食种子昆虫”网络均呈现显著的嵌套结构: 相对特化的传粉者和食种子昆虫多与泛化多植物发生相互作用. “植物-食种子昆虫”与定量的“植物-传粉昆虫”网络还呈现出比随机网络更显著的模块化结构: 网络中的连接集中分布在若干模块中, 模块内部物种间的连接较强, 而模块之间物种的连接较弱. 定性的“植物-传粉昆虫”网络的模块化程度显著低于随机网络(表1).

2.2 两种网络的耦合格局

两个网络中连接的分布呈幂律分布, 大多数物种只具有少数的连接, 而少数的泛化程度较高, 与多个物种发生相互作用(图2). 植物在传粉与食种子网络中的互作昆虫的物种数(植物的泛化程度)和不对称性之间均呈现显著的正相关关系(图3): 受到多种传粉者服务的植物也受到多种食种子昆虫的攻击, 与多个特化性传粉昆虫互作的植物也受到多种专食性食种子昆虫的破坏.

2.3 网络的稳健性

网络稳健性的分析揭示了在本文所研究的网络中, 在模拟植物随机丢失以及系统受到轻微扰动时(植物以特化向泛化种顺序丢失时), 传粉者和食草昆虫群

表 1 “植物-传粉者”和“植物-食种子昆虫”网络的主要特征

Table 1 Metrics for measuring “Plants-Pollinators” and “Plants-Seed predators” networks

		连通度	嵌套性	模块化
植物-传粉者网络	定性	0.19	21.06 (54.22, 65.55)	0.27 (0.28, 0.31)
	定量	0.19	23.72 (32.62, 39.20)	0.34 (0.088, 0.11)
植物-食种子昆虫网络	定性	0.16	7.20 (37.10, 53.19)	0.45 (0.39, 0.43)
	定量	0.16	23.65 (46.51, 58.80)	0.55 (0.037, 0.061)

落均具有比随机模型更高的稳健性. 系统受到严重干扰时(植物以泛化向特化种的顺序丢失时), 传粉者与食种子昆虫群落比随机网络具有更低的稳健性(图4). 系统受到随机或小幅度程度的干扰时, 传粉者的丢失对食草昆虫的影响并不大, 只有当系统受到严重干扰时, 传粉者的丢失才会引发食草昆虫的严重的次生灭绝(图4).

3 讨论

3.1 网络的结构、构建机制和功能

本文所探究的“植物-传粉者”和“植物-食草昆虫”网络均具有显著的嵌套性, “植物-食种子昆虫”网络还呈现出显著的模块化结构. 此外, 植物在两个网络中的互作昆虫数目, 相互作用的不对称性均呈显著的正相关关系. 这是目前为数不多的对比分析以同一批植物为基础的两种类型互作网络的结构和耦合格局的报

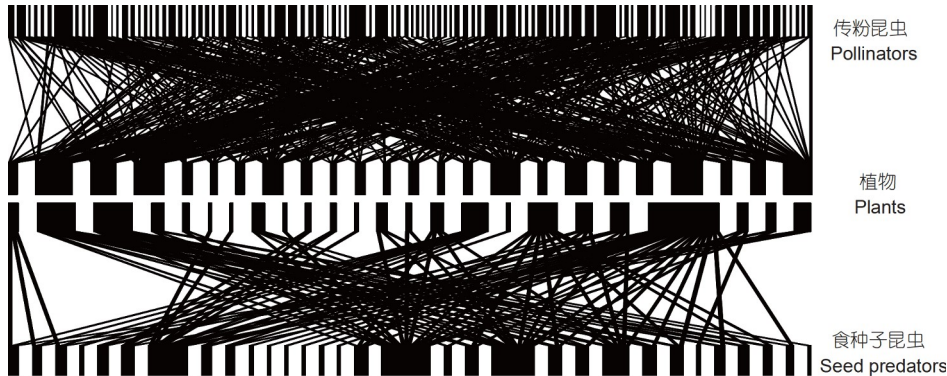


图 1 川西北高寒草甸生态系统中的“植物-传粉昆虫”和“植物-食种子昆虫”网络
Figure 1 “Plants-Pollinators” and “Plants-Seed predators” networks in the alpine meadow ecosystem in the Northwest Sichuan Province

