•研究报告•

西双版纳国家级自然保护区蚂蚁–树互作网络空间变异

王 剑^{1,2} 董乙义² 马丽滨³ 潘 勃² 马方舟⁴ 丁 晖⁴
胡亚萍⁴ 彭艳琼² 吴孝兵¹ 王 波^{2*}

1 (安徽师范大学生命科学学院, 安徽芜湖 241000)

2 (中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303)

3 (陕西师范大学生命科学学院, 西安 710119)

4 (环境保护部南京环境科学研究所, 南京 210042)

摘要: 网络分析(network analysis)可以同时分析群落中的物种多样性和种间关系, 为了解生态群落的稳定性机制提供了新的分析思路和方法。本研究从西双版纳国家级自然保护区的纳板河、勐仑和勐腊(补蚌)三个地点采集了树栖性蚂蚁及树木的种类和数量数据, 对蚂蚁–树组成的二分网络进行了分析, 探讨了3个采样点物种的多样性、网络指标以及群落指标之间的关系。我们采用零模型的方法比较了3个样点的标准化网络参数差异。结果表明: 蚂蚁和树木的物种数以及树的异质性指数(Shannon-Wiener多样性指数、Simpson多样性指数)都呈现出勐仑 > 纳板河 > 补蚌的趋势。树木–蚂蚁的灭绝曲线系数大小关系同样为勐仑 > 纳板河 > 补蚌, 灭绝曲线与树的物种数及异质性指数大小趋势一致, 而与蚂蚁的异质性指数并不吻合。根据Z值的绝对值来看, 网络参数(加权嵌套性、平均连接数、特化水平、模块化、连接度)与群落参数(灭绝曲线系数、生态位重叠)的大小趋势相同, 表现出勐仑 > 纳板河 > 补蚌的趋势。综上所述, 蚂蚁–树互作网络的稳定性(灭绝曲线系数)主要由树的数量和异质性指数决定。网络的加权嵌套性和网络中节点的平均连接数也能促进群落的稳定性。而在一个特化的(数值越大表示专性互作越多)和模块化(具有较多密切互作的节点单元)的网络中, 当低营养级物种灭绝时高营养级物种数量将迅速减少。

关键词: 蚂蚁–树二分网络; 嵌套性; 灭绝曲线; 生态位重叠; 网络特化水平

Spatial variation in ant–tree network organization in the Xishuangbanna National Nature Reserve

Jian Wang^{1,2}, Yiyi Dong², Libin Ma³, Bo Pan², Fangzhou Ma⁴, Hui Ding⁴, Yaping Hu⁴, Yanqiong Peng², Xiaobing Wu¹, Bo Wang^{2*}

1 College of Life Sciences, Anhui Normal University, Wuhu, Anhui 241000

2 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303

3 College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119

4 Research Center for Nature Conservation and Biodiversity of Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Ecology and Environment, Nanjing 210042

Abstract: Network analysis helps reveal the details of community organization by holistically assessing species diversity and the relationships contained therein. In this study, we collected arboreal ants from their host trees at three sites (Nabanhe, Menglun, and Bubeng) in the Xishuangbanna National Nature Reserve. Following computation of species diversity, network metrics, and community metrics, we compared the ant–tree bipartite networks between the three sample sites. Network metrics were evaluated using Z values standardized according to two different null models. Tree species composition differed across the three experimental sites, and the ant communities were correspondingly diverse. Ant and tree species number and

收稿日期: 2020-01-15; 接受日期: 2020-04-17

基金项目: 生态环境部南京环境科学研究所“重点外来入侵物种防控的调查与评估”项目(9-4-13-35-2)、云南省应用基础研究面上项目(2016FB050)和国家自然科学基金(31570418; 31770463)

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

the tree heterogeneity index (Shannon-Wiener diversity index, Simpson diversity index) were highest in Menglun, and lowest in Bubeng. Extinction slopes showed the same trends as the indices for ant and tree species number and tree heterogeneity, but did not display the same pattern as ant species heterogeneity. Evaluated parameters included: weighted nestedness metrics (WNODF), links per species, specialization, modularity, connectance, extinction slope exponent, and niche overlap. The absolute Z values of these parameters were highest in Menglun and lowest in Bubeng. In conclusion, tree species number and heterogeneity determine the ant-tree network stability, which is measured by extinction slope. WNODF and links per species are positively correlated with community stability. In specialized and modular networks, species populating higher trophic levels experience extinction events in direct correlation with those in lower trophic levels.

Key words: ant-tree bipartite network; nestedness; extinction slope; niche overlap; specialization

物种及其互作关系构成了复杂的生态网络 (ecological networks), 这样的网络呈现了群落的组成和作用方式, 是生态系统产出和服务的基础 (Proulx et al, 2005; Bascompte, 2007)。网络主要由节点(nodes)和连接(links)组成。在生态学领域, 节点可能是生物个体、种群、物种、种团、功能团、整个群落或整个网络, 而其互作表现为多种形式(Dunne et al, 2002), 其中互惠网络(mutualistic networks)和拮抗网络(antagonistic networks)代表了生态学文献中两类主要的网络类型(Hagen et al, 2012)。拮抗网络包括传统的食物网、宿主-寄生者网络以及寄主-病原(寄生者)网络。互惠网络包括植物-访花者(传粉者)、植物-食果者(种子散布者)网络以及植物-蚂蚁互惠网络。生态网络通常由一些结构相似的较小模块组合成更大的模块, 呈现出明显可辨的亚结构(Jørgensen, 2007; Bascompte, 2010)。例如, 食物网可以被分解成食物链, 食物链分解为三级营养关系, 最终分解为成对的种间互作。生态群落中不仅包括相互作用的物种, 物种间还存在着各种各样的互作关系。因此, 将生物群落看作生态网络的概念由来已久。近年来, 随着生态学数据量的增长, 能同时探讨物种及其关系的网络分析(network analysis)方法为生态网络的研究提供了有力的工具(Podani et al, 2014; Delmas et al, 2019), 可以使用一系列网络的测度指标(例如: 节点数、连接数量、网络大小等)以及基于随机重抽样的方法对不同的网络进行比较(Fath et al, 2007)。

在一个群落中不仅物种的组成和丰富度会随时空变化, 种间互作关系也会相应变化(Dáttilo et al, 2014)。时空中的干扰因素会传递到网络, 导致网络中种群密度以及连接强度的动态变化(Dáttilo et al,

2013; Anjos et al, 2019)。因此, 网络的结构及相关测度也随之变化(Olesen & Jordano, 2002; Blüthgen et al, 2006)。归纳起来, 主要有三个原因会导致网络的组成和结构的变化: (1)网络物种组成的变化(物种灭绝事件及由此导致的级联效应、生物入侵); (2)物种间相遇概率的改变导致的互作频率的变化; (3)协同进化过程和模式的改变(Tylianakis & Morris, 2017)。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。理解生态网络时空变异的生态和进化的原因对于解决群落结构和功能关系的基本理论及其应用都是至关重要的(Olesen & Jordano, 2002; Díaz-Castelazo et al, 2013)。虽然前述的一些研究比较了沿空间梯度的网络参数变异, 但是如何将网络结构的参数与生态系统的功能相联系是目前面临的关键问题(Tylianakis & Morris, 2017)。研究网络随时间和空间的变化, 能进一步明确网络的动态变化机理, 对网络响应环境变化的结果做出更加合理、准确地预测。

蚂蚁-植物互作是最具有时间和空间变异性的互作类型(Dáttilo et al, 2013, 2014)。植物为蚂蚁提供食物资源(例如: 花外蜜腺), 蚂蚁能捕食植食性动物, 为植物提供防御(Heil & McKey, 2003)。蚂蚁和植物之间的互作涉及多个方面, 既可能导致正的种间互作, 例如: 蚂蚁捕食植食昆虫为植物提供防御(Wang et al, 2018), 也可能造成负的种间互作, 例如: 蚂蚁捕食、干扰传粉者影响植物的授粉(González et al, 2013; Barônio & Del-Claro, 2018)。然而, 多种因素都能改变蚂蚁-植物的互作网络。直接因素包括: 群落中蚂蚁或植物物种组成的变化(人为干扰导致的物种灭绝、生物入侵), 蚂蚁、植物多度的变化, 植物为蚂蚁提供的资源(包括花蜜、栖息场所)

的质量和数量变化, 以及与蚂蚁互利共生的其他昆虫(主要是同翅目产蜜昆虫)的种类及丰富度变化(Dáttilo et al, 2013; Santos et al, 2014; Câmara et al, 2018; Anjos et al, 2019)。非生物因素主要是气候因子(如: 太阳辐射、大气环流、地理因子)及其交互作用, 能间接地影响蚂蚁和植物的物种分布、多度以及种间的协同进化过程, 由此导致互作网络较大的结构改变。

