

KRYSTYNA JĘDRZEJEWSKA-SZMEK, MARCIN ZYCH

*Ogród Botaniczny Uniwersytetu Warszawskiego
Aleje Ujazdowskie 4, 00-478 Warszawa
E-mail: mzych@biol.uw.edu.pl*

ZAPŁĄTANI W SIECI (MUTUALISTYCZNEJ)*

WSTĘP

W badaniach ekologicznych ideałem jest tworzenie eksperymentów, które w pełni uwzględniałyby wszystkie czynniki, nawet pośrednio wpływające na badane zjawisko. Przy ogromnej złożoności świata przyrody jest to założenie bardzo trudne, żeby nie powiedzieć – niemożliwe. Prowadzenie badań o możliwie pełnym charakterze staje się szczególnie kłopotliwe dla procesów samych w sobie złożonych, które dotyczą całej grupy organizmów powiązanych interakcjami, na przykład łańcuchów pokarmowych. W takich przypadkach interakcje tworzą swoistą sieć o określonej strukturze. Dotychczas brakowało narzędzi pozwalających badać je całościowo, uwzględniając system powiązań zarówno pośrednich, jak i bezpośrednich. Jednak w ostatnich latach zaproponowano szereg procedur i parametrów, które pozwalają na precyzyjny opis takich złożonych systemów

określanych zwykle jako sieci. Pozwala to na porównanie różnych układów między sobą i pokazuje pewne powtarzalne trendy w ich budowie. Analiza sieci dopiero raczkuje; stawiane są pierwsze kroki, aby zrozumieć wpływ architektury interakcji na rozmaite, złożone zjawiska. Czy te zależności tworzą zmienną w czasie, dynamiczną strukturę czy ich konstrukcja pozostaje niezmienna? Co spowoduje utrata danego ogniwa, czy system rozpadnie się na niepowiązane zespoły? Podejście „sieciowe” znajduje zastosowanie w bardzo różnych dziedzinach nauki. W niniejszym artykule opowiemy o jego podstawowych założeniach i możliwych zastosowaniach, skupiając się na wykorzystaniu go do ekologicznych badań nad interakcjami mutualistycznymi. Aby to jednak uczynić, niezbędna jest odrobina teorii.

SIEĆ – DEFINICJA I PRZYKŁADY

Sieć (ang. network) rozumiana jest jako zbiór elementów, między którymi istnieją jakiegoś rodzaju powiązania. Elementy te nazywane są węzłami (ang. node). W wielu realnie istniejących sieciach biologicznych węzłami będą np. gatunki, ale nie tylko (rozwińmy ten wątek w dalszej części artykułu, na przykładach różnych typów sieci). Niezależnie jednak od tożsamości

węzłów, które budują sieć, do matematycznego opisu dowolnego jej typu możemy używać kilku podstawowych parametrów. Są to:

- powiązanie sieci, inaczej wskaźnik powiązań (KREBS 1997) (ang. connectance), to udział realizowanych połączeń w stosunku do wszystkich możliwych w danej sieci. Zmienna ta opisuje zatem jak silne jest wy-

*Artykuł powstał w ramach grantu N N304 367938 Ministerstwa Nauki i Szkolnictwa Wyższego.

sycenie połączeń w badanym systemie. Parametr ten charakteryzuje sieć jako całość;

- stopień węzła (ang. node degree) to liczba jego połączeń z innymi węzłami. Dla całej sieci określa się średni stopień węzłów oraz ich rozkład (częstość występowania danego stopnia w sieci);

- siła połączenia (ang. interaction strength, weight) zwana też istotnością, określa interakcje w sposób ilościowy. Mówiąc obrazowo, jeżeli węzłami będą porty lotnicze, a połączeniem loty realizowane między nimi, siłą połączenia będzie np. liczba pasażerów, którzy latają na danej linii;

- siła węzła (ang. node strength) to suma sił wszystkich jego połączeń. Parametr ten wskazuje na wagę danego węzła w sieci. Dla całej sieci określa się średnią siłę węzłów oraz ich rozkład.

Powyższe parametry mogą być wyliczone dla każdej, dowolnej sieci, zaś punktem wyjścia do wszelkich porównań rzeczywistych systemów jest struktura losowego grafu. Graf natomiast to zbiór elementów, w którym niektóre pary są ze sobą połączone. Innymi słowy, graf to sieć węzłów i powiązań między nimi (tradycyjnie w teorii grafów węzły nazywane są wierzchołkami, a połączenia – krawędziami). Najprostszym możliwym rodzajem grafu jest graf losowy, gdzie węzły połączone są ze sobą w sposób losowy [dwa losowo wybrane węzły (wierzchołki) z prawdopodobieństwem p połączone są ze sobą (posiadają wspólną krawędź) (WILSON 2008)]. To właśnie opublikowany w 1959 r. model matematyczny do opisu losowych grafów, autorstwa Paula Erdösa i Alfréda Rényiego, pobudził rozwój teoretycznych analiz różnego rodzaju złożonych sieci (ang. complex networks) (BASCOMPTE i JORDANO 2007) i w rezultacie teoria grafów dała początek nowej dziedzinie nauki (ang. web science). Poza czysto teoretycznymi rozważaniami, w sposób praktyczny pozwoliła na badanie struktury i właściwości Internetu (poszczególnych adresów *IP* połączonych w spójną całość) i WWW (zasobów powiązanych hiperłączami), a z czasem znalazła zastosowanie w wielu innych dziedzinach, nie tylko w informatyce, ale też fizyce, socjologii, ekonomii, medycynie i biologii (NEWMAN 2003, BASCOMPTE i JORDANO 2007, SHADBOLT i BERNERS-LEE 2008). Na potrzeby niniejszego artykułu zajmiemy się głównie tą ostatnią. W biologii wiedza o strukturze sieci może być wykorzystywana do badania różnego rodzaju zależności na poziomach: molekularnym, komórkowym, do

organizmalnego czy ponadorganizmalnego i ekosystemowego włącznie. Przykładami sieci biologicznych mogą być:

- sieci metaboliczne – substraty i produkty to węzły, które są połączone jeśli istnieje reakcja metaboliczna przekształcająca jeden związek w drugi (JEONG i współaut. 2000, NEWMAN 2003);

- sieci białkowe – poszczególne węzły (białka) mogą wzajemnie regulować swoje właściwości (ITO i współaut. 2001);

- sieci genetyczne – geny to węzły, które mogą wzajemnie wpływać na swoją ekspresję (FARKAS 2003, NEWMAN 2003);

- sieci neuronowe – węzłami są komórkami nerwowymi, pomiędzy którymi przekazywane są impulsy nerwowe (SPORNS 2002);