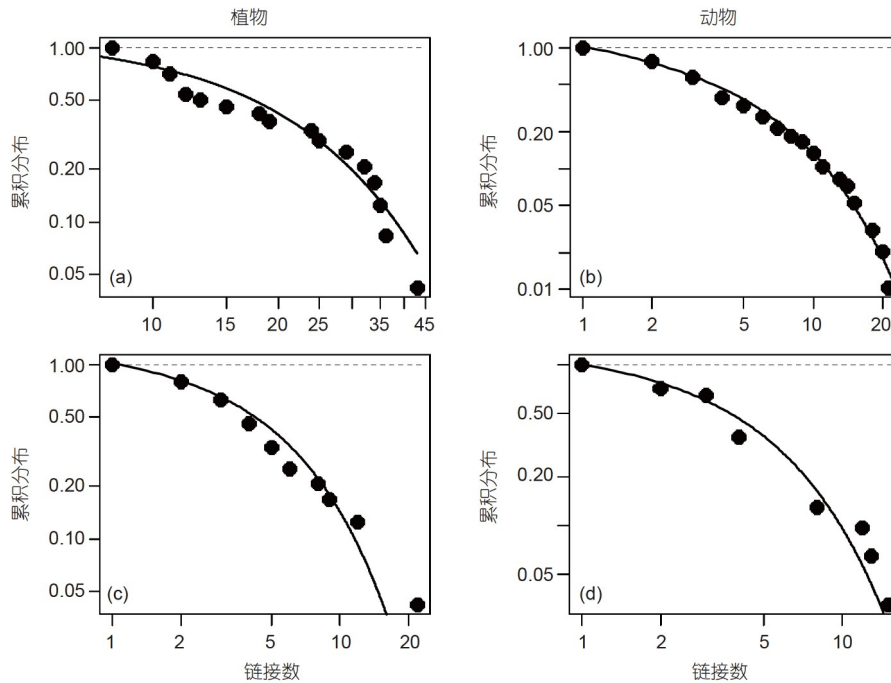


图 2 “植物-传粉者”(A, B)与“植物-食种子昆虫”(C, D)网络中物种连接数的累计分布

Figure 2 Cumulative distribution of the number of links per species in “Plants-Pollinators” (A, B) and “Plants-Seed predators” (C, D) networks

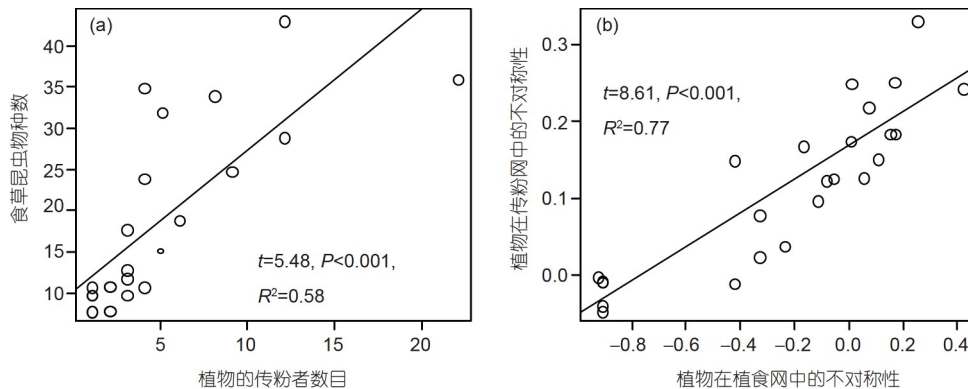


图 3 植物在“植物-传粉者”和“植物-食种子昆虫”网络中的泛化程度(A)、互作的不对称性(B)的关系

Figure 3 Relationships between degrees (A) and asymmetry (B) of the plant species in “Plants-Pollinators” and “Plants-Seed predators” networks