在热带地区, 植物种类丰富, 蚂蚁也高度多样化, 形成了丰富的蚂蚁-植物互作关系(Wang et al, 2014, 2019), 产生了复杂的蚂蚁-植物生态网络。西双版纳是亚洲热带雨林分部的北缘, 其植物区系具有明显的热带边缘性质(朱华等, 2001), 该地区具有丰富的蚂蚁种类, 蚂蚁的多样性受海拔、气温以及人为干扰的强烈影响(李文琼等, 2016; 黄钊等, 2019)。西双版纳的蚂蚁与印度、缅甸以及我国华南的区系关系较近, 而与中南半岛较远, 同时有特有种存在(徐正会, 1999)。鉴于西双版纳特殊的气候条件、复杂的地形以及丰富的蚂蚁和植物种类, 我们预计该地区植物-蚂蚁互作网络特征会随着地理空间的改变呈现出较大的差异。本文将物种多样性与种间关系相结合, 以西双版纳地区的蚂蚁-树木互惠网络为对象, 比较了西双版纳地区蚂蚁-树木互作网络特征的地理变异。主要集中于以下科学问题: 随着地理分布的不同, (1)蚂蚁物种多样性呈现出怎样的特点? (2)蚂蚁-植物互作网络特征表现出什么样的特点? (3)多样性指标与网络指标是否呈现出类似的变化趋势?

1 材料与方法

1.1 研究样地

采样点共有3个: (1)位于云南省西双版纳傣族自治州境内的纳板河流域国家级自然保护区的“纳板河热带山地雨林 20 ha 监测样地”(22°14' N, 100°36' E, 海拔1,030 m)。(2)西双版纳国家级自然保护区勐仑子保护区的中国科学院西双版纳热带植物园(21°55' N, 101°15' E, 海拔541 m, 1,125 ha), 热带季节雨林植被类型。(3)西双版纳国家级自然保护区勐腊子保护区的“西双版纳生态站补蚌 20 ha 样地”(21°36' N, 101°35' E, 海拔673 m), 热带季节雨林植被类型(朱华, 2007, 2011)。3个采样点均为热带季风气候, 一年内可分为干热季(3-5月)、雨季(6-10

月)和雾凉季(11月至翌年3月)(Cao et al, 2006)。本研究采样时间为2018年和2019年的3-5月, 该时期昆虫比较活跃, 降雨少, 适宜开展野外采集。

1.2 蚂蚁的采样

为了得到比较确定的蚂蚁-树种间互作关系。我们在采样时主要考虑以下两点: (1)避免采集同一巢蚂蚁。因为如果一棵树上有蚂蚁筑巢和取食, 附近的树上有同种蚂蚁活动的可能性很大, 但是并不代表它们之间是一种确定的联系。(2)选择胸径较大的植株。如果植株太小, 可能仅仅是地表生活的蚂蚁偶尔在上面搜寻食物, 不代表一种确定的关系。

具体的采样方法是: 在每个采样点沿固定样线选择有蚂蚁活动、胸径大于10 cm的树木约60棵, 每棵树间隔大于20 m (这样的间隔距离保证了所采集的同种蚂蚁来自不同蚁巢), 根据地形每条样线采集树木约20棵。基于这样的采样设计, 采样树木在采样点内接近均匀散布。其中, 纳板河采样点设置3条样线, 勐仑采样点4条样线, 补蚌采样点2条样线。采集时使用镊子捕捉树干上1 m左右高度活动的蚂蚁, 每次采集10 min, 每棵树采集1次。

捕捉到的蚂蚁迅速置入装有30 mL 75%乙醇的离心管(50 mL)中。陕西师范大学马丽滨副教授进行了蚂蚁的鉴定及计数。在树木个体有标记的补蚌、勐仑采样点, 根据标记来记录树种名称; 在没有树木种名标记的纳板河采样点, 对树木进行标记, 采集叶片带回室内进行鉴定。采集到的蚂蚁以树木为采样单位进行分类、计数。

1.3 数据分析

1.3.1 树栖蚂蚁的 α 多样性

首先, 对每个采样点进行了采样量-物种数曲线分析; 然后, 统计汇总每个采样点蚂蚁和植物的种类和数量; 最后, 计算 α 多样性(Krebs, 1999)。我们从物种丰富度(species richness)、异质性(heterogeneity)和均匀度(evenness)三方面计算了群落的 α 多样性, 具体指标采用物种数量(the number of species, S)、Shannon-Wiener多样性指数(H')、Simpson多样性指数(D_1)、Simpson均匀度指数(E)和Pielou均匀度指数(J)(Krebs, 1999; Oksanen et al, 2019), 计算公式如下:

$$H' = -\sum_{i=1}^S (p_i)(\log_2 p_i) \quad (1)$$

$$D_1 = 1 - \sum p_i^2 \quad (2)$$

$$E = \frac{1 / \sum p_i^2}{S} \quad (3)$$

$$J = \frac{H'}{\ln S} \quad (4)$$

式中, $p_i = N_i/N$, N 为群落中所有物种总数, N_i 为第*i*种的个体数。 p_i 表示第*i*种的个体数占群落中所有个体数的比例。

使用非度量多维标度分析(non-metric multiple dimensional analysis, NMDS)对3个采样点蚂蚁的组成在二维空间进行呈现。使用相似性分析(analysis of similarity, ANOSIM)对3个采样点的蚂蚁种类和组成进行比较。NMDS是对多维(多物种)数据进行降维可视化的方法,通过该方法我们可以将由多物种组成的多维数据转换为二维平面上的距离,从而可以直观地看到各个采样树的蚂蚁种类在二维空间的差别。而对多维数据之间的差异进行统计推断需要使用ANOSIM,根据ANOSIM的结果我们可以得到统计检验量及其概率,并对各采样点间蚂蚁种类是否有差异做出统计推断。以上分析使用了R软件的vegan程序包(Oksanen et al, 2019)。

1.3.2 蚂蚁-植物互作网络分析

利用bipartite包绘制蚂蚁-植物互作的二分网络

图(Dormann et al, 2009),并对每个采样点的网络结构进行描述。指标分成两部分(Box 1),一部分是网络描述性指标,包括:连接度(connectance)、网络的特化水平(specialization)、加权嵌套性(weighted nestedness metric based on overlap and decreasing fill, WNODF)、模块性(modularity)。第二部分是群落生态学的特有指标,包括:平均连接数(links per species)、生态位重叠(niche overlap)和灭绝曲线(extinction slope)。由于同一采样点,对同一种植物可能会有多个个体的采样,因此我们对同一种植物上的蚂蚁种类进行了汇总加和,转化成蚂蚁-植物互作矩阵,矩阵中行代表采样的植物,列代表蚂蚁,每个单元格中的数字代表在某种植物上采集到的蚂蚁数量,这个数量用于衡量互作强度。

我们采用零模型方法比较了观测到的矩阵与随机矩阵计算得到的网络参数(Box 1)的区别。零模型采用Patefield提出的算法(对应于bipartite包的nullmodel函数的r2dtable方法)生成了999个随机重排的矩阵(Patefield, 1981)。该算法根据已有的定量矩阵,在保持行和列的和不变的前提下,对单元格进行随机填充,生成新的随机矩阵。我们还采用了“vaznull”的方法生成随机矩阵,该方法不仅限制了行、列的总和不变,而且限制了互作对象的关系。

