

传粉网络的研究进展：网络的结构和动态

方 强^{1,2} 黄双全^{1*}

1 (武汉大学生命科学学院, 武汉 430072)

2 (河南科技大学农学院, 河南洛阳 471003)

摘要: 植物与传粉者之间相互作用, 构成了复杂的传粉网络。近年来, 社会网络分析技术的发展使得复杂生态网络的研究成为可能。从群落水平上研究植物与传粉者之间的互惠关系, 为理解群落的结构和动态以及花部特征的演化提供了全新的视角。传粉网络的嵌套结构说明自然界的传粉服务存在冗余, 而且是相对泛化的物种主导了传粉。在多年或者多季度的传粉网络中, 虽然有很高的物种替换率, 但是其网络结构仍然保持相对稳定, 说明传粉网络对于干扰有很强的抗性。尽管有关网络结构和动态的研究逐渐增多, 但传粉网络维持的机制仍不清楚。网络结构可以部分由花部特征与传粉者的匹配来解释, 也受到系统发生的制约, 影响因素还包括群落构建的时间和物种多样性, 以及物种在群落中的位置。开展大尺度群落动态的研究, 为探索不同时间尺度、不同物种多样性水平上的传粉网络的生态学意义提供了条件。但已有的研究仍存在不足, 比如基于访问观察的网络无法准确衡量传粉者的访问效率和植物间的花粉流动, 以及结果受到调查精度区域研究不平衡的制约等。目前的研究只深入到传粉者携带花粉构成成分的水平, 传粉者访问植物的网络不能代表植物的整个传粉过程。因此, 研究应当更多地深入到物种之间关系对性生殖的切实影响上。

关键词: 传粉网络, 嵌套, 社会网络分析, 稳定性, 网络动态, 泛化与特化

Progress in pollination networks: network structure and dynamics

Qiang Fang^{1,2}, Shuangquan Huang^{1*}

1 College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072

2 College of Agriculture, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003

Abstract: The interactions between plants and pollinators represent complex pollination networks. Recent improvements in social network analysis provide suitable tools for plant–pollinator interactions within an ecological context. Studies devoted to mutualism in the pollination network at community level have shed important insights into the structure and dynamic of these interactions and also floral evolution. The nested structure of pollination networks suggests that pollination service is redundant, and that relatively generalized species dominate these networks. Although these networks have high species composition turnover, they remain stable in terms of structure and species position, suggesting high interference resistant of pollination networks among seasons or years. Relatively little is known about the mechanisms behind these patterns. It has been suggested that network structure is largely controlled by morphology match between flowers, pollinator traits, and phylogenetic relationships. Meanwhile, community history and biodiversity have been used to link structure and species position of network. Ecologists and evolutionary biologists have become increasingly interested in these networks and recent studies of large-scale dynamics to facilitate the detection of mechanisms between different spatial and biodiverse scales in natural communities. However, there are many challenges of testing these networks. For example, previous visit-centered approaches provide insufficient information about pollen transfer among species, which is essential for plant reproductive success. Also, sample efforts have not been standardized and few studies have focused on zones of high biodiversity. Although debates will continue on the mechanisms behind these patterns, we suggest that factors relating to re-

收稿日期: 2012-01-18; 接受日期: 2012-03-08

基金项目: 国家自然科学基金(31030016)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: sqhuang@whu.edu.cn

productive success should be considered in future studies, such as the impacts of pollen composition on pollinator condition or pollination efficiency.

Key words: pollination network, nested, social network analysis, stability, network dynamics, generalization and specialization

生物多样性不仅体现为生物种类和生态系统的多样性,更体现在生物之间关系的多样性上。不同物种之间的复杂联系,是地球生态系统中生物多样性的的重要组成部分。因而在群落中,研究物种之间的关系对于认识群落的结构、物种的演化以及生物多样性保护都有重要意义(Waser & Ollerton, 2006)。在群落中,生物之间存在着直接或间接的相互作用,如植物与传粉者(Waser *et al.*, 1996)、植物与种子散播者(Burns, 2006)、捕食与被捕食者(Allesina & Pascual, 2008)等的关系。这些物种之间相互影响,构成了复杂的网络,这就是群落的生态网络。

