

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
KATEDRA ZOOLOGIE



Ekologie opylovacích sítí

Bakalářská práce

Jiří Hadrava

Školitel: Mgr. Petr Janšta

Konzultant: Mgr. Zdeněk Janovský

Praha 2013

Poděkování

Velkým díkem jsem zavázán především svému školiteli Mgr. Petru Janštovi za obětavé vedení mé práce. Moje poděkování patří také Mgr. Zdeňku Janovskému, který mi již v době mého středoškolského studia umožnil nahlédnout do výzkumu ekologie opylování a nadále mě v této činnosti podporuje poskytováním konzultací a možností k účastem na konferencích. V neposlední řadě děkuji za podporu své rodině.

Poděkovat bych chtěl také všem vyučujícím z Přírodovědecké a Matematicko-fyzikální fakulty Univerzity Karlovy v Praze, jejichž přednášky pro mě byly často velmi inspirativní. Dále bych rád poděkoval organizátorům a přednášejícím z biologického soustředění Arachne, vedoucím biologického kroužku pro středoškoláky a pořadatelům Biologických čtvrtků ve Viničné, kteří se významně podíleli na formování směrů mých přírodovědných zájmů již během mého středoškolského studia. Opomenout nesmím ani své přátele, kteří mi při diskusích na biologická témata přinášejí mnoho inspirací.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracoval samostatně na základě uvedené literatury. Tato práce nebyla předložena k získání jiného akademického titulu.

V Praze 14. 5. 2013

Jiří Hadrava

Abstrakt

Rostliny a opylovači jsou ve společenstvech uspořádáni do spletné sítě vztahů. Pochopení struktury této sítě může pomoci porozumět dynamice společenstev a principu udržování biodiverzity. Znalosti o pozicích druhů v síti zase mohou mít své uplatnění v ochraně přírody.

Cílem této práce je nastínit základní metodické principy tohoto konceptu, poukázat na jeho možné nedostatky, vytvořit základní přehled metod analýz opylovacích sítí (založených na teorii grafů) a popsat první z výsledků srovnávání struktur opylovacích systémů napříč geografickými oblastmi – jednu z nových možností, které tento přístup ekologii opylování přinesl.

Klíčová slova

teorie grafů, bipartitní graf, analýza sítí, ekologie, hmyz, interakce opylovačů a rostlin, opylovací síť

Abstract

In communities, plants and pollinators are organized into complex network of relations. Description of structure in this network can contribute to understanding of community dynamics and persistence of biodiversity. Better understanding of patterns in assemblages of plants and pollinators may also help in their protection.

The aim of this work is to review recent methodological principles in the pollination network analyses and to show potential problems in concept of ecological networks. Graph theory is briefly summarized and applied to the description of pollination networks. As an example, results on comparison of communities from different geographical sites are given.

Key words

graph theory, bipartite graph, network analysis, ecology, insects, plant-pollinator interaction, pollination network

Obsah

1	Úvod	5
1.1	Opylovači	5
1.2	Sítě	6
2	Teorie grafů	7
2.1	Úvod do teorie grafů	7
2.2	Grafy jako znázornění společenstev	7
2.3	Reprezentace a vizualizace sítí	8
2.4	Jednomodová síť	8
2.5	Ohodnocení grafu	9
2.5.1	Četnost návštěv	9
2.5.2	Efektivita jedné návštěvy	10
2.5.3	Separace jednotlivých parametrů	10
3	Nejednotnost popisu opylovacích sítí	11
3.1	Co je v opylovacích sítích základní taxonomickou jednotkou?	11
3.2	Variabilita v prostoru a čase	12
3.2.1	Prostorová struktura sítě	12
3.2.2	Variabilita během dne	13
3.2.3	Variabilita během sezóny	13
3.2.4	Variabilita mezi roky	13
3.3	Co vše může být v síti zaznamenáno	14
3.4	Problémy konceptu opylovacích sítí	14
3.4.1	Pozorovací úsilí (sampling effort)	14
3.4.2	Dva typy nulových interakcí	15
3.4.3	Pseudoreplikace	15
4	Metody analýz opylovacích sítí	16
4.1	Základní charakteristiky sítí	16
4.1.1	Konektivita sítě (C)	16
4.1.2	Generalizovanost	17
4.2	Specializovanost	17
4.2.1	Specializovanost a generalizovanost	17
4.2.2	Míry specializovanosti v ohodnocených grafech	17
4.2.3	Indexy specializovanosti v parazitologii	18
4.3	Strukturní centralita bodu	19
4.3.1	Degree centrality (DC)	19
4.3.2	Betweenness centrality (BC)	20
4.3.3	Closeness centrality (CC)	20
4.4	Jaccardova podobnost	21
4.5	Funkční specializovanost (FS)	21

5	Struktura sítí	21
5.1	Nestedness (zahnížděnost)	21
5.1.1	Kvantifikace zahnížděnosti	22
5.1.2	Testování zahnížděnosti	23
5.1.3	Vysvětlení zahnížděnosti	24
5.2	Modularita	25
5.2.1	Výpočet modularity	25
5.2.2	Postavení druhu podle modulů	26
5.2.3	Moduly v opylovacích sítích	27
6	Závěrečné shrnutí metodické části	28
7	Výsledky globálního srovnávání opylovacích sítí	29
7.1	Latitudinální rozdíly ve struktuře sítí	29
7.2	Opylovací systémy a vlhkostní gradient	30
7.3	Altitudinální patrnosti ve struktuře sítí	31
7.4	Ostrovy	31
8	Závěr	32
8.1	Plány do budoucna	32
9	Literatura	33

1 Úvod

Studium vztahů mezi opylovači a jejich živnými rostlinami přitahuje biology odedávna. Lze na nich studovat princip koevoluce (Thompson 1989; Jordano 1987), používají se jako učebnicový příklad mutualistického vztahu (Begon et al. 2006, str. 387-390), přičítá se jim značný podíl na existenci dnešní diverzity hmyzu a krytosemenných rostlin (Grimaldi & Engel 2004, str. 5). Jejich pochopení může být také velmi inspirativní – dokonce samotného Darwina ovlivnilo pozorování opylovačů při formulování jeho evoluční teorie (Darwin 1859, str. 73-74 a 91-95). Kromě pochopení evolučních a ekologických principů je studium ekologie opylování žádáno i z praktických důvodů, a to jednak kvůli ochraně přírody v lidmi využívané krajině (např. Jennersten 1988; Rathcke & Jules 1993; Aizen & Feinsinger 1994) a jednak kvůli významu opylovačů v zemědělství (Steffan-Dewenter & Westphal 2008).

Donedávna se však téměř každý výzkum opylování omezoval pouze na studium některé konkrétní rostliny a jejích opylovačů (např. Klinkhamer & de Jong 1990; Young & Stanton 1990; Jennersten & Nilsson 1993; Westerberg & Saura 1994). Zjištěné výsledky tak byly vytrženy z kontextu společnosti, v němž daný vztah fungoval.

Opylovací nebo také polinační síť (anglicky *pollination network*) umožňuje po vzoru sítí potravních (Paine 1980) podívat se prostřednictvím teorie grafů na společenstvo rostlin a opylovačů jako na jeden celek. Koncept opylovacích sítí tak umožnil propojení tradičního studia opylování s teoretickou ekologií, ekologií společenstev a matematikou (Proulx et al. 2005).

Moje bakalářská práce si klade za cíl nastínit základní metodologické principy tohoto přístupu, popsat první z výsledků, které studium opylovacích sítí přes mnohé zatím nedořešené metodické problémy přineslo, a shrnout, kterými směry se tento jejich výzkum může dále ubírat.

1.1 Opylovači

Opylování je mutualistický vztah mezi rostlinami a živočichy. Rostlina svým opylovačům nabízí zdroje potravy¹, aby je nalákala na své květy. Na těle opylovače se pak zachytí pyl rostliny, a nechá se jím přenést na bliznu další rostliny téhož druhu (Darwin 1859, str. 91-92). Živočišné opylovače k přenosu pylu využívá 80% dnešních krytosemenných rostlin (Ollerton et al. 2011) včetně řady významných hospodářských plodin (např. rajčat). Obdobný způsob přenosu pylu byl zřejmě vyvinut také u některých druhohorních nahosemenných rostlin, které byly opylovány tehdejšími srpicemi (Ren et al. 2009, Ollerton & Coulthard 2009).

Takovéto základní schéma principu fungování interakcí mezi rostlinami a jejich opylovači nepostihuje celou rozmanitost opylovacích strategií. V přírodě se může udržet i jakýkoli jiný mechanismus zoogamie, který rostlinám umožní nalákat opylovače na své květy a opatřit jejich těla pylem². Mnozí živočišné zase mohou využívat zdroje nabízené rostlinami, aniž by je při tom efektivně opylili³.

¹Nabízenými zdroji jsou nejčastěji nektar či nadbytečný pyl, v některých případech také třeba olej (Rasmussen & Olesen 2000).

²Podvodné lákání opylovačů je typické např. pro rostliny z čeledi vstavačovitých (Orchideaceae). Mnoho zástupců této čeledi svými květy napodobuje např. samičky různých druhů hmyzu, a nechává se opylit jejich samečky (Gögler et al. 2011; Xu et al. 2012). Ještě extrémnějším příkladem opylovací interakce výhodné pouze pro rostlinného partnera je vztah mezi pestřenkami a krušítkem *Epipactis veratrifolia*, který napodobuje varovný feromon mšic, a láká tak samičky pestřenek, aby sem nakladly vajíčka. Jejich larvy poté pravděpodobně nepřežijí (Stöckl et al. 2011).

³Známé jsou případy, kdy různé druhy včel prokusují ostruhy rostlin, a dostanou se tak k nektaru aniž by svými těly zavádily o tyčinky či blizny rostliny (Genini et al. 2012; Leonard et al. 2013). S obdobným, jen ne tak zjevným, krádežním zdrojů se můžeme setkat i u jiných „opylovačů“. Např. motýli díky svým dlouhým sosákům mohou vysávat nektar z květů uzpůsobených k opylování včelami, které pro nektar musejí lézt až do nitra květu. Oproti včelám se na těla motýlů zachytí jen zanedbatelné množství pylu (Wiklund et al. 1979; 1982).

Většina rostlin je opylována hmyzem, nejčastějšími opylovači jsou zástupci čtyř největších řádů hmyzu: dvoukřídlých (Diptera), blanokřídlých (Hymenoptera), motýlů (Lepidoptera) a brouků (Coleoptera). Často však opylují i příslušníci jiných skupin hmyzu, např. srpic (Mecoptera), třásněnek (Thysanoptera) či chrostíků (Trichoptera). Dokumentovány jsou dokonce případy opylování švábem (Perry 1978; Vlasáková et al. 2008) či rovnokřídlými (Micheneau et al. 2010). Další významnou skupinou opylovačů jsou obratlovci. Známé je opylování ptáky, zejména americkými kolibříky (Trochilidae) či pěvci Starého světa, např. z čeledi strdimilovitých (Nectariniidae) či kruhoočkových (Zosteropidae) (Olesen & Valido 2003a). V tropických oblastech je běžným fenoménem také opylování letouny (Chiroptera); opylovači mnoha rostlin tropických lesů nového světa jsou listonosí netopýři (Phyllostomatidae), ve Starém světě jejich niku zastávají kaloni (Pteropodidae). Obě tyto skupiny jsou rostlinami vyhledávané zejména pro svoji velkou mobilitu (Fleming et al. 2009). Mezi skupinami živočichů neschopných aktivního letu bývá opylování spíš vzácné, přesto je známa také řada opylovačů např. z řad nelétajících savců. Zejména na ostrovech pak často opylují také ještěrky a gekoni (Olesen & Valido 2003b).

1.2 Sítě

Síť je v matematice definována jako určitý typ ohodnoceného orientovaného grafu (viz kapitola 2), který se používá např. pro modelování toků systémem od zdrojů (*source*) ke stokům (*sink*). Takové jsou např. říční sítě, dopravní sítě, sociální sítě (systém proudění informací v lidské společnosti) nebo sítě elektrického či vodovodního vedení. V tomto smyslu byl také pojem sítí zaveden do ekologie v podobě potravních sítí znázorňujících toky energie biosférou (Ings et al. 2009). Později ekologové začali studovat také strukturní charakteristiky potravních sítí (Paine 1980). Tento směr výzkumu se již nemusel omezovat pouze na potravní sítě, ale bylo možné jeho záběr rozšířit také o studium paraziticko-hostitelských a mutualistických vztahů. Ačkoli tyto vztahy neukazují směry toku energie, a jejich grafy tedy postrádají síťový charakter v pravém slova smyslu, název „síť“ (*network, web*) po potravních sítích zdědily i „síť“ mutualistické a paraziticko-hostitelské. Sám tedy budu slovo síť také používat v tomto přeneseném významu jako synonymum k výrazu graf. Ostatně slovo síť v souvislosti se spletností vztahů mezi rostlinami a opylovači použil již Darwin (*web of complex relations*, Darwin 1859, str. 73). Teprve na konci devadesátých let minulého století se však lidé začali zabývat tím, jak tato síť vztahů rostlin a opylovačů vypadá (Memmott 1999; Elberling & Olesen 1999).

Ekologie není jediná oblast biologie, v níž se pracuje se sítěmi v užším či širším slova smyslu. Všem biologům dobře známé fylogenetické stromy a haplotypové sítě jsou grafy znázorňující historii toku genů mezi druhy či populacemi (Ings et al. 2009). Se sítěmi se také začíná pracovat v buněčné a vývojové biologii. Zde se uplatňují např. sítě regulace genové exprese v průběhu ontogeneze (Ben-Tabou de-Leon & Davidson 2009), regulační sítě metabolických enzymů (Bornholdt 2008) či sítě metabolických drah a signalizačních kaskád (Ma'ayan 2009).

Nejznámějšími ekologickými sítěmi jsou sítě potravní znázorňující trofické vztahy ve společenstvech. V posledních letech se čím dál více prací zabývá také sítěmi hostitelsko-parazitickými či parazitoidickými nebo sítěmi mutualistickými. Žádná síť komenzálních vztahů dosud publikována nebyla, přestože sestavit ji např. pro systém hálkotvorného hmyzu a jeho živných rostlin by nemuselo být příliš náročné.

Z mutualistických sítí bývají vedle opylovacích často studovány také sítě frugivorů a endozoochorních rostlin nebo sítě mravenců a myrmekofilních rostlin (Fonseca & Ganade 1996; Guimarães et

al. 2006). Frugivorní sítě jsou opylovacím principiálně velmi podobné: u obou platí, že zatímco motivační živočichů pro vstup do vztahu s rostlinou je pouze získání nového zdroje potravy, z hlediska rostliny na správném fungování vztahu přímo závisí její úspěšné rozmnožení. Možná právě proto mezi opylovacími a frugivorními sítěmi nacházíme mnoho podobností (např. Bascombe 2003; Lewinsohn & Prado 2006); jedním z mála výrazných rozdílů je nižší specializace živočichů ve frugivorních sítích (Blüthgen et al. 2007; Schleuning et al. 2012). Oproti tomu u myrmekofilních sítí není na správném nastavení vztahu přímo závislý životní cyklus ani jednoho z partnerů, celkově je naopak na tomto vztahu striktněji závislý spíše živočich než rostlina (Fonseca & Ganade 1996).

Z důvodů technických omezení se zatím bohužel na jiné mutualistické vztahy než vztahy mezi rostlinami a živočichy nepoužívá síťový přístup často. Ollerton et al. (2007) publikovali síť sasanek a ryb, které se v nich ukrývají a přinášejí jim živiny. Teprve v loňském roce se objevily první mykorhizní sítě (Montesinos-Navarro et al. 2012; Chagnon et al. 2012; Öpik & Moora 2012; Martos et al. 2012; Leake & Cameron 2012). Na síť symbióz se zooxanthelami a mikroorganismálními mutualisty si však ještě budeme muset počkat (Ings et al. 2009).

2 Teorie grafů

2.1 Úvod do teorie grafů

Na ekologické síti lze nahlížet jako na konkrétní příklady tzv. *grafů*. Grafem se v jazyce matematické disciplíny teorie grafů rozumí množina *vrcholů* (synonyma též *bod* či *uzel*, anglicky *vertex* či *node*) a množina jejich spojů zvaných *hrany* (anglicky *edge* či *link*). Každá hrana spojuje vždy právě dva vrcholy, mezi každou dvojicí vrcholů tedy hrana buď je, nebo tam není. Pakliže mezi dvojicí vrcholů hrana je, říkáme, že tyto vrcholy spolu *sousedí*. Počet sousedů vrcholu nazýváme *stupeň vrcholu*, stupeň *i*-tého vrcholu se zpravidla značí jako $\text{deg}(v_i)$ (podle *degree*).

Cesta v grafu je posloupnost, v níž se střídají vrcholy a hrany grafu tak, že po každém vrcholu následuje hrana vedoucí z tohoto vrcholu a po každé hraně následuje vrchol, do něhož tato hrana ústí. Cesta začíná i končí vrcholem a žádný vrchol v ní není obsažen opakovaně. Počtu hran na cestě říkáme *délka cesty*. *Kružnice* neboli *cyklus* je cesta nenulové délky, ke které je navíc přidána hrana spojující první a poslední vrchol cesty. Délka kružnice je rovna počtu hran v kružnici.

Speciálním typem grafu je tzv. *bipartitní graf* (do češtiny se někdy překládá jako dvoučástový). V bipartitním grafu si lze množinu vrcholů rozdělit do dvou disjunktních podmnožin (*partit*), pro které platí, že žádná hrana nespojuje dva vrcholy ležící v téže partitě (Matoušek & Nešetřil 2002, str. 98). Platí tvrzení, že graf je bipartitní právě tehdy, když neobsahuje žádný cyklus liché délky. Maximální možný počet hran v bipartitním grafu je $m \cdot n$, kde m a n jsou počty prvků jednotlivých partit. Bipartitnímu grafu s $m \cdot n$ hranami se říká *úplný bipartitní graf*.

2.2 Grafy jako znázornění společenstev

V případě ekologické sítě graf reprezentuje určité společenstvo, vrcholy odpovídají jednotlivým druhům (popř. jiným taxonomickým jednotkám, viz kapitola 3.1) a hrany spojují ty dvojice vrcholů, mezi nimiž nacházíme určitý typ interakce. Množinu všech vrcholů (druhů zaznamenaných v síti) si nazvěme S (*species*). V případě opylovacích sítí si z praktických důvodů množinu S rozdělme do dvou podmnožin, podmnožiny A (*animals*) obsahující opylovače a podmnožiny P (*plants*) obsahující rostliny. Hrana bude mezi a_j ($a \in A$) a p_i ($p \in P$) právě tehdy, když j -tý živočich opyluje i -tou

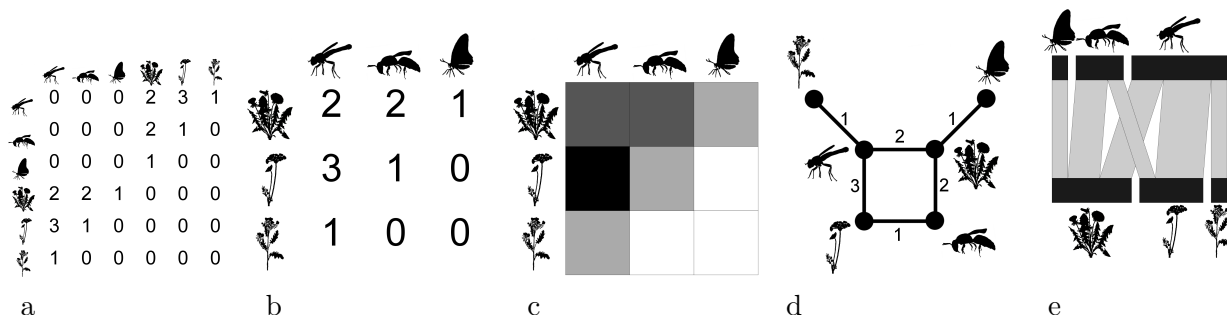
rostlinu. Mezi žádnou dvojicí vrcholů, z nichž oba patří do téže z podmnožin A či P , hrana existovat nemůže. Opylovací síť je tedy bipartitním grafem.