Box 1 网络测度指标术语表

网络指标 Network metrics	描述 Description
平均连接数 Links per species	每个物种的平均连接数,用连接数之和除以物种数之和表示。
连接度 Connectance	连接的总数除以可能的连接数,取值在0-1之间,数值越大表明网络中互作关系越多。
网络的特化水平 Specialization (H_2')	描述了二分网络互作的特化程度。取值在0-1之间,0代表完全泛化的互作,1代表完全特化的互作。
加权嵌套性 Weighted NODF	在二分网络中,嵌套性是对网络中节点的互作结构的描述。在一个完美嵌套的二分网络中,那些互作对象较少的节点的互作对象是互作对象较多的节点的互作对象的子集。NODF是嵌套结构的一种测度。它是一致性更强、更好的嵌套性测量指标。值越高代表嵌套性越强。
模块性 Modularity	模块性是一个系统特性,测量了网络中密集连接的单元可被分为若干群落或聚类单元的程度,在这些群落或聚类单元内节点之间的连接要多于群落间节点的连接。此处的模块性采用了Newman的模块性测量指标Q。模块性的取值可能是负值也可能是正值,正值代表网络中存在模块结构。
生态位重叠 Niche overlap	同一水平物种间的平均互作模式相似性,采用“horn”距离,取值趋近于0表示没有共用的生态位,1表示完全的生态位重叠。本文中的生态位重叠指蚂蚁的生态位重叠。
灭绝曲线 Extinction slope	计算从一个水平(树木)移除一个物种后另一个水平(蚂蚁)物种互作对象变为0的个数。该函数通常为双曲线函数,因此用该函数来拟合。本文采用的算法中仅拟合了 $y = 1 - x^a$ 类型的函数,该函数仅有一个参数a,代表灭绝的敏感性。a的绝对值越小灭绝越是逐渐的,说明起始网络中存在较多特定互作,当低营养级的物种灭绝后,高营养级也会相应地有物种灭绝。a的绝对值越大,灭绝曲线保持在较高位置,随着低营养级灭绝物种数的增加突然下降,说明起始的网络中存在冗余的互作关系,保证了高营养级物种在一定程度上不受低营养级物种灭绝的影响。灭绝曲线数值代表参数a的估计值。本文中的灭绝曲线中的物种灭绝顺序按照每种植物上蚂蚁物种丰富度的大小,从丰富度最小的开始,计算每去掉一种植物后蚂蚁物种数量的变化。

为了比较观测数据的网络参数与随机矩阵的网络参数是否是统计上显著的, 我们计算了得到的 999 个随机矩阵的所有参数, 每个参数形成一个参数的分布。根据观测矩阵参数在该参数分布中的位置估计了 P 值, P 值代表与观测到的网络参数相比, 零模型得到的网络参数大于或小于观测值的频率。该频率用于近似比观测值分布更偏的零模型参数的概率。

为了对不同采样点的网络参数进行比较, 我们根据零模型计算得到的参数总体, 对观察值进行标准分数(Z -score)转化, 比较了标准化后的 Z 值(Ramos-Jiliberto et al, 2010; Sebastián-González et al, 2015)。

所有分析在 R 3.6.3 (R Development Core Team, 2020) 中完成, 绘图使用了 ggplot2 程序包(Wickham, 2016)。

2 结果

2.1 树栖蚂蚁及树木的 α 多样性

在 3 个采样点的 102 种植物上共收集到了 78 种蚂蚁。其中纳板河自然保护区在 33 种树(53 棵)上采集到 24 种蚂蚁, 勐仑采样点在 53 种树(87 棵)上采集到 58 种蚂蚁, 补蚌采样点在 24 种树(39 棵)上采集到 20 种蚂蚁。采样量与物种数曲线显示, 当采样树数量相同时, 勐仑的蚂蚁物种数高于纳板河和补蚌(图 1)。补蚌采样点物种数最低($S = 20$), 但异质性($H' = 2.26$, $D = 0.85$)和均匀度($J = 0.76$)均高于勐仑和纳板河。勐仑采样点的物种数最多(58), 但其均匀度最低($E = 0.024$, $J = 0.48$)。总体来看, 物种数的变化趋势是勐仑 > 纳板河 > 补蚌; 异质性指数(H' 和 D)呈现补蚌 > 勐仑 > 纳板河的趋势; 而均匀度指数(E 和 J)大小关系并不一致(表 1)。

植物的物种数在 3 个采样点的变化与蚂蚁物种数表现出相同的模式。我们列出了每个采样点采样量最多的 5 种树及其数量。纳板河采样点分别是: 西南木荷(*Schima wallichii*, $n = 5$), 木瓜榕(*Ficus auriculata*, $n = 5$), 橡胶树(*Hevea brasiliensis*, $n = 4$), 余甘子(*Phyllanthus emblica*, $n = 2$), 楝(*Melia azedarach*, $n = 2$)。勐仑采样点分别是: 橡胶树($n = 7$), 榕树(*Ficus microcarpa*, $n = 6$), 破布叶(*Microcos paniculata*, $n = 4$), 聚果榕(*Ficus racemosa*, $n = 4$), 云南石梓(*Gmelina arborea*, $n = 3$)。补蚌采样点分别是: 假海桐(*Pittosporopsis kerrii*, $n = 8$), 望天树(*Parashorea chinensis*, $n = 4$), 木奶果(*Baccaurea ramiflora*, $n = 3$), 披针叶楠(*Phoebe lanceolata*, $n = 2$), 溪桫(*Chisocheton cumingianus*, $n = 2$)。3 个采样点树种差异非常大, 纳板河和补蚌没有采集到相同的树种, 只有勐仑具有与纳板河和补蚌相同的树种。树的异质性(H' , D)表现为, 勐仑 > 纳板河 >

图1 3个采样点(勐仑、纳板河和补蚌)的采样树数-蚂蚁物种数曲线
Fig. 1 Sample trees and ant species curve of Nabanhe, Menglun, and Bubeng in Xishuangbanna

表1 纳板河、勐仑和补蚌蚂蚁群落多样性指数
Table 1 Species diversity indices of Nabanhe, Menglun, and Bubeng

样点 Sample sites		物种数 Species richness (S)	Shannon-Wiener 异质性 Shannon- Wiener heterogeneity (H')	Simpson异质性 Simpson heterogeneity (D)	Simpson均匀度 Simpson evenness (E)	Pielou均匀度 Pielou evenness (J)
蚂蚁 Ant	纳板河 Nabanhe	24	1.77	0.69	0.061	0.56
	勐仑 Menglun	58	1.94	0.72	0.024	0.48
	补蚌 Bubeng	20	2.26	0.85	0.059	0.76
树 Tree	纳板河 Nabanhe	33	3.32	0.96	0.032	0.95
	勐仑 Menglun	53	3.97	0.98	0.019	0.94
	补蚌 Bubeng	24	2.94	0.92	0.043	0.91

图2 纳板河、勐仑和补蚌3个采样点蚂蚁种类的NMDS分析。1个数据点代表在1棵树上的1个采样。点线和空心三角代表纳板河；实线和实心圆点代表勐仑；虚线和空心正方形代表补蚌。

Fig. 2 The NMDS analysis of ant species composition in Nabanhe, Menglun, and Bubeng. Each symbol represents a sample tree. Dotted line and triangles represent Nabanhe; solid line and solid circles represent Menglun; dashed line and squares represent Bubeng.

补蚌；均匀度(E, J)的大小趋势并不一致。

我们对3个采样点的蚂蚁种类在二维空间的距离使用NMDS方法进行了呈现(图2)。3个地点的蚂蚁种类和数量组成具有明显的差异(ANOSIM, $R = 0.21$, $P < 0.01$)。

2.2 蚂蚁-植物互作网络分析

蚂蚁-植物互作二分网络分析结果见图3(蚂蚁和树的名称以及对应的编号见附录1)。纳板河保护区多度最大的蚂蚁是亮胸举腹蚁(*Crematogaster egidyi*, N_ant23), 在11种树上活动, 其次是黄猄蚁(*Oecophylla smaragdina*, N_ant1), 在8种树上发现其活动。我们在橡胶树(N_tree18)上发现了细足捷蚁(*Anoplolepis longipes*, N_ant10)的活动(图3A)。勐仑保护区多度最大的是黄猄蚁(M_ant32), 在33种树上发现其活动, 其次是细足捷蚁(M_ant1), 在18种树上发现其活动(图3B)。补蚌采样点数量最多的是黄猄蚁(B_ant13), 在5种树上采集到, 其次是史氏盘腹蚁(*Aphaenogaster smythiesii*, B_ant3), 在8种树上发现其活动(图3C)。

灭绝曲线的形状由参数 a 决定, 可以看到, 勐仑($a = 37.99$)蚂蚁比例随植物的灭绝减少最慢, 纳板河($a = 8.09$)处于中间位置, 而补蚌(4.29)是灭绝最快的(图4)。灭绝曲线的变化趋势与物种数和异质性的变化趋势是一致的。

我们比较了纳板河、勐仑和补蚌3个采样点的原始网络参数和群落参数(图5A), 所有参数采用

r2dtable方法时, 相对于零模型的参数都是统计上极显著的($P < 0.001$)(图5B)。而当采用vaznull的方法时, 补蚌的生态位重叠、加权嵌套性和平均连接数是不显著的(图5C)。根据原始的参数来看, 加权嵌套性和平均连接数的大小趋势一致, 表现为勐仑 > 纳板河 > 补蚌, 这一变化趋势与灭绝曲线以及异质性指数的大小趋势是一致的。特化水平和模块性表现为相反的趋势, 即补蚌 > 勐仑 > 纳板河。根据Z值的比较来看, 灭绝曲线系数、加权嵌套性、平均连接数、生态位重叠以及连接度(此处仅指模型1的连接度)的大小趋势在两个零模型中都是完全一致, 这些参数都是负值, 而且其绝对值大小为勐仑 > 纳板河 > 补蚌。网络特化水平和模块性都是正值, 表现出勐仑 > 纳板河 > 补蚌的趋势, 而且两个零模型的结果是一致的。