- sieci epidemiologiczne – funkcjonujące na przecięciu biologii (ekologii) i medycyny, gdzie węzły to osobniki, pomiędzy którymi przekazywane są patogeny. Sieci te nabierają szczególnego znaczenia w dobie globalizacji i zagrożeń epidemiologicznych. Wcześniej stosowane modele nie pozwalały na skuteczną analizę rozprzestrzeniania się patogenu, ponieważ, w przeciwieństwie do „podejścia sieciowego”, wykorzystywały parametry uśrednione dla całego systemu. Jest to bardzo mylące uproszczenie, ponieważ nie wszystkie osobniki mają takie samo prawdopodobieństwo zarażenia się. Przykładowo, w chorobach wenerycznych sieci kontaktów seksualnych nawiązywanych między ludźmi nie mają regularnej struktury. Większość ma jednego, stałego partnera seksualnego, podczas gdy nieliczna grupa nawiązuje dziesiątki lub setki kontaktów seksualnych rocznie, narażając się tym samym na zarażenie patogenem znacznie bardziej niż wskazywałoby średnie prawdopodobieństwo (PROULX i współaut. 2005). Możliwość rozróżniania tożsamości węzłów umożliwia bardziej wiarygodną prognozykę zarówno rozprzestrzeniania się chorób (BASCOMPTE 2007), jak i skuteczności stosowania kwarantanny i szczepionek (PROULX i współaut. 2005). Ma to zastosowanie także dla roślin (PAUTASSO i współaut. 2008). Takie podejście zastosowano po raz pierwszy w analizach epidemii wirusa HIV, co pomogło zidentyfikować źródło i drogi zakażenia (PROULX i współaut. 2005).

W przypadku badań ekologicznych węzłami mogą być nie tylko gatunki organizmów, ale też określone populacje (grupy) danego gatunku, poszczególne osobniki, czy np. miejsca w przestrzeni. Między węzłami nawiązywane są połączenia o różnym charakterze:

migracji, kontaktów seksualnych, zależności troficznych itd. Najczęściej w ekologii, poza sieciami zależności mutualistycznych, które będą szerzej omówione poniżej, bada się łańcuchy pokarmowe, gdzie węzłami są gatunki organizmów, pomiędzy którymi istnieje połączenie jeśli jeden z nich znajduje się w diecie drugiego (tzw. feeding links) (NEWMAN 2003, DUNNE 2006). Łańcuchy pokarmowe jako złożone systemy zależności były badane w ekologii jako pierwsze (Lindenman 1942, Odum 1956 za BASCOMPTE 2007), natomiast dzięki narzędziom „sieciovym”, w miejsce analizy wzajemnego wpływu par gatunków lub prostych łańcuchów, można opisywać zgrupowania wszystkich taksonów nawet pośrednio powiązanych zależnościami troficznymi.

Opisywane narzędzia można także wykorzystywać na poziomie krajobrazu, do badań metapopulacyjnych, określania stabilności metapopulacji (BASCOMPTE 2007) i skutków utraty siedlisk. Tak jest w przypadku sieci przestrzennych (ang. spatial networks), w których węzły to obszary w przestrzeni. Mogą to być płaty roślinności w zróżnicowanym środowisku, skrawki danych siedlisk w krajobrazie przekształconym przez człowieka czy archipelag wysp. Między węzłami istnieją połączenia, którymi w tym wypadku są migracje organizmów. Mogą to być np. ryby w systemie rzek i strumieni, gdzie przestrzenna bliskość siedlisk nie musi oznaczać możliwości migracji (FAGAN 2002).

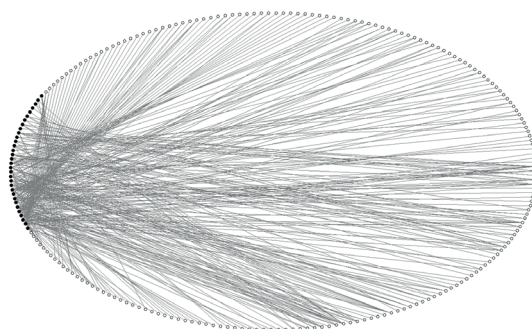
W ostatnich latach intensywnie badane są sieci zależności mutualistycznych. Węzły podzielone są tutaj na dwie grupy „partnerów”, reprezentujące np. różne gatunki roślin i zwierząt, pomiędzy którymi tworzą się zależności o charakterze mutualistycznym. Pojęcie „sieciovych” znajduje zastosowanie w przypadku mutualizmu, który może obejmować dużą liczbę gatunków, spośród których przynajmniej część stanowią te nawiązujące więcej niż jedną interakcję (a zazwyczaj wiele różnych interakcji). Najczęściej opisywane są następujące sieci:

- dyspersji nasion (ang. plant-frugivore networks). Sieć ta obejmuje zbiór zwierząt owocożernych i zbiór roślin, które te owoce wytwarzają (BASCOMPTE i JORDANO 2007). W obszarach tropikalnych zoochoria dotyczy nawet 90% gatunków roślin i wielu gatunków zwierząt, dla których owoce są bardzo wartościowym źródłem pokarmu (JORDANO 2000);

- ochronne (ang. ant-plant network), w których istnieje zbiór gatunków mrówek

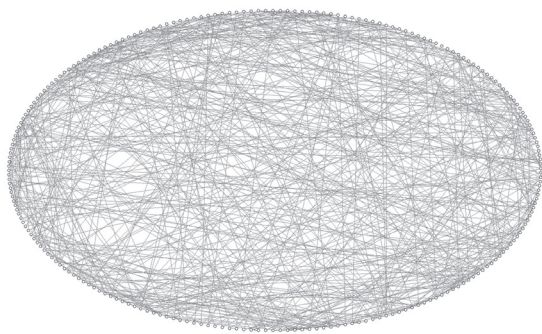
zapewniających ochronę roślinom i zbiór roślin-gospodarzy (GUIMARÃES i współaut. 2006). Zazwyczaj roślina zapewnia mrówkom nagrody pokarmowe np. przez nektarniki pozakwiatowe i/lub siedlisko życia (ESKILDSSEN i współaut. 2001). Mrówki natomiast przyczyniają się do zmniejszenia presji fitofagów, patogenów (PALMER i BRODY 2007) lub konkurencji ze strony roślin wyrastających w otoczeniu, poprzez ich zgryzanie (OLESEN i współaut. 2002);

- zapyleń (ang. pollination networks; Ryc. 1), gdzie połączenie nawiązywane jest pomiędzy węzłami ze zbioru roślin zoogamicznych a węzłami ze zbioru zapylaczy (BASCOMPTE i JORDANO 2007). Odwiedziny owadów (lub innych zwierząt – ptaków, ssaków czy nawet gadów) wiążą się z pobraniem słodkiego nektaru lub bogatych w białko i tłuszcze ziaren pyłku czy ciałek jadalnych. Także inne substancje produkowane przez roślinę mogą być nagrodą dla zapylaczy, które wykorzystują je jako np. prekursor feromonów wabiących samice czy do impregnacji gniazd. Kwiat może wreszcie przyciągać zwierzęta jako miejsce odbycia kopulacji czy złożenia jaj. Z drugiej strony, goście kwiatowi pośredniczą w procesie rozrodczym roślin. Zapewniają zapylenie poprzez przeniesienie ziaren pyłku na znamie słupka (PROCTOR i współaut. 1996). Sieci zapyleń są chyba najważniejszym (zarówno ze względu na częstość występowania, jak i znaczenie dla człowieka) i najpowszechniej badanym typem sieci w tej grupie (KEARNS i współaut. 1998).