Označení S , A a P se v biologických pracích druhotně přestalo používat pro pojmenování množin druhů. Častěji se těmito symboly značí velikosti příslušných množin, tedy počty druhů v nich obsažených (např. Olesen & Jordano 2002; viz kapitola 4.1).

Ne každý vztah musí být stejně významný. Hrany tedy nemusí nabývat pouze binární hodnoty (ano/ne podle toho, jestli mezi danou dvojicí vrcholů je či není přítomna interakce), ale mohou vztah i kvantifikovat. Hrany mohou být tzv. *ohodnocené*, jednotlivé vztahy pak mohou mít různou váhu. V opylovacích sítích se jako tyto hodnoty nejčastěji používají četnosti interakcí (viz kapitola 2.5).

2.3 Rerezentace a vizualizace sítí

Sítě lze reprezentovat několika způsoby. Grafy můžeme zobrazit pomocí matice sousednosti (Matoušek & Nešetřil 2002, str. 105). Matice sousednosti je čtvercová matice, v níž každý řádek a každý sloupec odpovídá jednomu vrcholu, na pozici $[i,j]$ je 1 (resp. jiná hodnota u ohodnocených grafů), pokud mezi i -tým a j -tým vrcholem existuje hrana. V opačném případě je hodnota této pozice rovna nule (obr. 1a). Tato reprezentace grafu je však zbytečně velká pro bipartitní sítě, v nichž interakce očekáváme pouze mezi partitami. Pro opylovací sítě se proto začaly používat matice, v nichž řádky odpovídají jednotlivým rostlinám a sloupce jednotlivým opylovačům. Tato matice je vyplněna stejným způsobem jako matice sousednosti, obr. 1b (Dormann et al. 2008). Pro vizualizaci lze buď nahradit čísla v maticovém zápisu políčky s různými odstíny šedi (obr. 1c), nebo lze jednoduše nakreslit graf pomocí teček jako vrcholů a úseček spojujících sousedící vrcholy (obr. 1d). Pro zakreslení ohodnocené bipartitní sítě je však praktičtější vizualizace obdobná té, kterou použila např. Memmott (1999) pro opylovací síť či Novotný et al. (2010) pro síť potravní (obr. 1e).



Obr. 1: Způsoby vizualizace sítě: a – matice sousednosti (Matoušek & Nešetřil 2002, str. 105); b – bipartitní matice; c – vizualizace sítě pomocí R *bipartite::visweb* (Dormann et al. 2008); d – jednoduché zakreslení grafu; e – vizualizace sítě pomocí R *bipartite::plotweb* (Dormann et al. 2008).

2.4 Jednomodová síť

Některé analýzy (zejména ty převzaté z jiných oborů) nejsou definovány pro bipartitní síť, protože předpokládají, že hrana může teoreticky být mezi kteroukoli dvojicí vrcholů (např. Freemann 1978). Aby bylo možné k těmto analýzám využít data z opylovacích sítí, používá se převedení klasické bipartitní sítě (označované jako dvoumodové) na dvě sítě jednomodové (Dalsgaard et al. 2008; Padrón et al. 2011). Jednomodová síť je takový graf, jehož vrcholy odpovídají vrcholům jedné z partit původní dvoumodové sítě a hrana spojuje ty dvojice vrcholů, pro které platí, že v původní dvoumodové síti sdílely společného partnera.

Takováto síť již nevyovídá o mutualistických vztazích, jako spíše o kompetici, spojuje totiž opylovače využívající stejné potravní zdroje a rostliny opylované týmiž opylovači. Posunem významu hrany se však většina prací příliš nezabývá.

2.5 Ohodnocení grafu

Různé vztahy v opylovací síti mohou být různě významné, jednotlivým hranám se proto často přiřazují hodnoty kvantifikující jejich důležitost. Je více možností, co vše může hodnota hrany zohledňovat. Jednotlivé parametry interakce, které mohou být brány v potaz při ohodnocování příslušné hrany, jsou vypsány v tabulce 1. Binární síť si lze představit jako speciální případ ohodnocené sítě, která není závislá ani na jednom z těchto parametrů (ale hodnoty těchto parametrů mají vliv na šanci odhalení existence hrany, více viz kapitola 3.4).

Tabulka 1		
Odkaz v textu	Parametry, na nichž závisí hodnota hrany mezi i -tou rostlinou a j -tým opylovačem:	Příklady vlastností organismů zodpovědných za rozdílnost významu hrany:
I	početnost i -té rostliny	abundance rostlinného druhu, počet květů / květenství, doba kvetení (ve smyslu Olesen et al. 2008)
II	obecná atraktivita i -té rostliny	rozkvetlost (závislá na fenofázi), nápadnost jednoho květu (velikost, barevnost, vůně), množství nabízených zdrojů
III	početnost j -tého opylovače	abundance živočišného druhu (krát jeho mobilita), doba aktivity
IV	obecná aktivita j -tého opylovače	hladovost či aktivita jedince
V	preferenze j -tého opylovače i -té rostliny	specializovanost květu (polinační syndrom – dostupnost, barva, vůně, složení nektaru, morfologie a chutě opylovače)
VI	účinnost opylení j -tým opylovačem za návštěvu	velikost, chlupatost a čistotnost opylovače, doba trávená na květu, zastoupení pylu v potravě (různé pro různé rostliny)
VII	účinnost nakrmení i -tou rostlinou za návštěvu	kolik jakých zdrojů nabízí (různé pro různé druhy i pohlaví opylovačů)

Tabulka 1: Co vše může vyjadřovat hodnota hrany

2.5.1 Četnost návštěv

Hodnota hrany mezi j -tým opylovačem a i -tou rostlinou nejčastěji vyjadřuje počet, kolikrát byl při výzkumu j -tý opylovač na i -té rostlině zaznamenán. Hrana pak v závislosti na metodice pozorování zahrnuje informace o I až V nebo o II až V.

Pokud bylo úsilí standardizováno v rámci určité plochy, tedy počet prohlédnutí květu každého druhu (popř. čas strávený pozorováním květu každého druhu) je přímo úměrný jeho četnosti (např. Memmott 1999), pak hodnota hrany závisí na I. Častěji však bývá úsilí standardizováno v rámci jednotlivých rostlinných druhů, tedy každý rostlinný druh je pozorován po určitý čas bez ohledu na svoji početnost (např. Dalsgaard et al. 2008; Kato et al. 2008).

Dle metodiky se také mění význam III. Pokud je každý květ pozorován po určitou dobu (např. Dalsgaard et al. 2008; Kato et al. 2008), opylovačů, kteří mezi květy přeletují rychleji, bude zaznamenáno více než opylovačů, kteří na jednom květu setrvají delší dobu. Mobilita opylovačů však na počet jejich záznamů nebude mít vliv, pokud budou opylovači z každého květu zaznamenáni pouze v jednom okamžiku (např. Memmott 1999) či vícekrát po době dostatečně dlouhé na to, aby

se všichni opylovači stihli přemístit. Záleží na konkrétních řešených otázkách, která z metod je pro studii vhodnější. Zatímco z pohledu rostliny je mobilita opylovačů podstatnou informací (opylovač často přeletující z květu na květ přemístí více pylu než opylovač dlouho setrvávající na jednom květu), z hlediska studia opylovačů je lepší, aby síť kvantifikovala skutečně jen jejich počty na květech.

2.5.2 Efektivita jedné návštěvy

Kromě četnosti návštěv se může různit také význam jedné návštěvy. Je známo, že různé druhy opylovačů za jednu návštěvu odnášejí či přinášejí různé množství pylu (Larsson 2005), létají na různé vzdálenosti, a mají tak různý vliv na inbrední depresi rostliny (Schmitt 1980). Různí opylovači také mohou setrvat na jednom květu či květenství různě dlouhou dobu a působit tak různé riziko samoopylení. Různí opylovači mají také různé preference pro samčí a samičí květy, čímž mohou ovlivnit procento přeneseného pylu (Larsson 2005) i šanci přenesení pylu mezi dvěma květy téže rostliny (Brunet & Sweet 2006). Ze zoologické literatury je zase známo, že různé druhy opylovačů se také v různé míře pylem zároveň živí (Irvin et al. 1999).

Různí opylovači tedy při stejném počtu návštěv přispějí různou měrou k fitness rostliny (měřené např. jako množství vyprodukovaných semen), říkáme tedy, že mají různou účinnost (*per-interaction effectivity*, VI). Celkovou efektivitu určitého druhu opylovače T si pak můžeme vyjádřit jako součin jeho četnosti a efektivitu. Vázquez et al. (2005) však matematicky ukázali, že korelační koeficient mezi logaritmem T a logaritmem četností návštěv se rychle blíží k jedné s rostoucím poměrem rozptylu počtu návštěv ku rozptylu efektivitu návštěvy. Meta-analýzou reálných dat pak ukázali, že vliv variability v účinnosti jedné návštěvy na T bývá zanedbatelný. Také Sahli & Conner (2006) shledávají jako klíčový efekt pouze četnost interakcí.

Opylování je však oboustranný, mutualistický vztah rostlin a opylovačů. Bylo by proto zavádějící kvantifikovat pouze jeho význam z hlediska rostliny (VI); důležitý je také přínos interakce pro živočišného partnera (VII). Vázquez (2012) upozornil na to, že zatímco o oprávněnosti zanedbávání efektivitu opylovačů se vedou spory, kvantifikovat význam rostlin z hlediska opylovače se dosud nikdo ani nepokusil. Z technických důvodů je toto ještě hůře realizovatelné než odhadovat přínos k fitness rostlin, u nichž se opylování do reprodukční úspěšnosti promítá o něco přímější cestou.

Převládá tedy názor, že zahrnutí VI a VII by přineslo více potíží než užítku. Přesto Sánchez-Lafuente et al. (2012) upozorňují na to, že např. u autoinkompatibilních rostlin může být mezi efektivitou opylovače a jeho četností negativní korelace, odhadovat T pouze pomocí četnosti návštěv proto nemusí být vhodné za všech okolností.

2.5.3 Separace jednotlivých parametrů

Ať již budeme hodnotit efektivitu opylovačů a rostlin, nebo se omezíme pouze na četnosti interakcí, je zřejmé, že hodnota hrany může být asymetrická – tentýž vztah může být pro rostlinného partnera jinak významný než pro opylovače (Bascompte et al. 2006). Pokud budeme chtít zjistit relativní význam hrany pro rostlinu, nezajímá nás informace I a II (popř. VII). Závislost na I a II odstraníme, vydělíme-li každou hodnotu v bipartitní matici součtem hodnot celého příslušného řádku. Tuto operaci můžeme udělat i v matici neohodnocené sítě, čímž dostaneme ohodnocenou síť ukazující, pro které rostliny může mít konkrétní opylovač jak velký význam. Totéž platí i opačně: pro zjištění relativního významu hrany pro opylovače lze hodnoty vydělit součtem hodnot příslušného sloupce a odstranit tak závislost na III a IV.

Odstranit závislost hodnot hran na některých z prvních pěti parametrů tabulky 1 se může

hodit i v jiných případech, např. chceme-li srovnat více sítí vytvořených různými metodami. Pro některé aplikace nás může zajímat pouze samotná preference opylovače ke konkrétním rostlinám (V). Tuto hodnotu od ostatních vlivů oprostíme jejím vydělením jak součtem hodnot daného řádku, tak i sloupce. Hodnotu hrany e_{ij} mezi j -tým opylovačem a i -tou rostlinou tedy můžeme přepočítat na e'_{ij} takto:

$$e'_{ij} = \frac{e_{ij}}{\sum_{k=1}^A (e_{ik}) \cdot \sum_{l=1}^P (e_{lj})} .$$

Pro zodpovídání otázek týkajících se vlastností jedinců konkrétních druhů by bylo praktické oddělit od sebe vliv I a II, resp. III a IV. Abychom mohli separovat efekt I od II, je třeba znát početnosti jednotlivých rostlinných druhů na ploše, k níž se síť vztahuje; obdobně pro oddělení vlivů III a IV bychom museli zjistit početnosti opylovačů. Zatímco kvantifikovat abundance nepohyblivých rostlin není z technického hlediska problém, zjišťovat početnosti (resp. populační hustoty) živočichů vyžaduje poměrně velké úsilí. Použít můžeme např. metodu značení a zpětných odchytů (Schnabel 1938). Ta je však u hmyzu náročně proveditelná jak kvůli jeho dobrým a poměrně variabilním migračním schopnostem (Wikelski et al. 2010; Gathmann & Tscharntke 2002), tak kvůli krátké době života, a především kvůli velkým početnostem a relativně malé *detekční pravděpodobnosti*, tj. šanci chycení jedince (Nielsen 1969; Ball & Morris 2004). Zjistit něco o početnostech a populačních hustotách všech druhů živočichů zahrnutých v opylovací síti je tak prakticky nemožné.

3 Nejednotnost popisu opylovacích sítí

3.1 Co je v opylovacích sítích základní taxonomickou jednotkou?

Dosud jsem pracoval s představou, že každý vrchol grafu opylovací sítě odpovídá jednomu druhu. Nyní bych však rád podrobněji rozebral, zda je druh opravdu nejvhodnější taxonomickou jednotkou.

I přes mnohé problémy s definicí druhu nelze druh považovat za jednotku arbitrárně stanovenou tak jako vyšší taxonomické jednotky. Druhem myslíme soubor jedinců, kteří jsou od příslušníků ostatních druhů reprodukčně a tedy i evolučně odděleni, zato společná evoluční minulost jedinců v rámci druhu sahá teoreticky až do současnosti. Proto lze předpokládat, že i jejich vlastnosti spřažené s opylováním by měly být v rámci druhu kohezní, zato však odlišné pro různé druhy.

To ovšem neznamená, že by neexistovala žádná vnitrodruhová variabilita. Ta je dobře dokumentována zejména na rozdílech mezi pohlavími. Je např. známo, že samice pestřenek žerou více pylu než samci, liší se i v tom, které rostliny preferují (Irvin et al. 1999; Hickman et al. 1995). Samci hmyzu se od samic liší také mobilitou (Ball & Morris 2004). Rozlišovat pohlaví při sestavování opylovacích sítí by tedy mohlo přinést nové relevantní informace, zpravidla se to však nedělá.

I v rámci téhož pohlaví mohou různí jedinci opylovačů téhož druhu preferovat různé rostliny, jejich preference se mohou měnit i v průběhu ontogeneze (Ings et al. 2009). Takový druh by z hlediska rostlin nemohl být považován za jednu entitu, působil by jako řada vzácnějších specializovanějších druhů. Nejlepší by tedy bylo vytvořit síť na individuální úrovni, to je ovšem prakticky nemožné.

O popsání struktury sítě na individuální úrovni se pokusili Dupont et al. 2011, avšak pouze v rámci jedné dvojice druhů: vytvořili síť mezi jedinci dělnic včel medonosných (*Apis mellifera*) a jedinci pcháče osetu (*Cirsium arvense*). Uspokojivé z hlediska užívání druhu jako základní jednotky budiž to, že alespoň v takovémto grafu nenalezli žádné moduly (viz kapitola 5.2). Sociální včelu *Apis mellifera* však nepovažují za nejvhodnější model pro tento výzkum, protože u tohoto

druhu opylují pouze dělnice, lze tedy čekat menší vnitrodruhovou variabilitu opylujících jedinců než u druhů, u kterých květy navštěvují příslušníci obou pohlaví.

Waser et al. (1996) si všimli, že dokonce jednomu jedinci se v průběhu času mění poměr pylu a nektaru, který potřebuje ke své výživě. Podle toho se také mění spektrum rostlin, které navštěvuje, i míra jeho specializovanosti. Tyto výsledky ukazují, že ani rozeznávání jednotlivých individuí by bez informace o časové struktuře sítě (viz kapitola 3.2) nebylo ideální.

Často však bývá naopak problém s tím, že některé opylovače nelze určit ani do druhu, v případě některých druhových komplexů nebývá druhová rozmanitost ani známá. Občas se proto musíme spokojit s méně přesnou determinací. Např. určování opylovačů do rodů, funkčních skupin či trofických druhů bývá v literatuře poměrně hojně zastoupeno, přestože nepřesná vypovídací hodnota (např. o specializovanosti) výsledné sítě je zřejmá. Jaký dopad na strukturu sítě může mít takovéto zneřádnění taxonomického rozlišení, není příliš známo.

3.2 Variabilita v prostoru a čase

Často mezi sebou bývají porovnávány sítě z různých míst (např. Olesen & Jordano 2002) či z různých časů (např. Devoto et al. [2012] sledovali změnu struktury sítě s postupující sukcesí). Jednotlivé sítě v sobě však nenesou informace o časové a prostorové variabilitě ve své stavbě, proto v takovýchto srovnáních může ze statistického hlediska jedna síť sloužit pouze jako jeden „datový bod“. Zároveň je však zřejmé, že prostorové i časové škály, na nichž bývají data sbírána, často bývají příliš velké na to, aby bylo možné na výsledný výčet druhů a interakcí nahlížet jako na jednu homogenní síť. V extrémním případě se některé dvojice druhů z téže sítě nemusely ani vůbec setkat (např. kvůli odlišné fenologii, detailněji viz kapitola 3.4.2).

3.2.1 Prostorová struktura sítě

Je známo, že složení rostlinného společenstva závisí mj. na lokálních vlastnostech půdy (např. vlhkosti či úživnosti) a mikroklimatických podmínkách (např. zastíněnosti). Stejně tak druhové složení hmyzího společenstva nebývá na velkých plochách stejné, může být ovlivněno jak mikrohabitatovými podmínkami (stín, závětrí, hustota porostu), tak množstvím zdrojů poskytovaných okolními kvetoucími rostlinami (které mohou působit i opačnými vlivy, např. Fiedler [2011] zjistila, že dominující kvetoucí rostlina, netýkavka žláznatá, může okolním rostlinám „odčerpávat“ opylovače; Bartomeus et al. [2008] naopak ukázali, že kosmatcovník dominující v některých oblastech mediteránního pobřeží k sobě láká hmyz, který poté navštěvuje i rostliny v jeho okolí). Spektrum opylovačů téže rostliny se tak může výrazně lišit i mezi místy vzdálenými od sebe jen několik desítek metrů (Herrera 1988; Janovský et al., nepublikováno). To může mít také dopad na základní charakteristiky sítě (např. průměrné specializovanosti druhů), které se tak mohou různit i na ploše velikosti jen několika jednotek hektarů (Hadrava et al. 2013), tedy ploše odpovídající území, z něhož se obvykle sestavuje jediná síť. Dupont & Olesen (2009) však naopak ukázali, že jiná charakteristika, modularita, se nemění ani ve větších prostorových měřítcích, pakliže je na nich velmi podobná vegetace. Jejich práce srovnávala tři vřesovištní lokality na severu Dánska, vzdálenosti mezi lokalitami byly řádově jednotky kilometrů. Tyto lokality měly sice velmi podobné druhové složení rostlin, spektrum opylovačů se však mezi nimi výrazně lišilo.