3 讨论

本研究结果表明, 随着采集的树种数量的增加, 蚂蚁的种类也呈增加的趋势。3个采样点的树木组成各不相同, 蚂蚁群落也存在明显的差别。蚂蚁的异质性指数变化趋势是补蚌 > 勐仑 > 纳板河, 与树的异质性指标(勐仑 > 纳板河 > 补蚌)趋势不同。而两个均匀度指标对于蚂蚁和树木来说在3个采样点的变化趋势并不一致。树木-蚂蚁的灭绝曲线系数大小关系是勐仑 > 纳板河 > 补蚌, 与树木的物种数及异质性指数大小趋势一致, 反映出蚂蚁的数量其实就是由其所栖息的树木异质性决定的, 而与蚂蚁本身的异质性指数并不吻合。如果将灭绝曲线的系数作为群落稳定性的度量指标, 那么网络指标中的加权嵌套性和平均连接数与网络稳定性的大小趋势一致, 而特化水平与模块性与稳定性相反。根据Z值的绝对值来看, 网络参数(加权嵌套性、平均连接数、特化水平、模块性、连接度)与群落参数(灭绝曲线系数、生态位重叠)的大小趋势完全一致, 均表现出勐仑 > 纳板河 > 补蚌的趋势, 说明网络指标可以作为群落稳定性的度量标准。综上所述, 蚂蚁-植物互作网络的稳定性(灭绝曲线系数)主要由植物的数量和异质性指数决定, 网络的加权嵌套性和网络中节点的平均连接数也能促进群落的稳定性, 而在一个特化的(数值越大表示专性互作越多)和模块化(具有较多密切互作的节点单元)的网络中, 当低营养级物种灭绝时高营养级物种数量

图3 西双版纳3个采样点的蚂蚁-植物互作关系的二分网络呈现。每个网络上为蚂蚁物种,下方为植物物种。长方形宽度与寄主植物相互作用次数成正比,线的宽度表示蚂蚁与寄主植物相互作用的频率。蚂蚁和树的名称以及对应的编号见附录1。
Fig. 3 Ant-plant bipartite networks in Xishuangbanna. For each network, upper bars represent ant species, and lower bars represent host plant species. Rectangle width is proportional to the number of interactions of each ant species and host plants; the line width represents the frequency of interactions between each interacting species pair. Appendix 1 shows ant and tree name list and code in the bipartite networks.

图4 西双版纳3个采样点纳板河、勐仑和补蚌的物种灭绝曲线。图中的正方形(勐仑)、圆形(纳板河)、三角形(补蚌)表示按照每种植物上蚂蚁物种丰富度的大小,从丰富度最小的开始,计算每去掉1种植物后(累积删除数除以植物总数,取值从植物总数的倒数到1,即为灭绝曲线的自变量 x)蚂蚁物种数量的相对剩余数(剩余的蚂蚁物种数除以蚂蚁总数,即为灭绝曲线拟合的因变量 y)。灭绝曲线拟合一个 $y = 1 - x^a$ 类型的函数,不同的线代表3个样点的拟合曲线。

Fig. 4 Species extinction slopes of Nabanhe, Menglun, and Bubeng in Xishuangbanna. In this figure, the sequence of the extinction is from the least abundant ant to the most abundant ant in the trees. The extinction function calculate the relative alive ant species number (the ratio of alive ant species number relative to total ant species number is response variable) when remove tree species one by one (the ratio of removed tree species number relative to total tree species number is explanatory variable). The extinction slopes fitted a function of type $y = 1 - x^a$. Lines in the figure represent the smooth lines of the three sites.

将迅速减少。

3.1 采样方法及其局限

Ribas等(2003)对巴西热带稀树草原植被中蚂蚁-树物种互作网络的研究表明蚂蚁的物种多样性直接由树木的多样性决定。在本研究的3个采样点中,勐仑的树种最多,发现的蚂蚁种类也最多。其他2个采样点树种较少,采样得到的蚂蚁种类也较少。如果我们将树木当作特定的生境来看待,树种的多样性对应于蚂蚁可利用生境的多样性,那么勐仑地区丰富的蚂蚁种类便不难理解。本研究的物种数-采样量曲线未能达到平台期,这样的结果与我们对树木的筛选有关。我们只选择了胸径大于10 cm的树木,而且树木间隔要大于20 m,造成了大量的树木未被采样。因此,可能的情况是,采样点内存在着大量的蚂蚁物种,但是在树上活动的只是其中

图5 3个采样点(勐仑、纳板河、补蚌)蚂蚁-树二分网络测量指标及标准化指标的比较。A: 3个采样点网络参数观测值; B: 根据零模型1 (r2dtable法)计算得到的参数进行了Z值转换后的标准化值; C: 根据零模型2 (vaznull)计算得到的参数进行Z值转换后的标准化值。NA表示该指标无意义(因为vaznull方法下随机生成的网络连接度被限定为相同,因此计算Z值时分母为0)。10x指对参数进行了10倍放大,以较好地表现标准化参数的大小关系。两个零模型均基于蚂蚁-植物互作矩阵生成999个随机矩阵,计算每个矩阵的参数而得到一个分布,根据此分布推断分布中的值大于或小于观测值的概率。无上标的条图其 P 值都 < 0.001 ; * $P < 0.05$; NS表示该参数与零模型相比不显著($P > 0.05$)。

Fig. 5 The observed metrics and standard metrics of ant-tree bipartite networks of Menglun, Nabanhe, and Bubeng. A, Observed network metrics; B, Standard Z-score of metrics based on the distribution of values generated by the null model 1 (r2dtable method); C, Standard Z-score of metrics based on the distribution of values generated by null model 2 (vaznull method). NA indicate that the value is not available. 10x means ten times amplification of the value to better reveal their relationships. We use two null models, each has 999 resamples, to calculate the network metrics, and then get a metrics distribution. We calculate the frequencies of the values that is bigger or smaller than the observed network metrics in the distribution. The frequency is approximation of the probability (P value). Bars without labels are all $P < 0.001$; * represent $P < 0.05$; NS represent not significant.

的一小部分。而我们的采样在树的基部, 采样过程中很可能既包括了与树木紧密互作的蚂蚁, 也包括了一部分关系并不紧密的蚂蚁, 它们仅仅是偶尔到树上活动, 最终造成了物种-采样量曲线未达到平台期。但是, 因为我们对采样点内的树木进行了均匀采样, 因此采样是有一定代表性的。从采样方法的角度来看, 人工手动采样存在着缺陷, 采用诱捕的方法(用多种饵料诱捕, 如: 糖、肉类食饵)可能更为充分。此外, 树冠上存在着种类丰富而数量巨大的蚂蚁类群, 它们依赖植物的花外蜜腺和同翅目昆虫分泌的蜜露为食(Blüthgen et al, 2000), 与树木之间的关系更加紧密而稳定。如果能在较高的树冠进行诱捕采样, 相信能采集到更丰富多样的蚂蚁种类, 也有助于进一步解析蚂蚁-树之间的互作网络。

3.2 蚂蚁多样性及影响因素

蚂蚁的多样性也可能与采样点的特殊地形有关。勐仑的采样主要在版纳植物园完成, 地形较为平坦开阔, 光照充足, 更适合蚂蚁的觅食和繁殖, 蚂蚁多样性高, 而纳板河和补蚌采样点都是山地, 地表植被覆盖度大, 落叶层厚, 这样的地形特征不利于蚂蚁的种群扩张, 因此蚂蚁的数量和种类都较少。李文琼等(2016)对喜马拉雅山珠峰段的蚂蚁进行采样发现, 坡向和海拔对蚂蚁群落分化具有重要影响, 北坡和山间谷地蚂蚁的物种数和多度低, 南坡物种数和多度均较高。他们的研究还发现, 物种数量、个体密度以及多样性指数总体随海拔升高而降低。本研究中3个采样点的海拔变化趋势为纳板河 > 补蚌 > 勐仑, 海拔最低的勐仑拥有最高的物种数。该结果部分地印证了李文琼等(2016)的研究结论, 但是由于采样点只有3个, 而且补蚌和纳板河海拔和物种数差异都不大, 因此无法得出确切的推断。后续研究可增加采样点数量, 适当拉开海拔梯度, 控制采样点的坡向、降雨等影响因素或许能得到更加清晰的结论。但是, 总体来说蚂蚁的多样性是受到非生物环境因素和其所面临的生物因素(栖息地、食物、天敌等)共同影响的, 我们仍然需要在一个物种互作网络框架之下来讨论才更有意义。