Ryc. 1. Graficzne przedstawienie sieci zapyleń istniejącej na niżowej łące w Polsce (Goldstein, Stpiczyńska i Zych niepubl.).

Czarne, pełne kółka symbolizują gatunki roślin, puste goście kwiatowych. Linie łączące węzły oznaczają, że między daną parą została stwierdzona interakcja (odwiedziny owada na kwiecie). Graf narysowano w programie Pajek (BATAGELJ i MRVAR 2003).



Ryc. 2. Sieć losowa wygenerowana przez model Erdősa-Rényiego.

Sieć tą charakteryzuje taką samą liczbą węzłów (229) i średni stopień węzła (5,28) jak sieć na Ryc. 1, ale jest to graf jednodzielny i posiada inną, bardziej regularną strukturę połączeń.

Ze względu na to, że wszystkie sieci mutualistyczne, niezależnie od charakteru mutualizmu, wykazują duże podobieństwa w swojej strukturze (JORDANO i współaut. 2003), opis właściwości sieci zapyleń pozwala na przybliżenie ogólnej problematyki sieciowych analiz mutualizmu, a nawet innych sieci ekologicznych.

Ważnym kryterium uwidaczniającym charakterystyczne różnice (i podobieństwa) pomiędzy różnymi systemami jest określenie rozkładu stopni węzłów. Biorąc pod uwagę regularność tego rozkładu można wyróżnić dwa przeciwstawne typy. Z jednej strony mamy losowe modele Erdősa i Rényiego, które zakładają homogeniczność budowy (większość węzłów ma zbliżone stopnie, a ich rozkład jest zgodny z krzywą Poisson'a) (BASCOMPTE i JORDANO 2007). Z drugiej strony, lokują się sieci o nierównomiernym rozkładzie stopnia węzłów. Najbardziej wyrazistym przykładem jest World Wide Web (WWW), która zawiera duży zbiór węzłów o niskich stopniach (o nielicznych połączeniach) oraz

mały zbiór węzłów z niezwykle licznymi połączeniami. Powstanie takich wysoce połączonych węzłów jest bardzo mało prawdopodobne przy rozkładzie poissonowskim. Są to tzw. węzły rdzeniowe (ang. hub nodes), które spajają cały system (BASCOMPTE i JORDANO 2007). W przypadku stron internetowych mogą nimi być duże portale informacyjne i wyszukiwarki. Struktura WWW jest zatem niejednorodna (i znów w takich razach, podobnie jak we wspomnianej wcześniej epidemiologii, wartość średnia nie jest miarodajnym narzędziem opisu). Sieci o takiej budowie nazwane zostały bezskalowymi (ang. scale-free networks) (SHADBOLT i BERNERS-LEE 2008), ponieważ zależność k od $P(k)$, gdzie k to stopień węzła, a $P(k)$ to prawdopodobieństwo wystąpienia węzła o takim stopniu, ma rozkład potęgowy i nie daje się opisać na żadnej skali. Pomiedzy tymi skrajnymi typami obserwuje się sieci o rozkładach pośrednich, mniej lub bardziej nieregularnych. Z reguły rzeczywiste sieci są dosyć niejednorodne. Tak jest w przypadku sieci mutualistycznych (Ryc. 1), które także nie mają równomiernego rozkładu charakterystycznego dla grafów losowych (Ryc. 2), nie są jednak także bezskalowe jak WWW. W ich przypadku obserwuje się różne rozkłady: potęgowy, odcięty po stronie dużych wartości (żargonowo opisywany jako „potęgowy bez ogona”) i szerokoskalowy (czyli pośredni między bezskalowym a poissonowskim, ponad 65% badanych sieci) albo niezależny od skali (ang. scale-invariant, ponad 22% badanych sieci) (JORDANO i współaut. 2003). To powoduje, że w obrębie tej grupy rozkład stopni nie jest charakterystycznym wyróżnikiem. Sieci mutualistyczne posiadają natomiast inne właściwości, które pozwalają na wspólne ich grupowanie. Szczególnie dobrze przebadane sieci zapyleń są do siebie bardzo podobne, niezależnie od wielkości, siedliska i położenia geograficznego (OLESEN i współaut. 2008).

CHARAKTERYSTYKA SIECI MUTUALISTYCZNYCH (NA PRZYKŁADZIE SIECI ZAPYLEŃ)

W sieci mutualistycznej powszechne są połączenia o słabej sile mutualizmu (BASCOMPTE i JORDANO 2007; patrz też VÁZQUEZ i AIZEN 2004). Przy odpowiednio dużym próbkowaniu objawiają się odchyłone rozkłady siły węzłów zbliżające się do potęgowego: bardzo nielicznie występują połączenia o dużej sile i obserwuje się nadreprezentację

połączeń o niewielkiej sile mutualizmu (BASCOMPTE i współaut. 2006, BASCOMPTE i JORDANO 2007). Wysoki poziom generalizacji takich sieci był już stwierdzany w starszych studiach, które do badania zależności międzygatunkowych nie wykorzystywały narzędzi bazujących na teorii grafów (np. HERRERA 1988, WASER i współaut. 1996). Odchyłone

rozkłady siły połączeń w sieciowych badaniach mutualizmu potwierdzają doniesienia o przewadze generalizacji w interakcjach między roślinami i zwierzętami.

W sieciach mutualistycznych wyróżniającą właściwością jest ponadto wielopoziomowa asymetria. Wielopoziomowa, ponieważ dotyczy ona zarówno stopni węzłów, jak i siły połączeń. Asymetria na poziomie stopni węzłów oznacza, że węzły o nielicznych połączeniach łączą się zazwyczaj z węzłami wysoce powiązanymi (innymi słowy specjaliści z generalistami). Asymetria na poziomie siły połączeń dotyczy interakcji pomiędzy parą węzłów. Kiedy porównamy siły mutualizmu w danej parze roślina-zapylacz, okazuje się, że nie są one takie same w dwóch kierun-

kach (BASCOMPTE i JORDANO 2007, VÁZQUEZ i współaut. 2007). Oznacza to, że zależność rośliny od danego zapylacza nie jest tożsama z zależnością w odwrotną stronę. Jeżeli jakiś gatunek silnie zależy od innego, to można z dużym prawdopodobieństwem założyć, że jego partner przeciwnie – zależy od niego tylko w niewielkim stopniu. Takie właściwości obserwowane są zarówno w sieciach zapyleń (np. VÁZQUEZ i AIZEN 2004, BASCOMPTE i JORDANO 2007), sieciach dyspersji nasion (BASCOMPTE i JORDANO 2007), sieciach ochronnych (GUIMARÃES i współaut. 2006) czy też sieciach morskich zwierząt-czyszcicieli (ang. marine cleaning symbiosis) (GUIMARÃES i współaut. 2007).