由于植物有固着生长的习性,其花粉传递依赖一定的媒介,植物与传粉者的相互作用就构成了植物有性繁殖过程的重要环节。植物-传粉者互作研究,可为理解花部特征的多样性提供证据(Vázquez *et al.*, 2009); Faegri和van der Pijl(1979)曾指出,只有与传粉生态学联系在一起,即把花作为一个适应于传粉的功能单位,才能获得对花性状的客观认识。在20世纪中期,传粉综合征(pollination syndrome)的概念在植物-传粉者关系和花部进化的研究中渐渐受到重视,即花部特征反映了其对某一类传粉者的适应(Fenster *et al.*, 2004)。基于物种水平上的观察发现,具有特殊结构(特化)的花往往被特定的传粉者访问,推测特化的花部特征具有吸引特化传粉者的作用,而泛化的花则会吸引多种传粉者(Faegri & van der Pijl, 1979)。在一些类群中(例如兰科、大戟科、鸢尾科等),植物-传粉者存在着近似一一对应的关系(Armbruster, 1986)。

然而Waser等(1996)对特化的传粉系统占自然界主导地位这一传统观点提出了质疑,认为泛化的传粉系统应为主流。主要证据是植物的传粉系统并不是一成不变的,而是存在着较大的时空变异。例如, Herrera(1988)在4个地区对唇形科的宽叶薰衣草(*Lavandula latifolia*)开展了6年的研究,发现该种植物的传粉者达85种,包括长吻的膜翅目、双翅目以及鳞翅目等昆虫。调查还显示,仅有35.7%的传粉者能够连续6年访问该种植物,此外仅有约41%的昆

虫在4个地区都被观察到访问该花。

所以只有在群落水平上开展大规模的调查,使用社会网络分析方法比较不同地域和不同尺度的网络结构和动态,才能够确切揭示植物与传粉者形成互惠关系的过程和模式。

1 传粉网络的研究方法

研究群落水平上物种之间的关系,首先需要构建物种的网络。早期的研究试图描述植物与传粉者连接的网络,但由于缺乏计算技术的支持,仅限于描述性统计。这些研究绘制了成对连接的植物与传粉者的名录(如Robertson, 1928; 见Fenster *et al.*, 2004),或者是描述了物种多样性丰富程度在不同海拔、地理位置梯度之间的差异(如Moldenke & Lincoln, 1979; Arroyo *et al.*, 1982)。近年来计算科学的发展和社会网络分析逐渐兴起,基于拓扑学开发了可用于群落分析的软件,如Ucinet、Pajek、R语言的bipartite程序包、Gephi、Cytoscape等软件,都可以用来分析复杂网络的结构特征。复杂的社会网络分析,包括从互联网拓扑结构到社会中人际关系网络,从蚁群中蚂蚁之间的信息传递网络到细胞内代谢途径网络,这些进步为不同学科提供了更多可供选择的研究方法和手段。在生态网络中,每一个物种就是一个节点(node),而物种之间的联系构成了连接(link)。在传粉网络中,群落的传粉可以用植物种类(P)×传粉者种类(A)的矩阵表示。在构建定性(qualitative)的网络中,如果物种之间有联系,连接就被定义为1;如果没有关系,就定义为0。而在定量(quantitative)的网络中,物种之间关系的强度就是连接的强度,比如传粉者访问的次数、虫体携带的花粉数目等可以量化的特征。物种之间的连接可以是定向的(directed),比如捕食与被捕食的关系;也可以是非定向的(undirected),比如植物与传粉者的关系。

2 传粉网络的结构和特点

初期有关传粉网络的研究着重于描述网络的

物种组成(Elberling & Olesen, 1999; Olesen & Jordano, 2002; Dupont *et al.*, 2003; Philipp *et al.*, 2006)。研究发现, 传粉网络有以下共同的结构和拓扑特征(Stogatz, 2001; Vázquez *et al.*, 2009)。

2.1 观察到的连接数量有限

观察到的连接只占所有可能连接的少数。在群落中共存的植物和传粉者都可能相互影响, 潜在可能构成的连接应该是植物的种类数乘以传粉者的种类数。虽然实际观察到的连接数量随着植物和传粉者数目的增加而增加, 但它们占所有可能连接的比例却随着物种数的增加而降低(Vázquez *et al.*, 2009)。在Olesen和Jordano(2002)比较的29个不同地区的传粉网络中, 平均的连接度(connectance)为11%; 当植物和传粉者总数超过400种的时候, 实际观察到的连接占潜在连接的比例小于5%。