蚂蚁是处于高营养级的类群, 必须以其其他生物为食。蚂蚁的食性复杂, 可分为动物类食物(包括各种动物的尸体及残骸)、植物性食物(包括植物的种子及块茎根)、蜜露(植物或昆虫分泌的含糖蜜露)、真菌(有些蚂蚁能以树叶培养真菌为食)(吴坚和王

常禄, 1995)。树上栖息的蚂蚁主要以同翅目蜜露、树木产生的蜜露、花蜜、果实以及昆虫为食。有些蚂蚁可以在树上筑巢, 例如黄猢蚁用树叶在树上筑巢, 但是也会沿着树干到地面搜寻食物。有些蚂蚁, 例如游举腹蚁(*Crematogaster vagula*), 会在树木的缝隙或枯树干中筑巢, 以树木产生的蜜露或昆虫为食, 因此, 它们的种类和分布必然受到与其直接作用的其他营养级物种以及非生物因子的多重影响。对于树栖性蚂蚁来说, 其所栖息的树木能为他们提供生存、繁衍场所以及食物供应, 树对于蚂蚁来说是至关重要的(Ribas et al, 2003)。

细足捷蚁在多个地区被列为外来入侵种(Wetterer, 2005)。我们在勐仑地区发现了较多的细足捷蚁, 它们常常在柚子树上活动, 而且其活动范围有逐渐扩大的趋势。细足捷蚁个体数量大, 行动迅速, 有它们生活的区域其他蚂蚁数量极少, 我们甚至发现它们能竞争取代黄猢蚁。在纳板河自然保护区, 我们也发现了细足捷蚁在橡胶树上的活动。我们推测, 细足捷蚁的扩张可能和经济作物的栽培和引种有关。因此, 后续工作可重点关注在苗木引种过程中的检验、检疫工作, 防止在苗木引种中随根部土壤扩散的蚁巢。

3.3 蚂蚁-树二分网络稳定性

我们采用了灭绝曲线作为群落稳定性的衡量指标。勐仑蚂蚁群落多样性高, 加权嵌套性高, 导致其灭绝曲线参数更大, 说明当树木消失时, 栖息在树上的蚂蚁更不容易灭绝, 它们仍然有可替代的树木作为栖息地。补蚌的蚂蚁-树二分网络特化水平最高, 表明网络中拥有较多的专性互作关系, 树木的缺失将导致与其专性互作的蚂蚁失去栖息场所而面临灭绝的危险, 其网络灭绝曲线较低的系数以及较低的加权嵌套性也支持这种推测。3个采样点蚂蚁的生态位重叠指数都不高, 暗示着蚂蚁种间可能存在极强的生态位竞争。对蚂蚁来说, 在同一棵树上取食对象的高度同质化可能会导致强烈的种间竞争。蚂蚁是社会性昆虫, 它们可以召集同巢的个体共同收集食物, 保护领地(Hölldobler & Lumsden, 1980)。蚂蚁同种或异种之间存在着激烈的对于栖息地、食物的竞争, 常常发生惨烈的互相攻击行为(Whitehouse & Jaffe, 1996), 其后果常常是胜利的一方取代失败的一方独占生态位。这种社会化的合作行为以及领域保护行为可能是导致树栖

性蚂蚁生态位重叠较低的主要原因。当然,这一结果也可能与我们的采样方式有关,因为所有的采样都是在树木的特定高度,如果我们对树木进行不同高度的垂直采样可能会得到不一样的结果。但是,如果以不同的高度作为区分因素来进行比较的话,可能在不同高度得到较低的生态位重叠指数,因为,对树栖性蚂蚁来说,可能存在着在树木不同高度的生态位分化。Olesen和Jordano (2002)基于传粉者互作网络的分析结果表明:(1)观测到的互作数量是网络大小的线性函数,两者呈对数正相关;(2)网络的连接度(观测到的连接除以总的可能连接),随着物种丰富度呈指数降低。我们的结果也表明,随着采样点中物种数的增加连接数也增加。本研究中不同采样点的连接度也随着物种数的增加而减少,但是由于采样点只有3个,我们无法做出具体的参数的推断。我们计划在西双版纳地区更多的样点进行采集,随着采样点的增加,将可能得到蚂蚁、树的多样性以及蚂蚁-树二分网络指标的连续分布的数据。我们预计,在不同的采样点,基于树木种类和数量的相似性矩阵和基于蚂蚁的种类和数量的相似性矩阵可能呈现正相关的关系。如果该假设为真的话,将能更好地支持我们的观点。

3.4 不同采样点蚂蚁-树网络的比较

由于原始网络的参数与网络的大小、连接度都是相关的,因此直接用于网络之间的比较可能造成结论的偏差。因此,我们在对不同的网络进行比较时采用了经零模型随机网络参数标准化的Z值(Pellissier et al, 2018)。Z值对观测网络的参数根据随机生成网络(零模型法)的平均值以及标准差进行了标准化,是更能反映网络参数相对水平的指标,因此比直接比较原始网络参数要更加合理。但是,Z值仅仅是一种相对度量,因为:(1)产生随机网络的方法多样,而每一种方法由于采取的随机化策略不同会产生与观测网络相差较大的随机化网络数据。因此,计算得到的Z值也完全不同。(2)不同的零模型方法计算得到的标准化Z值也存在不一致的地方。因此,本研究中我们采用了两种方法计算Z值进行互相印证的比较,可以看到Z值大小顺序是相同的(图5)。另外,对于每一个采样点来说,物种数量以及物种多度的差异是客观存在的,物种数量和物种多度与网络参数之间是否存在某种函数关系仍然不清楚。总之,如何对不同的网络参数进行比较是

值得深入探讨的问题。一个可能的思路是,如果我们能够阐明网络整体测量指标(如:嵌套性、模块化、连接度等)与网络的基本特性(大小、度分布)之间的关系,可以使用基本特性作为标准化的条件来对整体测量指标进行标准化转换,那样会得到更加令人信服结论。

3.5 展望

保护区生境的片断化导致植物种类减少,树栖蚂蚁丧失了特定的宿主,多样性降低(徐正会等, 1999)。本研究结果表明,一些蚂蚁与树木形成了比较专一的互作关系,树木为蚂蚁提供了特殊的筑巢场所或者食物。因此,对于蚂蚁的保护应以保护其生境为前提,避免生境片断化和栖息场所的丧失。

植物为动物提供了基本的生存场所、食物、栖息地。我们的研究表明,树栖蚂蚁的多样性随着保护区内树木多样性的增加而增加,暗示了两者间可能存在着正相关关系。但是在更大的尺度上,人为干扰、纬度、进化历史都会影响蚂蚁物种多样性(Rezende et al, 2007; Rafferty & Ives, 2013),后续的研究需要综合考虑各方面的因素,增加采样量,优化采样策略,将新的分析方法应用到网络分析中(Ribas et al, 2003),相信能揭示群落物种组织及其机理的更多细节。

致谢: 感谢西双版纳国家级自然保护区管理局和云南西双版纳森林生态系统国家野外科学观测研究站在野外采集中提供的支持及数据共享。

参考文献

- Anjos DV, Luna P, Borges CCR, Dáttilo W, Del-Claro K (2019) Structural changes over time in individual-based networks involving a harvester ant, seeds, and invertebrates. *Ecological Entomology*, 44, 753–761.
- Barônio GJ, Del-Claro K (2018) Increase in ant density promotes dual effects on bee behaviour and plant reproductive performance. *Arthropod-Plant Interactions*, 12, 201–213.
- Bascompte J (2007) Networks in ecology. *Basic and Applied Ecology*, 8, 485–490.
- Bascompte J (2010) Structure and dynamics of ecological networks. *Science*, 329, 765–766.
- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, 6, 9.
- Blüthgen N, Verhaagh M, Goitía W, Jaffé K, Morawetz W, Barthlott W (2000) How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: The key role of extrafloral