道。事实上之前多认为传粉网络具有较强的嵌套性和不显著的模块化结构,而“植物-食草昆虫”则表现出更强的模块化结构和较弱的嵌套结构。但相关的meta分析中收集的网络往往在环境、网络大小等方面存在较大差异。当限定了这些干扰因素后,往往会发现嵌套结构和模块化结构广泛分布在互惠和拮抗型网络中^[23,24]。中性和生态位过程对两种网络的结构具有类似的影响^[15,47],在本文所探究的网络中,高密度的植物会同时吸引更多的传粉者,也会吸引更多的食草昆

虫,同时优势植物往往也具有较大的花序,这些花序可以满足大型和小型的食种子昆虫生长发育所需的营养,因此也成为多种食草昆虫的宿主^[40,41]。

互惠型网络的嵌套结构被认为可以使稀有种植物与优势植物与同一批传粉者发生互惠作用而减弱它们之间因为竞争养分而造成的竞争^[21],但本文所揭示的“植物-传粉昆虫”网络中优势植物获得了比稀有植物更高频次的访问,并导致优势植物获得更高的结实率^[41]。这一结果表明,稀有植物可能不一定会通过嵌

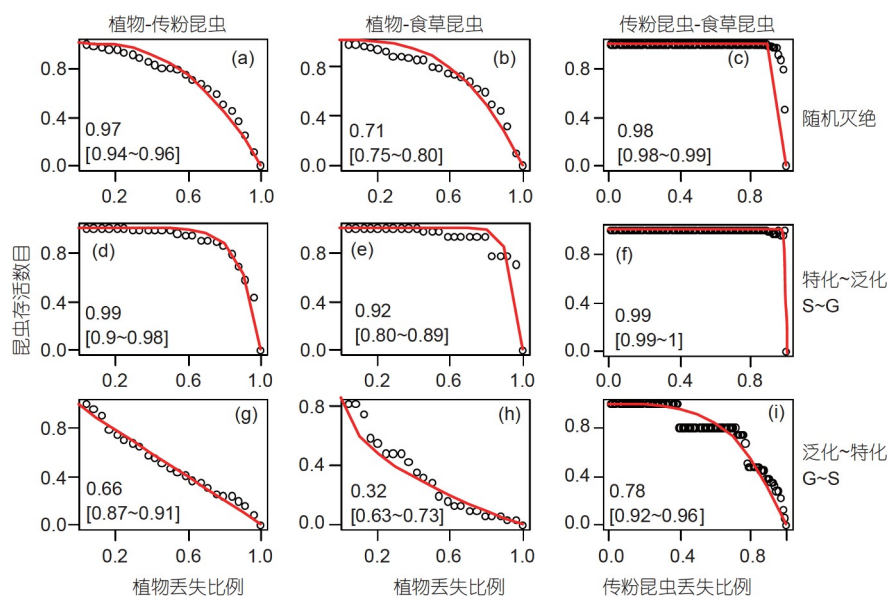


图 4 模拟植物以随机(A, C)、特化向泛化种(D, E)和泛化向特化种(G, H)灭绝时传粉者、食种子昆虫群落的稳健性以及传粉者以三种方式灭绝时食草昆虫(C, F, I)群落的稳健性。图中的红色线条是灭绝曲线, 右下角的数字是红色线下面部分的面积, 表示网络的稳健性, 方括号内的数字是随机网络稳健性的95%置信区间(网络版彩图)

Figure 4 Robustness of pollinators and seed predators when plant species simulate random losses (A, C), specialist to generalist (D, E), and generalist to specialist (G, H) scenarios. The robustness of seed predators to simulate random pollinator losses (C, F, I). Red lines in each figure are extinction curves. The area under this line indicates the robustness of the network. Numbers on the left bottom are the areas under this line, which indicate the robustness of the network (color online)