ZAGNIEŹDŻENIE

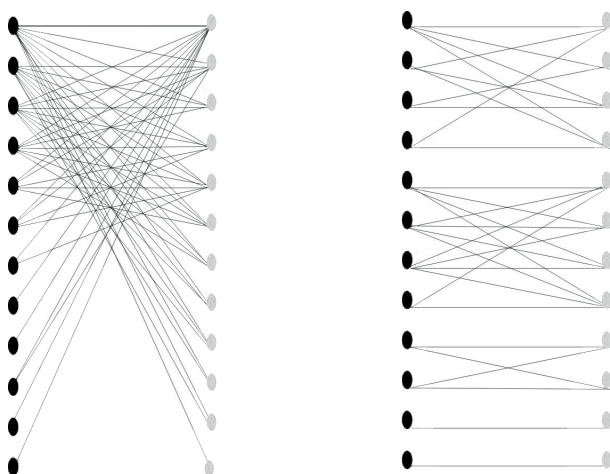
Dla zobrazowania specyficznej architektury sieci układ występujących połączeń można wygodnie opisać za pomocą macierzy przyległości (Ryc. 3). Element macierzy a_{nm} przyjmuje wartość 1 lub 0, w zależności od tego czy występuje połączenie pomiędzy elementami n a m . Do opisu sieci dwudzielnych, do których należy sieć zapyleń, wystarczy macierz występowania połączeń, w której indeksy wierszy symbolizują elementy jednego z dwóch podzbiorów, natomiast indeksy kolumn – drugiego z nich. Nie jest możliwe połączenie wewnątrz podzbioru. Macierz ma rozmiar $n \times m$ i interakcja zachodzi między gatunkami roślin ($n=1, 2, \dots$) i zwierząt ($m=1, 2, \dots$) (BASCOMPTE i JORDANO 2007). Rozkład

połączeń obrazuje się uwzględniając tożsamość partnerów i gatunki można uszeregować według wzrastającej specjalizacji (spadającego stopnia węzła). Macierz połączeń w takim uszeregowaniu (ang. packed matrix) zawiera coraz więcej zer w wierszach i kolumnach odpowiadających gatunkom o coraz większej specjalizacji. Przy takim uszeregowaniu objawia się cecha charakterystyczna dla sieci mutualistycznych – zagnieżdżenie (ang. nestedness). Kiedy zbiory połączeń węzłów o mniejszych stopniach są zawsze podzbiorem zbiorów połączeń węzłów o większych stopniach, sieć ma strukturę całkowicie zagnieżdżoną. Wówczas macierz połączeń jest skupiona w jednym rogu i obszar zer jest spójny. Zagnieżdżenie sieci zapyleń oznacza, że gatunki z jakimi powiązani są specjaliści, są wyraźnie zaznaczonym podzbiorem gatunków z jakimi powiązani są generaliści. Zagnieżdżenie jest tutaj obustronne, występuje zarówno w zbiorze roślin jak i zapylaczy. W uproszczeniu założmy, że owad A powiązany jest z rośliną α . Zagnieżdżenie sieci każe przewidywać, że roślina α jest również partnerem dla owada B , który ma wiele różnych powiązań (w tym z rośliną α). Skutkiem zagnieżdżenia sieci jest asymetria w relacji między partnerami. Konsekwencją jest to, że największy specjaliści



Ryc. 3 Inny sposób zobrazowania sieci.

Jest to macierz przyległości niewielkiej sieci zapyleń z terenów miejskich (Jędrzejewska-Szmeke i Zych niepubl.), gdzie szare kwadraty oznaczają połączenia między danymi gatunkami roślin (wiersze) i zwierząt (kolumny). Czarną linią oznaczono izoklinę pełnego zagnieżdżenia: w sieci idealnie zagnieżdżonej wszystkie połączenia lokalizowałyby się powyżej niej. Macierz narysowano w programie NC (ATMAR i PATTERSON 1993).



Ryc. 4. Jeszcze jeden, obok macierzy przyległości sposób przedstawiania złożonych sieci.

Jeszcze jeden, obok macierzy przyległości sposób przedstawiania złożonych sieci. Podobnie jak poprzednio jest to sieć dwudzielna, tak jak np. zapyleń. Węzły z obu podzbiorów [roślin (kropki czarne) i zwierząt (kropki szare)] uszeregowane są w kolumnach zgodnie ze spadającym stopniem, a łączące je linie oznaczają połączenie między daną parą gatunków. Po lewej przedstawiona jest sieć o silnie zagnieżdżonej strukturze. Po prawej sieć podzielona na niezależne przedziały..

(węzły o najmniejszym stopniu) są partnerami gatunków najbardziej generalistycznych (węzły o największym stopniu). Taka budowa jest przeciwieństwem sieci o zamkniętych przedziałach, gdzie połączenia zawiązują się wewnątrz odrębnych grup (BASCOMPTE i współaut. 2003), co jest cechą charakterystyczną dla sieci interakcji antagonistycznych (SANTAMARÍA i RODRÍGUEZ-GIRONÉS 2007). Macierze można również przedstawić w formie

dwóch rzędów węzłów: roślin z jednej strony i zapylaczy z drugiej (Ryc. 4). Podobnie jak elementy macierzy, węzły są tutaj ułożone zgodnie ze spadającym stopniem. Występowanie połączenia między parą węzłów zaznaczane jest łączącą je linią. Takie zobrazowanie dobrze pokazuje różnice między sieciami o strukturze losowej, zagnieżdżonej (Ryc. 4, lewy diagram) i podzielonej na kompartmenty (Ryc. 4, prawy diagram).