2.2 连接的不对称性

物种的连接具有不对称性(degree asymmetry), 表现在:

(1)连接数量的不对称。少数物种的连接伙伴数目很多, 而大量物种的连接伙伴很少。物种连接数如果符合幂律分布(power-law distribution)或者截尾幂律分布(truncated power-law distribution), 表明泛化物种对于群落很重要, 因为大多数物种与它们建立了连接。在截尾幂律分布中, 超级泛化者(super-generalist), 也就是连接绝大部分物种的泛化者相当稀少(Jordano *et al.*, 2003); 如果连接数符合指数分布, 可能说明泛化者在群落中很稀少, 或者植物和昆虫所建立的连接更倾向于随机。Jordano等(2003)认为植物与动物的相互作用网络应当是无限尺度的(scale free), 或者是大尺度的(broad scale), 无限尺度时物种连接度会呈现幂律分布。他们检验了多个传粉网络, 发现65.6%的物种连接符合截尾幂律分布, 22.2%符合幂律分布, 并认为这样的模式是由于植物与动物表型上的不对应或者是错位造成的: 即有些植物与动物的存续时间和表型能够对应, 从而构成优先连接(preferential attachment); 有些物种则没有共同的存续时间, 或者表型不匹配, 一些受限连接(forbidden link)不可能被观察到。

(2)连接强度的不对称。尽管少数物种拥有大量的传粉者, 但是不同传粉者的访问量不一样, 于是在传粉网络上就表现出连接强度的不一致。Alarcón等(2008)使用特征向量中心度(eigenvector central-

ity)代表物种的连接强度, 发现只有少数物种拥有很强的连接, 而且部分植物和传粉者之间连续多年构成了稳定的强连接。只有传粉者与植物构建了稳定而且紧密的关系, 传粉者才有可能对植物造成稳定的选择作用。相对于定性的网络, 定量的传粉网络更能代表植物与传粉者之间的真正关系(Bascompte *et al.*, 2006; Blüthgen *et al.*, 2006; Vázquez *et al.*, 2007)。在定性的传粉网络中, 某种传粉者可能访问5种植物, 表现为泛化的传粉者, 但是在定量的网络中, 该种传粉者可能只对1种植物访问量很大, 而对其他4种植物访问稀少, 说明该传粉者可能是特化的。只有所观察的网络包含了更多的信息, 才能更加真实地反映自然的访问情况。

2.3 嵌套结构与模块化

传粉网络的研究已开始深入到对网络结构和特征的生态学意义的探讨, 比如嵌套(nested)、连接数目的分布、非对称性等(Bascompte *et al.*, 2003, Jordano *et al.*, 2003, Vázquez & Aizen, 2004)。传粉网络的结构始终遵循着嵌套的模式, 这可能是生态网络共有的模式。捕食、种子散播和不同鱼类的清洁互助网络, 也遵循着嵌套的结构(Bascompte *et al.*, 2003)。所谓嵌套结构, 就是某一物种的连接伙伴都是相对其更为泛化的物种的连接伙伴的一个子集。例如在一个群落中, 蝶类只能够访问少数植物, 而蜜蜂能够为所有的植物传粉, 蝶类传粉的植物种类只是蜜蜂传粉植物种类的一个子集。如果所有植物和传粉者都遵循这一准则, 传粉网络就是完全嵌套的。传粉网络的嵌套结构对生态网络的稳定性有着重要意义, 说明传粉是一项有冗余的生态服务, 即使部分传粉者消失, 其他泛化的传粉者也能够接替传粉。通常最泛化的传粉者也是最为普遍、最不易灭绝的。

Memmott等(2004)模拟了定性的传粉网络中物种灭绝时网络的结构变化: 当80%的传粉者随机灭绝, 仍旧有超过60%的植物拥有连接; 当80%的植物随机灭绝, 仍旧有80%的传粉者有访问对象。如果从最泛化的物种开始模拟灭绝, 那么因为传粉伙伴缺失而造成的物种灭绝最严重的速率就是线性的, 预示了传粉网络崩溃的可能性。对于定量的传粉网络, 嵌套模式依旧显示出了很强的稳定性。因为访问次数可以代表物种之间连接的紧密程度, 在嵌套的定量传粉网络中, 低访问次数的相对特化的

