



ΔΙΑΤΜΗΜΑΤΙΚΟ ΠΡΟΓΡΑΜΜΑ ΜΕΤΑΠΤΥΧΙΑΚΩΝ ΣΠΟΥΔΩΝ στα
ΠΟΛΥΠΛΟΚΑ ΣΥΣΤΗΜΑΤΑ και ΔΙΚΤΥΑ
ΤΜΗΜΑ ΜΑΘΗΜΑΤΙΚΩΝ
ΤΜΗΜΑ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ
ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΛΟΓΙΑΣ
ΤΜΗΜΑ ΟΙΚΟΝΟΜΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ
ΑΡΙΣΤΟΤΕΛΕΙΟ ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΟΝΙΚΗΣ



Μεταπτυχιακή Διπλωματική εργασία

Robustness of pollination networks and how it is affected from network topology

Έφη Σαραντοπούλου

Επιβλέπων: Σγαρδέλης Στέφανος

Καθηγητής ΑΠΘ

Δεκέμβριος 2016





Εγκρίθηκε από την Τριμελή Εξεταστική Επιτροπή την 22η Δεκεμβρίου 2016.

.....

Στέφανος Σγαρδέλης

.....

Ιωάννης Αντωνίου

.....

Αθανάσιος Καλλιμάνης

Θεσσαλονίκη, Δεκέμβριος 2016



.....

Ευφροσύνη Σαραντοπούλου Πτυχιούχος Μαθηματικός Α.Π.Θ.

Copyright © Ευφροσύνη Σαραντοπούλου, 2016

Με επιφύλαξη παντός δικαιώματος. All rights reserved.

Απαγορεύεται η αντιγραφή, αποθήκευση και διανομή της παρούσας εργασίας, εξ ολοκλήρου ή τμήματος αυτής, για εμπορικό σκοπό. Επιτρέπεται η ανατύπωση, αποθήκευση και διανομή για σκοπό μη κερδοσκοπικό, εκπαιδευτικής ή ερευνητικής φύσης, υπό την προϋπόθεση να αναφέρεται η πηγή προέλευσης και να διατηρείται το παρόν μήνυμα. Ερωτήματα που αφορούν τη χρήση της εργασίας για κερδοσκοπικό σκοπό πρέπει να απευθύνονται προς τον συγγραφέα.

Οι απόψεις και τα συμπεράσματα που περιέχονται σε αυτό το έγγραφο εκφράζουν τον συγγραφέα και δεν πρέπει να ερμηνευτεί ότι εκφράζουν τις επίσημες θέσεις του Α.Π.Θ.



Η παρούσα μελέτη αφορά την ανθεκτικότητα των δικτύων επικοινωνίας γενικότερα και ειδικότερα στην περίπτωση εξαφάνισης ειδών.

Η θεωρητική μελέτη (βιβλιογραφικά) αφορά τη σταθερότητα (stability), την επιμονή (persistence), την ανθεκτικότητα (resilience) και ευρωστία (robustness) των δικτύων σε σχέση με τις τοπολογικές ιδιότητες και αναφέρονται τα αποτελέσματα παλαιότερων ερευνών.

Το πρακτικό μέρος αφορά την robustness των δικτύων επικοινωνίας. Για τον σκοπό αυτό χρησιμοποιήθηκαν 7 δίκτυα από νησιά της Ελλάδος και άλλα 22 από όλο τον κόσμο. Η ανθεκτικότητα πρώτα μελετήθηκε σε σχέση με την τοπολογία του δικτύου και άλλους υπάρχοντες δείκτες, από τους οποίους έδωσε εξάρτηση (συνδεσιμότητα, πλήθος ειδών, ασυμμετρία δικτύου, nestedness, modularity και κοινές αλληλεπιδράσεις).

Λόγω της σημαντικότητας της κοινής επικοινωνίας (overlap) κατασκευάστηκαν δίκτυα που περιέχουν μόνο τα έντομα και οι συνδέσεις μεταξύ τους ήταν οι αναλογίες των κοινών αλληλεπιδράσεων τους. Χρησιμοποιώντας το κριτήριο του May για την σταθερότητα ενός δικτύου εξετάστηκε η ανθεκτικότητα τους που έδωσε εξάρτηση από την τυπική απόκλιση των τιμών της κοινής επικοινωνίας και όχι από την ισχύ τους.

Τέλος κατασκευάστηκε ένας δείκτης που μετρά την ισχύ των έμμεσων αλληλεπιδράσεων μεταξύ των ειδών και η έρευνα μας έδειξε στατιστικά σημαντική θετική εξάρτηση της ανθεκτικότητας από την ισχύ αυτών.

Λέξεις κλειδιά

Ανθεκτικότητα - robustness, δίκτυα επικοινωνίας, έμμεσες αλληλεπιδράσεις, Stability, Resilience, Persistence



Περιεχόμενα

Πρόλογος	Σελ.8
Εισαγωγή	Σελ.9
Επικάλυψη εντόμων και έμμεσες αλληλεπιδράσεις	Σελ.10
Άρθρο May για τη σταθερότητα τυχαίου δικτύου	Σελ.11
Stability	Σελ.13
Persistence	Σελ.15
Resilience	Σελ.17
Robustness	Σελ.18
Nestedness και σταθερότητα δικτύων	Σελ.22
Στόχοι εργασίας	Σελ.23
Υλικά και μέθοδοι	Σελ.24
Αποτελέσματα	Σελ.32
Συζήτηση	Σελ.43
Παραρτήματα	Σελ.46
1. Δείκτες δικτύων	
web asymmetry – ασυμμετρία δικτύου	
nestedness - εμφώλευση	
weighted NODF - σταθμισμένη εμφώλευση	
connectance - συνδεσιμότητα	
modularity	
cluster coefficient	
number of compartments	
links per species	
mean number of shared partners	
V ratio	
2. Συσχετίσεις ανθεκτικότητας εντόμων και φυτών σε σχέση με άλλους δείκτες	



3. Δίκτυα Bascompte

4 Διαγράμματα διασποράς μεταξύ της ανθεκτικότητας των εντόμων και των δεικτών που κατασκευάστηκαν

Βιβλιογραφία

Πρόλογος

Οι προσεγγίσεις μέσω δικτύων έχουν αποδειχθεί διαφωτιστικές αποκαλύπτοντας ξεχωριστά πρότυπα αρχιτεκτονικής που συνδέονται στενά με συγκεκριμένες οικολογικές αλληλεπιδράσεις. Η ανάλυση δικτύων είναι ένα χρήσιμο εργαλείο για την καλύτερη κατανόηση των συσχετίσεων μεταξύ των υποσυστημάτων σε ένα οικολογικό σύστημα, με την ποσοτικοποίηση των έμμεσων αλληλεπιδράσεων, τη σημασία της θέσης και τη σχέση του μέρους με το όλον. Στην πραγματικότητα οι ολιστικές προσεγγίσεις είναι πιθανώς πιο ακριβείς από ότι παλαιότερα: πάντα γνωρίζαμε ότι όλα συνδέονται με όλα αλλά τώρα τελευταία αρχίζουμε να κατανοούμε ακριβώς, πως και σε ποιο βαθμό.

Τα οικολογικά συστήματα προσφέρουν μια ολιστική άποψη για τη φύση και προσφέρουν νέα υπολογιστικά εργαλεία για την ποσοτικοποίηση της σχετικής σπουδαιότητας των ειδών και των σημαντικών αλληλεπιδράσεων ανάμεσά τους (που υποδεικνύουν παραδόξως ισχυρές έμμεσες αλληλεπιδράσεις). Η ανάλυση δικτύων μπορεί να είναι η βάση για ποσοτικές λίστες των σημαντικών ειδών, τη στήριξη της διαχείρισης του οικοσυστήματος για τη βιώσιμη αλιεία και στα συστήματα που βασίζονται στη διατήρηση αυτών (Jordan, 2005).

Τα οικολογικά συστήματα παρέχουν μια σειρά από πολύτιμες υπηρεσίες στην ανθρωπότητα. Η απειλή της παγκόσμιας κλιματικής αλλαγής καθώς και οι εκτεταμένες ανθρώπινες παρεμβάσεις έχουν κεντρίσει το ενδιαφέρον για την ανθεκτικότητα των οικοσυστημάτων ενάντια στην εξαφάνιση ειδών. Επιπλέον η βιώσιμη διαχείρισή τους μπορεί να επιτευχθεί μόνο με τη σωστή κατανόηση του πως αυτά τα συστήματα συναρμολογούνται και εξελίσσονται μέσα στο χρόνο.

Από την αρχή έχει αναγνωριστεί ότι η ανθεκτικότητα ενός είδους εξαρτάται ισχυρά από την δυναμική των άλλων ειδών στην κοινότητα. Τώρα τελευταία όμως με την έλευση της θεωρίας των δικτύων στην οικολογία μπορεί να αξιοποιηθούν οι παλιές ιδέες ώστε να εμβαθύνουμε την κατανόησή μας για τις αντιδράσεις των mutualistic δικτύων σε διαταραχές και να ξετυλιχθεί ο μηχανισμός συντήρησης ή απώλειας της βιοποικιλότητας.

Η νέα έρευνα από Sinha et al. (2013) παρέχει πληροφορίες για τις κατανομές των αλληλεπιδράσεων και την διατήρηση της βιοποικιλότητας. Η εργασία τους αποκαλύπτει ότι αν τα συστήματα έρθουν σε επαφή μεταξύ τους μέσω ανθρωπογενών ή φυσικών αιτιών τότε είναι ευάλωτα σε μεγάλες απώλειες ειδών.