套结构而获益。事实上嵌套结构促进互惠型网络中物种共存的观点还受到一些其他挑战。例如, 嵌套型网络中, 优势植物与稀有植物会与同一批传粉者发生相互作用, 而这在一定程度上会导致泛化性的传粉者可能将花粉误传至其他种植物的柱头上^[48], 稀有植物的花粉被误传的概率更高, 因此嵌套型的网络结构并不利于稀有植物的种子生产^[49,50], Lucas等人^[51]调查了威尔士草地上的食蚜蝇与植物的传粉网络, 发现在物种水平上, 该网络呈现明显的嵌套结构, 但在个体水平上, 食蚜蝇在短时间内通常只访问一种植物的花, 因此泛化的传粉网络是由多个短期的特化昆虫个体与植物组成的。

此外, 拮抗网络中的模块化结构被认为可以减弱消费者之间的竞争^[52]和缓冲次生灭绝的发生^[22], 而食物网中的嵌套结构意味着特化植物与泛化植物被同一批食草昆虫取食而发生似然竞争关系^[53], 这似乎会加强植物之间的竞争排斥。但事实上, 在本文所报道的体系中, 嵌套结构使得群落里的优势植物同时受到泛化与特化种食种子昆虫的破坏, 并且泛化食种子昆虫更多的个体寄生于优势植物, 而特化的食种子昆虫往

往体型较大, 会造成更严重的种子损失。最终嵌套型的“植物-食种子昆虫”网络导致优势植物损失了更多的种子^[40]。

3.2 拮抗性互惠型网络的耦合格局与群落稳定性的关系

本文所研究的“植物-传粉昆虫-食种子昆虫”中, 植物在两个网络中的与之发生互作的传粉昆虫物种数目和食种子昆虫物种数目, 以及植物在两个网络中与昆虫相互作用的不对称性均呈正相关关系。也就是说受到多种传粉者访问的植物也同时遭受更多种食种子昆虫的啃食, 这样的格局导致优势植物具有更高的种子损失率和更高的结实率, 但由于结实率随优势度(生物量)的增加幅度大于损失率, 优势植物具有更高的有效种子生产率。因此, 就种子生产而言, 群落中的稀有种并未得到“稀有种优势”的保护, 种子生产总体上有利于优势植物维持其优势度^[41]。“植物-食种子昆虫”网络的嵌套结构在一定程度上抵消了优势植物在与传粉者互惠型相互作用中得到的更大优势, 延缓了竞争排斥的发生。可能是其他方面的机制抑制了优势植物与稀

有植物之间的竞争排斥, 或者是一些随机过程维持了群落里的物种多样性.

网络稳健性的分析揭示了在本文所研究的网络中, 在模拟植物随机丢失以及系统受到轻微扰动时(植物以特化向泛化种顺序丢失时), 传粉者和食草昆虫群落均具有比随机模型更高的稳健性, 这主要是因为嵌套结构使得群落具有一定程度的冗余种, 部分宿主植物丢失时, 传粉和食草昆虫具有替代宿主^[46,52]. 而当系统受到重大干扰时(植物以泛化向特化种顺序丢失时), 可以作为大多数昆虫替代宿主的优势植物迅速丢失, 导致观测网络的稳健性低于随机网络. 此外, 分析也发现系统受到随机和小幅度干扰时, 传粉者丢失到 90% 以上的物种时才会导致食草昆虫群落的严重次生灭绝, 这主要是因为“植物-传粉者”网络以及“植物-食草昆虫”网络均具有较高的嵌套性, 这使得少量的传粉者丢失后, 可以由其他昆虫向宿主植物提供传粉服务, 只有当绝大多数的传粉者都灭绝并引发泛化植物的次生灭绝时才会导致食草昆虫的大幅度灭绝. 这种算法假设网络中的植物都是自交不亲和的, 而实际上本研究体系中多数宿主植物具有一定的克隆生殖能力; 假设一些传粉者的灭绝并未导致其他存活的传粉者扩展其访问的范围^[46], 但这种分析依然揭示了两种网络的