连接仍旧是高访问次数的相对泛化连接的一个子集, 这就保证了群落在一部分物种灭绝时仍然保持稳定(Kaiser-Bunbury *et al.*, 2010)。传粉网络的这些特点使群落在受到严重干扰时仍旧能够保持相对稳定的物种多样性。

模块化也是传粉网络的一个特点。传粉网络中一些物种通过连接会构成模块(module)或者组分(component), 物种在模块内部的连接相对紧密, 而与模块外的物种连接相对松散(Olesen *et al.*, 2007)。Bosch等(2009)构建了植物-传粉者访问网络和传粉者携带花粉的网络, 发现后者具有显著的模块化特征, 花期相近的植物更倾向处于同一模块。

3 传粉网络的动态研究

3.1 长期动态与实时动态

随着网络的特征描述逐渐完善, 对于网络动态的研究也随之深入, 从静态的网络结构发展为多季度或者连续数年的动态结构研究(Alarcón *et al.*, 2008; Petanidou *et al.*, 2008; Dupont *et al.*, 2009)。过去的几年中, 一些研究描述了传粉网络2-4年的变化模式, 尽管这些研究的地点和方法不同, 传粉者鉴定的精度也不一致, 有的是定性网络, 有的是定量网络, 但是都得出了相似的结论, 这说明生态网络可能有着共同的特征。比如, Alarcón等(2008)比较了美国南加州山区传粉网络连续3年的动态变化, 发现虽然网络构成(即植物和传粉者的构成)在年际间变化非常大, 但是网络仍然保持着稳定的结构, 一些泛化的植物和传粉者维持了相对稳定的连接关系。Petanidou等(2008)通过对希腊地中海气候山区的植物区系和传粉者的调查, 构建并且比较了连续4年的传粉网络动态。他们发现植物和传粉者的物种构成变化非常大, 虽然年际之间植物和传粉者的泛化水平不尽相同, 但是结果支持泛化的传粉系统占主导地位, 即植物是由多种传粉者访问的。不同海拔、不同气候环境下的传粉网络结构也是相似的, Dupont等(2009)调查了6个地点的传粉网络的动态, 结果表明在不同海拔和气候环境下, 传粉网络的动态和结构参数(如嵌套度、填充度、中心度和模块化程度)在年际间都是稳定的。这说明了传粉网络具有稳定的特征, 能抵抗干旱、外来物种入侵、物种灭绝等环境变化。

也有学者跟踪研究了传粉网络的实时动态。

Olesen等(2008)研究了极地草场的传粉网络在一个夏季内的动态变化。因为极地地区植物的物种数有限, 花期短暂且较为一致, 便于开展动态的传粉网络调查。研究发现, 网络中新出现的物种倾向于连接网络中已存在的泛化者。在南美洲拉普拉塔河地区, 在对传粉网络季节动态的比较中, 也发现网络的基本结构和参数没有发生显著的变化, 结果也支持了传粉网络相对稳定的结论(Basilio *et al.*, 2006)。

在一天内的不同时段, 由于传粉者的活力和植物的开花物候差异, 传粉网络也有所变化。传粉者的访问频率和连接的多样性在正午时最高, 而在其他时间段则相对较低。虽然在早晨和午后访问频率都显著降低, 但对连接多样性同样有很大贡献(Baldock *et al.*, 2011)。这说明在对传粉网络进行调查时, 需要考虑一天内不同时间段的昆虫活动和植物开花物候, 合理安排调查流程, 才能更加真实地反应植物与传粉者的互作关系。

3.2 传粉网络结构的生态学意义

近年来对于群落水平的网络研究, 已经从结构和动态的描述、参数之间的相关性, 逐渐深入到对网络结构、网络结构的时空变异以及网络结构的生态学意义的解释(Vázquez *et al.*, 2009; Burkle & Alarcón, 2011)。网络的结构与其功能有密切的关系。Gómez等(2011)将糖芥(*Erysimum mediohispanicum*)的不同植株作为网络中的节点, 调查了不同种群中的传粉网络结构, 发现个体的繁殖成功与网络嵌套度、连接度和聚类程度呈显著的正相关。这说明传粉者构成和访问结构会显著影响植物的繁殖成功, 从而影响群落的构成和持续发展。