Η ανθεκτικότητα των δικτύων επικοινωνίας είναι απαραίτητη για τη διατήρηση της βιοποικιλότητας αλλά και της ίδιας της ζωής στον πλανήτη για όλα τα υπόλοιπα είδη.

Επικοινωνία ονομάζεται η διαδικασία στην οποία γίνεται η γονιμοποίηση στα φυτά. Για να γίνει η γονιμοποίηση θα πρέπει να μεταφερθούν οι γυρεόκοκκοι από τους ανθήρες στο στίγμα. Η διαδικασία επιτυγχάνεται κυρίως με τη βοήθεια των εντόμων και του αέρα.

Όταν οι επικονιαστές, δηλαδή τα έντομα, επισκέπτονται τα άνθη, συλλέγουν νέκταρ και γύρη μέσα στο “τρίχωμα” της κοιλιάς και του θώρακά τους, τα οποία μεταφέρονται σε καθημερινή βάση σε ειδικά «καλαθάκια» γύρης στα πίσω πόδια τους. Η γύρη μεταφέρεται πίσω στη φωλιά και χρησιμοποιείται ως τροφή για τις προνύμφες. Κατά τις επισκέψεις στα άνθη, πολλή γύρη κολλάει τυχαία στο τρίχωμα του εντόμου. Έτσι, η γύρη μπορεί να μεταφερθεί από το ένα λουλούδι προς το στίγμα του ίδιου ή άλλου λουλουδιού, επιτρέποντας την σταυρωτή επικοινωνία.

Η επικοινωνία μπορεί να απεικονιστεί ως διμερές δίκτυο, στο οποίο υπάρχουν 2 σύνολα ειδών (έντομα και φυτά), και οι αλληλεπιδράσεις μπορούν να υφίστανται μόνο μεταξύ των 2 συνόλων. Η απεικόνιση μπορεί να γίνει επίσης και με έναν πίνακα συνδέσεων στον οποίο οι στήλες είναι τα έντομα και οι γραμμές τα φυτά. Ο πίνακας αυτός σε κάθε κελί S_{ij} περιέχει το πλήθος των εντόμων του i είδους που αλληλεπιδρά με το j φυτό.

Τα δίκτυα επικοινωνίας είναι mutualistic δηλαδή και τα 2 σύνολα έχουν θετική εξέλιξη λόγω των μεταξύ τους αλληλεπιδράσεων, τα έντομα τρέφονται και τα φυτά γονιμοποιούνται.

Οι αλληλεπιδράσεις σε δίκτυο επικοινωνιών είναι αυτές που έχουν μελετηθεί περισσότερο. Αποτελούνται από πολλά είδη που αλληλεπιδρούν με υψηλή μεταβλητότητα του βαθμού εξειδίκευσης. Έρευνες έχουν δείξει ότι ο βαθμός εξειδίκευσης σε μια κοινότητα ακολουθεί truncated power law κατανομή. Αυτό σημαίνει ότι τα περισσότερα είδη είναι εξειδικευμένα (δηλαδή αλληλεπιδρούν μόνο με 1 ή με λίγα είδη), ενώ λίγα είδη έχουν αριθμό αλληλεπιδράσεων πολύ υψηλότερο από το μέσο όρο. Επιπλέον τα δίκτυα αυτά είναι nested (οι ειδικοί τείνουν να αλληλεπιδρούν με τα σύνολα των γειτόνων που είναι υποσύνολα των ειδών που αλληλεπιδρούν με τους πιο γενικούς [37]). Επιπλέον τα δίκτυα αυτά είναι δυναμικά, υπάρχει σημαντική εποχιακή διακύμανση και μια υψηλή εναλλαγή στη σύνθεση των ειδών και στην τοπολογία του δικτύου από τον έναν χρόνο στον επόμενο. Τα δίκτυα επικοινωνιών έχουν πολλά χαρακτηριστικά που δεν μπορούν να ληφθούν από τυχαία δίκτυα (nestedness, power law κατανομές βαθμού κλπ.). Ένας λόγος είναι ότι τα φυτά και οι επικονιαστές είναι ενεργά μόνο για ένα μέρος του χρόνου.

Επικάλυψη εντόμων (Overlap) και έμμεσες αλληλεπιδράσεις

Ως επικάλυψη των εντόμων εννοείται η κοινή επικοινωνία τους, δηλαδή η αλληλεπίδρασή τους με τα ίδια είδη φυτών. Ο μηχανισμός πίσω από τις διαφορετικές αρχιτεκτονικές των δικτύων (υψηλή modularity στα τροφικά δίκτυα και υψηλή nestedness στα mutualistic) μπορεί να είναι οι έμμεσες αλληλεπιδράσεις ίσως ακόμα περισσότερο και από τις άμεσες. Δηλαδή οι αρνητικές έμμεσες επιπτώσεις του ανταγωνισμού πρέπει να επικρατήσουν στα τροφικά δίκτυα περιορίζοντας την από κοινού χρήση των πόρων και έτσι έχουμε χαμηλή συνδεσιμότητα (connectance) και υψηλή modularity. Αντίθετα στα mutualistic δίκτυα οι επιπτώσεις των έμμεσων αλληλεπιδράσεων ευνοούν μια ισχυρά συνδεδεμένη nested αρχιτεκτονική [38].

Έχει μελετηθεί η σχέση μεταξύ επικάλυψης και άλλων τοπολογικών ιδιοτήτων των δικτύων. Συγκεκριμένα η αύξηση της connectance έδειξε αύξηση της επικάλυψης, αφού μεγαλύτερος αριθμός αλληλεπιδράσεων πρέπει να κατανεμηθεί στον ίδιο αριθμό φυτών. Αλλά και η αύξηση της nestedness αυξάνει το κλάσμα των φυτών που μοιράζονται οι επικοινωνιαστές. Η υψηλή nestedness μπορεί να προωθήσει την εμφάνιση των θετικών έμμεσων αλληλεπιδράσεων μεταξύ των επικοινωνιαστών [42].

Γενικά η σχέση μεταξύ επικάλυψης και ανταγωνισμού δεν καθορίζεται σαφώς από την βιβλιογραφία, αφού οι πληθυσμοί δεν είναι περιορισμένοι και τα είδη μπορούν να επικαλύπτονται χωρίς να υπάρχει ανταγωνισμός. Ο Mac Arthur επισημαίνει ότι η μηδενική επικάλυψη δεν σημαίνει ότι δεν υπάρχει ανταγωνισμός και σε πολλές περιπτώσεις η επικάλυψη της εξειδίκευσης πρέπει να χρησιμοποιείται ως περιγραφικό μέτρο της οργάνωσης της κοινότητας. Και ο Hult (1987) αναφέρει ότι η σχέση μεταξύ επικάλυψης και ανταγωνισμού είναι πολύπλοκη.

Οι περισσότεροι όμως μελετητές συμφωνούν ότι οι έμμεσες αλληλεπιδράσεις μπορούν να μειώσουν τον ανταγωνισμό μεταξύ επικοινωνιαστών και να προωθήσουν την συνύπαρξη των ειδών (ιδιαίτερα σε μια nested κοινότητα) [42],[38].

Οι επικοινωνιαστές που δημιουργούν μια υψηλά nested κοινότητα που είναι και ισχυρά συνδεδεμένη έμμεσα υποστηρίζουν ο ένας τον άλλον όταν τα επίπεδα της πίεσης είναι πολύ υψηλά. Αυτό κάνει τις κοινότητες να αντέχουν περισσότερο αλλά επίσης οδηγεί και σε ταυτόχρονη κατάρρευση όταν η πίεση γίνει υψηλή αφού τα είδη εξαρτώνται ισχυρά το ένα από το άλλο. Γενικά οι επικοινωνιαστές μεταξύ τους έχουν αρνητικές επιπτώσεις λόγω ανταγωνισμού. Όμως όταν αλληλεπιδρούν με τα ίδια είδη φυτών μπορεί να υπάρχει μια θετική αλληλεπίδραση και έτσι μπορεί να αντέξουν πιο εύκολα σε μεγαλύτερης έντασης προβλήματα, από ότι οι επικοινωνιαστές που δεν επωφελούνται από τις έμμεσες αλληλεπιδράσεις (αυτοί που έχουν μηδενική ή πολύ μικρή επικάλυψη).

Προσομοιώσεις έδειξαν αυτήν την θετική αλληλεπίδραση αλλά επίσης και την ταυτόχρονη κατάρρευση των επικοινωνιαστών σε κάποιο κρίσιμο σημείο στο οποίο εξαφανίζονται τα κοινά είδη φυτών από τα οποία αυτοί τρέφονται. Τέλος μελετητές τόνισαν την σημασία των βαρών (της ισχύς των αλληλεπιδράσεων) στις έμμεσες

αλληλεπιδράσεις με κάποιους να θεωρούν την ισχύ αυτή πιο σημαντική και από την ισχύ των άμεσων αλληλεπιδράσεων [30],[24]. Η δυνατότητα ένα είδος να επηρεάσει έμμεσα ένα άλλο είδος του ίδιου τροφικού επιπέδου εξαρτάται όχι μόνο από την παρουσία αλλά και από την ένταση της αλληλεπίδρασης, με την δυνατότητα αυτή να είναι ανεξάρτητη από γεωγραφική προέλευση αλλά να εξαρτάται από την αφθονία, την διαθεσιμότητα και την προσβασιμότητα.