3.2.2 Variabilita během dne

Během dne se mění aktivita živočichů (např. kvůli denním cyklům teplot, osvětlení, kvůli změnám počasí a v závislosti na tom, kolik potravy již sehnali dříve během dne). Stejně tak ani rostliny nemají květy aktivní nepřetržitě, mohou produkci pylu a nektaru regulovat dle denní doby a počasí či podle toho, zda již byly opyleny (Fründ et al. 2011). Druhové složení aktivních opylovačů a aktivních rostlin se tedy během dne mění a s ním se během dne různí i složení opylovací sítě.

V extrémním případě navíc může dojít k tomu, že některá dvojice druhů rostliny a opylovače se nemusejí vůbec setkat, typickým příkladem mohou být noční opylovači jako třeba netopýři či někteří motýli, kteří vůbec nemusejí narazit na květy rostlin zavírajících své květy na noc, nebo naopak rostliny přizpůsobené na tyto noční opylovače nemusejí mít dobu aktivity květů překrytou s dobou aktivity denních opylovačů (Fleming et al. 2009; Kato et al. 2008).

3.2.3 Variabilita během sezóny

Sezónní změny ve složení hmyzích společenstev a ve složení kvetoucích rostlin byly intenzivně studovány tradičními zoologickými i botanickými přístupy. Mnohé druhy hmyzu mají létající dospělá stadia pouze určitou část roku, během sezóny se mění také letová aktivita dospělců (Ball & Morris 2004). Podle načasování hmyzí aktivity se zase mění načasování kvetení rostlin (Mosquin 1971).

Sezónní změny mohou mít dopady na to, jací opylovači budou na tentýž rostlinný druh v různou dobu lézat, i na to, jak se bude během roku měnit druhové složení květů navštěvovaných jedním druhem opylovače. Sezónní změny ve druhovém spektru partnerů mohou být docela výrazné; např. Herrera (1988) zjistil, že na levanduli široolistou (*Lavandula latifolia*) ve Španělsku létalo pouze 21,7% druhů opylovačů po celou dobu jejího kvetení (3 měsíce). Opačnou studii udělali např. de Novais et al. (2009). Ti na základě rozboru složení pylu z těl včel *Apis mellifera* studovali změny druhového spektra rostlin, které včela během roku navštěvuje. Přestože tuto studii dělali v tropické Brazílii, v místech s jen malou sezonalitou, druhové složení pylu se v průběhu roku také měnilo.

V závislosti na délce doby, po kterou bude systém rostlin a jejich opylovačů studován, se bude lišit i zastoupení dvojic druhů rostlin a opylovačů, kteří se kvůli nepřekrývající se fenologii nemohou setkat (Jordano 1978). Problémy to přineslo třeba meta-analýze Ollerton & Cramner (2002), ve které použili 36 sítí, mezi nimiž počet pozorovacích dnů za sezónu kolísal od 3 do 300. Kvůli neznámému sezónnímu *species-turnoveru* však nebyli s to efekt různé míry překryvu fenologií ze sítí odfiltrovat, což limitovalo jejich možnosti zhodnotit specializovanost opylovačů s ohledem na šířku jejich potravní nabídky. Olesen et al. 2011 odhadli, že i v krátkosezónním Grónsku nemůže dojít k 28% z nulových interakcí (viz kapitola 3.4.2) právě kvůli nepřekrývající se fenologii.

Ačkoli se druhové složení v průběhu sezóny mění, některé charakteristiky sítí mohou zůstat pro danou lokalitu podobné po celou dobu sezóny. Dupont & Olesen (2012) takto odhalili na sítích z dánských vřesovišť celosezónní stabilitu v charakteristikách modularity (jmenovitě v její síle, v počtu modulů i v proporcích uzlových, periferních a spojovacích druhů – viz kapitola 5.2).

3.2.4 Variabilita mezi roky

Rostliny bývají často dlouhověké, jejich společenstva zůstávají řadu let podobná. Oproti tomu populace hmyzu jsou v průběhu let velmi dynamické. Např. Herrera (1988) při šestiletém studiu levandule širolisté (*Lavandula latifolia*) zaznamenal pouhých 35,7% druhů opylovačů během všech šesti sezón. Mezi jednotlivými roky se lišilo, který druh byl na levanduli nejhojnější. Střídalo se

dokonce i to, zda na této rostlině dominovali blanokřídlí (Hymenoptera) či motýli (Lepidoptera).

Dalo by se tedy očekávat, že mezisezónní změny by se mohly promítnout do struktury sítí. Dupont et al. (2009) však při studiu meziročních změn sítí z šesti různých lokalit napříč biomy zjistili, že přestože druhové složení opylovačů se mezi sezónami mění, všechny základní charakteristiky sítí (A , P , I , C , rozdělení centralit, zahnížděnost i modularita – viz kapitola 4) zůstávají podobné.

Tyto výsledky je možné si s trochou nadsázky představit tak, že pro dané místo (definované vegetací, klimatem, ale také rozlohou pozorované plochy a pozorovacím úsilím) existují nějaké předem dané niky pro opylovače, které střídavě obsazují různé druhy. Ty se však zapojují podobně.

3.3 Co vše může být v síti zaznamenáno

Pomocí opylovací sítě nebývají znázorňovány pouze výsledky studií zabývajících se celým společenstvem určitého území. Vedle takovýchto tzv. úplných sítí (*total-network*) byla udělána také řada prací zaměřených pouze na konkrétní taxonomickou skupinu opylovačů (Jordano 1987) nebo pouze na některé vybrané rostlinné druhy a jejich opylovače (Kato et al. 2008). I takováto data lze znázornit jako graf sítě rostlin a jejich opylovačů a i na ně lze aplikovat metody analýz opylovacích sítí. Je však nutné být si vědom limitací použitých dat. Zatímco úplné opylovací sítě jsou v ekologii poměrně mladou záležitostí (jedny z prvních udělali Memmott [1999] či Elberling & Olesen [1999]), studie, jejichž výstupem byla mj. data použitelná pro sestavení alespoň částečné sítě, byly publikovány i dříve. Již Jordano (1987) ve své meta-analýze zpracoval 36 takových sítí. Problémem sítí konstruovaných z těchto starších prací je často také nedostatečné taxonomické rozlišení.

3.4 Problémy konceptu opylovacích sítí

3.4.1 Pozorovací úsilí (sampling effort)

Rozdělení početností druhů je velmi sešikmené. Zatímco jen několik málo druhů je velmi běžných, většina druhů je vzácných (MacArthur & Wilson 1967, str. 11; Šizling et al. 2009). Z toho vyplývá skutečnost, že i ve chvíli, kdy některé druhy máme zaznamenané mnohokrát, jiné, které by do sítě pro danou lokalitu měly být zaneseny, nemusejí být během studie (provedené v konečném čase) vůbec nalezeny. Kromě chybějících druhů nám však mohou chybět také záznamy interakcí mezi některými dvojicemi druhů, které zaznamenané máme. Pokud se v síti vyskytuje např. druh opylovače, který za celou studii zaznamenané pouze jednou, je zřejmé, že jej zaznamenané pouze na jednom rostlinném druhu i v případě, že by se jednalo o opylovače bez jakýchkoli preferencí. V analýzách binárních sítí však bude takovýto druh vždy hodnocen jako „specialista“.

Tento problém se v každém případě týká opylovačů, podle metody sběru dat se do různé míry vztahuje také na rostliny. Obdobně jako u hodnocení hran (viz kapitola 2.5) i zde záleží na tom, zda bylo úsilí standardizováno na určitou plochu (a tedy vzácné rostliny byly pozorovány méněkrát než rostliny hojně) nebo na jednotlivé rostlinné druhy (a tedy všechny rostliny byly pozorovány se stejným úsilím bez ohledu na početnost). I ve druhém případě však mohou být záznamy z některých rostlin bohatší než z jiných, to proto, že daný rostlinný druh má větší „obecnou atraktivitu“ (např. větší květenství či jiné vlastnosti, které jsem v tabulce 1 shrnul do bodu II).

Výsledná síť tedy nikdy není ideální síť pro dané území, ideální síť se pouze blíží s rostoucím pozorovacím úsilím. Reálně v ní však nebudou zaneseny všechny vrcholy (a tedy ani jejich hrany) a bude chybět i řada hran vedoucích mezi vrcholy, které v síti zaznamenané máme. Výhodou je proto používat ohodnocené grafy, v nichž je patrné, jak dobře je množina partnerů každého druhu

podchycena, a lze z nich vyvodit šanci chyby způsobené malým počtem pozorování (Blüthgen 2010).

3.4.2 Dva typy nulových interakcí

Tzv. *nulovou interakcí* či *nulovou hranou* míníme neexistující hranu, tedy vztah mezi opylovačem a rostlinou, kteří v opylovací síti nesousedí. Název nulové hrany pochází odtud, že daný vztah je v matici bipartitní sítě vyjádřen nulovou hodnotou. Kvůli problému, který jsem vysvětlil v předchozí kapitole, rozdělili Olesen et al. (2011) nulové hrany do dvou kategorií:

1. chybějící hrany (*missing links*)
2. zakázané hrany (*forbidden links*)

Chybějící hrany znamenají, že k této interakci dochází, jenom nebyla při daném pozorovacím úsilí zaznamenána. Olesen et al. (2011) v průběhu sběru dat pro sestavení sítě chytali všechny druhy opylovačů a zjišťovali, jaký pyl na sobě mají. Za předpokladu, že se pyl na hmyzí těla nedostává jinak než při návštěvě květu rostlinného druhu tento pyl produkujícího, takto odhalili přítomnost mnoha nových, přímým pozorováním nezaznamenaných hran. Tímto došli k závěru, že chybějící hrany tvoří 35% všech neexistujících hran.

Zbýlých 65% nulových hran nazvali zakázanými. Těmi míní takové interakce, ke kterým skutečně nedochází, a můžeme tedy hledat vysvětlení, proč nejsou využity. Důvody, proč některý opylovač některou rostlinu nenavštívuje, jsou de facto dva. Buď to ji nemůže potkat, nebo ji potkat může, ale přesto na jejím květu nepřistane.

Minout se mohou druhy buďto prostorově (např. rostlina kvete pouze v hustém porostu, kam někteří opylovači nelétají) nebo časově (rostlina kvete v nevhodnou denní dobu nebo se s opylovačem nepřekrývá fenologicky); detailněji viz kapitola 3.2. Podle Olesen et al. (2011) může být odlišná fenologie při celosezónním pozorování zodpovědná za přibližně čtvrtinu všech zakázaných hran.

Zbytek, tedy na příkladové studii většina zakázaných hran, ale pouze přibližně polovina všech nulových hran, jsou takové nulové interakce, že opylovač se dané rostlině skutečně vyhýbá. Zde přichází na řadu hledání biologických odůvodnění, proč tomu tak je. Tyto důvody mohou být rozmanité. Obecně lze říct, že opylovač s rostlinou na sebe nejsou adaptováni. Rostlina má *polinační syndrom* lákající některou skupinu opylovačů (Fenster 2004; Waser 1996), ale nemusí tvořit vhodné chemické signály rozeznatelné jinými opylovači (Junker et al. 2010), nemusí mít jimi dobře rozlišitelnou barvu a nemusí je lákat ani tím, že by nabízela pro ně vhodné zdroje (Rasmussen & Olesen 2000; Dupont et al. 2004). Rostlina s opylovačem také může být nekompatibilní morfologicky (např. hloubkou nektária a délkou sosáku, Stang et al. 2006; Kritsky 2001).

3.4.3 Pseudoreplikace

Dalším problémem, který v opylovacích sítích nelze spolehlivě ošetřit, je hrozba *pseudoreplikace*. Data, z nichž jsou opylovací sítě poskládány, pocházejí zpravidla z pozorování pouze několika jedinců každého rostlinného druhu (např. Kato et al. [2008] měli od každého druhu rostliny pouze po jednom jedinci), jsou však interpretována jako obecná vlastnost daného druhu na dané lokalitě. Pokud opakovaně zaznamenáváme opylovače z téhož rostlinného jedince, do našich výsledků se promítnou také konkrétní individuální vlastnosti tohoto jedince. Pokud by např. některý ze stromů, který Kato et al. (2008) pozorovali, ležel v blízkosti hnízda některého z druhů včel, je možné, že by tento druh na květech dominoval i v případě, že ostatní jedince téhož druhu opyluje převážně jiný včelí druh. Informaci o tom, z kolika skutečně nezávislých pozorování pochází výsledný seznam interakčních

partnerů jednotlivých druhů, však ze samotné sítě nevyčteme.

4 Metody analýz opylovacích sítí

Byla vyvinuta řada různých indexů, jejichž hodnoty lze spočítat na základě struktur ekologických sítí. V této kapitole uvádím jejich přehled včetně diskuse o limitacích jejich použití a o jejich biologickém významu. Kromě indexů již užívaných při analýze mutualistických sítí uvádím i několik metod, které dosud nebyly v této souvislosti použity, avšak své uplatnění by zde najít mohly.

Metody lze rozdělit do dvou kategorií:

1. *species-level*
2. *network-level*

Zatímco *species-level* metody nám dávají informace o jednotlivých druzích v rámci sítě a využívají se např. pro vytipování významných druhů ve společenstvu, metodami *network-level* můžeme charakterizovat celou síť a tuto charakteristiku použít např. pro srovnání se sítí jinou.

4.1 Základní charakteristiky sítí

Základními *network-level* charakteristikami, které můžeme vyčíst jak z ohodnocených, tak neohodnocených sítí, jsou počet druhů opylovačů A , počet druhů rostlin P a počet interakcí I v síti. I může nabývat hodnot od $\max(A, P)$ do $A \cdot P$. Celkový počet druhů S lze vyjádřit jako $A + P$. Prostý absolutní počet druhů A či P jsou hodnoty závislejší především na velikosti sledované plochy, výběru konkrétní lokality i pozorovacím úsilí. Zajímavější informaci však může nést poměr mezi nimi A/P (Trøjelsgaard & Olesen 2013).

4.1.1 Konektivita sítě (C)

Spíše než počet interakcí I bývá používána tzv. *konektivita* (C) vyjadřující procentuální zastoupení využívaných interakcí ze všech teoreticky možných, tedy

$$C = 100 \cdot \frac{I}{A \cdot P} . \quad (1)$$

Termín *konektivita* se používá také v potravních sítích. Ty však nemusejí být bipartitní, proto je v nich definován jako $I/(S^2)$ (Cattin et al. 2004). Tyto dvě míry konektivity jsou vzájemně neporovnatelné. V této práci bude slovo *konektivita* používáno ve smyslu rovnice (1).

Problémem s využitím hodnoty konektivity je její závislost na velikosti sítě. Konektivita je systematicky větší v menších sítích. To si lze snadno představit: když do sítě přibude nový opylovač, vzhledem k nepoměru specialistů ku generalistům (Dormann et al. 2009; Jordano et al. 2003; Vázquez & Aizen 2003; Albert et al. 2000) se bude jednat spíše o relativního specialistu; počet využitých interakcí tak zvýší pouze málo, počet všech teoreticky možných však zvýší o hodnotu rovnou počtu rostlin v síti.

Aby byly hodnoty konektivity z různě velkých sítí vzájemně porovnatelné, je zapotřebí zjistit, jaký je vztah mezi konektivitou a velikostí sítě. Poté bude možno tuto systematickou, nezajímavou složku variability v konektivitě odfiltrovat od té, kterou nelze takovouto jednoduchou úvahou vysvětlit, a pro kterou je třeba hledat další vysvětlení. O to se pokusil Jordano (1987), došel ke vztahu

$$C = 0,4994^{-0,017 \cdot S} ,$$

tento vztah vysvětlil 69,3% variability v C . K obdobné rovnici dospěli také Olesen a Jordano (2002), na svá data nafitovali křivku

$$C = 13,83^{-0,003 \cdot S},$$

kteřá vysvětlila 61,6% variability v konektivitě. S odůvodněním, proč předpokládat zrovna exponenciální závislost na S se Jordano (1987) odkazuje na metodiku z potravních sítí, kde však mají C i S trochu jiný význam. Zatímco v potravních sítích nacházíme jednoduchý kvadratický vztah mezi S a velikostí sítě, která je C nepřímo úměrná, u bipartitních opylovacích sítí nelze velikost sítě $A \cdot P$ vyjádřit pouze pomocí počtu druhů S (neboli $A + P$), potřebovali bychom také informaci o vyrovnanosti poměru A/P . Domnívám se, že u opylovacích sítí není model $C = \alpha^{\beta \cdot S}$ tím nejvhodnějším, který lze pro zjištění závislosti konektivity na velikosti sítě použít.

4.1.2 Generalizovanost

Napříč sítěmi lze také srovnávat obecnou specializovanost, resp. generalizovanost druhů. K tomu bývají často využívány poměry I/A , resp. I/P , značené též L_A a L_P (Olesen & Jordano 2002). Výhodou těchto poměrů počtu různých interakcí připadajících na druh je jejich snadná interpretace.

Obdobnou veličinu lze definovat také na druhové úrovni, kdy generalizovanost druhu je počet hran vedoucích do vrcholu příslušícího danému druhu, tedy stupeň vrcholu $\text{deg}(v)$.

4.2 Specializovanost

Základním parametrem, který bychom mohli chtít ze sítě vyčíst, je specializovanost druhů v ní obsažených. Specializovanost můžeme hodnotit buď na úrovni jednotlivých druhů (*species-level*), nebo můžeme zjišťovat průměrnou míru specializace všech druhů v síti. Ačkoli se může zdát, že počítání specializovanosti na základě sítě je triviální úkol, výběr možných metod je poměrně rozmanitý (Dormann 2011).

4.2.1 Specializovanost a generalizovanost

V kapitole 4.1.2 jsem zmínil výpočet generalizovanosti jako poměr I/A , resp. I/P . Protože specializovanost je opakem generalizovanosti, lze ji na úrovni sítě (přesněji partity sítě) vyjádřit jako převrácenou hodnotu z generalizovanosti, tedy jako poměr A/I , resp. P/I . Této veličině se říká *efektivní specializace* F (May & Beverton 1990; Novotný et al. 2010). F může nabývat hodnot od $1/P$, resp. $1/A$ do 1. Jí odpovídající *species-level* metrika specializovanosti je $1/\text{deg}(v)$ se stejným možným rozsahem hodnot.