耦合结构使得传粉者在很大程度上促进了食种子昆虫的物种共存. 需要特别指出的是本文分析了传粉者丢失所引发的植物次生灭绝如何影响食草昆虫的稳健性. 此外, 传粉者数量的变化也会改变植物的结实率而影响大型与小型实蝇的存活率进而改变实蝇的群落组成^[31]. 对应地, 食草动物也会改变植物的花蜜含量等^[54], 进而改变植物-传粉者之间的相互作用, 有可能会改变传粉者群落的稳健性.

“植物-传粉昆虫-食草昆虫”网络也并非独立地存在于群落中, 该网络结构的维持可能依赖于网络中的生物与寄生蜂、捕食者、微生物等网络以外的其他生物的相互作用. 如果基于“存在即合理”的思想仅解析某一种类型的物种间相互作用网络, 并假定其结构经过了自然选择是稳定的, 然后构建模型来证明这样的结构会通过某种机制来实现其稳定性, 就很难探明种间互作网络的构建机制以及结构与稳定性的关系. 达尔文在《物种起源》里描述了纷繁复杂的河岸(entangled bank)^[55], 指出了群落里的所有生物都直接或间接地相互影响, 彼此之间形成复杂的相互作用网络. 期待有更多的调查揭示同一群落中多种类型互作网络的耦合结构, 并揭示其对物种共存和群落结构的影响.

致谢 杨阳河山、胡雷、董禹然、吴新卫、陈瀚祥、仲心同、李心诚、曹瑞、张贝贝、胡小丽、兰彬等参与了本文的野外调查和室内分析工作, 并提供了大量帮助, 西南民族大学青藏高原研究院为野外工作提供了便利, 在此一并致谢.

参考文献

- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 2011, 120: 321–326
- Cyr H, Face M L. Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature*, 1993, 361: 148–150
- Janz N. Ehrlich and raven revisited: mechanisms underlying codiversification of plants and enemies. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2011, 42: 71–89
- Bagchi R, Gallery R E, Gripenberg S, et al. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition. *Nature*, 2014, 506: 85–88
- Forister M L, Novotny V, Panorska A K, et al. The global distribution of diet breadth in insect herbivores. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 442–447
- Fontaine C, Thébault E, Dajoz I. Are insect pollinators more generalist than insect herbivores? *Proc R Soc B*, 2009, 276: 3027–3033
- Li H D, Wu X W, Xiao Z S. Assembly, ecosystem functions and stability in species interaction networks (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2021, 45, doi: 10.17521/cjpe.2019.0159 [李海东, 吴新卫, 肖治术. 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*, 2021, 45, doi: 10.17521/cjpe.2019.0159]
- Bascompte J. Networks in ecology. *Basic Appl Ecol*, 2007, 8: 485–490
- Blüthgen N. Why network analysis is often disconnected from community ecology: a critique and an ecologist's guide. *Basic Appl Ecol*, 2010,