MODULARNOŚĆ

Kolejną istotną cechą jest modularność sieci (ang. modularity) (OLESEN i współaut. 2007). Jak widać na Ryc. 1 sieć zależności składa się z obszarów mniej i bardziej wysyconych połączeniami, ponieważ niektóre gatunki reagują ze sobą częściej lub dłużej niż inne. Podzbiory gatunków wysoce powiązanych ze sobą, które jednocześnie są mniej licznie połączone z gatunkami spoza tego podzbioru, nazywane są modułami sieci (z ang. najpowszechniej używane, module; inne: compartment, block, guild, community) (DUPONT i OLESEN 2009). Okazuje się, że wysokopołączone węzły nie zawsze muszą mieć największe znaczenie strukturalne w sieci, a wszystkie węzły, ze względu na funkcję, jaką pełnią w sieci, można podzielić na następujące klasy:

- peryferyczne (ang. peripherals), które są gatunkami o wysokiej specjalizacji. Posiadają nieliczne, głównie wewnątrzmodułowe połączenia;
- zwornikowe (ang. connectors), które są gatunkami generalistycznymi. Posiadają nieliczne połączenia wewnątrz własnego modułu, ale liczne pomiędzy modułami. Działają

jak zworniki łączące różne moduły w jedną całość;

- rdzeniowe sieci (ang. network hubs), które są gatunkami generalistycznymi. Posiadają liczne połączenia, w tym z węzłami różnych modułów. To one odpowiadają za spojenie struktury całej sieci;
- rdzeniowe modułu (ang. module hubs), które są gatunkami generalistycznymi. Posiadają liczne połączenia, ale głównie z węzłami wewnątrz swojego modułu. Odpowiadają one za spojenie struktury swojego modułu.

Najczęściej stosowany do analizy modularności sieci algorytm SA (GUIMERÁ i AMARAL 2005) wykrywa modularność przez wyliczenie dla każdego gatunku parametrów: z (stopień wysycenia połączeń z innymi gatunkami w obrębie modułu) oraz c (udział połączeń z węzłami spoza modułu). Wyróżnione klasy charakteryzują się różnymi proporcjami tych parametrów w stosunku do siebie: peryferyczne (niskie z , niskie c), zwornikowe (niskie z , wysokie c), rdzeniowe sieci (wysokie z , wysokie c) i rdzeniowe modułu (wysokie z , niskie c) (GUIMERÁ i AMARAL 2005). Naj-

nowsze badania sieci zapyleń wykazują, że moduły są zazwyczaj zbudowane wokół jednego lub dwóch gatunków roślin, które łączą się z licznymi gatunkami owadów (DUPONT i OLESEN 2009). Porównanie 51 sieci zapyleń

pokazało, że systemy o całkowitej liczbie gatunków większej niż 150, są zawsze w jakimś stopniu modułarne, a takie, które mają poniżej 50 gatunków, nigdy nie tworzą modułów (OLESEN i współaut. 2007).

STRUKTURA A WŁAŚCIWOŚCI

Charakterystyczna topologia sieci zapyleń (odchylony rozkład siły węzłów, asymetria połączeń, zagnieżdżenie, modularność oraz stosunkowo nieregularny rozkład stopni) decyduje o jej właściwościach, a szczególnie o jej stabilności (ang. network robustness), rozumianej jako liczba węzłów, których zniszczenie spowodowałoby podział sieci na niepowiązane ze sobą struktury (BASCOMPTE i JORDANO 2007). Występowanie w badanych sieciach licznych, ale słabych połączeń powoduje, że ewentualne zaburzenia (czyli np. utrata pewnych gatunków) buforowane są na poziomie całego systemu. Asymetria mutualizmu między poszczególnymi węzłami z obydwu zbiorów (roślin i zwierząt) zwykle zabezpiecza przed wypadkami powiązanej ekstynkcji w przypadku drastycznego spadku liczebności któregoś z partnerów (BASCOMPTE i JORDANO 2007), choć w dużej mierze zależy to od roli konkretnych węzłów. Przykładowo, na podstawie badań sieć zapyleń tworzących się wokół roślin o kwiatach olejodajnych (głównie z rodziny Malpighiaceae) wykazano, że ekstynkcje poszczególnych gatunków nie muszą mieć wpływu na strukturę sieci (BEZERRA i współaut. 2009). Rejestrując podstawowe parametry: rozkład stopni, zagnieżdżenie i modularność, badacze nie obserwowali zmian w strukturze lub były one niewielkie. Średnia zmiana zagnieżdżenia po stracie węzła wynosiła mniej niż 2%. Z drugiej jednak strony, im większy był stopień węzła utraconego gatunku, tym silniejsze po-

wodowało to zmiany i zachodziło większe prawdopodobieństwo spadku zagnieżdżenia. Dwa z badanych przypadków spowodowały dalsze ekstynkcje (BEZERRA i współaut. 2009). Z kolei w przypadku sieci zapyleń obejmującej 154 gatunki roślin i owadów z deszczowego lasu strefy umiarkowanej w Południowym Chile, grupą organizmów stabilizujących system okazały się drzewa (głównie z rodziny Myrtaceae) oraz błonkoskrzydłe (Hymenoptera) – ich „usunięcie” powodowało spadek zagnieżdżenia sieci, a także wyraźnie wpływało na rozkład stopnia węzłów, w efekcie (zwłaszcza w przypadku drzew) powodowało wzrost prawdopodobieństwa ekstynkcji owadów oraz pozostałych roślin (RAMOS-JILIBERTO i współaut. 2009). Dodatkowo wykazano, że zagnieżdżona struktura sieci powoduje tworzenie się układów z udziałem większej liczby gatunków, niż w przypadku systemów, w których węzły połączone są w sposób losowy (BASTOLLA i współaut. 2009). Jak na razie większość badań dotyczących stabilności sieci bazuje niestety na modelach teoretycznych, brak natomiast studiów eksperymentalnych w tej dziedzinie, co oczywiście wynika z ich ogromnej praco-, czaso- i kosztowności. Jako że problem jest jednak niezwykle nośny także w sferze aplikacyjnej, np. w badaniach odporności ekosystemów na zaburzenia, z całą pewnością w najbliższym czasie można się spodziewać doniesień, które będą eksperymentalną weryfikacją założeń teoretycznych.

KSZTAŁTOWANIE SIĘ SIECI O OKREŚLONEJ STRUKTURZE

Powtarzalność struktury różnych sieci mutualistycznych, a także sieci z zupełnie innych dziedzin, każe szukać przyczyn w specyficznym sposobie kształtowania się takich systemów. Aby uzyskać obserwowane w sieciach bezskalowych odchylone rozkłady stopni, stworzono model zwany z ang. preferential attachment (model preferowanych połączeń) (BASCOMPTE i JORDANO 2007). Zakłada on, że nowe węzły przyłączają się do tych

już połączonych w sieć, z prawdopodobieństwem proporcjonalnym do ich stopnia. Zatem węzły o dużych stopniach mają większą tendencję do „przyciągania” nowych połączeń. To stymuluje powstanie grupy wysoce połączonych węzłów – rdzeni sieci. Model ten nie tłumaczy jednak zróżnicowanych rozkładów stopni występujących w sieciach mutualistycznych, np. najczęściej stwierdzanego rozkładu potęgowego, odciętego po stronie