- nectaries and homopteran honeydew. *Oecologia*, 125, 229–240.
- Câmara T, Leal IR, Blüthgen N, Oliveira FMP, Queiroz R, Arnan X (2018) Effects of chronic anthropogenic disturbance and rainfall on the specialization of ant-plant mutualistic networks in the Caatinga, a Brazilian dry forest. *Journal of Animal Ecology*, 87, 1022–1033.
- Cao M, Zou X, Warren M, Zhu H (2006) Tropical forests of Xishuangbanna, China. *Biotropica*, 38, 306–309.
- Dáttilo W, Guimarães PR Jr, Izzo TJ (2013) Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. *Oikos*, 122, 1643–1648.
- Dáttilo W, Marquitti FMD, Guimarães PR Jr, Izzo TJ (2014) The structure of ant-plant ecological networks: Is abundance enough? *Ecology*, 95, 475–485.
- Delmas E, Besson M, Brice MH, Burkle LA, Dalla Riva GV, Fortin MJ, Gravel D, Guimarães PR Jr, Hembry DH, Newman EA, Olesen JM, Pires MM, Yeakel JD, Poisot T (2019) Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94, 16–36.
- Díaz-Castelazo C, Sánchez-Galván IR, Guimarães PR, Raimundo RLG, Rico-Gray V (2013) Long-term temporal variation in the organization of an ant-plant network. *Annals of Botany*, 111, 1285–1293.
- 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.
- Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND (2002) Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 99, 12917–12922.
- Fath BD, Scharler UM, Ulanowicz RE, Hannon B (2007) Ecological network analysis: Network construction. *Ecological Modelling*, 208, 49–55.
- González FG, Santamaría L, Corlett RT, Rodríguez-Gironés MA (2013) Flowers attract weaver ants that deter less effective pollinators. *Journal of Ecology*, 101, 78–85.
- Hagen M, Kissling WD, Rasmussen C, De Aguiar MAM, Brown LE, Carstensen DW, Alves-Dos-Santos I, Dupont YL, Edwards FK, Genini J, Guimarães PR, Jenkins GB, Jordano P, Kaiser-Bunbury CN, Ledger ME, Maia KP, Marquitti FMD, McLaughlin Ó, Morellato LPC, O’Gorman EJ, Trøjelsgaard K, Tylianakis JM, Vidal MM, Woodward G, Olesen JM (2012) Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. In: *Advances in Ecological Research* (eds Jacob U, Woodward G), pp. 89–210. Academic Press, London.
- Heil M, McKey D (2003) Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 425–453.
- Hölldobler B, Lumsden CJ (1980) Territorial strategies in ants. *Science*, 210, 732–739.
- Huang Z, Xu ZH, Liu X, Li LM, Wang YL, Shi SH, Shi Y, Chen ZF (2019) Ant species diversity of northeastern Yunnan. *Chinese Journal of Ecology*, 38, 3697–3705. (in Chinese with English abstract) [黄钊, 徐正会, 刘霞, 李丽梅, 王亚丽, 史生慧, 石云, 陈志峰 (2019) 滇东北地区的蚂蚁物种多样性. *生态学杂志*, 38, 3697–3705.]
- Jørgensen SE (2007) Ecological network theory. *Ecological Modelling*, 208, 1–2.
- Krebs CJ (1999) *Ecological Methodology*, 2nd edn. Addison-Wesley Educational Publishers, Inc., Menlo Park, CA.
- Li WQ, Xu ZH, Zhou XY, Li AN (2016) Ant species diversity of Mount Everest section of the Himalaya Mountains. *Journal of Southwest Forestry University*, 36, 114–120. (in Chinese with English abstract) [李文琼, 徐正会, 周雪英, 李安娜 (2016) 喜马拉雅山珠峰段的蚂蚁物种多样性. *西南林业大学学报*, 36, 114–120.]
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O’Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Henry M, Stevens H, Wagner H (2019) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-5, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. (accessed on 2020-03-09)
- Olesen JM, Jordano P (2002) Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology*, 83, 2416–2424.
- Patefield WM (1981) Algorithm AS 159: An efficient method of generating random $R \times C$ tables with given row and column totals. *Journal of the Royal Statistical Society, Series C (Applied Statistics)*, 30, 91–97.
- Pellissier L, Albouy C, Bascompte J, Farwig N, Graham C, Loreau M, Maglianesi MA, Melián CJ, Pitteloud C, Roslin T, Rohr R, Saavedra S, Thuiller W, Woodward G, Zimmermann NE, Gravel D (2018) Comparing species interaction networks along environmental gradients. *Biological Reviews*, 93, 785–800.
- Podani J, Jordán F, Schmera D (2014) A new approach to exploring architecture of bipartite (interaction) ecological networks. *Journal of Complex Networks*, 2, 168–186.
- Proulx SR, Promislow DEL, Phillips PC (2005) Network thinking in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 345–353.
- R Development Core Team (2020) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>. (accessed on 2020-03-09)
- 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.
- Rezende EL, Lavabre JE, Guimarães PR, Jordano P, Bascompte J (2007) Non-random coextinctions in phylogenetically structured mutualistic networks. *Nature*, 448, 925–928.
- Ribas CR, Schoereder JH, Pic M, Soares SM (2003) Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale proce-

sses regulating arboreal ant species richness. *Austral Ecology*, 28, 305–314.

Santos GMM, Dáttilo W, Presley SJ (2014) The seasonal dynamic of ant–flower networks in a semi-arid tropical environment. *Ecological Entomology*, 39, 674–683.

Sebastián-González E, Dalsgaard B, Sandel B, Guimarães PR Jr (2015) Macroecological trends in nestedness and modularity of seed-dispersal networks: Human impact matters. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 293–303.

Tylianakis JM, Morris RJ (2017) Ecological networks across environmental gradients. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48, 25–48.

Wang B, Geng XZ, Ma LB, Cook JM, Wang RW (2014) A trophic cascade induced by predatory ants in a fig–fig wasp mutualism. *Journal of Animal Ecology*, 83, 1149–1157.

Wang B, Lu M, Cook JM, Yang DR, Dunn DW, Wang RW (2018) Chemical camouflage: A key process in shaping an ant–treehopper and fig–fig wasp mutualistic network. *Scientific Reports*, 8, 1833.

Wang B, Segar ST, Deng GZ, Luo TX, Lin H, Peng YQ (2019) Variation in trophic cascade strength is triggered by top-down process in an ant–wasp–fig system. *Oikos*, 128, 185–195.

Wetterer JK (2005) Worldwide distribution and potential spread of the long-legged ant, *Anoplolepis gracilipes* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology*, 45, 77–97.

Whitehouse MEA, Jaffe K (1996) Ant wars: Combat strategies, territory and nest defence in the leaf-cutting ant *Atta laevigata*. *Animal Behaviour*, 51, 1207–1217.

Wickham H (2016) *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.

Wu J, Wang CL (1995) *The Ants of China*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [吴坚, 王常禄 (1995) 中国蚂蚁. 中国林业出版社, 北京.]

Xu ZH (1999) An analysis on the ant fauna of the tropical rain forest in Xishuangbanna of China. *Zoological Research*, 20, 379–384. (in Chinese with English abstract) [徐正会 (1999) 西双版纳热带雨林蚁科昆虫区系分析. *动物学研究*, 20, 379–384.]

Xu ZH, Yang BL, Hu G (1999) Formicidae ant communities in fragments of montane rain forest in Xishuangbanna, China. *Zoological Research*, 20, 288–293. (in Chinese with English abstract) [徐正会, 杨比伦, 胡刚 (1999) 西双版纳片断山地雨林蚁科昆虫群落研究. *动物学研究*, 20, 288–293.]

Zhu H (2007) On the classification of forest vegetation in Xishuangbanna, Southern Yunnan. *Acta Botanica Yunnanica*, 29, 377–387. (in Chinese with English abstract) [朱华 (2007) 论滇南西双版纳的森林植被分类. *云南植物研究*, 29, 377–387.]

Zhu H (2011) Tropical monsoon forest in Yunnan with comparison to the tropical rain forest. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 463–470. (in Chinese with English abstract) [朱华 (2011) 云南热带季雨林及其与热带雨林植被的比较. *植物生态学报*, 35, 463–470.]

Zhu H, Li YH, Xu ZF, Wang H, Li BG (2001) Characteristics and affinity of the flora of Xishuangbanna, SW China. *Guihaia*, 21, 127–136. (in Chinese with English abstract) [朱华, 李延辉, 许再富, 王洪, 李宝贵 (2001) 西双版纳植物区系的特点与亲缘. *广西植物*, 21, 127–136.]