Άρθρο May για την σταθερότητα ενός τυχαίου δικτύου

Το 1972 ο May δημοσιεύει ένα άρθρο που αλλάζει τον τρόπο που οι βιολόγοι εκτιμούσαν τη σταθερότητα των δικτύων. Βασίστηκε στο άρθρο των Gardner and Ashy που πρότειναν ότι ένα μεγάλο πολύπλοκο σύστημα στο οποίο έχουμε τυχαίες αλληλεπιδράσεις αναμένεται να είναι σταθερό μέχρι ένα κρίσιμο επίπεδο της συνδεσιμότητας (connectance) και όταν αυτή αυξηθεί το σύστημα θα γίνει ξαφνικά ασταθές. Έδωσαν δηλαδή την βάση για τη διερεύνηση μεταξύ σταθερότητας και πολυπλοκότητας στα οικολογικά συστήματα.

Ο May προχώρησε την ιδέα αυτή εκτιμώντας τη σταθερότητα μέσω μιας σχέσης. Αν έχουμε n είδη που αλληλεπιδρούν με μέση connectance C (είναι η αναλογία των πραγματικών συνδέσεων προς τις πιθανές συνδέσεις στο δίκτυο) και μέση αλληλεπίδραση a (είναι η μέση τιμή της ισχύς όλων των αλληλεπιδράσεων) τότε το σύστημα είναι σχεδόν σταθερό αν

$$C * n < \frac{1}{a^2}$$

Άρα αν έχουμε μεγάλη συνδεσιμότητα C ή πολύ μεγάλο a τότε οδηγούμαστε σε αστάθεια και όσο μεγαλύτερος είναι ο αριθμός των ειδών τόσο πιο έντονο είναι το φαινόμενο.

Επίσης ο May απέδειξε ότι μια κοινότητα με 12 είδη και $C=15\%$ έχει σχεδόν μηδενική πιθανότητα να είναι σταθερή, αλλά αν αυτή οργανωθεί σε 3 blocks (όπου εσωτερικά αυτά θα έχουν 45% συνδεσιμότητα) τότε η κοινότητα έχει 35% πιθανότητα να είναι σταθερή. Άρα τα μοντέλα των κοινοτήτων για δεδομένη μέση ισχύ αλληλεπίδρασης και δεδομένη συνδεσιμότητα θα τα πάνε καλύτερα αν οι αλληλεπιδράσεις τείνουν να είναι οργανωμένες σε blocks (που είναι ένα ακόμα χαρακτηριστικό πολλών φυσικών οικοσυστημάτων).

Χρησιμοποίησε αναλύσεις τοπικής σταθερότητας για κοινότητες που συγκροτήθηκαν τυχαία και μαθηματικά απέδειξε ότι η σταθερότητα του δικτύου μειώνεται με την πολυπλοκότητα. Ειδικότερα βρήκε ότι τα πολύπλοκα συστήματα τείνουν να μεταβούν απότομα από σταθερή σε ασταθή συμπεριφορά όσο ο αριθμός των ειδών, η πιθανότητα να αλληλεπιδράσουν 2 είδη (connectance) και η μέση δύναμη αλληλεπίδρασης αυξηθούν πέρα από μια κρίσιμη τιμή. Και είπε ότι "Με λίγα λόγια δεν υπάρχει ικανό θεώρημα που να εξασφαλίζει ότι η αύξηση της ποικιλομορφίας και η πολυπλοκότητα γεννούν αυξημένη σταθερότητα, μάλλον ως μαθηματική γενικότητα το αντίθετο είναι αληθές. Ο στόχος λοιπόν είναι να βρούμε τις "ύπουλες" στρατηγικές που κάνουν σταθερά τα φυσικά συστήματα". Ο May προσέελκυσε την προσοχή επειδή οι ισχυρισμοί του έρχονταν σε αντίθεση με τον οικολογικό νόμο ότι η αυξημένη πολυπλοκότητα (που μετράται από τον αριθμό των ειδών ή την συνδεσιμότητα - connectance) προωθεί και την αυξημένη σταθερότητα (stability)

Η σταθερότητα στην οικολογία έχει ορισθεί με διάφορους τρόπους ώστε να αντικατοπτρίζει την ισορροπία, την ανθεκτικότητα (persistence), την επιμονή (resilience) και την ευρωστία (robustness). Σε ορισμένες περιπτώσεις η σταθερότητα αναφέρεται στο αποτέλεσμα της εσωτερικής δυναμικής ενώ σε άλλες αντανακλά την απόκριση του πληθυσμού σε μια διαταραχή.

Ο May μέτρησε την τοπική σταθερότητα σε τροφικά δίκτυα όπου υπέθεσε ότι η κοινότητα πηγαίνει σε ένα σημείο ισορροπίας όταν όλοι οι πληθυσμοί έχουν σταθερές τιμές. Η σταθερότητα αυτή δοκιμάζεται με μικρές διαταραχές. Αν όλα τα είδη επιστρέψουν στην ισορροπία τότε το σύστημα είναι σταθερό (stable). Αν οι πληθυσμοί (και συγκεκριμένα οι πυκνότητές τους) εξελίσσονται μακριά από τις τιμές της ισορροπίας τότε είναι μη σταθερό (unstable). Υπάρχει και η ουδέτερη σταθερότητα στην οποία οι πληθυσμοί μετά τη διαταραχή βρίσκουν εναλλακτική ισορροπία ή ταλαντώνονται με σταθερό πλάτος. Ο May χρησιμοποίησε πίνακες όπου τα είδη ενώθηκαν τυχαία και με τυχαία δύναμη αλληλεπίδρασης και έδειξε ότι η τοπική σταθερότητα μειώνεται με την πολυπλοκότητα (connectance), ποικιλομορφία (diversity) και τη μέση ισχύ αλληλεπίδρασης μεταξύ των ειδών.

Όσο μεγαλύτερη είναι η πολυπλοκότητα ενός δικτύου τόσο χαμηλότερη είναι η τοπική σταθερότητα σύμφωνα με την σχέση $\text{diversity} * \text{connectance} \approx 1/s$ [47]

Οι Moule and Hunt (1988) έδειξαν ότι ο κατακερματισμός 40 πραγματικών τροφικών δικτύων (δηλαδή η αποδόμηση σε μικρότερα υποδίκτυα) μπορεί να αυξήσει την σταθερότητα.

Οι Fussmann, Heber (2002) έδειξαν ότι η σταθερότητα μπορεί είτε να αυξηθεί, είτε να μειωθεί με την πολυπλοκότητα και αυτό εξαρτάται από το ποια διαδικασία επικρατεί στο συγκεκριμένο τροφικό δίκτυο.

Γενικά υπάρχει αρνητική σχέση μεταξύ πολυπλοκότητας και σταθερότητας στα τροφικά δίκτυα [33]. Τα τροφικά δίκτυα έχουν μη τυχαίες δομές και οι κατανομές των δυνάμεων αλληλεπίδρασης προωθούν την σταθερότητα του πληθυσμού και την επιμονή (persistence) των ειδών. Οι πολλές και ασθενείς αλληλεπιδράσεις μπορούν να σταθεροποιήσουν το σύνολο της κοινότητας. Αν στα εμπειρικά τροφικά δίκτυα προσθέσουμε και τη δύναμη των αλληλεπιδράσεων τα αποτελέσματα δείχνουν αύξηση της τοπικής σταθερότητας [42]. Αύξηση της τοπικής σταθερότητας έδειξε επίσης και η ετερογένεια του βαθμού των κόμβων και μάλιστα η σταθερότητα αυτή καθορίζεται περισσότερο από την ετερογένεια των βαθμών παρά από τη nestedness [47].

Άλλες μελέτες έχουν δείξει ότι η κοινότητα σταθεροποιείται με την αύξηση της ασυμμετρίας στις δυνάμεις αλληλεπίδρασης αλλά και με την αύξηση της nestedness [38].



Ειδικά για τα mutualistic δίκτυα υπάρχει θετική σχέση μεταξύ πολυπλοκότητας και σταθερότητας [42]. Η θετική αυτή σχέση δεν εξαρτάται και ούτε μεταβάλλεται ανάλογα με τις δομές της κοινότητας. Επίσης οι ισχυρές αλληλεπιδράσεις αλλά και η connectivity αυξάνουν την σταθερότητα των δικτύων αυτών. Τέλος η χαμηλή modularity και η υψηλή connectance αυξάνουν την σταθερότητα [40].

Διατήρηση (Persistence)

Δείχνει το ποσοστό των ειδών που εξακολουθούν να υπάρχουν όταν επιτυγχάνεται ισορροπία σε ένα σύστημα. Ορίζεται για συστήματα που βρίσκονται σε σταθερή κατάσταση και είναι ευαίσθητη στις αρχικές συνθήκες και στην απόσταση του συστήματος από τη σταθερότητα [37].

Η persistence της κοινότητας των φυτών μπορεί να επηρεαστεί από την απώλεια της ποικιλομορφίας των επικονιαστών της. Η επιτυχημένη αναπαραγωγή των φυτών τείνει να αυξάνεται με την ποικιλομορφία των επικονιαστών, η οποία μπορεί να δώσει αύξηση 50% στον πληθυσμό των φυτών. Αντίθετα η απώλεια της ποικιλομορφίας των επικονιαστών μπορεί να προκαλέσει μείωση του πληθυσμού των φυτών, ακόμα και εξαφάνισεις τους, που με τη σειρά του ενδέχεται να επηρεάσει τη δομή και τη σύνθεση των φυσικών συστημάτων [7]. Για τον λόγο αυτό στα περισσότερα πραγματικά δίκτυα επικονίασης ο αριθμός των εντόμων είναι κατά πολύ μεγαλύτερος από αυτόν των φυτών αφού αυτό έχει ως αποτέλεσμα την μεγαλύτερη persistence του συστήματος.