dużych wartości i charakterystycznej, wielopoziomowej asymetrii połączeń. Na potrzeby wyjaśnienia wysoce powtarzalnej struktury sieci zapyleń proponowano kilka rozwiązań. VÁZQUEZ i współaut. (2007), porównując rzeczywiste dane z modelami zerowymi, wskazują, że dużą część z obserwowanej asymetrii można uzyskać po prostu przez losowe interakcje pomiędzy osobnikami (bardziej niż gatunkami). Oznacza to, że osobniki gatunków częstych nawiązują więcej interakcji niż te należące do gatunków rzadkich. Autorzy ci wskazują także, że większe zbiorowiska charakteryzują się większą asymetrią. Jest to koncepcja nazwana neutralną, ponieważ opiera się na połączonym wpływie zagęszczenia gatunków i losowego rozkładu połączeń (BASCOTTE i JORDANO 2007). Hipoteza ta nie może jednak w pełni wyjaśniać obserwowanych układów, ponieważ dość oczywistym jest, że w przyrodzie istnieją faktyczne ograniczenia morfologiczne i fenologiczne w nawiązywaniu połączeń. Przykładowo, JORDANO i współaut. (2003), porównujący dane z

pięćdziesięciu sieci (zapyleń i dyspersji nasion) stwierdzili, że tylko dla 19% nieistniejących połączeń nie można przypisać określonej przyczyny wynikającej z niezgodności fenologicznej czy morfologicznej. W oparciu o tę właściwość interakcji rozwijana jest koncepcja połączeń niemożliwych (ang. forbidden links model). Z kolei STANG i współaut. (2007) proponują połączony wpływ ograniczeń morfologicznych (połączeń niemożliwych) i zagęszczenia roślin, jako czynników decydujących o liczbie połączeń w sieci zapyleń. Między innymi badana przez nich głębokość i średnica nośnika nektaru (rurki kwiatowej) wyjaśnia 71% odchyleń w stopniach węzłów sieci w badanym przez nich zbiorowisku (STANG i współaut. 2006). Obie te hipotezy wzajemnie się nie wykluczają, zatem kształtowanie się sieci może przebiegać w sposób zależny od zagęszczenia potencjalnych partnerów, z uwzględnieniem połączeń niemożliwych, co generuje obserwowane odcięcia w rozkładach stopni węzłów (BASCOTTE i JORDANO 2007).

DYNAMIKA W CZASIE

Sieci ekologiczne (zwłaszcza zapyleń i dyspersji nasion) nie tylko kształtują się według pewnego wzoru, ale ulegają także ciągłym przebudowom. W trakcie sezonu wegetacyjnego do sieci włączają się kolejne gatunki, kiedy dojrzewają ich odpowiednie stadia rozwoju. Również pomiędzy latami przyłączają się obce gatunki, które kolonizują nowe siedliska i zmieniają funkcjonowanie istniejącego dotychczas systemu zależności. Z jednej strony różne sieci zapyleń posiadają powtarzalne cechy budowy, z drugiej strony wiele prac wskazuje na wyraźną zmienność w czasie parametrów charakteryzujących sieć: powiązania, zagnieżdżenia oraz ogólnej liczby węzłów i ich stopni (LUNDGREN i OLESEN 2005, OLESEN i współaut. 2008), a także tożsamości partnerów (BASILIO i współaut. 2006). Czasowa zmienność tych systemów wskazuje na kolejny wymiar, który należy scharakteryzować, aby uzyskać pełen obraz sieci zapyleń, zwłaszcza w kontekście spekulacji na temat sposobu ich rozbudowy. Przykładowo, w badaniach arktycznej sieci zapyleń OLESEN i współaut. (2008) wykazali, że $\frac{1}{5}$ węzłów za-

pylaczy i aż $\frac{2}{3}$ wszystkich połączeń pojawia się tylko w jednym z dwóch lat obserwacji. Takie zróżnicowanie w największej mierze dotyczy gatunków specjalistycznych i często rzadkich, które lokalizują się na pozycjach peryferyjnych (OLESEN i współaut. 2008). Podobne wyniki przynoszą rozległe badania PETANIDOU i POTTS'A (2006), gdzie udział zapylaczy stwierdzonych tylko w jednym roku (z ponad 4 lat obserwacji) wynosił aż 40,5% i znacząco korelował z stopniem specjalizacji. Może to wskazywać, że wysoka zmienność wewnątrz- jak i międzysezonowa jest kolejną charakterystyczną cechą sieci zapyleń (OLESEN i współaut. 2008). Długoterminowe badania dają wskazówki na temat mechanizmów rozbudowy sieci: stwierdzono, że gatunki o większym zagęszczeniu i dłuższej fazie fenologicznej mają większe prawdopodobieństwo połączenia się z nowymi węzłami, choć nie bez wpływu pozostają „połączenia niemożliwe” (OLESEN i współaut. 2008). Wydaje się zatem, że tylko połączenie proponowanych modeli może dać zbliżony do prawdy obraz konstruowania się i przebudowy sieci.

WNIOSKI DO WYCIĄGNIĘCIA (NA RAZIE Z WORKA Z KOTEM)

Choć badania sieci ekologicznych intensywnie rozwijają się już od kilku lat, ciągle jest jeszcze wiele niewiadomych. Na przykład, interesującym problemem, po określeniu mechanizmów tworzenia się i dynamiki sieci, jest wskazanie ich funkcjonalnego znaczenia. Być może takie a nie inne parametry i właściwości większości sieci są wynikiem podobnych sposobów ich powstawania, istnienia jakiegoś mechanizmu umożliwiającego trwanie układów o maksymalnej stabilności lub tylko prostą statystyczną konsekwencją funkcjonowania dużych zbiorów powiązanych elementów (BASCOMPTE 2007). W sieciach biologicznych precyzyjne wyróżnienie wpływu czynników kształtujących strukturę połączeń – powiązanych ze stopniem, siłą węzłów lub ich liczebnością – pozwoli być może na zrozumienie np. mechanizmu koewolucji gatunków roślin i zwierząt połączonych mutualizmem. Środowiskiem intensywnych procesów koewolucyjnych mogłyby być właśnie moduły sieci o wysokim, wewnętrznym wysyceniu połączeniami (DUPONT i OLESEN 2009), bardziej aniżeli pojedyncze pary gatunków (BASCOMPTE i współl. 2003). Zagnieżdżony układ asymetrycznych połączeń wiązany jest z faworyzowaną przez dobór naturalny konwergencją i dopasowaniem cech w powiązanych mutualizmem gatunkach (GUIMARÃES i współl. 2006). Jak wcześniej wspomniano zagnieżdżenie sieci mutualistycznych wpływa pozytywnie

na zwiększenie liczby gatunków budujących sieć, a także na spadek konkurencji między gatunkami (BASTOLLA i współl. 2009). Jest to więc mechanizm stymulujący zachowanie bioróżnorodności. Znajomość właściwości sieci pozwala na świadomą kontrolę jej stanu. Wyodrębnienie funkcjonalnych modułów i określenie roli danego gatunku w systemie, pozwala na bardziej precyzyjną i skuteczną ochronę: gatunki rdzeniowe sieci i zwornikowe są niezbywalnymi elementami funkcjonującej jako całość sieci (OLESEN i współl. 2009). Dzięki takiej wiedzy można przewidywać skutki wyginięcia czy usunięcia ze zbiorowiska danego zwierzęcia czy rośliny: czy pociągnie to za sobą kaskadę kolejnych zaburzeń czy też system będzie stabilnie funkcjonował? Okazuje się, że usunięcie już funkcjonujących w zbiorowisku obcych gatunków, może skutkować zwiększoną ekstynkcją innych węzłów, co daje wskazówki dla zmagania z inwazjami biologicznymi (VALDOVINOS i współl. 2009).