Poměry I/A a I/P vlastně vyjadřují průměrnou hodnotu $\text{deg}(v)$ jedné partity. Kromě průměru stupňů nám však určitou informaci může poskytnout i jejich variabilita. Tu bere v potaz Lloydův index specializovanosti L (Basset 1999). Vstupními informacemi pro jeho výpočet jsou průměr X a rozptyl S^2 rozdělení stupňů jedné partity. Specializovanost této partity poté vyjadřuje jako

$$L = \frac{S^2 - X}{X^2} + 1. \quad (2)$$

4.2.2 Míry specializovanosti v ohodnocených grafech

Předpokládejme hypotetickou síť, v níž dva druhy opylovačů navštěvují oba stejný počet rostlinných druhů. Zatímco první z nich nemá skutečně žádné preference, druhý ve většině případů navštěvuje pouze jeden druh rostliny a jeho návštěvy ostatních druhů jsou vzácné. Z příkladu je zřejmé, že

máme-li k dispozici ohodnocený graf, můžeme za generalističtější druh považovat ten, který má vyrovnanější hodnoty hran e_j .

Příkladem výpočtů dávajících dohromady počet určitých prvků s vyrovnaností jejich hodnot jsou v biologii dobře známé indexy biodiverzity. Např. Sahli & Conner (2006) použili Simpsonův index biodiverzity, aby jím počítali diverzitu opylovačů na květech různých druhů rostlin. Počítali tím vlastně jakousi generalizovanost jednotlivých rostlinných druhů. Oproti tomu Shannonovým indexem biodiverzity, vycházejícím z teorie entropie, se inspirovali Blüthgen et al. (2006), a vytvořili tak metodu pro výpočet *species-level* i *network-level* specializovanosti v ohodnocené bipartitní síti.

Blüthgenův *species-level* index specializovanosti se značí d . Jeho hodnotu pro i -tý rostlinný druh lze vyjádřit jako

$$d_i = \sum_{j=1}^A \left(p'_{ij} \cdot \ln \left(\frac{p'_{ij}}{q_j} \right) \right), \quad (3)$$

kde p'_{ij} je hodnota hrany e_{ij} dělená sumou i -tého řádku bipartitní matice (tedy hodnota políčka oprostěná od závislosti na I a II, viz kapitola 2.5) a q_j je suma j -tého sloupce matice dělená sumou všech hodnot z celé matice.

Aby výsledek nabýval hodnot v rozsahu od 0 do 1, lze jej standardizovat jako

$$d'_i = \frac{d_i - d_{min}}{d_{max} - d_{min}}, \quad (4)$$

kde d_{min} a d_{max} jsou nejmenší a největší možná d , která by i -tý druh mohl mít při daném počtu interakcí a při daném rozdělení marginálních součtů matice.

Blüthgen et al. (2006) k tomuto indexu navrhli také odpovídající *network-level* metriku H_2 definovanou vztahem

$$H_2 = - \sum_{i=1}^P \sum_{j=1}^A (p_{ij} \cdot \ln(p_{ij})) . \quad (5)$$

Hodnota H_2 s rostoucí specializací klesá, pro její převedení do standardizované podoby H'_2 nabývajících hodnot od 0 do 1 a rostoucí s rostoucí specializací je třeba přepočtu

$$H'_2 = \frac{H_{2max} - H_2}{H_{2max} - H_{2min}}, \quad (6)$$

kde H_{2min} a H_{2max} opět značí nejmenší a největší možnou hodnotu specializace H_2 , která by v matici o daných parametrech mohla nastat.

4.2.3 Indexy specializovanosti v parazitologii

Metodami kvantifikace specializovanosti se vedle ekologie sítí zabývá také parazitologická literatura (Jůzová 2009). Parazitologové definovali několik indexů hostitelské specifity (*host specificity*), jimiž kvantifikují specializovanost parazita na své hostitele. Používají je např. pro predikci šancí úspěšné invaze parazita. Tytéž výpočty lze aplikovat i na jiné typy interakcí než paraziticko-hostitelské.

Parazitologické indexy berou v potaz také vzájemnou příbuznost interakčních partnerů – parazita specializovaného na dva blízce příbuzné druhy hostitele tedy posuzují jako relativně specializovanějšího než parazita specializovaného na dva druhy vzdáleně příbuzné.

Poulin & Mouillot (2003) navrhli metodu, v níž se mezi dvojicí hostitelských druhů počítá délka cesty v jejich fylogenetickém stromě (grafu, v němž vrcholy odpovídají druhům a jejich společným předkům a v němž hrany spojují předka s jeho nejbližším potomkem). Výsledek indexu S_{TD} je

roven polovině průměru z délek těchto cest, hodnota indexu tedy s rostoucí specializací klesá.

Možným rozšířením tohoto indexu je průměrovat délky cest váženým průměrem, kde váhy odpovídají prevalencím jednotlivých hostitelů (procentuálnímu zastoupení nakažených jedinců). Tento index se značí S_{TD}^* (Poulin & Mouillot 2005) a dal by se stejně tak využít i v ekologii sítí, jako váhy by bylo možné použít hodnoty hran v interakční síti.

Poulin & Mouillot (2003; 2005) uvádějí, že pro tyto výpočty lze místo striktně dichotomického fylogenetického stromu použít také strom, v němž jsou některé hrany kontrahované tak, že poslední společný předek pro všechny dvojice druhů v rámci rodu je zastoupen pouze jedním vrcholem, stejně tak je jediným vrcholem zastoupen poslední společný předek pro všechny rody v rámci čeledi atd.

Problém těchto metod shledávám v tom, že se neopírají o vhodné míry příbuznosti druhů. Zatímco počet internodů (a s ním i délka cesty) ve fylogenetickém stromě bude záviset na tom, do jaké míry organismy ležící na této cestě v minulosti speciovaly a do jaké míry druhy takto vzniklé vymíraly, využití linnéovských taxonomických jednotek je zase limitované subjektivitou jejich vymezení a závislostí jejich šířky na popularitě a prozkoumanosti té které skupiny.

Jednou z možností, jak objektivně kvantifikovat příbuzenské vztahy, je vypočítat genetické distance mezi druhy hostitelů. Tento způsob využili např. Fallon et al. (2005) při sledování hostitelské specifity plasmodia ptačí malárie. Zjišťování genetických distancí je však technicky náročné, do ekologie sítí v současné době prakticky nepřeveditelné. Domnívám se však, že pro mnohá využití indexů specializovanosti by mohlo být vhodnější použít Poulinův vzorec, ale místo linnéovských taxonomických jednotek vymezit jiné „škatulky“ podle jasné definice vyplývající z konkrétního cíle výzkumu (např. podle stáří divergence pro interpretaci v evolučním kontextu či podle velikosti areálu pro aplikace v biogeografii či biologii invazí).

4.3 Strukturní centralita bodu

Jednou z motivací výzkumu sítí je odhadnout, které druhy jsou jak významné pro společenstvo (Memmott 1999). Pokud nechceme vliv vymizení druhu přímo modelovat (Memmott et al. 2004), můžeme jako měřítko významu druhu použít některý ze *species-level* indexů popisujících postavení druhu v síti. Takto lze použít výše popsané metody výpočtů specializace (druhy interagující s více partnery budou považovány za významnější než ty interagující s málo partnery). Častěji se však pro tento účel používají tzv. hodnoty *strukturní centrality bodu* (Martín-González et al. 2009).

Koncept centrality vrcholu byl do ekologie přejat až druhotně, původně byl vymyšlen k využití ve společenských vědách při analýzách sociálních sítí, tedy grafů ukazujících propojenost lidské společnosti a modelujících šíření informací (Freeman 1978). Z toho také plynou limitace užití indexů centrality: tyto míry jsou definované pouze v neohodnocených jednomodových grafech. Opylovací síť je proto třeba před analýzou převést do této podoby (viz kapitola 2.4), počet vrcholů v jednomodovém grafu n tedy odpovídá buďto A , nebo P .

Název centralita plyne z toho, že zakreslujeme-li síť jednoduchým schématem obr. 1d, vrcholy s velkou centralitou jsou ty, které je vhodnější zakreslit do středu obrázku, zatímco vrcholy s nízkou centralitou mohou zůstat přivěšeny na periferii. Existuje několik způsobů výpočtu centrality.

4.3.1 Degree centrality (DC)

Čím více sousedů vrchol má, tím více jich může ovlivňovat. Nejjednodušší míra centrality *degree centrality* (DC) je proto počítaná jako $\deg(v_i)$ v jednomodovém grafu. Freeman (1978) zavádí pro

srovnávání centralit mezi různými grafy normovanou degree centralitą DC' definovanou jako

$$DC' = \frac{DC}{n-1}.$$

Vzhledem k tomu, že propojenost sítě nemusí růst s počtem vrcholů lineárně, bývá dnes při analýzách sítí DC normována tak, že se její hodnota vydělí sumou DC všech vrcholů z celého grafu (Dormann et al. 2008; Dormann 2011).

4.3.2 Betweenness centrality (BC)

Druhou, a při analýzách opylovacích sítí asi nejpoužívanější, mírou centrality je *betweenness centrality* (BC). Ta je pro i -tý druh definovaná jako počet takových dvojic ostatních druhů, pro které platí, že nejkratší cesta mezi nimi vede i -tým vrcholem. Pokud mezi dvojicí vrcholů vede několik (m) stejně dlouhých nejkratších cest a i -tý vrchol leží pouze na k z nich, za tuto dvojici vrcholů se jeho BC nezvýší o 1, ale pouze o k/m .

Aby byla hodnota BC porovnatelná mezi různými sítěmi, Freeman (1978) uvádí také normovanou betweenness centrality BC' jako BC dělené takovou hodnotou, která odpovídá největší teoreticky možné BC pro daný počet vrcholů, tedy

$$BC' = \frac{2 \cdot BC}{n^2 - 3n + 2}.$$

Takto normované BC' použili pro analýzu opylovací sítě např. Martín-González et al. (2009), Dormann však pro analýzu opylovacích sítí implementoval do R balíčku *bipartite* lepší metodu normování, v níž je každá hodnota BC dělena sumou všech BC z celé sítě (Dormann et al. 2008; Dormann 2011). Pro samotný výpočet surových hodnot BC je zde kromě výše popsané definice nabízena také modifikace umožňující jejich výpočet v nespojitých sítích.

Při původním užití v analýzách sociálních sítí vzešla BC z představy, že osoba, která v grafu sociální sítě leží „mezi“ dvěma jinými osobami, může rozhodovat o tom, které informace se mezi nimi přenesou a které ne. Nejvyšší význam tedy bude mít ta osoba, která leží „mezi“ největším počtem dvojic osob. Takovýto význam však BC v opylovacích sítích postrádá. Zde si jej lze představit jako příspěvek i -tého druhu ke kompaktnosti jednomodové sítě. Příkladat druhům s touto vlastností nějaký větší význam však nepovažuji za opodstatněné.

4.3.3 Closeness centrality (CC)

Definice *closeness centrality* (CC) vychází ve studiu sociálních sítí z představy, že člověk nemůže lidem, s nimiž v síti přímo nesousedí, předávat informace přímo, ale jeho memy se k nim dostanou jen zprostředkovaně, a to tím zprostředkovaněji, čím je dotyčný dál. Největší centralitu má tedy ten vrchol, který je k největšímu počtu dalších vrcholů co nejbliže: CC i -tého vrcholu je rovna převrácené hodnotě ze sumy délek nejkratších cest mezi i -tým vrcholem a všemi ostatními vrcholy.

Freeman (1978) opět navrhuje normovat CC pro mezisíťové srovnání jeho vydělením nejvyšší teoreticky možnou hodnotou CC , Dormann však do R balíčku *bipartite* implementoval CC normované tak, aby součet CC z celé sítě byl roven 1.

CC opět nemá pro využití v opylovacích sítích jasné odůvodnění. Podle mého názoru by se spíše než jako měřítko „pozitivního“ přínosu druhu pro spojitost společenstva dalo využít např. jako míra nebezpečnosti i -tého druhu pro společenstvo, pokud by se z něj začal šířit opylovači

přenášený druhově nespecifický patogen Pro tento účel by se však dala vymyslet i příhodnější metrika, např. suma všech cest, které mezi každou dvojicí vrcholů vedou, vážená převrácenými hodnotami z jejich délek, případně vážená také hodnotami hran.

4.4 Jaccardova podobnost

Pro dvojici druhů l a k z téže partity lze spočítat tzv. Jaccardovu podobnost (*Jaccard's similarity*). Její hodnotu J_{lk} lze vyjádřit jako

$$J_{lk} = \frac{a}{a + b + c}, \quad (7)$$

kde a je počet partnerů sdílený druhy l a k , b je počet partnerů l -tého ale nikoli k -tého druhu, c je naopak počet partnerů k -tého ale nikoli l -tého druhu (Novotný 2010).

Tato charakteristika může nabývat hodnot od 0 do 1. Do tradiční ekologické terminologie lze její význam přeložit jako procentuální překryv nik druhů l a k .

Pokud by se však l -tý a k -tý opylovač výrazně lišili v počtu rostlinných druhů, na nichž byli zaznamenáni, jejich index podobnosti by vyšel malý i v případě, že by se jejich niky zcela překrývaly (množina partnerů prvního opylovače by byla podmnožinou z množiny partnerů druhého opylovače). Lennon et al. (2001) proto navrhli jiný index podobnosti, S_2 , definovaný vztahem

$$S_{2lk} = \frac{a}{a + \min(b, c)}. \quad (8)$$

4.5 Funkční specializovanost (FS)

Funkční specializovanost (FS) ukazuje, do jaké míry se liší poloha niky daného druhu od polohy niky určité skupiny organismů. Obdobně jako míry centrality, i funkční specializovanost je inspirována výzkumem sociálních sítí. Do zpracování opylovacích sítí ji zavedli Dalsgaard et al. (2008).

Před výpočtem funkční specializovanosti je třeba síť převést do jednodimenzí (viz kapitola 2.4) a arbitrárně si v ní vymezit množinu druhů, vůči které chceme podobnost potravní niky zjišťovat. Hodnota funkční specializovanosti i -tého druhu je rovna průměru z délek nejkratších cest mezi i -tým druhem a každým z druhů náležícím do vybrané množiny.

Jako příklad využití této míry uvedu práci Dalsgaard et al. (2008). Autoři v ní srovnali podobnost potravních nik různých druhů kolibříků s hmyzem. Zjistili, že ve srovnání s velkými kolibříky, drobní kolibříci využívají v síti niky podobnější nikám hmyzu; hmotnost kolibříků vysvětlila 80% variability v jejich funkční specializovanosti vůči hmyzu.

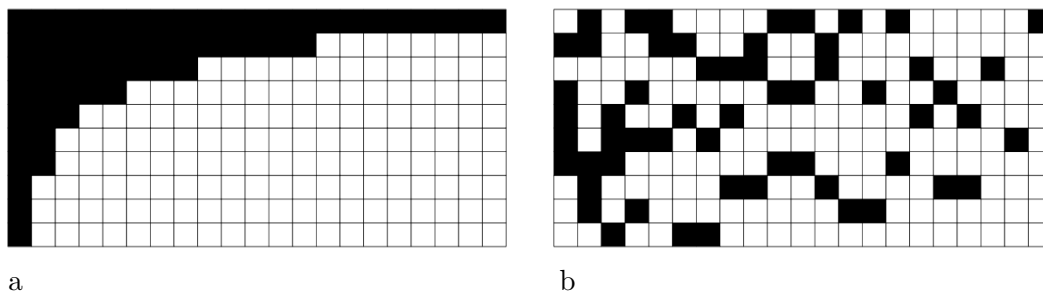
5 Struktura sítí

Dosud jsem se zabýval pouze metodami, jejichž cílem bylo obecně charakterizovat danou síť a popsat pozice jednotlivých druhů v ní obsažených. Existuje však také opačný přístup, při němž se snažíme ve spleť sítí vrcholů a hran najít, popsat a vysvětlit pravidelnosti a zákonitosti v její struktuře. Zpravidla rozlišujeme dvě tyto strukturní charakteristiky, *nestedness* (do češtiny budu překládat jako *zahnížděnost*) a *modularita* (též *kompartmentace*).

5.1 Nestedness (zahnížděnost)

Ve struktuře sítě můžeme pozorovat, zda druhy s malým počtem spojů (specialisti) interagují spíše s druhy, které mají také málo spojů, nebo naopak upřednostňují druhy, které mají spojů hodně

(generalisti). Pokud málo propojené druhy upřednostňují hodně propojené druhy před jinými málo propojenými druhy více, než by odpovídalo náhodě, říkáme, že síť je *zahnížděná* (*nested*). Tento jev je u opylovacích sítí častý (Bascompte et al. 2003), jeho příčiny však nejsou zřejmé (Blüthgen 2010; Joppa et al. 2010). Zahnížděná a nezahnížděná síť jsou vyobrazeny na obr. 2.



Obr. 2: Dvě sítě o stejných hodnotách A , P a I : a – zahnížděná síť; b – nezahnížděná síť.

5.1.1 Kvantifikace zahnížděnosti

Z předchozího výkladu by se mohlo zdát, že je celkem zřejmé, co zahnížděnost znamená. Přesto existuje několik konceptuálně odlišných přístupů, jak ji kvantifikovat.

Koncept zahnížděnosti byl do ekologie společenstev přejat až druhotně, původně byl navržen pro analýzu biogeografických dat. Atmar & Patterson (1993) zjišťovali patrnosti v distribuci savců a pro tento účel sestavili bipartitní graf, v němž jedna partita odpovídala geografickým oblastem a druhá savcím druhům. Hrana mezi i -tou lokalitou a j -tým druhem vedla právě tehdy, když j -tý druh i -tou lokalitu obýval. Atmar & Patterson (1993) si všimli, že druhově chudá místa obsahují jen podmnožinu z druhů žijících v místech druhově bohatých. Tento jev nazvali zahnížděností a svůj software na jeho výpočet vydali pod jménem NTC (*Nestedness Temperature Calculator*). Jejich metoda má tu vadu, že výsledek závisí na velikosti a zaplněnosti sítě. Tuto závislost odfiltrovali až Rodríguez-Gironés & Santamaría (2006). Svůj vylepšený algoritmus pak pojmenovali *BINMATNEST*. Pod tímto názvem je také implementován ve statistickém softwaru R (Dormann et al. 2008; Dormann et al. 2009).