Η persistence ενός φυτού μπορεί να αυξηθεί και με την υψηλή ικανότητα διασποράς του. Αυτό έχει ως συνέπεια τη διαμόρφωση των προτύπων αλληλεπίδρασης. Τα φυτά υψηλής διασποράς αλληλεπιδρούν με λιγότερα και πιο εξειδικευμένα είδη επικονιαστών και τα φυτά χαμηλής διασποράς με πιο γενικούς [21].

Αντίστοιχα η persistence των επικονιαστών αυξάνει με την connectance ή/και την nestedness. Τα δίκτυα με μεγάλες τιμές των δεικτών αυτών μπορούν να ανακάμψουν ευκολότερα από την κατάρρευση. Η απόσταση όμως μεταξύ τελικού σημείου κατάρρευσης και του 1ου σημείου ανάκαμψης αυξάνεται με την connectance ή/και την nestedness. Αυτό σημαίνει ότι δεν αρκεί να αλλάξουμε μόνο το αίτιο που προκάλεσε την εξαφάνιση των επικονιαστών, αλλά χρειάζεται μεγαλύτερη αλλαγή έτσι ώστε τα έντομα να ανακάμψουν αφού έχει ξεπεραστεί το τελικό όριο [42].

Γνωρίζουμε ότι στα δίκτυα επικονίασης οι εξειδικευμένοι τείνουν να αλληλεπιδρούν αποκλειστικά με πιο γενικούς και έτσι εξαρτώνται τελείως από αυτούς. Με τον τρόπο αυτό οι ειδικοί συνεισφέρουν δυσανάλογα στην αύξηση της συνολικής strength των γενικών από τους οποίους εξαρτώνται (Η strength ενός επικονιαστή είναι το άθροισμα των εξαρτήσεων των φυτών που βασίζονται στον επικονιαστή αυτόν). Έτσι η ασυμμετρία και η υψηλή ετερογένεια στην strength των ειδών αυξάνουν την συνύπαρξη που βοηθά μακροπρόθεσμα στην persistence [42].

Τα οικοσυστήματα που έχουν τοπική σταθερότητα μπορεί να είναι επίμονα (persistence) ωστόσο τα ασταθή οικοσυστήματα σε τοπικό επίπεδο μπορεί να εμφανίζουν persistence επειδή υπάρχουν σταθερές εναλλακτικές καταστάσεις. Στην περίπτωση αυτή μπορεί να παρατηρηθεί ασήμαντη τοπική σταθερότητα επειδή οι έμμεσες αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ειδών (intra species interactions) μπορεί να είναι

Επανισορροποποιητική ικανότητα (Resilience)

Είναι ο χρόνος επαναφοράς ενός συστήματος στη σταθερή του κατάσταση μετά από μια διαταραχή. Δηλαδή αντιπροσωπεύει την ταχύτητα με την οποία η κοινότητα επιστρέφει στην ισορροπία μετά από κάποια διαταραχή.

Η ανάλυση των δικτύων επικοινωνίας έδειξε ότι αυτά περιέχουν από πλήρως εξειδικευμένα είδη ως πλήρως γενικά και επειδή είναι nested αυτό τους προσδίδει resilience σε διαταραχές όπως είναι η εξαφάνιση των ειδών [7]. Ενώ άλλες μελέτες έδειξαν ότι οι nested κοινότητες έχουν μικρότερη resilience σε σχέση με τα τυχαία δίκτυα [37].

Η resilience ενισχύεται με την αύξηση του μεγέθους της κοινότητας (species diversity), τον αριθμό των αλληλεπιδράσεων (connectivity) και μέσω της ισχυρής δύναμης των αλληλεπιδράσεων και μάλιστα η ισχυρή σχέση μεταξύ resilience και ισχύς των αλληλεπιδράσεων δεν εξαρτάται από τις άλλες δομές της κοινότητας [42].

Η αφθονία των σπανιότερων ειδών έδειξε να συνδέεται άμεσα με την resilience της κοινότητας και οι έμμεσες αλληλεπιδράσεις φαίνεται ότι παίζουν δευτερεύοντα ρόλο σε σχέση με τις άμεσες [37],[7].

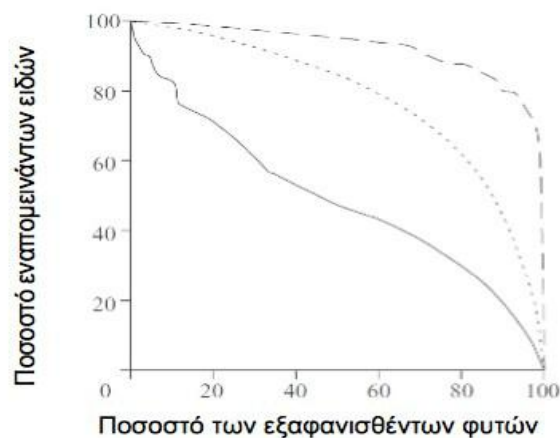
Η βιοποικιλότητα μειώνει την resilience. Στα mutualistic συστήματα έχουμε ένα trade – off μεταξύ resilience και localization. Οι μικρές κοινότητες ανακτούν γρήγορα τη σταθερότητά τους μετά από μια διαταραχή αλλά επειδή η διαταραχή αυτή μένει τοπικά επηρεάζει περισσότερα είδη. Από την άλλη οι μεγάλες κοινότητες έχουν μεγαλύτερο χρόνο επαναφοράς (μικρότερη resilience) αλλά μόνο λίγα είδη θα επηρεαστούν από τη διαταραχή, της οποίας το πλάτος εξασθενεί καθώς εξαπλώνεται μέσα στο δίκτυο [38]. Η απώλεια των αλληλεπιδράσεων σε περιφερειακό επίπεδο θα μπορούσε να παρέχει resilience στις πολλαπλές απώλειες των αλληλεπιδράσεων που προκαλούνται από την κλιματική αλλαγή και να εξασφαλίσουν την μακροπρόθεσμη persistence της ποικιλομορφίας. Για να επιτευχθεί όμως αυτό θα πρέπει να υπάρχει μεγάλος αριθμός υποκοινοτήτων (localities) αλλά με τέτοιον διαχωρισμό που να επιτρέπει τη διασπορά της διαταραχής έτσι ώστε η τοπική ποικιλομορφία και η συνδεσιμότητα να μπορούν να επισκευάζονται συνεχώς. [41].

Ευρωστία – Ανθεκτικότητα (Robustness)

Η robustness στα τροφικά (μονομερή) δίκτυα προσδιορίζεται από τον υπολογισμό του ελάχιστου κλάσματος των κόμβων που πρέπει να αφαιρεθεί για να διαχωριστεί το δίκτυο σε 2 μέρη και αυξάνει με την connectance ενώ είναι ανεξάρτητη από την αφθονία των ειδών.

Στα διμερή όμως δίκτυα ο κατακερματισμός σε 2 μέρη δεν έχει τόσο νόημα ή σημασία. Επίσης η εκτίμηση της ευρωστίας των διμερών δικτύων δεν μπορεί να γίνει από την άποψη της εξέλιξης της διαμέτρου ή του μέσου μήκους διαδρομής (average length path) του μεγαλύτερου cluster. Γι αυτό η robustness αυτών των δικτύων αξιολογείται από το ποσοστό των δευτερογενών εξαφανίσεων που ακολουθούνται από τις πρωτογενείς εξαφανίσεις. Αυτή η προσέγγιση υποθέτει ότι ένα είδος εξαφανίζεται δευτερογενώς (secondary extinct) ως αποτέλεσμα της εξαφάνισης όλων των αλληλεπιδράσεών του.

Ο δείκτης που υπολογίστηκε μετράει την επιφάνεια κάτω από την καμπύλη 2ης εξαφάνισης. Η καμπύλη αυτή, που ονομάζεται Attack Tolerance Curve (Memmott, 2004) βασίζεται στο γεγονός ότι αν ένα δεδομένο κλάσμα των ειδών ενός συνόλου (π.χ. επικονιαστές) εξαφανιστεί τότε θα εξαφανιστούν και κάποια από τα φυτά τα οποία επικονιάζονται από τα έντομα αυτά [29].



Διάγραμμα 1 – Αλληλουχία εξαφάνισης ειδών Η καμπύλη αυτή δείχνει την εξάρτηση του ποσοστού των ειδών ενός συνόλου (π.χ. επικονιαστές) από το ποσοστό των ειδών του άλλου συνόλου (φυτά) που εξαφανίζονται με τυχαία αλληλουχία Από Memmott et al. 2004

Η κλίση και το γενικό σχήμα της καμπύλης προσέφερε μια απλή γραφική περιγραφή της ανοχής του συστήματος από την εξαφάνιση των ειδών που το απαρτίζουν. Μια βελτίωση της καμπύλης εισήγαγε ένα ποσοτικό μέτρο με μια μόνο παράμετρο R που ορίζεται ως η επιφάνεια κάτω από την καμπύλη εξαφάνισης. Το $R=1$ αντιστοιχεί σε μια καμπύλη που μειώνεται ήπια μέχρι το σημείο να έχουν εξαφανιστεί σχεδόν όλα τα είδη των εντόμων. Αυτό είναι σύμφωνο με τη λογική ότι τα περισσότερα είδη φυτών επιβιώνουν ακόμα και αν έχει εξαφανιστεί ένα μεγάλο κλάσμα εντόμων, όταν το σύστημα είναι ισχυρό. Αν $R=0$ τότε έχουμε απότομη μείωση της καμπύλης ακόμα και όταν έχει εξαφανιστεί 1 μόνο είδος. Τότε έχουμε ένα εύθραυστο σύστημα στο οποίο τα φυτά χάνουν όλες τις αλληλεπιδράσεις όταν εξαφανίζεται ένα έντομο και στη συνέχεια εξαφανίζονται και αυτά.