另外, 传粉网络也可用来揭示外来物种对入侵群落影响的程度。外来物种可以通过与本土的泛化传粉者构建稳定的连接, 融入本土的传粉网络当中, 进而主导当地的传粉网络, 导致许多本土物种受到很强的花粉干扰(Lopezaraiza-Mikel *et al.*, 2008); 然而另外一些外来物种虽然与泛化传粉者构建了稳定连接, 也融入了本土传粉网络, 但是始终不能成为群落的核心物种, 就不会显著影响传粉网络的结构和群落的构成(Padrón *et al.*, 2009)。

3.3 传粉网络结构的成因

传粉网络的结构也可以部分地由传粉者与花的特征匹配程度来解释。比如短吻的传粉者就不能访问管状花, 因为短吻无法伸进管状花中吸取花的

报酬;而长吻的熊蜂则能从各种形态的花中取食花蜜,因而在许多传粉网络中成为泛化传粉者(Stang *et al.*, 2007, 2009)。

植物在网络中的位置也受到其花部特征的影响。植物在群落中的泛化程度,一方面受到花部特征的限制,如相对于辐射对称的花,两侧对称的花通常更为特化,传粉者类群相对较少(Gong & Huang, 2009);另一方面,植物的泛化程度也受到群落内传粉者构成的影响,如人工放养蜜蜂等会增大植物泛化水平的波动范围。Lázaro等(2010)发现群落内共存的20种植物泛化水平的年际差异,与花期长度、花期重叠程度、花的多度以及蜜蜂的多度有关,这再次说明了传粉网络的可塑性。

群落内物种的系统学关系也可以用来解释传粉网络的结构。在超过1/3的群落中,物种的系统关系可以解释物种的连接数目;在约1/2的群落中,系统关系相近物种的连接伙伴也倾向于有较近的亲缘关系(Rezende *et al.*, 2007)。这些结果都说明有互惠关系的生态网络并不是随机构成的,而是受到了物种的系统发生、形态学限制和花期重叠等多方面因素的影响。

4 传粉网络对生物多样性的意义

物种多样性保护日益受到广泛的重视,而种间存在互惠关系的网络及其结构与群落物种多样性之间的关系,为理解物种多样性的维持机制以及预测物种灭绝对群落的影响提供了新的视角。Albrecht等(2010)比较了冰川消融后,在不同消融时间的裸地上先后建立起来的群落和相应的传粉网络。由于群落的构建历史不同,其物种多样性和传粉网络都有差异,研究这些随时间而变化的网络,可以更好地理解群落动态。物种多样性随着群落建立时间而增加,蜂类传粉者主导了早期建立的群落,而蝇类则主导了建立时间较长的群落。群落水平的特化程度(H'^2)随着物种多样性的增加而降低,说明在年轻的群落中,传粉者相对特化,访问倾向性更明显,对物种缺失的不利影响抵抗力更弱;随着群落的发育,物种多样性升高,传粉网络变得更加复杂,也更加稳定。另外,成熟群落也可能同时保持着相对稳定的较高特化水平,传粉者的访问偏好并不会受到群落的物种多样性变化的影响,这说明了传粉者的偏好对维持稳定传粉网络结构有重

要作用(Fründ *et al.*, 2010)。

另一方面,群落的传粉网络结构也可以用来判断生态恢复的程度。人们认识到,群落的保护维持的不单单是物种的多度和丰度,还有物种之间的连接以及生态系统功能。生态恢复的目标是重新构建完整的生态系统,而植物的传粉网络正是衡量生态系统稳定性的一项指标(Forup & Memmott, 2005)。尽管生态恢复样地与自然样地的网络都具有稳定的结构和相同的优势物种,但是生态恢复样地的传粉网络结构相对简单,易受到干扰,而且物种多样性较低(Forup *et al.*, 2007)。

5 结语和展望

5.1 用实验性手段验证影响网络结构的因素

大量传粉网络的研究都是基于一年或者多年的野外观察,缺乏实验性的工作来验证影响网络结构的因素(de Ruiter *et al.*, 2005)。Burkle和Irwin (2009)的研究表明,在小群落内施加氮肥,可以显著影响植物群落以及吸引传粉者的花部特征,但是并不会对传粉网络的结构和年际变化造成显著影响。Llandres等(2011)研究表明,当捕食者存在时,蜜蜂的访问比食蚜蝇更容易受到影响,因为蜜蜂更倾向于访问安全的资源。蜜蜂访问偏好的变化,可能潜在地改变了传粉网络的结构,影响了植物的繁殖成功。