Princip této metody spočívá v tom, že se druhy v bipartitní matici seřadí podle svých stupňů tak, jako na obr. 2. Od levého dolního do pravého horního rohu matice se poté vede *isoklina*, taková rostoucí křivka, která má napravo dolů od sebe co nejméně plných políček a nalevo nahoru od sebe co nejvíce plných políček. Zastoupení obsazených políček pod isoklinou a neobsazených políček nad isoklinou váženému vzdáleností od isokliny se říká teplota T (*temperature*). Ta nabývá hodnot od 0° do 100° a zahnížděnost N lze na jejím základě vyjádřit jako

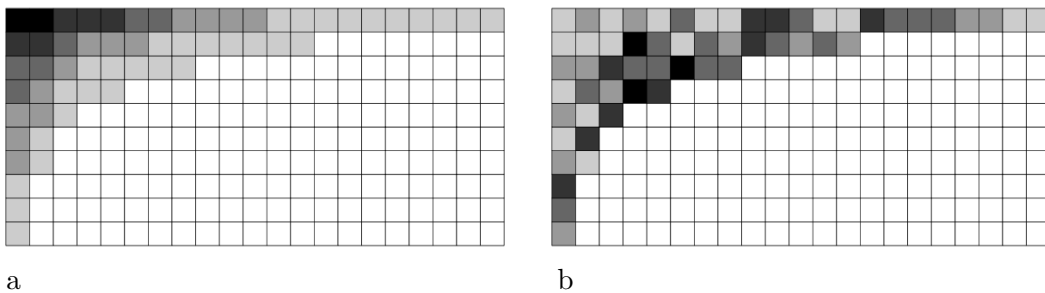
$$N = \frac{100 - T}{100} . \quad (9)$$

Tuto metodu použil k analýze opylovacích sítí např. Bascompte (2003). Ulrich et al. (2009) však uvádějí, že počítat zahnížděnost pomocí teploty je vhodné pouze pro biogeografická data, nikoli pro ekologické sítě. Zatímco v biogeografii je zřejmé, že různé druhy se různě specializují na jednotlivé oblasti, u bipartitních sítí mezidruhových interakcí může docházet ke specializaci z obou stran, hodnotit by se tedy měla asymetrie jedné a druhé partity zvlášť. To umožňují tzv. *gap metriky*. Při jejich výpočtu se druhy opět seřadí podle počtu interakcí a ve výsledné matici se poté zjišťují např. počty plných políček napravo od prázdných nebo počty prázdných políček nalevo od plných. Tím

je tedy hodnoceno, do jaké míry specializovaní opylovači upřednostňují generalistické rostliny. Pro kvantifikaci opaku, „zahnížděnosti rostlin do zvířat“, se tatáž metoda uplatní na transponovanou matici. Chceme-li pouze jednu míru pro celou matici, používá se minimum z těchto dvou hodnot. V R je tato metoda nazvána *DISCREPANCY* (Brualdi & Sanderson 1999; Dormann et al. 2008).

Na jiném principu kvantifikace zahnížděnosti je postavena metoda *NODF* (Almeida-Neto et al. 2008). Na rozdíl od metod *BINMATNEST* a *DISCREPANCY* není její výpočet založen na počítání volných a obsazených políček v matici, ale na počítání druhů spojených pouze s těmi vrcholy, které jsou podmnožinou množiny sousedů jiného druhu. Výsledná hodnota tedy udává, jaké zastoupení druhů vykazuje překryvem svých nik zahnížděnou pozici v síti. Ulrich et al. (2009) ji proto nazývají překryvovou mírou (*overlap metric*). Protože metoda *NODF* stejně jako metoda *DISCREPANCY* rozlišuje, která z partit je za zahnížděnou strukturu sítě zodpovědná, Ulrich et al. (2009) ji uvádějí jako vhodnou k využití v analýzách opylovacích sítí. Jejím problémem je závislost na velikosti sítě A a P i její zaplněnosti I a C (Trøjelsgaard & Olesen 2013).

Všechny tyto metody braly v potaz pouze přítomnost/nepřítomnost interakce. Máme-li však ohodnocený graf, jeho převodem na binární se ochudíme o část informace, která by mohla vypovídat mj. o míře zahnížděnosti. Např. na obr. 3 je zřejmé, že síť 3a je zahnížděnější než síť 3b, přestože po převodu na binární matici budou obě sítě vypadat totozně.



Obr. 3: Dvě sítě vykazující stejnou hodnotu zahnížděnosti při analýze binární matice; při užití metody *WINE* je však zahnížděnost sítě „a“ větší než zahnížděnost sítě „b“.

Pro počítání zahnížděnosti v ohodnocených grafech byla vyvinuta metoda *WINE* (*Weighted-Interaction Nestedness Estimator*, Galeano et al. 2008). Tato metoda je nyní implementována jak v softwaru Matlab, tak i v R (Dormann et al. 2008; Dormann et al. 2009).

5.1.2 Testování zahnížděnosti

Kromě samotného spočítání míry zahnížděnosti je třeba statisticky otestovat, zda je zahnížděnost skutečně vyšší, než by odpovídalo náhodě. K tomu se využívá Monte Carlo test, v němž je zahnížděnost reálné sítě srovnávána se zahnížděností náhodně vygenerovaných „nulových sítí“, jejichž strukturní vlastnosti můžeme vysvětlit pouze pomocí předpokladů, které jsme vložili do modelu, podle něhož byly generované. Existuje celá řada možností, jak tyto nulové modely matic tvořit a šance prokázat zahnížděnost výrazně závisí na zvoleném modelu (Fortuna et al. 2010).

Jedním z nejjednodušších algoritmů utvářejících náhodné sítě je původní síť náhodně „zamíchat“ a ponechat nezměněné hodnoty A , P a I . Podobnou metodou je vygenerovat takovou matici o rozměrech $A \times P$, v níž bude pro každé políčko e_{ij} pravděpodobnost, že $e_{ij} = 1$, rovna $I/(A \cdot P)$ (Vázquez & Aizen 2003). Problém těchto metod je, že předpokládají rovnoměrné rozdělení stupňů vrcholů (Vázquez & Aizen 2004).

Rozdělení stupňů vrcholů u obou partit však odpovídá spíše mocninnému zákonu (*power-law*)

– jen málo druhů má vysoký stupeň, většina druhů interaguje jen s málo partnery (Dormann et al. 2009; Jordano et al. 2003; Vázquez & Aizen 2003; Albert et al. 2000). Náhodně generované sítě by se proto měly té reálné podobat i rozdělením stupňů vrcholů. Např. Bascompte et al. (2003) vytvářel náhodné matice tak, že každému políčku přiřadil hodnotu 0 nebo 1, přičemž pravděpodobnost hodnoty 1 je úměrná součinu marginálního součtu příslušného řádku a příslušného sloupce. Jiné metody jsou založeny na odhadu parametrů *power-law* funkce popisující rozdělení stupňů vrcholů. Tyto parametry pak zachovávají i u nulových sítí.

U ohodnocených sítí je možné generovat náhodné matice takové, že jejich marginální součty budou shodné s marginálními součty reálné matice. Marginální součty zde však nejsou rovny stupňům vrcholů, což dává prostor pro vytvoření ještě rozmanitějšího spektra nulových modelů (Vázquez & Aizen 2003; Vázquez et al. 2007).

5.1.3 Vysvětlení zahrnutí

Nestedness nacházíme ve velkém množství sítí. Poprvé na tuto vlastnost opylovacích sítí upozornili Bascompte et al. (2003). Přestože v této práci nepoužili nejvhodnější metody pro detekci zahrnutí (viz výše), jejich výsledky potvrdily i pozdější studie s propracovanější metodikou (např. Joppa et al. 2010). Dosud však není uspokojivě zodpovězena otázka, jak přítomnost této vlastnosti ve struktuře sítě vysvětlit.

Početnosti různých druhů se velmi liší, a lze tedy očekávat, že u vzácnějších druhů mohou chybět záznamy některých hran (viz kapitola 3.4). Vzácným druhům tedy mylně přisoudíme menší $\text{deg}(v)$. Takovoto vzácnější druhy opylovačů zaznamenáme spíše při interakci s často navštěvovanou rostlinou (hojnou či atraktivní) než při interakci s rostlinou málo navštěvovanou (Olesen et al. 2008). Právě od rostlin hojně navštěvovaných však budeme znát nejlépe celé spektrum jejích opylovačů, a tedy do ní povede jen málo *chybějících hran*. I jen takováto systematická chyba v datech může být příčinou pozorované zahrnutí (Blüthgen 2010).

Přesto však většina prací na toto téma chápe zahrnutí jako skutečnou vlastnost společenstev – interpretují ji tak, že „specialisté upřednostňují generalisty“. Tento jev bývá nazýván termínem *asymetrická specializace* (Vázquez & Aizen 2004; Stang et al. 2007). Existence asymetrické specializovanosti by implikovala mnoho zajímavých vlastností společenstev.

Asymetrická specializovanost způsobuje např. asymetrii v závislosti jednoho partnera na druhém (Bascompte et al. 2006; Thompson 2006): zatímco v zahrnuté síti se totiž specializovaný opylovač stává závislým na zdrojích od rostliny, která není závislá přímo na tomto jednom druhu opylovače, v nezahrnuté síti by byl význam interakce pro obě strany srovnatelný. Podle některých autorů by proto nezahrnutí sítě mohla vést k destabilizaci celého systému. Zato zahrnutí umožňuje dlouhodobou koexistenci společenstva s vysokou biodiverzitou (Bastolla et al. 2009).

K podobnému závěru došli také Memmott et al. (2004). Ukázali, že pokud by z opylovací sítě vymizela určitá množina náhodně vybraných opylovačů, právě v zahrnuté síti je nejmenší šance, že se některá rostlina ocitne zcela bez opylovače. Zahrnutí tedy přisuzují adaptivní význam.

Olesen et al. (2006) však upozornili, že díky zahrnutí lze mezi jakoukoli dvojicí druhů v jednododovém grafu najít velmi krátkou cestu. Takovýmto sítím se říká *small-world network* (Watts & Strogatz 1998). Každý vrchol může působit na ostatní vrcholy poměrně přímým vlivem. Dojde-li tedy ke změně početnosti kteréhokoli druhu, všech ostatních druhů se tato změna dotkne velmi rychle. To by mohlo zahrnuté síte dělat naopak „křehčími“. Domnívám se však, že u opylovacích sítí není důvod přikládat délkám cest v jednododových grafech velký význam.

Stang et al. (2007) přišli s hypotézou, že zahrňdženost je způsobena morfologickými omezeními (*constraints*) bránícími interakcím některých dvojic druhů. Podle této představy by generalistické rostliny byly rostliny s květy dobře dostupnými jakémukoli hmyzu, zatímco specializované rostliny by byly dostupné pouze druhům schopným dostat se do hlubokých nektárií. Druhy opylovačů, které jsou k získávání potravy z květů přizpůsobeny (např. mají prodloužené sací ústní ústrojí), pak mohou sát nektar z květů kterékoli rostliny. Oproti tomu příležitostní opylovači bez těchto morfologických adaptací dokáží využít pouze určitou podmnožinu z těchto rostlin.

To by znamenalo, že opylovači, kteří se v síti jeví jako zahrňdžení specialisti, vlastně nejenže nejsou specializovaní na určitý rostlinný druh, ale naopak nejsou striktně specializovaní ani na výživu z květů. Rozdílná specializovanost obligatorních opylovačů v tradičním pojetí by se pak ukrývala až mezi generalisty a mezi specialisty nevykazujícími zahrňdženost.

I pokud tedy prokážeme, že opylovací sítě skutečně vykazují zahrňdženost ve smyslu asymetrické specializace a že se nejedná pouze o metodický artefakt, stále zůstane otevřená otázka, do jaké míry či zda vůbec jde o řešení dlouhodobě udržující stávající biodiverzitu, a do jaké míry jde pouze o důsledek morfologické specializace k živění se nektarem.

Které z této představ dáme přednost, ovlivní, jak budeme z perspektivy sítí nahlížet na klasické případy oboustranné (reciproké) specializace⁴. Ty bývají natolik vzácné, že celkovou zahrňdženou strukturu sítě příliš nenarušují (Joppa et al. 2010). Považujeme-li však zahrňdženost za adaptivní, jde o zajímavé výjimky z pravidla, které by podle teorií měly být náchylné k vymření. Pokud však pozorované zahrňdženosti takovýto význam nepřiznáme a budeme ji považovat pouze za důsledek nerovnoměrnosti abundancí či přítomnosti příležitostných opylovačů, můžeme si uchovat klasickou představu o *trade-offs* mezi výhodami (Scopece et al. 2010) a riziky (Labandeira et al. 2002) specialistů. Zato budeme muset opatrněji přistupovat k souvislosti mezi počtem spojů a specializací.

5.2 Modularita

Sítě mohou být nestejně husté, mohou obsahovat shluky vrcholů, které jsou vzájemně bohatě pospojované, avšak jen málo hran z nich vede do jiných vrcholů. Těmto shlukům říkáme moduly či kompartmenty. Pakliže je síť do takovýchto shluků rozdělena, mluvíme o modularitě sítě, síť je jakoby seskládána z několika více či méně nezávislých modulů.

5.2.1 Výpočet modularity

Chceme-li se zabývat modularitou sítě, mohou nás zajímat tři různé veličiny: počet modulů N_M , modularita M udávající, do jaké míry je síť do těchto modulů skutečně rozčleněna, a p-hodnota ukazující, zda zjištěná modularita není pouze dílem náhody.

Hodnotu modularity v jednomodové síti udává vztah

$$M = \sum_{s=1}^{N_M} \left(\frac{I_s}{I} - \left(\frac{k_s}{2 \cdot I} \right)^2 \right), \quad (10)$$

⁴Reciprokou specializací míním specializaci jedné rostliny na jednoho opylovače, který zároveň neopyluje žádnou jinou rostlinu. Tento jev je známý u některých rostlin z čeledi vstavačovitých (Orchideaceae), např. slavné mada-gaskarské *Angraecum sesquipedale* s ostruhou hlubokou 30 cm může být opylováno pouze specializovaným lišajem se sosákem téže délky (Darwin 1862, str. 198; Kritsky 2001). Jiným příkladem je orchidej *Dendrobium sinense* z čínského ostrova Hainan, která napodobováním pachy varovného feromonu včel *Apis cerana* a *Apis mellifera* láká jejich predátora, sršeň *Vespa bicolor*. Jiný hmyz než ošálená sršeň nemá motivaci se ke květu přiblížovat (30 z 35 zaznamenaných návštěvníků této orchideje tvořila *Vespa bicolor*). Hmyzožravá sršeň zase postrádá důvod sedat na květy jiných rostlin, i zde tedy dochází k reciproké specializaci (Brodmann et al. 2009).

kde s je index modulu, N_M je počet modulů, I_s je počet spojů uvnitř s -tého modulu a k_s je součet stupňů všech vrcholů v s -tém modulu (Guimerà & Amaral 2005; Olesen et al. 2007). Veličina M nabývá hodnot od 0 do $-1/N_M$.

Otázkou však zůstává, jak v síti jednotlivé moduly vymezit. Síť je nejlépe rozdělit do takových modulů, pro které bude hodnota M největší. Prohledat celý prostor všech teoreticky možných způsobů rozdělení sítě do modulů by bylo výpočetně příliš náročné, moduly se tedy hledají pomocí algoritmů využívajících heuristických metod (např. metody simulovaného žhání – *simulated annealing*, Guimerà & Amaral 2005).

Vedle tohoto postupu existují i další metody hledání modulů (např. Newman 2006). Newmanův algoritmus byl dokonce později upraven tak, aby se jím daly analyzovat bipartitní sítě bez převodu do jednomodové podoby (Berber 2007). Martín-González et al. (2012) však na příkladu konkrétní sítě ze severovýchodního Španělska ukazují, že zatímco modularita počítaná metodou autorů Guimerà & Amaral (2005) dává výsledky s biologicky interpretovatelnou informací, výpočet provedený přímo na základě dvoumodové sítě v hledání modulů selhává. Lewinsohn & Prado (2006) zase hledali kompartmenty pomocí korespondenční analýzy (CA). Tuto metodu lze aplikovat i na ohodnocené grafy a je také implementována do R balíčku *bipartite* (Dormann et al. 2008).

Obdobně jako v případě zahrnutí, i u modularity je třeba statisticky otestovat, zda je síť skutečně modulárnější, než by odpovídalo náhodě. K tomu se opět používá Monte Carlo test srovnávající modularitu reálné sítě s modularitou sítí náhodně vygenerovaných, ale zachovávajících podobné rozdělení stupňů vrcholů, jaké měla reálná síť (podrobněji viz kapitola 5.1.2).

5.2.2 Postavení druhu podle modulů

Na základě pozice vůči modulům lze druhy obsažené v síti druhotně rozdělit do čtyř skupin:

1. *peripherals* (specialisté)
2. *module-hubs* (vnitromodulové uzly)
3. *connectors* (spojovači modulů)
4. *network-hubs* (celosíťové uzly, supergeneralisté, někdy též *glues* – „slepovači“)

Jak exaktně rozřadit vrcholy do těchto skupin, popsali Guimerà & Amaral (2005); na opylovací sítě tuto metodu aplikovali např. Olesen et al. (2007) či Dupont & Olesen (2009). Tato metoda vrcholům přiřazuje jednu ze čtyř rolí na základě míry jejich zapojenosti ve svém modulu z a míry udávající, jak výrazně se podílí na propojování různých modulů navzájem c . Pro i -tý druh platí, že

$$z_i = \frac{k_i - X}{S}, \quad (11)$$

kde k_i je počet hran vedoucích z i -tého druhu do druhů v jeho modulu, X je průměr z této veličiny spočítaný přes všechny druhy v příslušném modulu a S je směrodatná odchylka této veličiny, spočítaná opět přes všechny druhy v příslušném modulu. Hodnotu c i -tého druhu lze spočítat jako

$$c_i = 1 - \sum_{s=1}^{N_M} \left(\frac{k_{is}}{\deg(v_i)} \right)^2, \quad (12)$$

kde s je index modulu, k_{is} je počet hran vedoucích z i -tého druhu do s -tého modulu a $\deg(v_i)$ je stupeň i -tého vrcholu. Hodnota c_i je nulová, pokud všechny hrany z i -tého druhu vedou uvnitř modulu, a roste s rovnoměrnějším rozdělením hran i -tého druhu mezi jednotlivé moduly.

Peripherals jsou druhy s malým z i malým c . Jde o specialisty, kteří interagují pouze s jedním nebo několika málo druhy. Z definice modulů budou zařazeni do modulu, v němž je i jejich interakční partner, proto ani jejich příspěvek k vzájemnému propojení modulů nemůže být významný.

Module-hubs jsou relativní generalisté, kteří se však zaměřují pouze na určitou množinu partnerů, s nimiž utvářejí modul. Přestože tedy mají velkou hodnotu z , jejich c je poměrně malé. Takovými druhy typicky bývají zástupci dvoukřídlých (Diptera) či hmyz přizpůsobený na neobvyklý typ potravy, např. jihoamerické včely rodů *Tetrapedia*, *Chalepogenus*, *Centris* či africká *Reiviva*, které sbírají olej z květů (Capellari et al. 2011; Rasmussen & Olesen 2000).

Druhy spadající do kategorie *connectors* jsou také relativní generalisté. Na rozdíl od *module-hubs* však mají naopak nízkou hodnotu z a vysokou hodnotou c . Podle Olesen et al. (2007) jimi nejčastěji bývají brouci (Coleoptera), některé druhy dvoukřídlých (Diptera) a také malé či středně velké druhy málo specializovaných včel (Apoidea).