Άρα η robustness ποσοτικοποιεί την αντίσταση του δικτύου σε τυχαίες διαταραχές. Ένα εύρωστο δίκτυο επιτρέπει το μεγαλύτερο ποσοστό ενός είδους να παραμείνει ζωντανό αν έρθει αντιμέτωπο με μια συστηματική πλατφόρμα εξαφάνισης του άλλου είδους. Μελέτη έχει δείξει ότι οι κοινότητες σχεδόν ποτέ δεν καταρρέουν για εξαφανίσεις ειδών κάτω του 20% [45].

Η ευρωστία των δικτύων αυτών χωρίζεται σε

Robustness HL – που αναφέρεται στην ανθεκτικότητα των εντόμων σε περίπτωση εξαφάνισης των φυτών και σε

Robustness LL – που αναφέρεται στην ανθεκτικότητα των φυτών σε περίπτωση εξαφάνισης των εντόμων.

Τα δίκτυα έδειξαν μεγάλη ανθεκτικότητα στις τυχαίες εξαφανίσεις ειδών [45] αλλά μικρότερη όταν χάνονται πρώτα τα γενικά είδη (δηλαδή αυτά που αλληλεπιδρούν με πολλά διαφορετικά είδη) [21].

Μελέτες έχουν καταλήξει στο συμπέρασμα ότι τα mutualistic δίκτυα (αυτά στα οποία επωφελούνται και τα 2 σύνολα – δηλ. τα έντομα τρώνε και τα φυτά επικοινωνούν) είναι σχετικά ανθεκτικά λόγω της ασυμμετρίας τους στις διαστάσεις (τα έντομα είναι συνήθως περισσότερα από τα φυτά), ενώ η υψηλή connectance μειώνει τη σταθερότητα του δικτύου μόνο για μικρές διαταραχές αφού καθιστά πιο εύκολη τη διάδοση της πρωτογενούς εξαφάνισης σε όλο το δίκτυο και οδηγεί σε εξαφανίσεις ειδών που είναι πολλά "βήματα" μακριά [28]. Υπάρχει όμως και ο αντίλογος που λέει ότι η robustness αυξάνει με την αύξηση της connectance [16]. Σε αυτό που συμφωνούν οι περισσότεροι είναι ότι η ασυμμετρία επηρεάζει θετικά την ευρωστία του δικτύου. Επίσης τα mutualistic δίκτυα είναι αρκετά εύρωστα λόγω της nested δομής τους.

Πολλές μελέτες με προσομοιώσεις έδειξαν ότι υπάρχει σχέση μεταξύ της κατανομής των βαθμών και της robustness [22]. Τα μοντέλα εξαφάνισης στα προσομοιωμένα δίκτυα επιβεβαιώνουν την επιρροή της ασυμμετρίας, της συνδεσιμότητας (connectance) και της κατανομής των βαθμών πάνω στην robustness. Η εξάρτηση από το σενάριο εξαφάνισης ήταν αναμενόμενη. Όταν έχουμε εξαφανίσεις

πρώτα των ειδών με μικρότερο βαθμό και μετά με μεγαλύτερο έχουμε αυξημένη robustness σε αντίθεση με την ανάποδη διαδικασία εξαφάνισης (δηλαδή πρώτα εξαφάνιση των ειδών με μεγαλύτερο βαθμό), η οποία θεωρείται και πιο πιθανή στα πραγματικά δίκτυα. Αν και η σειρά εξαφάνισης με την οποία απομακρύνονται πρώτα οι κόμβοι με τον μεγαλύτερο βαθμό δίνει και την ταχύτερη εξέλιξη δεν καταλήγει στην κατάρρευση του δικτύου [35].

Εκτός όμως από τις ολικές εξαφανίσεις ειδών υπάρχουν και οι τοπικές στις οποίες τα είδη μπορεί να επιστρέψουν στην αρχική κοινότητα. Οι κοινότητες των επικονιαστών ανταποκρίνονται στις τοπικές εξαφανίσεις (σε σύγκριση με τις ολικές), με χαμηλότερη απώλεια της βιοποικιλότητας και μικρότερη διακύμανση στις τοπολογικές ιδιότητες του δικτύου. Οι κοινωνίες στις οποίες όλα τα είδη επέστρεψαν είχαν 60% μεγαλύτερη συνδεσιμότητα (connectance) και nestedness από το μέσο όρο. Οι μικρότερες κοινότητες χρειάζονται μεγαλύτερες τιμές connectance και nestedness σε σχέση με τις μεγαλύτερες για να επιστρέψουν στην αρχική τους κατάσταση. Τέλος αν αφαιρεθούν τα είδη με μεγαλύτερο βαθμό συνδεσιμότητας μπορούν πιο εύκολα να επιστρέψουν αφού έχουν περισσότερες αλληλεπιδράσεις που τους επιτρέπουν την επανείσοδο [45].

Γενικά οι μεγαλύτερες κοινότητες τείνουν να διατηρούν το μέγεθός τους καλύτερα μετά από τοπικές εξαφανίσεις αλλά δέχονται μεγαλύτερες απώλειες σε περίπτωση ολικής εξαφάνισης. Έτσι σε ολικές εξαφανίσεις ειδών οι μεγαλύτερες κοινότητες πάσχουν από μεγαλύτερη απώλεια βιοποικιλότητας, ενώ αντίθετα οι μικρότερες κοινότητες έχουν μεγαλύτερες απώλειες όταν αντιμετωπίζουν τοπικές εξαφανίσεις ειδών [45]. Επίσης οι κοινότητες είναι ανθεκτικές στις τυχαίες εξαφανίσεις επικονιαστών αλλά είναι περισσότερο ευάλωτες στην απομάκρυνση των ειδών με τις περισσότερες αλληλεπιδράσεις. Οι κοινότητες που υποβάλλονται σε ολική εξαφάνιση έχουν εκθετική μείωση του μεγέθους τους, ενώ στις τοπικές εξαφανίσεις το μέγεθος μειώνεται περίπου με σιγμοειδή τρόπο [45].

Εκτός όμως από την εξαφάνιση των κόμβων μπορεί να έχουμε και εξαφάνιση μιας σύνδεσης λόγω αδυναμίας του επικονιαστή να προσεγγίσει το φυτό. Αυτό το σενάριο θεωρείται πιθανό [16] ίσως και πιο πιθανό από την εξαφάνιση ειδών και δείχνει μεγαλύτερη εξάρτηση μεταξύ των 2 συνόλων (φυτά και έντομα) στην ακολουθία των εξαφανίσεων. Η απομάκρυνση όμως των συνδέσεων δείχνει ξεκάθαρα και την εξάρτηση της ανθεκτικότητας από την ασυμμετρία του δικτύου.

Έχει μελετηθεί και η επίδραση της localization για την robustness. Localized είναι η δομή που περιέχει έναν βασικό πυρήνα με υψηλά συνδεδεμένο σύνολο κόμβων, ενώ η περιφέρεια έχει αραιά συνδεδεμένους κόμβους με τον πυρήνα. Η localization έχει ισχυρή θετική συσχέτιση με το μέγεθος του δικτύου και με την ποικιλομορφία [38]. Γενικά η localization έδειξε ευεργετικά αποτελέσματα για την robustness με την προϋπόθεση ότι υπάρχει nested κατανομή των βαθμών. Αυτό συμβαίνει γιατί οποιαδήποτε διαταραχή στο σύστημα εξασθενεί ασυμπτωτικά και έτσι μειώνεται η διάδοσή της. Με τον τρόπο αυτό επηρεάζεται μόνο ένα μικρό ποσοστό των ειδών με συνέπεια την αύξηση της robustness του συστήματος.

Η τοπολογική πλαστικότητα έδειξε ότι αυξάνει σημαντικά την ανθεκτικότητα [34]. Η τοπολογική πλαστικότητα δηλώνει την δυναμική το δίκτυο να είναι τοπικά προσαρμοστικό. Η πλαστικότητα αυτή προκύπτει από την ικανότητα των επικοινωνιών να αλλάζουν τα φυτά με τα οποία αλληλεπιδρούν. Σε αυτή τη διαδικασία υπάρχουν 2 στάδια: στο 1ο καθορίζεται αν ο επικοινωνστής θα επανασυνδεθεί και στο 2ο σε ποιο φυτό θα το κάνει. Η έρευνα [34] έδειξε ότι η robustness φτάνει στο μέγιστο όταν τα έντομα με ελάχιστες συνδέσεις είναι πιο πιθανό να επανασυνδεθούν. Επίσης αν η επανασύνδεση γίνει σε φυτά που έχουν μεγαλύτερη αφθονία και λίγους επισκέπτες τότε ενισχύεται η robustness περισσότερο από οποιαδήποτε άλλη εναλλακτική σύνδεση. Δηλαδή ένα δίκτυο έχει τη μεγαλύτερη ευρωστία στην περίπτωση που χαθεί μια αλληλεπίδραση ενός εντόμου με ένα φυτό (λόγω εξαφάνισης του φυτού) , και το έντομο έχει λίγες αρχικές αλληλεπιδράσεις και μετά την απώλεια μπορέσει να αλληλεπιδράσει με ένα φυτό που έχει μεγάλη αφθονία και λίγους επικοινωνστές. Έτσι η βέλτιστη αναζήτηση τροφής από τους επικοινωνστές θα μπορούσε να είναι ένας μηχανισμός που οδηγεί στην ενίσχυση της robustness. Η ίδια μελέτη έδειξε ότι το δίκτυο με την μεγαλύτερη robustness ήταν αυτό στο οποίο οι εξειδικευμένοι επικοινωνστές (ή αυτοί με μικρή αφθονία) μπόρεσαν να επανασυνδεθούν. Το αναπάντεχο ήταν ότι το παραπάνω δίκτυο είναι πιο εύρωστο ακόμα και από αυτό στο οποίο εξασφαλίστηκε η επανασύνδεση για όλα τα έντομα που κινδύνευαν να χάσουν την τροφή τους [34]. Μια εξήγηση είναι ότι οι εξειδικευμένοι επικοινωνστές είναι τα πιο εύθραυστα κομμάτια της κοινότητας επειδή είναι πιο επιρρεπή στις δευτερεύουσες εξαφανίσεις που έχουν οδηγηθεί από την απώλεια των εταίρων τους.