5.2 传粉网络时空变异与植物繁殖成功的关系

花粉只有最终落置在同种植物的柱头上,才会对植物的繁殖产生影响,同种的花粉才能结实,而异种的花粉则会影响结实。而目前传粉网络的研究,无论是定性或是定量的,都只是建立在传粉者对植物的访问次数的基础上,无法衡量不同传粉者在花粉流动和植物有性生殖中的真正作用,如传粉者的访问是否会带来花粉,会带来多少同种的花粉,多少异种的花粉,以及如何影响植物的繁殖。上述植物与传粉者的网络结构表明,大多数传粉者是泛化的。不同于植物-传粉者访问的非定向网络,传粉者将一种植物的花粉传递到另一种植物的柱头上,这种传递是定向的(directed)。定向网络包含了更多的信息。所以从传粉者的角度建立花粉传递网络,更能体现植物与传粉者之间的内在关系和植物之间的花粉传播途径。通过调查传粉者携带的花粉种类和数量构建的花粉传递网络(Alarcón, 2010; Bosch

et al., 2009), 与调查植物-传粉者访问构建的访问网络相比, 一些基本结构明显不同, 如网络更为特化、填充度(connectance)更高、植物和传粉者的中心度(connectivity)也更高, 这些特征都增强了生态网络的稳定性。在定向网络中, 可以计算物种的权威值(authority)和容纳值(hub)。就花粉输出而言, 物种对群落的权威值越大, 说明物种更容易输出花粉, 更容易干扰其他物种的繁殖; 而容纳越大, 则说明物种更容易接受外来的花粉。另外, 研究虫体携带的花粉, 还能构建一些不易观察的网络结构, 比如夜间开放的花与蛾类传粉者的关系。Deveto等(2010)通过灯光诱捕蛾类, 鉴定虫体携带的花粉种类和数目, 构建了夜间传粉网络, 发现夜间的传粉网络也具有嵌套、非对称等特征。

5.3 用多种方法真实地反映群落结构

传粉生态学的研究已经能够描述传粉网络的结构, 但是与理解年际结构动态的过程和模式还有很大距离。需要借用更多的数学工具来探索物种之间的关系以及可能影响传粉网络结构的因素, 如形态学和系统发育的限制。此外, 还需要通过多种观察手段, 使得构建的网络能够更加真实地反映自然界的传粉网络, 如通过鉴定传粉者使用筑巢材料的来源, 构建沙漠稀有物种的传粉网络(Dorado et al., 2011)。另外, 还需要长时间以及多生境类型的对比调查, 例如在希腊灌丛群落进行的连续4年的传粉网络结构调查(Petandjou et al., 2008)。只有通过较长时间的调查和数据采集, 才能更好地理解生态网络对气候变化的响应、物种入侵或者演替, 以及群落内物种之间关系的维持。

尽管在群落水平上研究传粉网络是近年来传粉生态学的一个趋势(黄双全和郭友好, 2000; 黄双全, 2007), 但是国内相关研究极少。杜巍等(2007)调查了神农架地区草本群落中访花昆虫在不同海拔的变异和昆虫访花行为。Gong和Huang(2011)在我国西南高山草甸设立固定样方, 连续3年考察了不同传粉昆虫对29种同时开花植物的访花偏好, 结果表明虽然传粉者的种类在年际变化明显, 但是不同植物的传粉者功能群的变化较小。特化的传粉者偏向于访问两侧对称的花, 而泛化的传粉者偏向于访问泛化的花。其结果表明, 虽然植物与传粉者的网络结构是嵌套的、不对称的, 传粉者的访问偏好仍支持了传粉者在花部特征中的选择作用。连续4

年对云南香格里拉高山植物园内所有开花植物与传粉者之间相互作用的网络研究表明, 开花植物与传粉者的种类在年际间变动较大, 但连接与传粉网络中的核心类群在年际间替换率低, 揭示了该群落保持相对稳定的原因(Fang & Huang, 2012)。