Choć wielu uczonych sceptycznie podchodzi do „sieciowych” nowinek, wydaje się, że mogą one dać nowe spojrzenie na wiele starych problemów. Z tego powodu tak istotne jest podejmowanie kolejnych badań, które pozwolą na pełną charakterystykę i przewidywalność sieci biologicznych – skupiających różnego rodzaju węzły (nie tylko gatunki), z różnych siedlisk i szerokości geograficznych.

ZAPŁĄTANI W SIECI (MUTUALISTYCZNEJ)

Streszczenie

Sieć to zbiór elementów określanych jako węzły, między którymi istnieją jakiegoś typu powiązania. W ekologii podejście „sieciowe” jest wykorzystywane w badaniach łańcuchów pokarmowych, epidemiologii, ekologii wysp oraz studiach interakcji mutualistycznych. Jak ostatnio dowiedziano, zwłaszcza sieci łączące rośliny i zapylające je zwierzęta pełnią ważną rolę w generowaniu i podtrzymywaniu różnorodności biologicznej ekosystemów lądowych, uważa się je nawet za „fundament bioróżnorodności”. Zwykle łączą one dziesiątki, a nawet setki gatunków, tworzących skomplikowane układy wzajemnie korzystnych powiązań. Dogłębne zrozumienie takich skomplikowanych układów, w których uczestniczą liczne gatunki zawsze stanowiło metodologiczne wyzwanie w ekologii. Nowe narzędzia matematyczne pozwalają charakteryzować pewne cechy sieci (zagnieżdżenie, rozkład siły węzłów etc.) oraz ich strukturę (poprzez wyznaczanie węzłów/gatunków pełniących rolę strukturalną w

badanych ekosystemach), która charakteryzuje się wysoką heterogennością i asymetrią. Jak wskazują dane empiryczne większość gatunków budujących sieć jest słabo połączona, natomiast niektóre węzły tworzą znacznie więcej połączeń niż wynikałoby to z losowego ich rozkładu. Taka asymetria odróżnia sieci mutualistyczne od losowych, które są wysoce jednorodne. Powtarzalność struktury sieci w wielu różnych rodzajach oddziaływań mutualistycznych sugeruje istnienie powszechnego mechanizmu tworzenia, rozwoju i trwałości różnych typów sieci. W szczególności zagnieżdżenie (nestedness), jako miara asymetrii systemu, wydaje się pełnić kluczową rolę w funkcjonowaniu realnie istniejących sieci. Jest to dobrze widoczne, kiedy sieć jest przedstawiona w postaci macierzy przyległości lub diagramu, w którym węzły uszeregowane są według spadającego stopnia węzła. Odkrywane ostatnio właściwości złożonych systemów pokazują, że warto eksplorować tę dziedzinę ekologii, ponieważ wzorce

formowania się i struktury sieci mogą ułatwić zrozumienie procesów koewolucyjnych oraz znalezienie skutecznych sposobów ochrony różnorodności

biologicznej, m.in. poprzez wskazywanie „zwornikowych” elementów ekosystemów determinujących ich trwanie i stabilność.

ENTANGLED IN A WEB (OF MUTUALISTIC INTERACTIONS)

Summary

A network is a set of elements called nodes, linked by a particular kind of interaction. In ecology the network approach is most useful for studies of food webs, epidemiology, spatial connections and mutualistic interactions. As recently demonstrated, especially plant-pollinator interactions play a crucial role in generating and sustaining biodiversity of terrestrial ecosystems. They are even regarded as “architecture of biodiversity”. Usually they connect dozens or even hundreds of species, forming complex networks of reciprocally beneficial interactions. A comprehensive study of complex interactions, involving many species that form networks of various connections, has always been a difficulty in ecology. New mathematical tools allow to analyze the network properties (nestedness, node degree distribution etc.) and structure (*via* designation of species playing structural roles in the studied ecosystem), which is highly heterogeneous and asymmetric: most of the species are rather weakly connected, while some of taxa develop much more connec-

tions or much stronger relationships that expected by chance. Asymmetry distinguishes mutualistic networks from the random ones, which are highly homogenous. The repeatability of structural traits over different types of mutualism suggests that there is a common mechanism of the formation and development of various networks or system persistence. In particular *nestedness*, which is an expression of the network asymmetry, seems to play a crucial role in the functioning of real-world networks. It can be observed when the web is depicted as an adjacency matrix or a diagram, where the nodes are organised according to descending node degree. The recent discovery of the properties of complex networks mark out the necessity of new studies to be done, for the observed patterns have a crucial significance in the comprehensive understanding of the process of co-evolution and finding solutions for efficient biodiversity protection as this theoretical approach can be applied to indicate “keystone” species which determine stability of the systems in question.