Nestedness και σταθερότητα δικτύων

Έχει αποδειχθεί ότι τα mutualistic δίκτυα έχουν αυξημένη σχετική nestedness [38]. Η σχετική nestedness είναι ο δείκτης που μετρά πόσο nested είναι ένα δίκτυο σε σχέση με τη μέση αναμενόμενη τιμή για ένα τυχαίο δίκτυο (null model) στο οποίο η αλληλεπίδραση μεταξύ δύο ειδών εξαρτάται από τον παρατηρούμενο αριθμό των αλληλεπιδράσεων και των 2 ειδών).

Η nestedness και η truncated power law κατανομή των βαθμών είναι χαρακτηριστικά γνωρίσματα των δικτύων επικονιαστών και δείχνουν ότι τα δίκτυα αυτά απέχουν πολύ από το να είναι μια τυχαία συλλογή αλληλεπιδρώντων ειδών, αλλά εμφανίζουν υψηλό βαθμό εσωτερικής οργάνωσης. Τα 2 αυτά χαρακτηριστικά έχει δείχθει [29] ότι δεν είναι εντελώς ανεξάρτητα μεταξύ τους. Στο όριο της τέλει nestedness υπάρχει μια άμεση σχέση μεταξύ του σχήματος της κατανομής του βαθμού και του nested προτύπου των αλληλεπιδράσεων (Medan, 2007). Επίσης η nestedness καθορίζεται κυρίως από την κατανομή των βαθμών [47].

Η nestedness πιστεύεται ότι επηρεάζει την οικολογική δυναμική, μπορεί να ελαχιστοποιήσει τον ανταγωνισμό και να αυξήσει την βιοποικιλότητα [47]. Μειώνει αποτελεσματικά τον μεσοειδικό (interspecific) ανταγωνισμό και ενισχύει τον αριθμό των συνυπαρχόντων ειδών. Όταν ένα νέο είδος εισέρχεται στο δίκτυο θα βιώσει τον μικρότερο ανταγωνισμό και κατά συνέπεια θα είναι πιο πιθανό να ενσωματωθεί αν αλληλεπιδρά με τα πιο γενικά είδη [46].

Αυξάνει κατά συνέπεια και την robustness σε εξαφανίσεις ειδών, στην απώλεια ενδιαιτημάτων (δηλαδή απώλεια του φυσικού περιβάλλοντος) [42], αλλά αυξάνει και την ταχύτητα με την οποία επιστρέφουμε στην ισορροπία μετά από μια διαταραχή. Μπορεί να μεγιστοποιήσει την αφθονία και να δώσει μεγαλύτερη ευελιξία στο σύστημα όταν υπάρχουν περιβαλλοντικές διαταραχές. Οι nested κοινότητες (που έχουν ίσες συσχετίσεις-connectance) τείνουν να εμφανίζουν μόνο 1 σημείο κατάρρευσης που περιλαμβάνει τη εξαφάνιση του συνόλου της κοινότητας.

Οι περισσότεροι μελετητές συμφωνούν ότι η υψηλή nestedness αυξάνει την ικανότητα του πληθυσμού των επικονιαστών να συνεχίσει κάτω από σκληρές συνθήκες [42], αλλά υπάρχει και ο αντίλογος από θεωρητική μελέτη ή προσομοιώσεις που δείχνει ότι οι nested κοινότητες είναι εγγενώς λιγότερο σταθερές [37], [39], έχουν αρνητική επίδραση στην persistence του δικτύου και δίνουν μικρή resilience στις διαταραχές [36]. Επίσης όσον αφορά την τοπική σταθερότητα κάποιοι υποστηρίζουν ότι οι τέλεια nested δομές είναι ελάχιστα σταθερές [32].

Η εργασία αυτή έχει ως βασικό στόχο, μέσω της ανάλυσης δικτύων, να απαντήσει στα εξής οικολογικά ερωτήματα:

1. Πως συνδέεται η πολυπλοκότητα με τη σταθερότητα των οικολογικών κοινοτήτων;
2. Ποια είναι η εξάρτηση της ανθεκτικότητας των δικτύων επικοινωνίας από την τοπολογία του δικτύου;
3. Με ποιον τρόπο συνεισφέρουν οι έμμεσες αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ειδών στην ευρωστία του συστήματος και συγκεκριμένα πως οι ισχυρές συνδέσεις ανάμεσα στα φυτά μέσω των κοινών επικοινωνιών τους επηρεάζουν την ανθεκτικότητα και των φυτών και των εντόμων;
4. Κατά πόσο η κοινή επικοινωνία μεταξύ των εντόμων συνεισφέρει στην ευρωστία τους;

Για να απαντήσουμε στα παραπάνω ερωτήματα ακολουθήσαμε τα βήματα:

1. Μελετήσαμε την ανθεκτικότητα των δικτύων επικοινωνίας
2. Κάναμε βιβλιογραφική ανασκόπηση της εξάρτησης της σταθερότητας τους
3. Αναλύσαμε τα είδη σταθερότητας (Stability, robustness, resilience, persistence)
4. Ελέγξαμε την εξάρτηση της ευρωστίας (robustness) από τους δείκτες των δικτύων και την κατανομή του βαθμού των κόμβων.
5. Κατασκευάσαμε νέο δείκτη που μετράει τις έμμεσες αλληλεπιδράσεις στο δίκτυο μεταξύ εντόμων και μετρήθηκε κατά πόσο αυτές επηρεάζουν την σταθερότητα
6. Κατασκευάστηκε νέο δίκτυο που αποτελείται μόνο από τα έντομα και οι συνδέσεις μεταξύ τους είναι η κοινή τους επικοινωνία με σκοπό την μελέτη της σταθερότητάς του μέσω της προσέγγισης που έκανε ο May το 1972

Για την μελέτη χρησιμοποιήθηκαν αρχικά 7 διμερή δίκτυα επικοινωνιών από αντίστοιχα νησιά της Ελλάδος. Τα δίκτυα είναι πραγματικά και περιέχουν τις αλληλεπιδράσεις μεταξύ εντόμων και φυτών των νησιών. Τα νησιά αυτά είναι: Χίος, Ικαρία, Νάξος, Σαμοθράκη, Θάσος, Λήμνος και Κάρπαθος.

Λόγω της απομόνωσής τους από τα ηπειρωτικά είδη, που παρουσιάζουν μεγαλύτερη εξάπλωση, τα είδη των απομακρυσμένων νησιών προσφέρουν εξαιρετικές ευκαιρίες για την εμφάνιση νέων μορφών, αλλά ταυτοχρόνως αποτελούν και εστίες εξαφάνισής τους.

Η νησιωτική βιογεωγραφία είναι ο κλάδος εκείνος στον οποίο αναπτύσσονται οι σημαντικότερες βιογεωγραφικές θεωρίες, εκεί όπου ελέγχονται μοντέλα και κανόνες, το μέσο για να φθάσουμε στη βαθύτερη κατανόηση του τρόπου με τον οποίο συγκροτείται η βιολογική ποικιλότητα σε κάθε γεωγραφική κλίμακα. Τα νησιά είναι τα ιδανικά – σχεδόν– φυσικά πειράματα για τη βιογεωγραφία, καθώς είναι περιορισμένα με ξεκάθαρα όρια, οι βιοκοινότητές τους μπορούν να χαρακτηριστούν με αρκετά μεγάλη σαφήνεια και, συνήθως, έχουν διακριτή ιστορική πορεία που σε αρκετές περιπτώσεις μπορεί να περιγραφεί με ικανοποιητική ακρίβεια.

Τα νησιά αποτελούν συστήματα-μοντέλα για τους επιστήμονες –απλοποιημένα πλαίσια που είναι δυνατόν να αναπαραχθούν– τα οποία μας επιτρέπουν να απομονώσουμε συγκεκριμένους παράγοντες και διαδικασίες και να μελετήσουμε τις επιδράσεις τους. Δεύτερον, σε ορισμένες από τις θεωρίες αυτές δόθηκε μεγάλο βάρος κατά την υλοποίηση εφαρμογών που αφορούν τη διατήρηση της φύσης, καθώς οι επιστήμονες και οι περιβαλλοντολόγοι προσπαθούν να κατανοήσουν, να προβλέψουν και να διαχειριστούν την επίδραση που θα έχει στη βιοποικιλότητα η απώλεια και ο κατακερματισμός των βιοτόπων. Τρίτον, στη σύγχρονη εποχή των ανθρωπογενών εξαφανίσεων, τα νησιά αποτελούν ιδανικά «θερμά σημεία»: συνδυάζουν γνωρίσματα όπως μοναδική βιοποικιλότητα, πρόσφατες εξαφανίσεις ειδών και πιθανές μελλοντικές απώλειες ειδών.