Druhy, které mají jak hodnoty z , tak hodnoty c vysoké, bývají nazývány „supergeneralisty“ či síťovými uzly (*network-hubs*), někdy též *glues*. Napříč různými biotopy i vzdálených geografických oblastí platí, že tuto pozici v síti zaujímají velké druhy včel, zejména rody *Apis*, *Xylocopa* a *Bombus* (Olesen et al. 2007). Důvod tohoto jevu není zcela objasněn, ve včelách se jeden nevyzná (Milne 1972, str. 11-13). S možným vysvětlením však přišli Martín-González et al. (2012), podle nichž se jednotlivé moduly uplatňují převážně v určitém omezeném období v průběhu sezóny. Síťovým uzlem pak může být druh, který zůstává aktivním opylovačem po celou dobu sezóny, což je právě typické pro tyto velké druhy včel (Jordano 1987). Přítomnost takovýchto druhů v síti výrazně snižuje její modularitu, tyto druhy však zároveň nesou značný podíl na její zahnížděné struktuře (Olesen et al. 2007). Možná právě proto našli Fortuna et al. (2010) mezi sítěmi s velkou konektivitou negativní korelaci mezi zahnížděností a modularitou.

5.2.3 Moduly v opylovacích sítích

Moduly v opylovacích sítích se poprvé pokusili hledat Lewinsohn & Prado (2006). Ukázali, že zatímco potravní sítě rostlin a herbivorů jsou výrazně modulární a v rámci modulů lze najít i zahnížděnost, opylovací síť z Grónska vykazuje pouze zahnížděnou strukturu, nikoli modularitu. Olesen et al. (2007) však udělali meta-analýzu, v níž testovali modularitu u 51 opylovacích sítí, a zjistili, že 57% z nich je signifikantně modulárních. Vliv na modularitu měla zejména velikost sítě, v sítích s malým počtem druhů se ji většinou nepodařilo prokázat. Podle autorů to může být způsobeno tím, že malé sítě mají zároveň vysokou konektivitu (viz kapitola 4.1.1), tedy je v nich velký podíl generalistů, kteří hypotetické moduly spojují. Síť analyzovaná o rok dříve dvojicí Lewinsohn & Prado (2006) k těmto malým sítím patří, sítě polárních oblastí jsou typické malým počtem druhů a velkou konektivitou (Lundgren & Olesen 2005; Elberling & Olesen 1999; Olesen & Jordano 2002). V Grónsku je navíc jen krátká vegetační sezóna (Lewinsohn & Prado 2006), moduly tedy nemohou vzniknout ani časovým posunem období aktivity různých druhů.

Ve 29 opylovacích sítích, v nichž Olesen et al. (2007) prokázali modularitu, bylo průměrně 8,8 modulů, jejich počty mezi sítěmi kolísaly v rozmezí od 5 do 19. Zatímco průměrná konektivita těchto sítí byla 7%, uvnitř modulů jedné sítě bylo průměrně využito 42% teoreticky možných interakcí. Vymezení modulů zpravidla odpovídalo různým taxonomickým či funkčním skupinám opylovačů. Korelaci mezi příslušností k modulu a fylogenetickou pozicí opylovače prokázali také Dupont & Olesen (2009). Ti navíc zjistili, že v sítích z několika nedalekých míst s podobnou vegetací lze najít odpovídající si moduly, které se sice mezi lokalitami liší přítomností některých druhů, neliší

se však tím, jaké vyšší skupiny hmyzu je tvoří. To dělá studium modulů ekologických sítí zajímavým také pro evoluční biologii. Znamená to totiž, že moduly mohou vymezovat tzv. *koevoluční jednotky* – skupiny druhů rostlin a funkčně si podobných opylovačů, které spolu dlouhodobě interagují, a mohou tak na sebe vzájemně působit jednotným selekčním tlakem (Ings et al. 2009).

Tato patrnost také odpovídá představě polinačních syndromů, podle které se různé rostliny přizpůsobují k lákání některé konkrétní širší skupiny opylovačů (Fenster et al. 2004). Ačkoli byl koncept polinačních syndromů v minulosti vyvrácen argumenty, že generalistické rostliny nejsou pod jednostranným selekčním tlakem, který by je směřoval ke specializaci pouze na určitou skupinu opylovačů (Waser et al. 1996), studium modularity opylovacích sítí nyní ukazuje, že opakovaně nalézané moduly mohou skutečně odpovídat tradičnímu členění polinačních syndromů (např. Martín-González et al. 2012; Danieli-Silva et al. 2012). Danieli-Silva et al. (2012) v opylovací síti horského bezlesí tropické Brazílie našli 13 modulů, které se svým vymezením podobaly polinačním syndromům. Exaktně nalezené moduly si s tradičními polinačními syndromy nejlépe odpovídaly v případě ornitophilního a melittophilního syndromu.

6 Závěrečné shrnutí metodické části

Existuje mnoho metrik, jimiž lze srovnávat jednotlivé druhy v síti, i mnoho metrik umožňujících srovnávat parametry celých sítí napříč společenstvy. Obecně lze všechny tyto metriky rozdělit do dvou kategorií. První kategorií jsou základní indexy s jasnou interpretací (C , L_A , L_P , indexy specializovanosti). Tyto metriky byly vymyšleny, aby jimi bylo možné do číselné hodnoty převést nějakou základní informaci o druhu či společenstvu. V použití těchto metrik se však často ukrývá problém v podobě jejich nesrovnatelnosti napříč pracemi s různou metodikou.

Oproti tomu metriky druhé kategorie (BC , CC , *nested*) za sebou schovávají složitější výpočetní aparát, který často dokáže jejich systematické nedostatky nějakým způsobem zakrýt. Tyto metody však nebyly vyvinuty pro účely opylovacích sítí; zpravidla byly vymyšleny pro jiný typ dat a do ekologie opylování byly převzaty druhotně, aniž by se autoři předem zamysleli nad tím, zda opravdu odpovídají na biologicky relevantní otázku. Jeví se mi, že místo standardního vědeckého postupu, kdy primárně chceme něco zjistit, a proto to spočítáme, zde často autoři postupují spíše tak, že něco spočítají a pak zjišťují, co to znamená a zda tím alespoň částečně odpovídají na otázku, kterou si kladli. Slepé užívání metrik tohoto druhého typu považuji spíše za slepou uličku a domnívám se, že vývoj metod by se měl zaměřit raději na postup od otázky k výpočtu, a že by se tedy přednostně měly dovést k lepší použitelnosti metriky první kategorie.

Z biologického hlediska je daleko smysluplnější používat grafy s ohodnocenými hranami (viz kapitola 2.5). Ohodnocené hrany také mohou sloužit jako nástroj pro kvantifikaci možných chyb, které síť nese kvůli nedokonalému pozorovacímu úsilí (viz kapitola 3.4.1). Přesto se i v současné době pracuje převážně se sítěmi reprezentovanými pouze binárními maticemi (např. Trøjelsgaard & Olesen 2013). Vstupem do analýz jsou tedy pouze informace, zda interakce mezi dvojicí druhů byla či nebyla zaznamenána, nebere se však v potaz spolehlivost těchto informací, ani síla těchto interakcí. Proulx et al. (2005) ve své přehledové práci o využití teorie grafů v biologii upozornili na nedostatek, že pro analýzu ohodnocených sítí, pro biologické použití tak vhodných, dosud není dostatečně rozpracován ani matematický aparát. Myslím si, že za osm let od vydání jejich práce se ekologie opylovacích sítí v tomto směru posunula jen o málo.

7 Výsledky globálního srovnávání opylovacích sítí

Kromě toho, že studium opylovacích sítí otevřelo řadu nových metodických otázek i otázek spjatých s vysvětlením pozorované struktury těchto sítí a společenstev jimi reprezentovaných, srovnávání různých publikovaných sítí umožňuje porovnávat opylovací systémy napříč vzdálenými geografickými oblastmi, a vidět tak patrnosti nepozorovatelné obyčejnými smysly či studii lokálního charakteru. Na tuto část výsledků analýz opylovacích sítí se nyní blíže zaměřím.

V člancích zabývajících se opylovacími sítěmi bývá jako motivace k jejich studiu nejčastěji uváděno, že pochopení významu struktury sítí může pomoci porozumět problematice variability v biodiverzitě (např. Olesen et al. 2007). Porovnání vlastností různých opylovacích sítí může naznačit, které biotické faktory umožňují koexistenci velkého počtu druhů, nebo alespoň ukázat, které vlastnosti sítí jsou typické pro druhově rozmanitá společenstva.

7.1 Latitudinální rozdíly ve struktuře sítí

Asi nejvýraznější patrnost ve variabilitě biodiverzity je její latitudinální gradient. O tom, že směrem od rovníku k pólům druhů postupně ubývá, psal již Darwin (1859, str. 68). Mnoho prací následně ukázalo, že společenstva v tropických oblastech jsou skutečně druhově bohatší než společenstva nacházející se ve vyšších latitudách. Dokumentována je jak univerzalita tohoto jevu (Hillebrand 2004), tak jeho platnost i v relativně úzkých taxonomických skupinách – např. jen v rámci čeledi otakárkovitých (Papilionidae) došlo k ustavení latitudinálního gradientu biodiverzity několikrát nezávisle (Condamine et al. 2012). Příčiny tohoto jevu dosud nejsou jednoznačně objasněny, nalezení latitudinálních trendů ve strukturách sítí by tak mohlo pomoci poodhalit další souvislosti tohoto fenoménu.

Jako první se nabízí představa, že by diverzita mohla souviset se specializovaností. Protože v druhově bohatých společenstvech musejí být zdroje rozděleny mezi větší počet druhů, vyšší specializovanost lze očekávat v diverzifikovanějších tropických ekosystémech (Ollerton & Cramner 2002). Konkrétně v případě opylovacích sítí může vyšší specializovanost snižovat kompetici o opylovače (Scopece et al. 2010), neboť snižuje riziko „zacpání“ blizny cizím pylem, což se podle teoretických modelů zdá být významným problémem pro koexistenci většího počtu druhů rostlin (Waser 1978). Dalším důvodem, proč lze v tropech očekávat vyšší specializovanost, je jejich menší sezonalita, a tedy domnělá větší stálost. Díky té se zde mohou i relativně specializovanější druhy spolehnout, že nenastane období, v němž žádný z jejich partnerů nebude v dosahu.

V souladu s touto teorií Olesen & Jordano (2002) zjistili, že s rostoucí vzdáleností od rovníku roste generalizovanost rostlin (počítaná jako I/P v binární sítí). Ollerton & Cramner (2002) však po odfiltrování vlivu pozorovacího úsilí tento trend shledali jen marginálně signifikantním, navíc vysvětlujícím pouhá 4% variability v generalizovanosti rostlin. Autoři obou studií však měli k dispozici jen malé množství sítí (Ollerton & Cramner [2002] jich použili 27, Olesen & Jordano [2002] o dvě více). Do současné doby již bylo publikováno více opylovacích sítí, jejich geografické rozmístění však stále není příliš reprezentativní (mnoho sítí je publikováno např. z Evropy a Severní i Jižní Ameriky, naopak málo prozkoumaná je v tomto směru zejména Afrika, ale také střední Asie a Indomalajská oblast; zásadním nedostatkem je absence dat z tropického nížinného lesa). I přes tyto nedostatky analýzu nově zopakovali Trøjelsgaard & Olesen (2013) s využitím 54 binárních opylovacích sítí. Tato studie odhalila kvadratickou závislost I/P na latitudě, generalizovanost rostlin byla nejvyšší okolo šedesáté rovnoběžky a klesala jak směrem k rovníku, tak směrem k pólu. Pozorovanou unimodální závislost autoři vysvětlují silnou korelací mezi generalizovaností rostlin s hodnotou A/P ,

kteřá vykazovala tutěz patrnost a kteřá mŕže bŕt do značné mŕry ovlivněna pozorovacím ŕsilím.

Ani jedna z tēchto pracŕ nepotvrdila zavislost I/A na latitudē. Specializovanost opylovačŕ srovnávali takē Dalsgaard et al. (2011). Ti vřak nepoužívali ‘total-network’ (viz kapitola 3.3), ale sŕtē zahrnujŕcí pouze kolibřŕky (Trochilidae) a jimi opylované rostliny. Takovŕchto sŕtŕ mēli k dispozici 31, vřechny ohodnocenē. Specializovanost tedy počŕtali jako H'_2 . Touto metodou u americkŕch kolibřŕkŕ zjistili rostoucí specializovanost s klesajŕcí vzdáleností od rovníku, latituda vysvētřlila 20% variability v hodnotách H'_2 .

Opačného vŕsledku vřak dosáhli Schleuning et al. (2012), kteřŕ srovnávali $\Delta H'_2$ ⁵ u 58 ohodnocenŕch opylovacŕch sŕtŕ z celého svētā. Kdyŕž hodnoty $\Delta H'_2$ vāžili velikostmi pŕřslušnŕch sŕtŕ, vřšlo jim, ŕe specializovanost s latitudou rostle ($p = 0,026$).

Metodiku použitou autory Schleuning et al. (2012) považuji za vhodnějšŕ než srovnávání podŕlŕ počtŕ interakcŕ a počtŕ druhŕ. Moŕný problēm vypovŕdacŕ hodnoty tēto pracŕ vřak spatřuji v tom, ŕe do analŕzy zahrnuli spolu s ŕplnými sŕtēmi takē sŕtē vzeřlé ze studiŕ sledujŕcŕch pouze ŕřitou taxonomickou skupinu a sŕtē, v nichŕ ne vřichni opylovačŕ byli ŕřeni do druhovē ŕrovně. Ollerton (2012) proto latitudinální gradient ve specializovanosti opylovačŕ zhodnotil jako stāle otevřenou otāzku. Shodně s Olesen & Jordano (2002) si myslím, ŕe by bylo lepřŕ latitudinální gradienty specializovanosti studovat samostatně u jednotlivŕch skupin organismŕ, u rŕznŕch taxonŕ totiž mŕže tento jev fungovat rŕzně. Zatŕmco např. u ptačŕch opylovačŕ je pokles specializovanosti s latitudou dobře patrnŕ (Dalsgaard et al. 2011; obdobně vŕsledky publikovali pro potravní a ŕkrytovou specializaci ptākŕ takē Belmaker et al. 2012), u hmyzŕch opylovačŕ prokázán nebyl (stejně tak nebyl nalezen ani u hmyzŕch herbivorŕ, Novotný et al. 2002; Novotný et al. 2006). Dŕvody, proč trend ve specializovanosti je či není pŕřtomný, pak mŕžeme vysvētřlovat konkrētními vlastnostmi tē kteřē skupiny (např. řpatně pohyblivŕ specialistē by v diverzifikovaném společenstvu obtŕžně hledali vhodného partnera).

Ani testování zavislosti ostatních charakteristik sŕtŕ na latitudē neukázalo řadný jednoznačný trend. Konektivita sŕtŕ, resp. jeŕ reziduály nevysvētřlenē velikostí sŕtē, se zdají bŕt největřŕ v mediteránních oblastech a klesají směrem na sever i na jih odtud, tento trend vřak není signifikantní (Olesen & Jordano 2002). Trøjelsgaard & Olesen (2013) prokázali pokles modularity M a počtu modulŕ N_M s rostoucí latitudou, tento jev vřak mŕže bŕt pouze dŕsledkem kratřŕ sezóny a menřŕ velikosti sŕtŕ ve vřřŕch zemēpisnŕch řŕřkách. Potenciálně zajŕmavějšŕ zavislost zahnížděnosti $NODF$ na latitudē vřak neprokázali.

Patrnē vřak jsou změny ve složenŕ společenstev. Dobře dokumentovaným latitudinálním trendem v opylování je např. nārŕst zastoupenŕ anemogamních rostlin s rostoucí latitudou (Ollerton et al. 2011). Znamā je takē patrnost, ŕe zatŕmco v tropickŕch oblastech jsou pomērnē řastými opylovačŕ obratlovci, zejména se savčŕmi opylovačŕ se ve vřřŕch latitudách setkāme jen zřŕdka (Fleming et al. 2009). Studium sŕtŕ vřak umoŕňuje popsāt i jinak obtŕžnějšŕ pozorovatelnē změny, např. nārŕst zastoupenŕ dvoukřŕdlŕch opylovačŕ s rostoucí latitudou (Elberling & Olesen 1999).

7.2 Opylovacŕ systēmy a vlhkostní gradient

Jedním z nejstudovanějšŕch klimatickŕch gradientŕ pŕstředŕ je gradient vlhkosti, resp. ročního ŕhrnu srāžek. Devoto et al. (2005) zdokumentovali, ŕe zatŕmco v jihoamerickŕch opylovacŕch sŕtŕch z vlhkŕch oblastŕ dominují dvoukřŕdlŕ (Diptera), na suřřŕch místech tēto oblasti pŕevaŕzují včely. Velkŕ vŕznam včel zaznamenali takē Kato et al. (2008) v monzunovém lese během období sucha.

⁵ $\Delta H'_2$ je H'_2 zpŕesněnē tak, ŕe od H'_2 reálnē sŕtē je odečteno pŕmērnē H'_2 z tisŕce nāhodně nasimulovanŕch sŕtŕ.

Zde byly hojně zejména včely rodů *Apis*, *Xylocopa* a čeledi Megachilidae, na květech s hlouběji položenými nektárii pak převažovaly včely rodu *Amegilla*.

Martín-González et al. (2009) sledovali, jak se v sítích na různých místech vlhkostního gradientu Karibských ostrovů mění BC jednotlivých druhů opylovačů. Zjistili, že zatímco takto kvantifikovaný význam blanokřídlého hmyzu (Hymenoptera) klesá směrem do oblastí s větším úhrnem srážek, dvoukřídlý hmyz (Diptera), brouci (Coleoptera) a kolibříci (Trochilidae) mají ve vlhčích oblastech relativně větší význam. Hodnota BC motýlů (Lepidoptera) se na tomto gradientu neměnila.

Devoto et al. (2005) studovali vliv vlhkosti na základní charakteristiky sítí (A , P , C , L_A a L_P), žádný vliv však nenašli. S vlhkostním gradientem se ovšem mění struktura sítí: jak modularita, tak zahnížděnost roste směrem do oblastí s vyšším ročním úhrnem srážek (Trøjelsgaard & Olesen 2013).

7.3 Altitudinální patrnosti ve struktuře sítí

Složení opylovačů i rostlin se mění také s nadmořskou výškou, rozdílnosti by se tedy mohly najít ve struktuře nížinných a horských opylovacích sítí. Horskými systémy opylovačů se zabývali již Arroyo et al. (1982) v Andách. Zjistili, že s nadmořskou výškou ubývá druhů opylovačů, nejrychleji s rostoucí altitudou klesalo zastoupení blanokřídlých (Hymenoptera, v tomto případě zejména včel), oproti tomu počty opylovačů ze skupin dvoukřídlých (Diptera) a motýlů (Lepidoptera) se stoupající nadmořskou výškou ubývaly jen pozvolna, relativní význam těchto skupin je tedy pro rostliny vysokohorských ekosystémů větší.