LITERATURA

- ATMAR W., PATTERSON B. D., 1993. *The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitats*. *Oecologia* 96, 373–382.
- BATAGELJ V., MRVAR A., 2003. *Pajek – analysis and visualization of large networks*. [W:] *Graph drawing software*. JÜNGER M., MUTZEL P. (red.). Springer, Berlin, 77–103.
- BASCOMPTE J., 2007. *Networks in ecology*. *Basic App. Ecol.* 8, 485–490.
- BASCOMPTE J., JORDANO P., 2007. *The structure of plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity*. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38, 567–593.
- BASCOMPTE J., JORDANO P., MELIAN C. J., OLESEN J. M., 2003. *The nested assembly of plant-animal mutualistic networks*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100, 9383–9387.
- BASCOMPTE J., JORDANO P., OLESEN J. M., 2006. *Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance*. *Science* 312, 431–433.
- BASILIO A. M., MEDAN D., TORRETTA J. P., BARTOLONI N. J., 2006. *A year-long plant-pollinator network*. *Austral Ecol.* 31, 975–983.
- BASTOLLA U., FORTUNA M. A., PASCUAL-GARCÍA A., FERRERA A., LUQUE B., BASCOMPTE J., 2009. *The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity*. *Nature* 458, 1010–1021.
- BEZERRA E. L., MACHADO I. C., MELLO M. A., 2009. *Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds*. *J. Anim. Ecol.* 78, 1906–101.
- DUNNE J. A., 2006. *The network structure of food webs*. [W:] *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. PASCUAL M., DUNNE J. A. (red.). Oxford University Press, 27–30.
- DUPONT Y., OLESEN J. M., 2009. *Ecological modules and roles of species in heathland plant-insect flower visitor networks*. *J. Anim. Ecol.* 78, 346–353.
- ESKILDSEN L. I., LINDBREG A. B., OLESEN J. M., 2001. *Ants monopolise plant resources by shelter-construction*. *Acta Amazon.* 31, 155–157.
- FAGAN W. F., 2002. *Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations*. *Ecology* 83, 3243–3249.
- FARKAS I. J., JEONG H., VICSEK T., BARABÁSI A.-L., OLTVAI Z. N., 2003. *The topology of transcription regulatory network in the yeast, Saccharomyces cerevisiae*. *Physica A* 318, 601–612.
- GUIMARÃES P. R. JR., RICO-GRAY V., FURTADO DOS REIS S., THOMPSON J. N., 2006. *Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks*. *Proc. R. Soc. B* 273, 2041–2047.
- GUIMARÃES P. R. JR., SAZIMA C., DOS REIS S. F., SAZIMA I., 2007. *The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees?* *Biol. Lett.* 3, 51–54.
- GUIMERÁ R., AMARAL L. A. N., 2005. *Cartography of complex networks: modules and universal roles*. *J. Stat. Mech.* P02001, 1–13.
- HERRERA C. M., 1988. *Variation in mutualisms: the spatio-temporal mosaic of a pollinator assemblage*. *Biol. J. Linn. Soc.* 35, 95–125.
- ITO T., CHIBA T., OZAWA R., YOSHIDA M., HATTORI M., YOSHIYUKI S., 2001. *A comprehensive two-hybrid analysis to explore the yeast protein interactome*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98, 4569–4574.
- JEONG H., TOMBOR B., ALBERT R., OLTVAI Z. N., BARABÁSI A.-L., 2000. *The large-scale organization of metabolic networks*. *Nature* 407, 651–654.
- JORDANO P., 2000. *Fruits and frugivory* [W:] *Seeds: the ecology of regeneration in natural plant*

- communities. FENNER M. (red.). Commonwealth Agricultural Bureau International, Wallingford, 125-166.
- JORDANO P., BASCOMPTE J., OLESEN J. M., 2003. *Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions*. Ecol. Lett. 6, 69-81.
- KEARNS C. A., INOUE D. W., WASER N. M., 1998. *Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions*. Ann Rev Ecol. Evol. Syst. 29, 83-112.
- KREBS C. J., 1997. *Ekologia*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- LUNDGREN R., OLESEN J. M., 2005. *The dense and highly connected world of greenland's plants and their pollinators*. Arct. Antarct. Alp. Res. 37, 514-520.
- NEWMAN M., 2003. *The structure and function of complex networks*. SIAM Rev. 45, 167-256.
- OLESEN J. M., LINDBERG A. B., ESKILDSEN L. I., SVENNING J. C., LINDBERG R., 2002. *Plants in the devil's garden: intruders in an ant-plant mutualism*. Ecotropa 8, 81-86.
- OLESEN J. M., BASCOMPTE J., DUPONT Y., JORDANO P., 2007. *The modularity of pollination networks*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 104, 19891-19896.
- OLESEN J. M., BASCOMPTE J., ELBERLING H., JORDANO P., 2008. *Temporal dynamics in a pollination network*. Ecology 89, 1573-1582.
- PALMER T. M., BRODY A. K., 2007. *Mutualism as reciprocal exploitation: African plant-ant defend foliar but not reproductive structures*. Ecology 88, 3004-3011.
- PAUTASSO M., HARWOOD T., SHAW M., 2008. *Epidemiological modelling of Phytophthora ramorum: network properties of susceptible plant genera movements in the nursery sector in England and Wales*. Proceedings of the Sudden Oak Death Third Science Symposium.
- PETANIDOU T., POTTS S., 2006. *Mutual use of resources in Mediterranean plant-pollinator communities: how specialized are pollination webs?* [W:] *Plant-pollinator interactions. From specialization to generalization*. WASER N. M., OLLERTON J. (red.). The University of Chicago Press, Chicago, 220-244.
- PROCTOR M., YEO P., LACK A., 1996. *The natural history of pollination*. Harper Collins, London, UK.
- PROULX S. R., PROMISLOW D., PHILLIPS P. C., 2005. *Network thinking in ecology and evolution*. Trends Ecol. Evol. 20, 345-353.
- RAMOS-JILIBERTO R., ALBORNOZ A. A., VALDOVINOS F. S., SMITH-RAMÍREZ C., ARIM M., ARMESTO J. J., MARQUET P. A., 2009. *A network analysis of plant-pollinator interactions in temperate rain forests of Chiloe' Island, Chile*. Oecologia 160, 697-206.
- SANTAMARÍA L., RODRÍGUEZ-GIRONÉS M. A., 2007. *Linkage rules for plant-pollinator networks: trait complementarity or exploitation barriers?* PloS Biol. 5, 354-362.
- SHADBOLT N., BERNERS-LEE T., 2008. *Traktat o sieci*. Świat Nauki 11, 70-75.
- SPORNS O., 2002. *Network analysis, complexity, and brain function*. Complexity 8, 56-60.
- STANG M., KLINKHAMER, P. G. L. VAN DER MEIJDEN, E., 2006. *Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant/flower visitor web*. Oikos 112, 111-121.
- STANG M., KLINKHAMER P. G. L., VAN DER MEIJDEN E., 2007. *Asymmetric specialization and extinction risk in plant-flower visitor webs: a matter of morphology or abundance?* Oecologia 151, 442-53.
- VALDOVINOS F. S., RAMOS-JILIBERTO R., FLORES J. D., ESPINOZA C., LÓPEZ G., 2009. *Structure and dynamics of pollination networks: the role of alien plants*. Oikos 118, 1190-1200.
- VÁZQUEZ D. P., AIZEN A. M., 2004. *Asymmetric Specialization: A Pervasive Feature of Plant-Pollinator Interactions*. Ecology 85, 1251-1257.
- VÁZQUEZ D. P., MELIÁN C. J., WILLIAMS N. M., BLÜTHGEN N., KRASNOV B. R., POULIN R., 2007. *Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks*. Oikos 116, 1120-1127.
- WASER N. M., CHITTKA L., PRICE M.V., WILLIAMS N., OLLERTON J., 1996. *Generalization in pollination systems, and why it matters*. Ecology 77, 1043-1060.
- WILSON J. R., 2008. *Wprowadzenie do teorii grafów*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.