Με εφελτήριο τα δίκτυα αυτά και τα αποτελέσματα που έδωσαν χρησιμοποιήσαμε για την ενίσχυση των αποτελεσμάτων μας και 22 ακόμα πραγματικά δίκτυα με βάρη από όλο τον κόσμο που πήραμε από την σελίδα του Bascompte (<http://www.bascompte.net>)

Για τα δίκτυα αυτά υπολογίσαμε 50 υπάρχοντες δείκτες μέσω της R και των έτοιμων πακέτων της με σκοπό να τους συγκρίνουμε με την ανθεκτικότητα των δικτύων αυτών.

Επίσης μελετήσαμε και την κατανομή των βαθμών (Degree distribution) για τα έντομα (Higher level) και τα φυτά (Lower level) για κάθε δίκτυο-νησί και την προσαρμογή της σε μία από τις γνωστές κατανομές.

Η σύγκριση της προσαρμογής των κατανομών που εξετάστηκαν έγινε το με το κριτήριο AIC. Το Akaike information criterion (AIC) είναι ένα μέτρο της σχετικής ποιότητας των στατιστικών μοντέλων και εκτιμά την ποιότητα του κάθε μοντέλου, σε σχέση με καθένα από τα άλλα μοντέλα. Βασίζεται στην θεωρία πληροφορίας: προσφέρει μια σχετική εκτίμηση της πληροφορίας που χάνεται όταν ένα δεδομένο μοντέλο χρησιμοποιείται για να αντιπροσωπεύσει την διαδικασία που παράγουν τα δεδομένα. Με τον τρόπο αυτό, ασχολείται με το trade-off μεταξύ της καλής προσαρμογής του μοντέλου και την πολυπλοκότητα του μοντέλου. Έτσι όσο πιο χαμηλή είναι η τιμή του δείκτη τόσο καλύτερη προσαρμογή του επιλεγόμενου μοντέλου έχουμε.

Θελήσαμε επίσης να μελετήσουμε την ανθεκτικότητα μόνο των εντόμων μέσω της επικάλυψης (overlap) τους, δηλαδή να ελέγχουμε αν οι κοινές τους επισκέψεις στα φυτά επηρεάζει την robustness τους

Αυτό έγινε μέσω της γλώσσας R και της άλγεβρας πινάκων.

Έστω Σ ο πίνακας συνδέσεων κάθε νησιού, όπου στις στήλες έχουμε τα έντομα και στις γραμμές τα φυτά. Αν A είναι ο πίνακας που προκύπτει από τον αρχικό πίνακα στον οποίο έχουμε αφαιρέσει τις μηδενικές στήλες (δηλαδή τα έντομα που δεν έχουν αλληλεπίδραση με κανένα φυτό) και A^T ο ανάστροφός του τότε το γινόμενό τους $B=A^T A$ μας δίνει σε κάθε στοιχείο του β_{ij} το άθροισμα των γινομένων των αλληλεπιδράσεων του εντόμου E_i με το E_j . Στη διαγώνιο του B σχηματίζονται τα αθροίσματα Σ_i^2 που είναι μέτρο της διασποράς της επισκεψιμότητας κάθε εντόμου.

Διαιρέσαμε κάθε στοιχείο του B με την τετραγωνική ρίζα του γινομένου των αντίστοιχων στοιχείων της κύριας διαγωνίου. Έτσι προκύπτει ο συμμετρικός πίνακας B' ο οποίος περιέχει την επικάλυψη όλων των εντόμων ανά 2 σε σχέση με την ολική τους διακύμανση.

Επίσης κατασκευάσαμε και τον μη – συμμετρικό B'' ο οποίος προέκυψε διαιρώντας κάθε στοιχείο του B με το αντίστοιχο στοιχείο της κύριας διαγωνίου. Έτσι πήραμε την επικάλυψη των εντόμων ανά 2 σε σχέση με την επικοινωνία του καθενός ξεχωριστά. Δηλαδή το στοιχείο β''_{23} δείχνει την επικάλυψη των εντόμων 2 και 3 σε σχέση με την επισκεψιμότητα του E_3 .

Ουσιαστικά χρησιμοποιήσαμε τους δείκτες μέτρησης ομοιότητας των Mac Arthur (1967) για τον μη συμμετρικό πίνακα και Pianka (1973) για τον συμμετρικό.

$$\hat{M}_{jk} = \frac{\sum_i \hat{p}_{ij} \hat{p}_{ik}}{\sum_i \hat{p}_{ij}^2}$$

$$\hat{O}_{jk} = \frac{\sum_i \hat{p}_{ij} \hat{p}_{ik}}{\sqrt{\sum_i \hat{p}_{ij}^2 \sum_i \hat{p}_{ik}^2}}$$

Όπου

M_{jk} η επικάλυψη του είδους k πάνω στο i (Mac Arthur)

O_{jk} ο δείκτης Pianka

p_{ij} το ποσοστό των φυτών που χρησιμοποιήθηκε από το έντομο i

p_{ik} το ποσοστό των φυτών που χρησιμοποιήθηκε από το έντομο k

n ο συνολικός αριθμός των φυτών

Ο δείκτης Mac Arthur εκτιμά τον βαθμό στον οποίο η εξειδίκευση του είδους k επικαλύπτει αυτήν του είδους j . Δεδομένου όμως ότι οι περισσότεροι οικολόγοι συμφωνούν ότι τα μέτρα επικάλυψης δεν μπορούν να χρησιμοποιηθούν ως συντελεστές ανταγωνισμού [38] ο δείκτης αυτός αντικαταστάθηκε από τον αντίστοιχο συμμετρικό του, το μέτρο Pianka, ο οποίος ουσιαστικά είναι ο γεωμετρικός μέσος των 2 επικαλύψεων που υπολογίζονται από τον δείκτη Mac Arthur. (M_{jk} , M_{kj}). Οι δείκτες αυτοί επιλέχτηκαν ανάμεσα από αρκετούς για τον υπολογισμό της επικάλυψης (εκατοστιαίος, Morisita, Horn, Hulbert's) διότι μια μελέτη πάνω στους δείκτες αυτούς έδειξε μεγάλη εξάρτηση των άλλων δεικτών από το μέγεθος του δικτύου [38].

Ο κάθε πίνακας που προέκυψε B' και B'' αντιμετωπίστηκε ως δίκτυο που περιέχει μόνο τα έντομα και οι συνδέσεις των δικτύων είναι οι μεταξύ τους επικαλύψεις. Για κάθε ένα από τα δίκτυα επικοινωνίας των νησιών μας υπολογίσαμε την robustness των εντόμων και εξετάσαμε αν υπάρχει σχέση μεταξύ της ανθεκτικότητας των εντόμων των αρχικών μας δικτύων με την σταθερότητα των 2 κατασκευασμένων δικτύων που περιέχουν μόνο τα έντομα και τις επικαλύψεις τους.

Χρησιμοποιήσαμε το κριτήριο του May για την stability των οικολογικών δικτύων και κατασκευάσαμε μέσω αυτού τους εξής δείκτες σταθερότητας:

1ος δείκτης- Δείκτης May1

Πρώτα αφαιρέσαμε τα διαγώνια στοιχεία των πινάκων B' και B'' και έπειτα υπολογίσαμε τη μέση αλληλεπίδραση α , την τυπική απόκλιση σ των στοιχείων και την connectance διαιρώντας των αριθμό των μη μηδενικών στοιχείων των πινάκων με όλα τα πιθανά ζεύγη $n(n-1)/2$.

Έτσι δημιουργήθηκαν οι 2 δείκτες σύμφωνα με τους τύπους

$May1 = \alpha_1 * (C*n)^{1/2}$ για τον συμμετρικό B'

$May2 = \alpha_2 * (C*n)^{1/2}$ για τον μη- συμμετρικό B''

2ος δείκτης – Δείκτης May2

Η κατασκευή του δείκτη αυτού βασίζεται στη αντικατάσταση της μέσης αλληλεπίδρασης των εντόμων με την τυπική απόκλιση των τιμών αυτών. Η αντικατάσταση αυτή προτάθηκε από τους Stefano Allesina & Si Tang το 2012, ως προέκταση της σχέσης του May.

Οι δείκτες που προέκυψαν είναι

$May1' = s_1 * (C*n)^{1/2}$, για τον συμμετρικό B'

$May2' = s_2 * (C*n)^{1/2}$, για τον μη συμμετρικό B''

3ος δείκτης – Allesina

Το κριτήριο σταθερότητας του May επεκτάθηκε από τους Allesina et al. (2012) , οι οποίοι κατέληξαν , χρησιμοποιώντας προσομοιώσεις , ότι για να είναι ένα σύστημα σταθερό θα πρέπει να ισχύει

$$(n-1)C*\sqrt{2/\pi}<\theta, \theta=d/\sigma,$$

όπου n το μέγεθος του δικτύου, C η connectance και σ η τυπική απόκλιση των στοιχείων του πίνακα αλληλεπιδράσεων. Σε κάθε πίνακα που κατασκευάστηκε χρησιμοποίησαν την κανονική κατανομή (για την εξαγωγή των τυχαίων αλληλεπιδράσεων) που είχε μέση τιμή 0 και διακύμανση σ^2 . Τα διαγώνια στοιχεία του πίνακα που δηλώνουν την αυτορρύθμιση (self regulation) ορίστηκαν από τους συγγραφείς όλα ίσα με $-d$.