Trøjelsgaard & Olesen (2013) uvádějí, že kvůli hůře předvídatelným podmínkám vysokohorských lokalit lze ve velkých nadmořských výškách očekávat menší specializaci. Ve své práci skutečně prokázali nárůst poměru I/A se stoupající altitudou, hodnoty I/P však s nadmořskou výškou naopak mírně klesaly (byť tento pokles nebyl průkazný). Tyto vztahy mohou být do značné míry ovlivněny poklesem poměru A/P ve vyšších nadmořských výškách. Olesen & Jordano (2002) zjistili, že s nadmořskou výškou také klesá konektivita (přesněji její reziduály nevysvětlené závislosti na velikosti sítě). Tento výsledek však autoři nijak neinterpretují.

7.4 Ostrovy

Značná část publikovaných opylovacích sítí pochází z ostrovního prostředí. Ostrovní bioty mohou v ekologickém výzkumu posloužit jako modelové systémy (MacArthur & Wilson 1967, str. 3), mají však i řadu svých specifík. Ostrovní opylovací sítě bývají charakteristické především malým poměrem A/P . To může být vysvětleno izolovaností od okolního světa, v jejímž důsledku bude ostrov osidlován spíše rostlinami šířícími se pomocí odolných semen než živočichy, jejichž schopnosti migrace přes moře bývají omezenější. Trøjelsgaard & Olesen (2013) však upozornili také na to, že ostrovní sítě bývají zaznamenávány s menším průměrným pozorovacím úsilím než sítě pevninské. Na zjištěném rozdílu v poměru A/P tak může být podepsána i metodická nejednotnost. V důsledku toho je na ostrovech pozorovaná malá generalizovanost rostlin (Olesen & Jordano 2002; Trøjelsgaard & Olesen 2013). Nízká hodnota A/P také vede k relativně malé kompetici mezi opylovači, díky čemuž mohou být ostrovní opylovači vysoce generalizovaní (Olesen & Valido 2004). Pro tvrzení, že je generalizovanost ostrovních opylovačů skutečně adaptací na ostrovní prostředí, mluví také zjištění, že ostrovní endemité vykazují vyšší generalizovanost než ostrovní opylovači s velkým areálem (Olesen et al. 2002).

Ostrovy bývají specifické také druhovým složením opylovačů. Na izolovaných ostrovech můžeme v roli opylovačů potkat zástupce skupin, pro něž není tato funkce zcela typická, např. cvrčka *Glomeremus orchidophilus* (Hugel et al. 2010) opylujícího na ostrově Réunion orchidej *Angraecum cadetii* (Micheneau et al. 2010). Na ostrovech je také abnormálně vysoké zastoupení plazích opylovačů (Olesen & Valido 2003b) a někteří z nich mohou svým živným rostlinám skutečně sloužit jako zásadní přenašeči pylu (Traveset & Sáez 1997). Možná díky malé kompetici mezi opylovači na ostrovech také opylují mnohé druhy ptáků, které v jiných oblastech tuto niku nevyužívají (Olesen & Valido 2003a).

8 Závěr

Analýza sítí je zajímavou možností náhledu na opylovací systémy. Tento přístup dosud přinesl především mnoho nových otázek týkajících se zejména metodiky sestavování, analýzy a interpretace sítí. Práce založené na studiu opylovacích sítí zprostředkovaly i řadu nových poznatků z oblasti ekologie opylovačů. Oproti původním očekáváním jde o poznatky spíše marginálního významu. Je však možné, že do budoucna tento pohled ještě pomůže podhalit i např. některé evoluční a ekologické aspekty globální diverzity hmyzu a jeho živných rostlin. Dosavadní výsledky sice nenasvědčují tomu, že by nás v tomto směru měly čekat objevy zcela převratné, na druhou stranu platí, že tento obor je teprve v plenkách a jeho matematický aparát dosud není (i přes svoji bohatost) plně přizpůsoben jeho potřebám. Některá překvapení nás tedy ještě mohou čekat.

Můj názor na budoucnost využití komplexního pohledu na biologii prostřednictvím sítí vystihl docent Zdeněk Kratochvíl, který v diskusi po přednášce o systémové biologii⁶ prohlásil na adresu využívání teorie grafů v biologii, že by „chtěl nabádat k mírnému optimismu v mezích opatrnosti“. Budeme-li si klást konkrétní otázky, na které lze s využitím sítě odpovědět, síť pro nás bude užitečným nástrojem. Očekáváme-li však, že nám struktura sítě sama prozradí vše o systému, který znázorňuje, budeme zklamáni. Síťová data dávají novou příležitost exaktně se zabývat „přízemnějšími“ otázkami týkajícími se konkrétních druhů či skupin opylovačů. Myslím si, že tyto možnosti jsou poněkud opomíjeny. Jen málo prací např. srovnává, jak se v různých podmínkách mění funkce, pozice či množiny partnerů týchž druhů.

8.1 Plány do budoucna

V současné době se pod vedením Mgr. Zdeňka Janovského z Katedry botaniky PřF UK zabývám společně s rostlinami a jejich opylovači na loukách jihozápadního Kutnohorska. Část výsledků z tohoto projektu plánuji prezentovat ve své diplomové práci. V následujícím studiu bych se však rád oprostil od vazby na tuto konkrétní lokalitu a věnoval se především studiu opylování v širších geografických souvislostech. Za tímto účelem připravuji se Zdeňkem Janovským metodiku „opylovacích snímků“ – malých sítí sestavených na tak malé ploše a v tak krátkém čase, aby se obě tyto proměnné daly považovat za jednotné napříč celou sítí (viz kapitola 3.2). Výsledkem by měla být jakási malá síť, na kterou bude možné aplikovat metody síťových analýz a která bude díky jednotné metodice snadno porovnatelná s dalšími snímky.

⁶Biologické čtvrtky ve Viničné: Zuzana Storchová, Konec redukcionismu (nejen) v Čechách – Systémová biologie, síť sítí a krásné nové stroje, 11. 4. 2013.

9 Literatura

Text byl vysázen programem L^AT_EX. Všechny použité obrázky jsou dílem autora. Vytvořeny byly pomocí softwaru R (www.r-project.org) a GIMP (www.gimp.org). U knih je citovaná strana uvedena přímo v textu. Není-li literatura v textu citována podle důležitosti, řadím ji chronologicky.

- Aizen M. A. & Feinsinger P. 1994: Forest Fragmentation, Pollination, and Plant Reproduction in a Chaco Dry Forest, Argentina. *Ecology* 75(2): 330-351.
- Albert R., Jeong H. & Barabási A.-L. 2000: Error and Attack Tolerance of Complex Networks. *Nature* 406: 378-382.
- Almeida-Neto M., Guimarães P., Guimarães P. R. jr., Loyola R. D. & Ulrich W. 2008: A Consistent Metric for Nestedness Analysis in Ecological Systems: Reconciling Concept and Measurement. *Oikos* 117(8): 1227-1239.
- Arroyo M. K. T., Primack R. & Armesto, J. 1982: Community Studies in Pollination Ecology in the High Temperate Andes of Central Chile. I. Pollination Mechanism and Altitudinal Variation. *American Journal of Botany* 69(1): 82-97.
- Atmar W. & Patterson B. D. 1993: The Measure of Order and Disorder in the Distribution of Species in Fragmented Habitat. *Oecologia* 96(3): 373-382.
- Ball S. G. & Morris R. K. A. 2004: A Mark-Release-Recapture Study of *Volucella bombylans* (Linnaeus), *V. inflata* (Fabricius) and *V. pellucens* (Linnaeus) (Diptera, Syrphidae). *Dipterists Digest* 10: 73-83.
- Bartomeus I., Vilà M. & Santamaría L. 2008: Contrasting Effects of Invasive Plants in Plant-Pollinator Networks. *Oecologia* 155(4): 761-770.
- Bascompte J., Jordano P., Melián C. J. & Olesen J. M. 2003: The Nested Assembly of Plant-Animal Mutualistic Networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100(16): 9383-9387.
- Bascompte J., Jordano P. & Olesen J. M. 2006: Asymmetric Coevolutionary Networks Facilitate Biodiversity Maintenance. *Science* 312: 431-433.
- Basset Y. 1999: Diversity and Abundance of Insect Herbivores Foraging on Seedlings in a Rainforest in Guyana. *Ecological Entomology* 24(3): 245-259.
- 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: 1018-1021.
- Begon M., Townsend C. R. & Harper J. L. 2006: *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford, 738 stran.
- Belmaker J., Sekercioglu C. H. & Jetz W. 2012: Global Patterns of Specialization and Coexistence in Bird Assemblages. *Journal of Biogeography* 39(1): 193-203.
- Ben-Tabou de-Leon S. & Davidson E. H. 2009: Experimentally Based Sea Urchin Gene Regulatory Network and the Causal Explanation of Developmental Phenomenology. *Wiley interdisciplinary reviews, systems biology* 1(2): 237-246.
- Berber M. J. 2007: Modularity and Community Detection in Bipartite Networks. *Physical Review E* 76: 066102.
- Blüthgen N. 2010: Why Network Analysis is Often Disconnected from Community Ecology: A Critique and an Ecologist's Guide. *Applied Ecology* 11(3): 185-195.
- Blüthgen N., Menzel F. & Blüthgen N. 2006: Measuring Specialization in Species Interaction Networks. *Ecology* 6(9).
- Blüthgen N., Menzel F., Hovestadt T., Fiala B. & Blüthgen N. 2007: Specialization, Constraints, and Conflicting Interests in Mutualistic Networks. *Current Biology* 17(4): 341-346.
- Bornholdt S. 2008: Boolean Network Models of Cellular Regulation: Prospects and Limitations. *Journal of the Royal Society* 5(1): S85-S94.
- Brodmann J., Twele R., Francke W., Yi-bo L., Xi-qiang S. & Ayasse M. 2009: Orchid Mimics Honey Bee Alarm Pheromone in Order to Attract Hornets for Pollination. *Current Biology*

- 19(16): 1368-1372.
- Brualdi R. A. & Sanderson J. G. 1999: Nested Species Subsets, Gap, and Discrepancy. *Oecologia* 119(2): 256-264.
- Brunet J. & Sweet H. R. 2006: Impact of Insect Pollinator Group and Floral Display Size on Outcrossing Rate. *Evolution* 60(2): 234-246.
- Capellari S. C., Melo G. A. R., Aguiar A. J. C & Neff J. L. 2011: Floral Oil Collection by Male *Tetrapedia* Bees (Hymenoptera: Apidae: Tetrapediini). *Apidologie*: 43(1): 39-50.
- Cattin M.-F., Bersier L.-F., Banašek-Richter C., Baltensperger R. & Gabriel J.-P. 2004: Phylogenetic Constraints and Adaptation Explain Food-Web Structure. *Nature* 427: 835-839.
- Condamine F. L., Sperling F. A. H., Wahlberg N., Rasplus J.-Y. & Kergoat G. J. 2012: What Causes Latitudinal Gradients in Species Diversity? Evolutionary Processes and Ecological Constraints on Swallowtail Biodiversity. *Ecology Letters* 15(3): 267-277.
- Dalsgaard B., Magård E., Fjeldså J., Martín-González A. M., Rahbek C., Olesen J. M., Ollerton J., Alarcón R., Cardoso-Araujo A., Cotton P. A., Lara C., Graco-Machado C., Sazima I., Sazima M., Timmermann A., Watts S., Sandel B., Sutherland W. J. & Svenning J.-Ch. 2011: Specialization in Plant-Hummingbird Networks Is Associated with Species Richness, Contemporary Precipitation and Quaternary Climate-Change Velocity. *PLoS ONE* 6(10): e25891.
- Dalsgaard B., Martín-González A. M., Olesen J. M., Timmermann A., Andersen L. H. & Ollerton J. 2008: Pollination Networks and Functional Specialization: A Test Using Lesser Antillean Plant Hummingbird Assemblages. *Oikos* 117(5): 789-793.
- Danieli-Silva A., de Souza J. M. T., Donatti A. J., Campos R. P., Vicente-Silva J., Freitas L. & Varassin I. G. 2012: Do Pollination Syndromes Cause Modularity and Predict Interactions in a Pollination Network in Tropical High-Altitude Grasslands? *Oikos* 121(1): 35-43.
- Darwin Ch. 1859: *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London, 502 stran.
- Darwin Ch. 1862: *On the Various Contrivances by which British and Foreign Orchids are Fertilised by Insects*. John Murray, London, 365 stran.
- Devoto M., Bailey S., Craze P. & Memmott J. 2012: Understanding and Planning Ecological Restoration of Plant-Pollinator Networks. *Ecology Letters* 15(4): 319-328.
- Devoto M., Medan D. & Montaldo N. H. 2005: Patterns of Interaction Between Plants and Pollinators Along an Environmental Gradient. *Oikos* 109(3): 461-472.
- Dormann C. F. 2011: How to Be a Specialist? Quantifying Specialisation in Pollination Networks. *Network Biology* 1(1): 1-20.
- Dormann C. F., Fründ J., Blüthgen N. & Gruber B. 2009: Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal* 2: 7-24.
- Dormann C. F., Gruber B. & Fründ J. 2008: Introducing the *bipartite* Package: Analysing Ecological Networks. *R News* 8(2): 8-11.
- Dupont Y. L., Hansen D. M., Rasmussen J. T. & Olesen J. M. 2004: Evolutionary Changes in Nectar Sugar Composition Associated with Switches Between Bird and Insect Pollination: The Canary Bird-Flower Element Revisited. *Functional Ecology* 18(5): 670-676.
- Dupont Y. L. & Olesen J. M. 2009: Ecological Modules and Roles of Species in Heathland Plant-Insect Flower Visitor Networks. *Journal of Animal Ecology* 78(2): 346-353.
- Dupont Y. L. & Olesen J. M. 2012: Stability of Modular Structure in Temporal Cumulative Plant-Flower-Visitor Networks. *Ecological Complexity* 11: 84-90.
- Dupont Y. L., Padron B., Olesen J. M. & Petanidou T. 2009: Spatio-Temporal Variation in the Structure of Pollination Networks. *Oikos* 118(9): 1261-1269.
- Dupont Y. L., Trøjelsgaard K. & Olesen J. M. 2011: Scaling Down from Species to Individuals: A Flower-Visitation Network Between Individual Honeybees and Thistle Plants. *Oikos* 120(2): 170-177.
- Elberling H. & Olesen J. M. 1999: The Structure of a High Latitude Plant-Flower Visitor System: The Dominance of Flies. *Ecography* 22(3): 314-323.
- Fallon S. M., Bermingham E. & Ricklefs R. E. 2005: Host Specialization and Geographic Localization of Avian Malaria Parasites: A Regional Analysis in the Lesser Antilles. *The American Naturalist* 165(4): 466-480.

- Fenster Ch. B., Armbruster W. S., Wilson P., Dudash M. R. & Thomson J. D. 2004: Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35(1): 375-403.
- Fiedler C., Chapman D., Savers S., Vanbergen A., Kunin B. & Biesmeijer K. 2011: Aliens vs Native: Competition for Pollinators. Str. 47. In: Ball S. et al. (Eds.): *Sixth International Symposium on the Syrphidae. 5–7th August 2011*. University of Glasgow, Glasgow. [Poster]
- Fleming T. H., Geiselman C. & Kress W. J. 2009: The Evolution of Bat Pollination: A Phylogenetic Perspective. *Annals of Botany* 104(6): 1017-1043.
- Fonseca C. R. & Ganade G. 1996: Compartments and Null Interactions in an Amazonian Ant-Plant Community. *Journal of Animal Ecology* 65(3): 339-347.
- Fortuna M. A., Stouffer D. B., Olesen J. M., Jordano P., Mouillot D., Krasnov B. R., Poulin R. & Bascompte J. 2010: Nestedness Versus Modularity in Ecological Networks: Two Sides of the Same Coin? *Journal of Animal Ecology* 79(4): 811-817.
- Freeman L. C. 1978: Centrality in Social Networks: Conceptual Clarification. *Social Networks* 1(3): 215-239.
- Fründ J., Dormann C. F. & Tschardt T. 2011: Linné's Floral Clock is Slow Without Pollinators – Flower Closure and Plant-Pollinator Interaction Webs. *Ecology Letters* 14(9): 896-904.
- Galeano J., Pastor J. M. & Iriondo J. M. 2008: Weighted-Interaction Nestedness Estimator (WINE): A New Estimator to Calculate over Frequency Matrices. arXiv 0808.3397v2 [physics.bio-ph]
- Gathmann A. & Tschardt T. 2002: Foraging Ranges of Solitary Bees. *Journal of Animal* 71(5): 757-764.
- Genini J., Morellato L. P. C., Guimarães P. R. jr. & Olesen J. M. 2010: Cheaters in Mutualism Networks. *Biology Letters* 6: 494-497.
- Gögler J., Twele R., Francke W. & Ayasse M. 2011: Two Phylogenetically Distinct Species of Sexually Deceptive Orchids Mimic the Sex Pheromone of their Single Common Pollinator, the Cuckoo Bumblebee *Bombus vestalis*. *Chemoecology* 21(4): 243-252.
- Grimaldi D. & Engel M. S. 2004: *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press, New York, 755 stran.
- Guimarães P. R. jr., Rico-Gray V., dos Reis S. F. & Thompson J. N. 2006: Asymmetries in Specialization in Ant-Plant Mutualistic Networks. *Proceedings of the Royal Society B* 273(1597): 2041-2047.
- Guimerà R. & Amaral L. A. N. 2005: Cartography of Complex Networks: Modules and Universal Roles. *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment* P02001.
- Hadrava J., Janovský Z. & Mikát M. 2013: Rozmanitost struktury opylovacích sítí v rámci jedné louky. Str. 72-73. In: Bryja J. et al. (Eds.): *Zoologické dny. Brno 2013. Sborník abstraktů z konference 7.–8. února 2013. Ústav biologie obratlovců AV ČR, v.v.i., Brno*. [Poster]
- Herrera C. M. 1988: Variation in Mutualisms: The Spatio-Temporal Mosaic of a Pollinator Assemblage. *Biological Journal of the Linnean Society* 35(2): 95-125.
- Hickman J. M., Lövei G. L. & Wratten S. D. 1995: Pollen Feeding by Adults of the Hoverfly *Melanostoma fasciatum* (Diptera: Syrphidae). *New Zealand Journal of Zoology* 22(4): 387-392.
- Hillebrand H. 2004: On the Generality of the Latitudinal Diversity Gradient. *The American Naturalist* 163(2): 192-211.
- Hugel S., Micheneau C., Fournel J., Warren B. H., Gauvin-Bialecki A., Paillet T., Chase M. W. & Strasberg D. 2010: *Glomeremus* Species from the Mascarene Islands (Orthoptera, Gryllacrididae) with the Description of the Pollinator of an Endemic Orchid from the Island of Réunion. *Zootaxa* 2545: 58-68.
- Chagnon P.-L., Bradley R. L. & Klironomos J. N. 2012: Using Ecological Network Theory to Evaluate the Causes and Consequences of Arbuscular Mycorrhizal Community Structure. *New Phytologist* 194(2): 307-312.
- Ings T. C., Montoya J. M., Bascompte J., Blüthgen N., Brown L., Dormann C. F., Edwards F., Figueroa D., Jacob U., Jones J. I., Lauridsen R. B., Ledger M. E., Lewis H. M., Olesen J. M., van Veen F. F., Warren P. H. & Woodward G. 2009: Ecological Networks – Beyond Food Webs. *Journal of Animal Ecology* 78(1): 253-269.