- 11: 185–195
- 10 Fang Q, Huang S Q. Progress in pollination networks: network structure and dynamics (in Chinese). *Biodiv Sci*, 2012, 20: 300–307 [方强, 黄双全. 传粉网络的研究进展: 网络的结构和动态. *生物多样性*, 2012, 20: 300–307]
- 11 Fang Q, Huang S Q. Progress in pollination ecology at the community level (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2014, 59: 449–458 [方强, 黄双全. 群落水平上传粉生态学的研究进展. *科学通报*, 2014, 59: 449–458]
- 12 May R M. Will a large complex system be stable? *Nature*, 1972, 238: 413–414
- 13 Yodzis P. The connectance of real ecosystems. *Nature*, 1980, 284: 544–545
- 14 Dunne J A, Williams R J, Martinez N D. Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2002, 99: 12917–12922
- 15 Tylianakis J M, Morris R J. Ecological networks across environmental gradients. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2018, 48: 25–48
- 16 Jordano P, Bascompte J, Olesen J M. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecol Lett*, 2003, 6: 69–81
- 17 Bascompte J, Jordano P, Melián C J, et al. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 9383–9387
- 18 Thébault E, Fontaine C. Does asymmetric specialization differ between mutualistic and trophic networks? *Oikos*, 2008, 117: 555–563
- 19 Newman M E J. Modularity and community structure in networks. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 8577–8582
- 20 Thébault E, Fontaine C. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 2010, 329: 853–856
- 21 Bastolla U, Fortuna M A, Pascual-García A, et al. The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, 2009, 458: 1018–1020
- 22 Stouffer D B, Bascompte J. Compartmentalization increases food-web persistence. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108: 3648–3652
- 23 Kondoh M, Kato S, Sakato Y. Food webs are built up with nested subwebs. *Ecology*, 2010, 91: 3123–3130
- 24 Olesen J M, Bascompte J, Dupont Y L, et al. The modularity of pollination networks. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104: 19891–19896
- 25 Sauve A M C, Fontaine C, Thébault E. Structure-stability relationships in networks combining mutualistic and antagonistic interactions. *Oikos*, 2014, 123: 378–384
- 26 Sauve A M C, Fontaine C, Thébault E. Stability of a diamond-shaped module with multiple interaction types. *Theor Ecol*, 2016, 9: 27–37
- 27 Gómez J M. Herbivory reduces the strength of pollinator-mediated selection in the mediterranean herb *Erysimum mediohispanicum*: consequences for plant specialization. *Am Natist*, 2003, 162: 242–256
- 28 Jacobsen D J, Raguso R A. Lingering effects of herbivory and plant defenses on pollinators. *Curr Biol*, 2018, 28: R1164–R1169
- 29 Kessler A, Halitschke R, Poveda K. Herbivory-mediated pollinator limitation: negative impacts of induced volatiles on plant-pollinator interactions. *Ecology*, 2011, 92: 1769–1780
- 30 Swope S M, Parker I M. Complex interactions among biocontrol agents, pollinators, and an invasive weed: a structural equation modeling approach. *Ecol Appl*, 2012, 22: 2122–2134
- 31 Xi X, Dong Y, Tian X, et al. Domestic honeybees affect the performance of pre-dispersal seed predators in an alpine meadow. *Oecologia*, 2018, 187: 113–122
- 32 Irwin R E, Adler L S, Brody A K. The dual role of floral traits: pollinator attraction and plant defense. *Ecology*, 2004, 85: 1503–1511
- 33 Irwin R E, Bronstein J L, Manson J S, et al. Nectar robbing: ecological and evolutionary perspectives. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2010, 41: 271–292
- 34 Lucas-Barbosa D. Integrating studies on plant-pollinator and plant-herbivore interactions. *Trends Plant Sci*, 2016, 21: 125–133
- 35 Pocock M J O, Evans D M, Memmott J. The robustness and restoration of a network of ecological networks. *Science*, 2012, 335: 973–977
- 36 Sauve A M C, Thébault E, Pocock M J O, et al. How plants connect pollination and herbivory networks and their contribution to community stability. *Ecology*, 2016, 97: 908–917
- 37 García-Callejas D, Molowny-Horas R, Araújo M B. The effect of multiple biotic interaction types on species persistence. *Ecology*, 2018, 99: 2327–2337
- 38 Hale K R S, Valdovinos F S, Martinez N D. Mutualism increases diversity, stability, and function of multiplex networks that integrate pollinators into food webs. *Nat Commun*, 2020, 11: 2182
- 39 Liao L, Shen Y, Liao J. Robustness of dispersal network structure to patch loss. *Ecol Model*, 2020, 424: 109036