(责任编辑: 白明 责任编辑: 闫文杰)

附录 Supplementary Material

附录1 西双版纳国家级自然保护区纳板河、勐仑、补蚌采样点蚂蚁和树木名称及其在二分网络图中的编号

Appendix 1 Ant and tree name list and code in the bipartite network of Nabanhe, Menglun, and Bubeng in Xishuangbanna National Nature Reserve

<http://www.biodiversity-science.net/fileup/PDF/2020019-1.pdf>

表 1 纳板河蚂蚁名称及其在二分网络图中的编号

Table 1 Nabanhe ant name list and code

蚂蚁中文名	蚂蚁拉丁名	蚂蚁名称编号
黄猄蚁	<i>Oecophylla smaragdina</i>	N_ant1
多刺蚁	<i>Polyrhachis armata</i>	N_ant2
梅氏多刺蚁	<i>Polyrhachis illaudata</i>	N_ant3
二色多刺蚁	<i>Polyrhachis bicolor</i>	N_ant4
拟哀弓背蚁	<i>Camponotus pseudolendus</i>	N_ant5
黄斑弓背蚁	<i>Camponotus albosparsus</i>	N_ant6
弓背蚁-某种	<i>Camponotus</i> sp.	N_ant7
钳弓背蚁	<i>Camponotus selene</i>	N_ant8
横纹大齿猛蚁	<i>Odontoponera transversa</i>	N_ant9
细足捷蚁(长角捷蚁)	<i>Anoplolepis longipes</i>	N_ant10
多刺蚁-某种	<i>Polyrhachis</i> sp.	N_ant11
粒沟切叶蚁	<i>Cataulacus granulatus</i>	N_ant12
蚁属-某种	<i>Formica</i> sp.	N_ant13
飘细长蚁	<i>Tetraponera allaborans</i>	N_ant14
榕细长蚁	<i>Tetraponera microcarpa</i>	N_ant15
黑细长蚁	<i>Tetraponera nigra</i>	N_ant16
黑头酸臭蚁	<i>Tapinoma melanocephalum</i>	N_ant17
白跗节狡臭蚁	<i>Technomyrmex albipes</i>	N_ant18
臭蚁-某种	<i>Hypoclinea</i> sp.	N_ant19
黑可可臭蚁	<i>Hypoclinea bituberculatus</i>	N_ant20
大头蚁-某种	<i>Pheidole</i> sp. 2	N_ant21
褐色脊红蚁	<i>Myrmecaria brunnea</i>	N_ant22
亮胸举腹蚁	<i>Crematogaster egidyi</i>	N_ant23
勤勉举腹蚁	<i>Crematogaster laboriosa</i>	N_ant24

表 2 纳板河树木名称及编码

Table 2 Nabanhe tree name list and code

树木中文名	树木拉丁名	树木名称编号
黑荆	<i>Acacia mearnsii</i>	N_tree1
尼泊尔桤木	<i>Alnus nepalensis</i>	N_tree2
白花羊蹄甲	<i>Bauhinia acuminata</i>	N_tree3
西桦	<i>Betula alnoides</i>	N_tree4
铁刀木	<i>Cassia siamea</i>	N_tree5
棱刺锥	<i>Castanopsis clarkei</i>	N_tree6
思茅栲	<i>Castanopsis ferox</i>	N_tree7
小果锥	<i>Castanopsis fleuryi</i>	N_tree8
湄公锥	<i>Castanopsis mekongensis</i>	N_tree9
一担柴	<i>Colona floribunda</i>	N_tree10
大鱼藤树	<i>Derris robusta</i>	N_tree11
劲直刺桐	<i>Erythrina strica</i>	N_tree12
岗桉	<i>Eurya groffii</i>	N_tree13
木瓜榕	<i>Ficus auriculata</i>	N_tree14
黄葛树	<i>Ficus virens</i>	N_tree15
大叶刺篱木	<i>Flacourtia rukam</i>	N_tree16
云树	<i>Garcinia cowa</i>	N_tree17
橡胶树	<i>Hevea brasiliensis</i>	N_tree18
红光树	<i>Knema tenuinervia</i>	N_tree19
翅果麻	<i>Kydia calycina</i>	N_tree20
耳叶柯	<i>Lithocarpus grandifolius</i>	N_tree21
截果柯	<i>Lithocarpus truncatus</i>	N_tree22
中平树	<i>Macaranga denticulata</i>	N_tree23
杧果	<i>Mangifera indica</i>	N_tree24
川楝	<i>Melia toosendan</i>	N_tree25
云南银钩花	<i>Mitrephora wangii</i>	N_tree26

普文楠	<i>Phoebe puwenensis</i>	N_tree27
余甘子	<i>Phyllanthus emblica</i>	N_tree28
大肉实树	<i>Sarcosperma arboreum</i>	N_tree29
峨眉木荷	<i>Schima wallichii</i>	N_tree30
思茅蒲桃	<i>Syzygium szemaoense</i>	N_tree31
红椿	<i>Toona ciliata</i>	N_tree32
常绿榆	<i>Ulmus lanceifolia</i>	N_tree33

表 3 勐仑蚂蚁名称及其在二分网络图中的编号

Table 3 Menglun ant name list and code

蚂蚁中文名	蚂蚁拉丁名	蚂蚁名称编号
Ant	Scientific names	Code
细足捷蚁(长角捷蚁)	<i>Anoplolepis longipes</i>	M_ant1
史氏盘腹蚁	<i>Aphaenogaster smythiesi</i>	M_ant2
黄足短猛蚁	<i>Brachyponera luteipes</i>	M_ant3
弓背蚁某种	<i>Camponotus</i> sp.	M_ant4
黄斑弓背蚁	<i>Camponotus albosparsus</i>	M_ant5
安宁弓背蚁	<i>Camponotus anningensis</i>	M_ant6
日本弓背蚁	<i>Camponotus japonica</i>	M_ant7
毛钳弓背蚁	<i>Camponotus lasiselene</i>	M_ant8
尼克巴弓背蚁	<i>Camponotus nicobarensis</i>	M_ant9
红头弓背蚁	<i>Camponotus singularis</i>	M_ant10
粒沟切叶蚁	<i>Cataulacus granulatus</i>	M_ant11
比罗举腹蚁	<i>Crematogaster biroi</i>	M_ant12
亮褐举腹蚁	<i>Crematogaster contemta</i>	M_ant13
乌木举腹蚁	<i>Crematogaster ebenina</i>	M_ant14
勤勉举腹蚁	<i>Crematogaster laboriosa</i>	M_ant15
粗纹举腹蚁	<i>Crematogaster macaoensis</i>	M_ant16

大阪举腹蚁	<i>Crematogaster osakensis</i>	M_ant17
黑褐举腹蚁	<i>Crematogaster rogenhoferi</i>	M_ant18
上海举腹蚁	<i>Crematogaster zoceensis</i>	M_ant19
聚纹双刺猛	<i>Diacamma rugosum</i>	M_ant20
类干红蚁	<i>Formica approximans</i>	M_ant21
褐臭蚁	<i>Hypoclinea fuscus</i>	M_ant22
姬猛蚁某种	<i>Hypoponera</i> sp.	M_ant23
双色曲颊猛蚁	<i>Gnamptogenys bicolor</i>	M_ant24
亮毛蚁	<i>Lasius fuliginosus</i>	M_ant25
细胸切叶蚁	<i>Leptothorax</i> sp.	M_ant26
条纹细猛蚁	<i>Leptogenys diminuta</i>	M_ant27
二色盾胸切叶蚁	<i>Meranoplus bicolor</i>	M_ant28
法老小家蚁	<i>Monomorium floricola</i>	M_ant29
中华小家蚁	<i>Monomorium chinense</i>	M_ant30
横纹大齿猛蚁	<i>Odontoponera transversa</i>	M_ant31
黄猱蚁	<i>Oecophylla smaragdina</i>	M_ant32
列氏厚结猛蚁	<i>Pachycondyla leeuwenhoekii</i>	M_ant33
黄立毛蚁	<i>Paratrechina flavipes</i>	M_ant34
长角立毛蚁	<i>Paratrechina longiconis</i>	M_ant35
大头蚁某种	<i>Pheidole</i> sp.	M_ant36
莱氏大头蚁	<i>Pheidole lighti</i>	M_ant37
满斜结蚁	<i>Plagiolepis manczshurica</i>	M_ant38
多刺蚁	<i>Polyrhachis armata</i>	M_ant39
双齿多刺蚁	<i>Polyrhachis dives</i>	M_ant40
麦多刺蚁	<i>Polyrhachis moesta</i>	M_ant41
梅氏多刺蚁	<i>Polyrhachis illaudata</i>	M_ant42
五齿猛蚁	<i>Ponera pentodontos</i>	M_ant43
内氏前结蚁	<i>Prenolepis naorojii</i>	M_ant44
双针棱胸切叶蚁	<i>Pristomyrmex pungens</i>	M_ant45