有关传粉网络的结构与动态的研究在我国才刚刚开始, 随着计算机技术的应用和网络分析的发展, 相信在不远的将来, 有关传粉网络的研究会取得更大的成果。

参考文献

- Alarcón R (2010) Congruence between visitation and pollen-transport networks in a California plant-pollinator community. *Oikos*, **119**, 35–44.
- Alarcón R, Waser NM, Ollerton J (2008) Year-to-year variation in the topology of a plant-pollinator interaction network. *Oikos*, **117**, 1796–1807.
- Albrecht M, Riesen M, Schmid B (2010) Plant-pollinator network assembly along the chronosequence of a glacier foreland. *Oikos*, **119**, 1610–1624.
- Allesina S, Pascual M (2008) Network structure, predator-prey modules, and stability in large food webs. *Theoretical Ecology*, **1**, 55–64.
- Armbruster WS (1986) Reproductive interactions between sympatric *Dalechampia* species: Are natural assemblages "random" or organized? *Ecology*, **67**, 522–533.
- Arroyo MTK, Primack R, Armesto J (1982) Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile. I. Pollination mechanisms and altitudinal variation. *American Journal of Botany*, **69**, 82–97.
- Baldock KCR, Memmott J, Ruiz-Guajardo JC, Roze D, Stone GN (2011) Daily temporal structure in African savanna flower visitation networks and consequences for network sampling. *Ecology*, **92**, 687–698.
- Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM (2003) The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **100**, 9383–9387.
- Bascompte J, Jordano P, Olesen JM (2006) Asymmetric co-evolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, **312**, 431–433.
- Basilio AM, Medan D, Torretta JP, Bartoloni NJ (2006) A year-long plant-pollinator network. *Austral Ecology*, **31**, 975–983.
- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, **6**, 9.
- Bosch J, González AMM, Rodrigo A, Navarro D (2009) Plant-pollinator networks: adding the pollinator's perspective. *Ecology Letters*, **12**, 409–419.
- Burkle L, Irwin R (2009) The importance of interannual variation and bottom-up nitrogen enrichment for plant-pollinator networks. *Oikos*, **118**, 1816–1829.