- 40 Xi X, Yang Y, Tylianakis J M, et al. Asymmetric interactions of seed-predation network contribute to rare-species advantage. *Ecology*, 2020, 101: e03050
- 41 Xi X, Zhou W, Li Z, et al. Rare plant species are at a disadvantage when both herbivory and pollination interactions are considered in an alpine meadow. *J Anim Ecol*, 2021, 90: 1647–1654
- 42 Dormann CF, Gruber B, Fründ J. Introducing the bipartite package: analyzing ecological networks. *R News*, 2008, 8: 8
- 43 Beckett S J. Improved community detection in weighted bipartite networks. *R Soc open sci*, 2016, 3: 140536
- 44 Vázquez D P, Aizen M A. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*, 2004, 85: 1251–1257
- 45 Vázquez D P, Melián C J, Williams N M, et al. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos*, 2007, 116: 1120–1127
- 46 Memmott J, Waser N M, Price M V. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc R Soc Lond B*, 2004, 271: 2605–2611
- 47 Vázquez D P, Blüthgen N, Cagnolo L, et al. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Ann Bot*, 2009, 103: 1445–1457
- 48 Fang Q, Huang S Q. A directed network analysis of heterospecific pollen transfer in a biodiverse community. *Ecology*, 2013, 94: 1176–1185
- 49 Tur C, Olesen J M, Traveset A. Increasing modularity when downscaling networks from species to individuals. *Oikos*, 2015, 124: 581–592
- 50 Tur C, Vigalondo B, Trøjelsgaard K, et al. Downscaling pollen-transport networks to the level of individuals. *J Anim Ecol*, 2014, 83: 306–317
- 51 Lucas A, Bodger O, Brosi B J, et al. Generalisation and specialisation in hoverfly (syrphidae) grassland pollen transport networks revealed by DNA metabarcoding. *J Anim Ecol*, 2018, 87: 1008–1021
- 52 Tylianakis J M, Laliberté E, Nielsen A, et al. Conservation of species interaction networks. *Biol Conserv*, 2010, 143: 2270–2279
- 53 Holt R D, Bonsall M B. Apparent competition. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2017, 48: 447–471
- 54 Mu J, Chen Y, Yang Y, et al. Seed predators can increase nectar volumes in an alpine daisy: but do the insects benefit? *Plant Ecol*, 2016, 217: 1195–1205
- 55 Darwin C. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London: John Murrey, 1963

Structure and robustness of “pollinators-plants-herbivores” network in the alpine meadow of the Northwestern Sichuan Province

XI XinQiang, GONG XinTong, ZHANG ShangYun, YANG Nan & SUN ShuCun

Department of Ecology, School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210023, China

Pollination and herbivory are the two most common plant-animal interactions in terrestrial ecosystems. Such mutualistic and antagonistic interactions intertwine in an integrated network, thereby driving the population dynamics of interacting species and resulting in community stability. However, “plant-pollinators” and “plant-herbivores” networks have frequently been studied only in isolation. Therefore, it remains unclear how they are coupled in an integrated network. Hence, we investigated an integrated network composed of pollinators and pre-dispersal seed predators. We also investigated their interacting plant species in the alpine meadow of the Northwestern Sichuan Province. The results showed that both mutualistic and antagonistic interaction networks exhibited a significant nestedness structure, i.e., specialist animals interacting with generalist plants and *vice versa*. Nevertheless, modularity was also detected in “plant-seed predator” and quantitative “plant-pollinators” networks in which the species interacted more strongly within than between modules. Plant species that interact with more pollinators suffer from more herbivores and more specialized herbivores. Additionally, the observed pollinators and herbivore communities were significantly more robust when plants were randomly lost in a specialist to generalist order. However, these communities were less robust when plants were lost from the generalist to the specialist orders when compared to the null networks where the links were randomly assigned among plants and insects. Furthermore, the herbivore community was robust against the loss of pollinators in such an integrated network. In conclusion, our results propose that the coupling of mutualistic and antagonistic networks promotes the robustness of a whole community.

pollination network, food web, nestedness structure, modularity structure, biodiversity, competition

doi: [10.1360/SSV-2021-0150](https://doi.org/10.1360/SSV-2021-0150)