- Irvin N. A., Wratten S. D., Frampton C. M., Bowie M. H., Evans A. M. & Moar N. T. 1999: The Phenology and Pollen Feeding of Three Hover Fly (Diptera: Syrphidae) Species in Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 26: 105-115.
- Janovský Z., Mikát M., Hadrava J., Horčíčková E., Kmecová K., Požárová D., Smyčka J. & Herben T.: Your Neighbour's Pollinator Does Not Have To Be Your Pollinator: Examining Spatial Homogeneity of Pollination Networks. *PLoS ONE*, [nepublikováno].
- Jennersten O. 1988: Pollination in *Dianthus deltooides* (Caryophyllaceae): Effect of Habitat Fragmentation on Visitation and Seed Set. *Conservation Biology* 2(4): 359-366.
- Jennersten O. & Nilsson S. G. 1993: Insect Flower Visitation Frequency and Seed Production in Relation to Patch Size of *Viscaria vulgaris* (Caryophyllaceae). *Oikos* 68(2): 283-292.
- Joppa L. N., Montoya J. M., Solé R., Sanderson J. & Pimm S. L. 2010: On Nestedness in Ecological Networks. *Evolutionary Ecology Research* 12(1): 35-46.
- Jordano P. 1987: Patterns of Mutualistic Interactions in Pollination and Seed Dispersal: Connectance, Dependence Asymmetries, and Coevolution. *The American Naturalist* 129(5): 657-677.
- Jordano P., Bascompte J. & Olesen J. M. 2003: Invariant Properties in Coevolutionary Networks of Plant-Animal Interactions. *Ecology Letters* 6: 69-81.
- Junker R. R., Höcherl N. & Blüthgen N. 2010: Responses to Olfactory Signals Reflect Network Structure of Flower-Visitor Interactions. *Journal of Animal Ecology* 79(4): 818-823.
- Jůzová K. 2009: Hostitelská specializace u řasníků (Strepsiptera). Přírodovědecká fakulta UK, Praha. [Bakalářská práce]
- Kato M., Kosaka Y., Kawakita A., Okuyama Y., Kobayashi C., Phimminith T. & Thongphan D. 2008: Plant-Pollinator Interactions in Tropical Monsoon Forest in Southeast Asia. *American Journal of Botany* 95(11): 1375-1394.
- Klinkhamer P. G. L. & de Jong T. J. 1990: Effects of Plant Size, Plant Density and Sex Differential Nectar Reward on Pollinator Visitation in the Protandrous *Echium vulgare* (Boraginaceae). *Oikos* 57(3): 399-405.
- Kritsky G. 2001: Darwin's Madagascan Hawk Moth Prediction. *American Entomologist* 37(4): 206-210.
- Labandeira C. C., Johnson K. R. & Wilf P. 2002: Impact of the Terminal Cretaceous Event on Plant-Insect Associations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99(4): 2061-2066.
- Larsson M. 2005: Higher Pollinator Effectiveness by Specialist than Generalist Flower-Visitors of Unspecialized *Knautia arvensis* (Dipsacaceae). *Oecologia* 146(3): 394-403.
- Leake J. R. & Cameron D. D. 2012: Untangling above- and Belowground Mycorrhizal Fungal Networks in Tropical Orchids. *Molecular Ecology* 21(20): 4921-4924.
- Lennon J. J., Koleff P., Greenwood J. D. D. & Gaston K. J. 2001: The Geographical Structure of British Bird Distributions: Diversity, Spatial Turnover and Scale. *Journal of Animal Ecology* 70(6): 966-979.
- Leonard A. S., Brent J., Daniel R., Papaj D. R. & Dornhaus A. 2013: Floral Nectar Guide Patterns Discourage Nectar Robbing by Bumble Bees. *PLoS ONE* 8(2): e55914.
- Lewinsohn T. M. & Prado P. I. 2006: Structure in Plant-Animal Interaction Assemblages. *Oikos* 113(1): 174-184.
- Lundgren R. & Olesen J. M. 2005: The Dense and Highly Connected World of Greenland's Plants and Their Pollinators. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 37(4): 514-520.
- Ma'ayan A. 2009: Insights into the Organization of Biochemical Regulatory Networks Using Graph Theory Analyses. *The Journal of Biological Chemistry* 284(9): 5451-5455.
- MacArthur R. H. & Wilson E. O. 1967: *The Theory of Island Biogeography*. Monographs in Population Biology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 203 stran.
- Martín-González A. M., Allesina S. & Bosch J. 2012: Drivers of Compartmentalization in a Mediterranean Pollination Network. *Oikos* 121(12): 2001-2013.
- Martín-González A. M., Dalsgaard B., Ollerton J., Timmermann A., Olesen J. M., Andersen L. & Tossas A. G. 2009: Effects of Climate on Pollination Networks in the West Indies. *Journal of Tropical Ecology* 25(5): 493-506.

- Martos F., Munoz F., Pailler T., Kottke I., Gonneau C. & Selosse M.-A. 2012: The Role of Epiphytism in Architecture and Evolutionary Constraint within Mycorrhizal Networks of Tropical Orchids. *Molecular Ecology* 21(20): 5098-5109.
- Matoušek J. & Nešetřil J. 2002: *Kapitoly z diskrétní matematiky*. Karolinum, Praha, 381 stran.
- May R. H. & Beverton R. J. H. 1990: How Many Species? *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 330(1257): 293-304.
- Memmott J. 1999: The Structure of a Plant-Pollinator Food Web. *Ecology Letters* 2(5): 276-280.
- Memmott J., Waser N. M. & Price M. V. 2004: Tolerance of Pollination Networks to Species Extinctions. *Proceedings of the Royal Society B* 271(1557): 2605-2611.
- Micheneau C., Fournell J., Warren B. H., Hugel S., Gauvin-Bialecki A., Pailler T., Strasberg D. & Chase M. W. 2010: Orthoptera, a New Order of Pollinator. *Annals of Botany* 105(3): 355-364.
- Milne A. A. 1972: *Medvídek Pú*. Albatros, Praha, 219 stran.
- Montesinos-Navarro A., Segarra-Moragues J. G., Valiente-Banuet A. & Verdú M. 2012: The Network Structure of Plant-Arbuscular Mycorrhizal Fungi. *New Phytologist* 194(2): 536-547.
- Mosquin T. 1971: Competition for Pollinators as a Stimulus for the Evolution of Flowering Time. *Oikos* 22(3): 398-402.
- Newman M. E. J. 2006: Modularity and Community Structure in Networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103(23): 8577-8582.
- Nielsen T. 1969: Population Studies of *Helophilus hybridus* Loew and *Sericomyia silentis* (Harris) (Dipt., Syrphidae) on Jæren, SW Norway. *Norsk Entomologisk Tidsskrift* 16(1): 33-38.
- de Novais J. S., Lima L. C. L. & dos Santos F. de A. R. 2009: Botanical Affinity of Pollen Harvested by *Apis mellifera* L. in a Semi-Arid Area from Bahia, Brazil. *Grana* 48(3): 224-234.
- Novotný V., Basset Y., Miller S. E., Weiblen G. D., Bremer B., Čížek L. & Drozd P. 2002: Low Host Specificity of Herbivorous Insects in a Tropical Forest. *Nature* 416: 841-844.
- Novotný V., Drozd P., Miller S. E., Kulfan M., Janda M., Basset Y. & Weiblen G. D. 2006: Why Are There So Many Species of Herbivorous Insects in Tropical Rainforests? *Science* 313: 1115-1118.
- Novotný V., Miller S. E., Baje L., Balagawi S., Basset Y., Čížek L., Craft K. J., Dem F., Drew R. A. I., Hulcr J., Lepš J., Lewis O. T., Pokon R., Stewart A. J. A., Samuelson G. A. & Weiblen G. D. 2010: Guild-Specific Patterns of Species Richness and Host Specialization in Plant-Herbivore Food Webs from a Tropical Forest. *Journal of Animal Ecology* 79(6): 1193-1203.
- Olesen J. M., Bascompte J., Dupont Y. L., Elberling H., Rasmussen C. & Jordano P. 2011: Missing and Forbidden Links in Mutualistic Networks. *Proceedings of the Royal Society B* 278(1706): 725-732.
- Olesen J. M., Bascompte J., Dupont Y. L. & Jordano P. 2006: The Smallest of All Worlds: Pollination Networks. *Journal of Theoretical Biology* 240(2): 270-276.
- Olesen J. M., Bascompte J., Dupont Y. L. & Jordano P. 2007: The Modularity of Pollination Networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104(50): 19891-19896.
- Olesen J. M., Bascompte J., Elberling H. & Jordano P. 2008: Temporal Dynamics in Pollination Network. *Ecology* 89(6): 1573-1582.
- Olesen J. M., Eskildsen L. I. & Venkatasamy S. 2002: Invasion of Pollination Networks on Oceanic Islands: Importance of Invader Complexes and Endemic Super Generalists. *Diversity and Distributions* 8(3): 181-192.
- Olesen J. M. & Jordano P. 2002: Geographic Patterns in Plant-Pollinator Mutualistic Networks. *Ecology* 83(9): 2416-2424.
- Olesen J. M. & Valido A. 2003a: Bird Pollination in Madeira Island. *Ardeola* 50(1): 67-69.
- Olesen J. M. & Valido A. 2003b: Lizards as Pollinators and Seed Dispersers: An Island Phenomenon. *Trends in Ecology and Evolution* 18(4): 177-181.
- Olesen J. M. & Valido A. 2004: Lizards and Birds as Generalized Pollinators and Seed Dispersers of Island Plants. Str. 229-249. In: Fernández-Palacios J. M. & Morici C. (Eds.): *Ecología Insular / Island Ecology*. Asociación Española de Ecología Terrestre (AEET), Santa Cruz de la Palma.
- Ollerton J. 2012: Biogeography: Are Tropical Species Less Specialised? *Current Biology* 22(21): 914-915.
- Ollerton J. & Coulthard E. 2009: Evolution of Animal Pollination. *Science* 326: 808-809.

- Ollerton J. & Cramner 2002: Latitudinal Trends in Plant-Pollinator Interactions: Are Tropical Plants More Specialised? *Oikos* 98(2): 340-345.
- Ollerton J., McCollin D., Fautin D. G. & Allen, G. R. 2007: Finding NEMO: Nestedness Engendered by Mutualistic Organisation in Anemonefish and their Hosts. *Proceedings of the Royal Society B* 274(1609): 591-598.
- Ollerton J., Winfree R. & Tarrant S. 2011: How Many Flowering Plants Are Pollinated by Animals? *Oikos* 120(3): 321-326.
- Öpik M. & Moora M. 2012: Using Ecological Network Theory to Evaluate the Causes and Consequences of Arbuscular Mycorrhizal Community Structure. *New Phytologist* 194(2): 304-306.
- Padrón B., Nogales M. & Traveset A. 2011: Alternative Approaches of Transforming Bimodal into Unimodal Mutualistic Networks: The Usefulness of Preserving Weighted Information. *Basic and Applied Ecology* 12(8): 713-721.
- Paine R. T. 1980: Food Webs: Linkage, Interaction Strength and Community Infrastructure. *The Journal of Animal Ecology* 49(3): 666-685.
- Perry D. R. 1978: *Paratropes bilunata* (Orthoptera: Blattidae): An Outcrossing Pollinator in a Neotropical Wet Forest Canopy. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 80(4): 656-657.
- Poulin R. & Mouillot D. 2003: Parasite Specialization from a Phylogenetic Perspective: A New Index of Host Specificity. *Parasitology* 126(5): 473-480.
- Poulin R. & Mouillot D. 2005: Combining Phylogenetic and Ecological Information into a New Index of Host Specificity. *The Journal of Parasitology* 91(3): 511-514.
- Proulx S. R., Promislow D. E. L. & Phillips P. C. 2005: Network Thinking in Ecology and Evolution. *Trends in Ecology and Evolution* 20(6): 345-353.
- Rasmussen C. & Olesen J. V. 2000: Oil Flowers and Oil-Collecting Bees. Str. 23-31. In: Totland, Ø. et al. (Eds.): *Scandinavian Association for Pollination Ecology Honours Knut Fægri*. The Norwegian Academy of Science and Letters, Oslo.
- Rathcke B. J. & Jules E. S. 1993: Habitat Fragmentation and Plant-Pollinator interactions. *Pollination Biology in Tropics. Current Science* 65(3): 273-277.
- Ren D, Labandeira C. C., Santiago-Blay J. A., Rasnitsyn A., Shih Ch.-K., Bashkuev A., Logan M. A. V., Hotton C. L. & Dilcher D. 2009: A Probable Pollination Mode Before Angiosperms: Eurasian, Long-Proboscis Scorpionflies. *Science* 326: 840-847.
- Rodríguez-Gironés M. A. & Santamaría L. 2006: A New Algorithm to Calculate the Nestedness Temperature of Presence-Absence Matrices. *Journal of Biogeography* 33(5): 924-935.
- Sahli H. F. & Conner J. K. 2006: Characterizing Ecological Generalization in Plant-Pollination Systems. *Oecologia* 148(3): 365-372.
- Sánchez-Lafuente A. M., Rodríguez-Gironés M. A. & Parra R. 2012: Interaction Frequency and Per-Interaction Effects as Predictors of Total Effects in Plant-Pollinator Mutualisms: A Case Study with the Self-Incompatible Herb *Linaria lilacina*. *Oecologia* 168(1): 153-165.
- Scopece G., Cozzolino S., Johnson S. D. & Schiestl F. P. 2010: Pollination Efficiency and the Evolution of Specialized Deceptive Pollination Systems. *The American Naturalist* 175(1): 98-105.
- Schleuning M., Fründ J., Klein A.-M., Abrahamczyk S., Alarcoón R., Albrecht M., Andersson G. K. S., Bazarian S., Böhning-Gaese K., Bommarco R., Dalsgaard B., Dehling D. M., Gotlieb A., Hagen M., Hickler T., Holzschuh A., Kaiser-Bunbury Ch. N., Kreft H., Morris R. J., Brody Sandel B., Sutherland W. J., Svenning J.-C., Tscharrntke T., Watts S., Weiner Ch. N., Werner M., Williams N. M., Winqvist C., Dormann C. F. & Blüthgen N. 2012: Specialization of Mutualistic Interaction Networks Decreases toward Tropical Latitudes. *Current Biology* 22(20): 1-7.
- Schmitt J. 1980: Pollinator Foraging Behavior and Gene Dispersal in *Senecio* (Compositae). *Evolution* 34(5): 934-943.
- Schnabel Z. E. 1938: The Estimation of Total Fish Population of a Lake. *The American Mathematical Monthly* 45(6): 348-352.
- 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(1): 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(3): 442-453.
- Steffan-Dewenter I. & Westphal C. 2008: The Interplay of Pollinator Diversity, Pollination Services and Landscape Change. *Journal of Applied Ecology* 45(3): 737-741.
- Stöckl J., Brodmann J., Dafni A., Ayasse M. & Hansson B. S. 2011: Smells Like Aphids: Orchid Flowers Mimic Aphid Alarm Pheromones to Attract Hoverflies for Pollination. *Proceedings of the Royal Society B* 278, 1216-1222.
- Šizling A. L., Storch D., Šizlingová E., Reif J. & Gaston K. J. 2009: Species Abundance Distribution Results from a Spatial Analogy of Central Limit Theorem. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106(16): 6691-6695.
- Thompson J. N. 1989: Concepts of Coevolution. *Trends in Evolution and Ecology* 4(6): 179-183.
- Thompson J. N. 2006: Mutualistic Webs of Species. *Science* 312: 372-373.
- Traveset A. & Sáez E. 1997: Pollination of *Euphorbia dendroides* by Lizards and Insects: Spatio-Temporal Variation in Patterns of Flower Visitation. *Oecologia* 111(2): 241-248.
- Trøjelsgaard K. & Olesen J. M. 2013: Macroecology of Pollination Networks. *Global Ecology and Biogeography* 22: 149-162.
- Ulrich W., Almeida-Neto M. & Gotelli N. J. 2009: Consumer's Guide to Nestedness Analysis. *Oikos* 118(1): 3-17.
- Vázquez D. P. & Aizen M. A. 2003: Null Model Analyses of Specialization in Plant-Pollinator Interactions. *Ecology* 84(9): 2493-2501.
- Vázquez D. P. & Aizen M. A. 2004: Asymmetric Specialization: A Pervasive Feature of Plant-Pollinator Interactions. *Ecology* 85(5): 1251-1257.
- Vázquez D. P., Lomáscolo S. B., Maldonado M. B., Chacoff N. P., Dorado J., Stevani E. L. & Vitale N. L. 2012: The Strength of Plant-Pollinator Interactions. *Ecology* 93(4): 719-725.
- Vázquez D. P., Melian C. J., Williams N. M., Blüthgen N., Krasnov B. R. & Poulin R. 2007: Species Abundance and Asymmetric Interaction Strength in Ecological Networks. *Oikos* 116(7): 1120-1127.
- Vázquez D. P., Morris W. F. & Jordano P. 2005: Interaction Frequency as a Surrogate for the Total Effect of Animal Mutualists on Plants. *Ecology Letters* 8(10): 1088-1094.
- Vlasáková B., Kalinová B., Gustafsson M. H. G. & Teichert H. 2008: Cockroaches as Pollinators of *Clusia* aff. *sellowiana* (Clusiaceae) on Inselbergs in French Guiana. *Annals of Botany* 102(3): 295-304.
- Waser N. M. 1978: Interspecific Pollen Transfer and Competition between Co-Occurring Plant Species. *Oecologia* 36(2): 223-236.
- Waser N. M., Chittka L., Price M. V., Williams N. M. & Ollerton J. 1996: Generalization in Pollination Systems, and Why Matters. *Ecology* 77(4): 1043-1060.
- Watts D. J. & Strogatz S. H. 1998: Collective Dynamics of 'Small-World' Networks. *Nature* 393: 440-442.
- Westerberg A. & Saura A. 1994: Gene Flow and Pollinator Behaviour in *Silene dioica* Populations. *Oikos* 71(2): 215-224.
- Wikelski M., Moxley J., Eaton-Mordas A., Lopez-Urbe M. M., Holland R., Moskowicz D., Roubik D. W. & Kays R. 2010: Large-Range Movements of Neotropical Orchid Bees Observed via Radio Telemetry. *PLoS ONE* 5(5): e10738.
- Wiklund Ch., Eriksson T. & Lundberg 1979: The Wood White Butterfly *Leptidea sinapis* and its Nectar Plants: A Case of Mutualism or Parasitism? *Oikos* 33(3): 358-362.
- Wiklund Ch., Eriksson T. & Lundberg 1982: On the Pollination Efficiency of Butterflies: A Reply to Courtney et al. *Oikos* 38(2): 263.
- Xu S., Schlüter P. M. & Schiestl F. P. 2012: Pollinator-Driven Speciation in Sexually Deceptive Orchids. *International Journal of Ecology* 2012: 285081.
- Young H. J. & Stanton M. L. 1990: Influences of Floral Variation on Pollen Removal and Seed Production in Wild Radish. *Ecology* 71(2): 536-547.