- Burkle L, 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.
- Burns KC (2006) A simple null model predicts fruit–frugivore interactions in a temperate rainforest. *Oikos*, **115**, 427–432.
- de Ruiter PC, Wolter V, Moore JC, Winemiller KO (2005) Food web ecology: playing Jenga and beyond. *Science*, **309**, 68–71.
- Devoto M, Bailey S, Memmott J (2010) The ‘night shift’: nocturnal pollen-transport networks in a boreal pine forest. *Ecological Entomology*, **36**, 25–35.
- Dorado J, Vázquez DP, Stevani EL, Chacoff NP (2011) Rareness and specialization in plant–pollinator networks. *Ecology*, **92**, 19–25.
- Du W (杜巍), Wang HX (王红侠), Wang XF (汪小凡) (2007) Insect visitors and their behaviors in the typical herbaceous plant communities of the Shennongjia Mountains. *Biodiversity Science* (生物多样性), **15**, 666–672. (in Chinese with English abstract)
- Dupont YL, Hansen DM, Olesen JM (2003) Structure of a plant–flower–visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. *Ecography*, **26**, 301–310.
- Dupont YL, Padrón B, Olesen JM, Petanidou T (2009) Spatio-temporal variation in the structure of pollination networks. *Oikos*, **118**, 1261–1269.
- Elberling H, Olesen M (1999) The structure of a high latitude plant–flower visitor system: the dominance of flies. *Ecography*, **22**, 314–323.
- Faegri K, van der Pijl L (1979) *The Principles of Pollination Ecology*, 3rd edn. Pergamon Press, Oxford.
- Fang Q, Huang SQ (2012) Relative stability of core groups in pollination networks in a biodiversity hotspot over four years. *PLoS ONE*, **7**, e32663.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD (2004) Pollination syndromes and floral specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **35**, 375–403.
- Forup ML, Memmott J (2005) The restoration of plant–pollinator interactions in Hay meadows. *Restoration Ecology*, **13**, 265–274.
- Forup ML, Henson KSE, Craze PG, Memmott J (2007) The restoration of ecological interactions: plant–pollinator networks on ancient and restored heathlands. *Journal of Applied Ecology*, **45**, 742–752.
- Fründ J, Linsenmair KE, Blüthgen N (2010) Pollinator diversity and specialization in relation to flower diversity. *Oikos*, **119**, 1581–1590.
- Gong YB, Huang SQ (2009) Floral symmetry: pollinator-mediated stabilizing selection on flower size in bilateral species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**, 4013–4020.
- Gong YB, Huang SQ (2011) Temporal stability of pollinator preference in an alpine plant community and its implications for the evolution of floral traits. *Oecologia*, **166**, 671–680.
- Gómez JM, Perfectti F, Jordano P (2011) The functional consequences of mutualistic network architecture. *PLoS ONE*, **6**, e16143.
- Grant V, Grant KA (1965) *Flower Pollination in the Phlox Family*. Columbia University Press, New York.
- Herrera CM (1988) Variation in mutualisms: the spatiotemporal mosaic of a pollinator assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society*, **35**, 95–125.
- Huang SQ (黄双全) (2007) Studies on plant–pollinator interaction and its significances. *Biodiversity Science* (生物多样性), **15**, 569–575. (in Chinese with English abstract)
- Huang SQ (黄双全), Guo YH (郭友好) (2000) New advances in pollination biology and the studies in China. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), **16**, 1441–1447. (in Chinese)
- 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.
- Lázaro A, Nielsen A, Totland Ø (2010) Factors related to the inter-annual variation in plants’ pollination generalization levels within a community. *Oikos*, **119**, 825–834.
- Llandres AL, De Mas E, Rodríguez-Gironés MA (2011) Response of pollinators to the tradeoff between resource acquisition and predator avoidance. *Oikos*, **121**, 687–696.
- Lopezaraiza-Mikel ME, Hayes RB, Whalley MR, Memmott J (2008) The impact of an alien plant on a native plant–pollinator network: an experimental approach. *Ecology Letters*, **10**, 539–550.
- Memmott J, Waser NM, Price MV (2004) Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**, 2605–2611.
- Moldenke AR, Lincon PG (1979) Pollination ecology in montane Colorado: a community analysis. *Phytologia*, **42**, 349–379.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P (2007) The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **104**, 19891–19896.
- Olesen JM, Bascompte J, Elberling H, Jordano P (2008) Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*, **89**, 1573–1582.
- Olesen JM, Jordano P (2002) Geographic patterns in plant–pollinator mutualistic networks. *Ecology*, **83**, 2416–2424.
- Padrón B, Traveset A, Biedenweg T, Díaz D, Nogales M, Olesen JM (2009) Impact of alien plant invaders on pollination networks in two Archipelagos. *PLoS ONE*, **4**, e6275.
- Petanidou T, Kallimanis AS, Tzanopoulos J, Sgardelis SP, Pantis JD (2008) Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology Letters*, **11**, 564–575.
- Philipp M, Böcher J, Siegmund HR, Nielsen LR (2006) Structure of a plant–pollinator network on a pahoehoe lava

- desert of the Galapagos Islands. *Ecography*, **29**, 531–540.
- Rezende EL, Lavabre JE, Guimarães PR, Jordano P, Bascompte J (2007) Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature*, **448**, 925–929.
- Robertson C (1928) *Flowers and Insects: Lists of Visitors of Four Hundred and Fifty-Three Flowers*. Carlinville, Illinois.
- Stang M, Klinkhamer PGL, van der Meijden E (2007) Asymmetric specialization and extinction risk in plant-flower visitor webs: a matter of morphology or abundance? *Oecologia*, **151**, 442–453.
- 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.
- Stogatz SH (2001) Exploring complex networks. *Nature*, **410**, 268–276.
- Vázquez DP, Aizen MA (2004) Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant–pollinator interaction. *Ecology*, **85**, 1251–1257.
- Vázquez DP, Blüthgen N, Cagnolo L, Chacoff NP (2009) Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, **103**, 1445–1457.
- Vázquez DP, Melián CJ, Williams NM, Blüthgen N, Krasnov BR, Poulin R (2007) Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos*, **116**, 1120–1127.
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, **77**, 1043–1060.
- Waser NM, Ollerton J (2006) *Plant–Pollinator Interactions: from Specialization to Generalization*. University of Chicago Press, Chicago.

(责任编辑: 张大勇 责任编辑: 时意专)