贾氏火蚁	<i>Solenopsis jacoti</i>	M_ant46
黑头酸臭蚁	<i>Tapinoma melanocephalum</i>	M_ant47
吉氏酸臭蚁	<i>Tapinoma geei</i>	M_ant48
白跗节狡臭蚁	<i>Technomyrmex albipes</i>	M_ant49
荷狡臭蚁	<i>Technomyrmex horni</i>	M_ant50
铺道蚁某种	<i>Tetramorium</i> sp.	M_ant51
史氏铺道蚁	<i>Tetramorium smithi</i>	M_ant52
红黑细长蚁	<i>Tetraponera rufonigra</i>	M_ant53
铺道蚁某种	<i>Tetramorium</i> sp.	M_ant54
克氏铺道蚁	<i>Tetramorium kraepelini</i>	M_ant55
瓢细长蚁	<i>Tetraponera allaborans</i>	M_ant56
黑细长蚁	<i>Tetraponera nigra</i>	M_ant57
艾氏细长蚁	<i>Tetraponera aitkeni</i>	M_ant58

表 4 勐仑树木名称目录

Table 4 Menglun tree name list and code

树木名称	树木拉丁名	数目名称编号
海红豆	<i>Adenanthera pavonina</i>	M_tree1
白花合欢	<i>Albizia crassiramea</i>	M_tree2
菠萝蜜	<i>Artocarpus heterophyllus</i>	M_tree3
勐仑琼楠	<i>Beilschmiedia brachythyrsa</i>	M_tree4
秋枫	<i>Bischofia javanica</i>	M_tree5
重阳木	<i>Bischofia polycarpa</i>	M_tree6
构树	<i>Broussonetia papyrifera</i>	M_tree7
腊肠树	<i>Cassia fistula</i>	M_tree8
节果决明	<i>Cassia nodosa</i>	M_tree9
红花决明	<i>Cassia roxburghii</i>	M_tree10
铁刀木	<i>Cassia siamea</i>	M_tree11
朴树	<i>Celtis sinensis</i>	M_tree12

南酸枣	<i>Choerospondias axillaris</i>	M_tree13
麻楝	<i>Chukrasia tabularis</i>	M_tree14
细毛樟	<i>Cinnamomum tenuipilum</i>	M_tree15
锡兰肉桂	<i>Cinnamomum zeylanicum</i>	M_tree16
曼赛龙柚	<i>Citrus maxima</i>	M_tree17
黄牛木	<i>Cratoxylum cochinchinense</i>	M_tree18
劲直刺桐	<i>Erythrina strica</i>	M_tree19
木瓜榕	<i>Ficus auriculata</i>	M_tree20
窄叶榕	<i>Ficus binnendijkii</i>	M_tree21
雅榕	<i>Ficus concinna</i>	M_tree22
钝叶榕	<i>Ficus curtipes</i>	M_tree23
歪叶榕	<i>Ficus cyrtophylla</i>	M_tree24
对叶榕	<i>Ficus hispida</i>	M_tree25
榕树	<i>Ficus microcarpa</i>	M_tree26
聚果榕	<i>Ficus racemosa</i>	M_tree27
菩提树	<i>Ficus religiosa</i>	M_tree28
鸡嗉子榕	<i>Ficus semicordata</i>	M_tree29
云南石梓	<i>Gmelina arborea</i>	M_tree30
橡胶树	<i>Hevea brasiliensis</i>	M_tree31
止泻木	<i>Holarrhena antidysenterica</i>	M_tree32
蕊木	<i>Kopsia arborea</i>	M_tree33
绒毛紫薇	<i>Lagerstroemia tomentosa</i>	M_tree34
枫香树	<i>Liquidambar formosana</i>	M_tree35
荔枝	<i>Litchi chinensis</i>	M_tree36
蛋黄果	<i>Lucuma nervosa</i>	M_tree37
中平树	<i>Macaranga denticulata</i>	M_tree38
印度血桐	<i>Macaranga indica</i>	M_tree39
簇序润楠	<i>Machilus fasciculata</i>	M_tree40
长叶紫荆木	<i>Madhuca indica</i>	M_tree41

杧果	<i>Mangifera indica</i>	M_tree42
破布叶	<i>Microcos paniculata</i>	M_tree43
思茅崖豆	<i>Millettia leptobotrya</i>	M_tree44
大穗崖豆	<i>Millettia macrostachya</i>	M_tree45
团花	<i>Neolamarckia cadamba</i>	M_tree46
盾柱木	<i>Peltophorum pterocarpum</i>	M_tree47
浆果乌柏	<i>Sapium baccatum</i>	M_tree48
胖大海	<i>Scaphium affine</i>	M_tree49
香胶蒲桃	<i>Syzygium balsameum</i>	M_tree50
乌墨	<i>Syzygium cumini</i>	M_tree51
海南蒲桃	<i>Syzygium hainanense</i>	M_tree52
青梅	<i>Vatica mangachapoi</i>	M_tree53

表 5 补蚌蚂蚁名称及编号

Table 5 Bubeng ant name list and code

蚂蚁名称	蚂蚁拉丁名	蚂蚁名称编号
细足捷蚁(长角捷蚁)	<i>Anoplolepis longipes</i>	B_ant1
海南盘腹蚁	<i>Aphaenogaster</i> <i>hainanensis</i>	B_ant2
史氏盘腹蚁	<i>Aphaenogaster smythiesii</i>	B_ant3
举腹蚁某种	<i>Crematogaster</i> sp.	B_ant4
比罗举腹蚁	<i>Crematogaster biroi</i>	B_ant5
亮褐举腹蚁	<i>Crematogaster contemta</i>	B_ant6
上海举腹蚁	<i>Crematogaster zoceensis</i>	B_ant7
褐臭蚁	<i>Hypoclinea fuscus</i>	B_ant8
西伯利亚臭蚁	<i>Hypoclinea sibiricus</i>	B_ant9
姬猛蚁	<i>Hypoponera</i> sp.	B_ant10
光滑盾胸切叶蚁	<i>Meranoplus laeviventris</i>	B_ant11
横纹大齿猛蚁	<i>Odontoponera transversa</i>	B_ant12

黄猱蚁	<i>Oecophylla smaragdina</i>	B_ant13
大头蚁某种	<i>Pheidole</i> sp.	B_ant14
多刺蚁	<i>Polyrhachis armata</i>	B_ant15
双钩多刺蚁	<i>Polyrhachis bihamata</i>	B_ant16
酸臭蚁某种	<i>Tapinoma</i> sp.	B_ant17
吉氏酸臭蚁	<i>Tapinoma geei</i>	B_ant18
狡臭蚁某种	<i>Technomyrmex</i> sp.	B_ant19
白跗节狡臭蚁	<i>Technomyrmex albipes</i>	B_ant20

表 6 补蚌树木名称及编号

Table 6 Tree name list of Bubeng

树木名称	补蚌树拉丁名	树名编号
长柄油丹	<i>Alseodaphne petiolaris</i>	B_tree1
木奶果	<i>Baccaurea ramiflora</i>	B_tree2
断刺锥	<i>Castanopsis echidnocarpa</i>	B_tree3
大叶锥	<i>Castanopsis megaphylla</i>	B_tree4
溪桫	<i>Chisocheton cumingianus</i>	B_tree5
棒柄花	<i>Cleidion brevipetiolatum</i>	B_tree6
毒鼠子	<i>Dichapetalum gelonioides</i>	B_tree7
黑毛柿	<i>Diospyros hasseltii</i>	B_tree8
棱枝杜英	<i>Elaeocarpus glabripetalus</i> var. <i>alatus</i>	B_tree9
海桐叶柃	<i>Eurya pittosporifolia</i>	B_tree10
北碚榕	<i>Ficus beipeiensis</i>	B_tree11
青藤公	<i>Ficus langkokensis</i>	B_tree12
云树	<i>Garcinia cowa</i>	B_tree13
幌伞枫	<i>Heteropanax fragrans</i>	B_tree14
密花火筒树	<i>Leea compactiflora</i>	B_tree15
荔枝	<i>Litchi chinensis</i>	B_tree16

细毛润楠	<i>Machilus tenuipilis</i>	B_tree17
蚁花	<i>Orophea laui</i>	B_tree18
望天树	<i>Parashorea chinensis</i>	B_tree19
披针叶楠	<i>Phoebe lanceolata</i>	B_tree20
假海桐	<i>Pittosporopsis kerrii</i>	B_tree21
水东哥	<i>Saurauia tristyla</i>	B_tree22
缅桐(白叶桐)	<i>Sumbaviopsis albicans</i>	B_tree23
大果山香圆	<i>Turpinia pomifera</i>	B_tree24