έτσι κατασκευάσαμε τους Allesina index

$$A1 = (n-1) * C * (2/\pi)^{1/2}$$

$$A2 = (n-1) * C * (2/\pi)^{1/2} * \sigma_1$$

$$A3 = (n-1) * C * (2/\pi)^{1/2} * \sigma_2$$

όπου n το μέγεθος του δικτύου, δηλαδή το πλήθος των εντόμων, C η connectance των δικτύων των εντόμων και σ_1 , σ_2 οι τυπικές αποκλίσεις των τιμών των πινάκων B' και B'' .

Υπολογίσαμε όλους αυτούς τους δείκτες για τα δίκτυα μας και κάναμε συγκρίσεις με την robustness HL των αρχικών διμερών δικτύων.

Τέλος θέλαμε να ελέγξουμε αν οι έμμεσες αλληλεπιδράσεις μεταξύ ειδών επηρεάζουν την ανθεκτικότητα των δικτύων. Για τον λόγο αυτό κατασκευάσαμε μερικούς νέους δείκτες. Παραθέτουμε πρώτα τον υπάρχοντα δείκτη C score που υπολογίζει το Bipartite της R και μετά τους νέους δείκτες, με τους ορισμούς τους. Οι νέοι αυτοί δείκτες είναι κατασκευασμένοι για τα φυτά και έτσι ελέγξαμε την συσχέτισή τους με την ανθεκτικότητα του πληθυσμού των φυτών. Ομοίως μπορεί να κατασκευαστούν και οι δείκτες για τα έντομα.

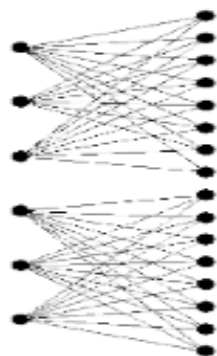
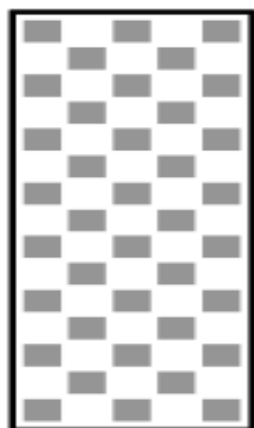
1.C-score -Mutual avoidance

Είναι ο μέσος (κανονικοποιημένος) αριθμός των σκακιστικών συνδυασμών για όλα τα είδη.

	E1	E2
Φ1	0	1
Φ2	1	0

	E1	E2
Φ1	1	0
Φ2	0	1

Καθορίζει την τυχαιότητα της κατανομής 2 ή περισσότερων ειδών. Είναι ένδειξη του ανταγωνισμού των ειδών. Υψηλό C δείχνει μικρότερη τυχαιότητα, δηλαδή υπάρχει μεγαλύτερη πιθανότητα ότι η κατανομή ενός είδους έχει επηρεαστεί άμεσα από την παρουσία άλλων ειδών.



Τιμές κοντά στο 1 δείχνουν ένδειξη για διαχωρισμό (μέσα από τον ανταγωνισμό), ενώ τιμές κοντά στο 0 υποδεικνύουν ομαδοποίηση (δεν υπάρχει ανταγωνισμός). Αν ο αριθμός των ειδών είναι διαφορετικός, δηλαδή αριθμός εντόμων και φυτών, τότε υπολογίζονται 2 c-score, ένα για το High Level (HL), δηλαδή για τα έντομα και ένα για το Low Level (LL), δηλαδή για τα φυτά.

Ο δείκτης αυτός κατασκευάστηκε ως ένα μέτρο των έμμεσων αλληλεπιδράσεων.

Υπολογίζουμε δηλαδή το πλήθος των παρακάτω τετραγώνων που υπάρχουν μεταξύ των φυτών 1 και 2.

	E1	E2
Φ1	1	1
Φ2	1	0

	E1	E2
Φ1	1	0
Φ2	1	1

	E1	E2
Φ1	1	1
Φ2	0	1

	E1	E2
Φ1	0	1
Φ2	1	1

3. J-score- Association

Έτσι ονομάσαμε τον δείκτη που μετράει τα παρακάτω τετραγωνάκια και δηλώνει την επικοινωνία μόνο του ενός εντόμου και με τα 2 φυτά ενώ ο άλλος επικοινωνιστής δεν συμμετέχει.

	E1	E2
Φ1	0	1
Φ2	0	1

	E1	E2
Φ1	1	0
Φ2	1	0

4. F score – mutual presence

Έτσι ονομάσαμε τον δείκτη που δηλώνει κοινή εμφάνιση των φυτών και των εντόμων.

	E1	E2
Φ1	1	1
Φ2	1	1

Ο δείκτης αυτός μετράει το πλήθος των υπάρχοντων τετραγώνων με την παρακάτω μορφή

	E1	E2
Φ1	1	0
Φ2	0	0

	E1	E2
Φ1	0	0
Φ2	0	1

	E1	E2
Φ1	0	0
Φ2	1	0

	E1	E2
Φ1	0	1
Φ2	0	0

6. Z score – mutual absence

Με τον δείκτη αυτόν ολοκληρώνεται η καταμέτρηση όλων των πιθανών συνδυασμών σε τετράγωνα και δηλώνει την αμοιβαία αποχή των φυτών και των εντόμων, δηλαδή καμία αλληλεπίδραση μεταξύ τους.

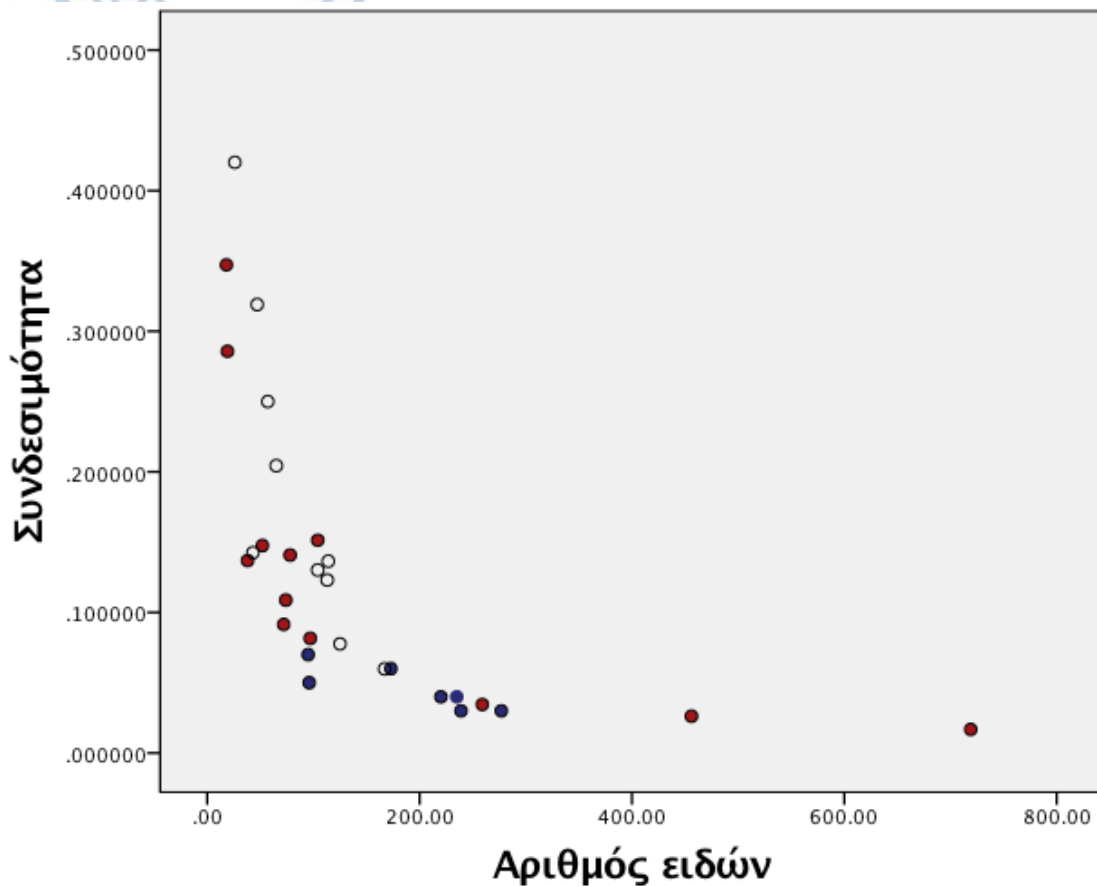
	E1	E2
Φ1	0	0
Φ2	0	0

Ούτε αυτός ο δείκτης έδειξε γραμμική σχέση με robustness.

Από την μελέτη της κατανομής των βαθμών για κάθε σύνολο του δικτύου βρέθηκε ότι για τα περισσότερα νησιά η κατανομή ακολουθεί την power law και συγκεκριμένα την truncated power law (εκτός από τη Νάξο στην οποία ταιριάζει καλύτερα η power law).

Η σύγκριση της ευρωστίας των εντόμων και των φυτών σε σχέση με δείκτες που αφορούν όλο το δίκτυο παρατίθεται στο παράρτημα 2. Προκύπτει ότι υπάρχει σημαντική εξάρτηση της ανθεκτικότητας από την ασυμμετρία του δικτύου, τον αριθμό των ειδών, την συνδεσιμότητα μεταξύ τους, τον ανταγωνισμό αλλά και από τοπολογικά χαρακτηριστικά, όπως η nestedness, ο cluster coefficient και η modularity.

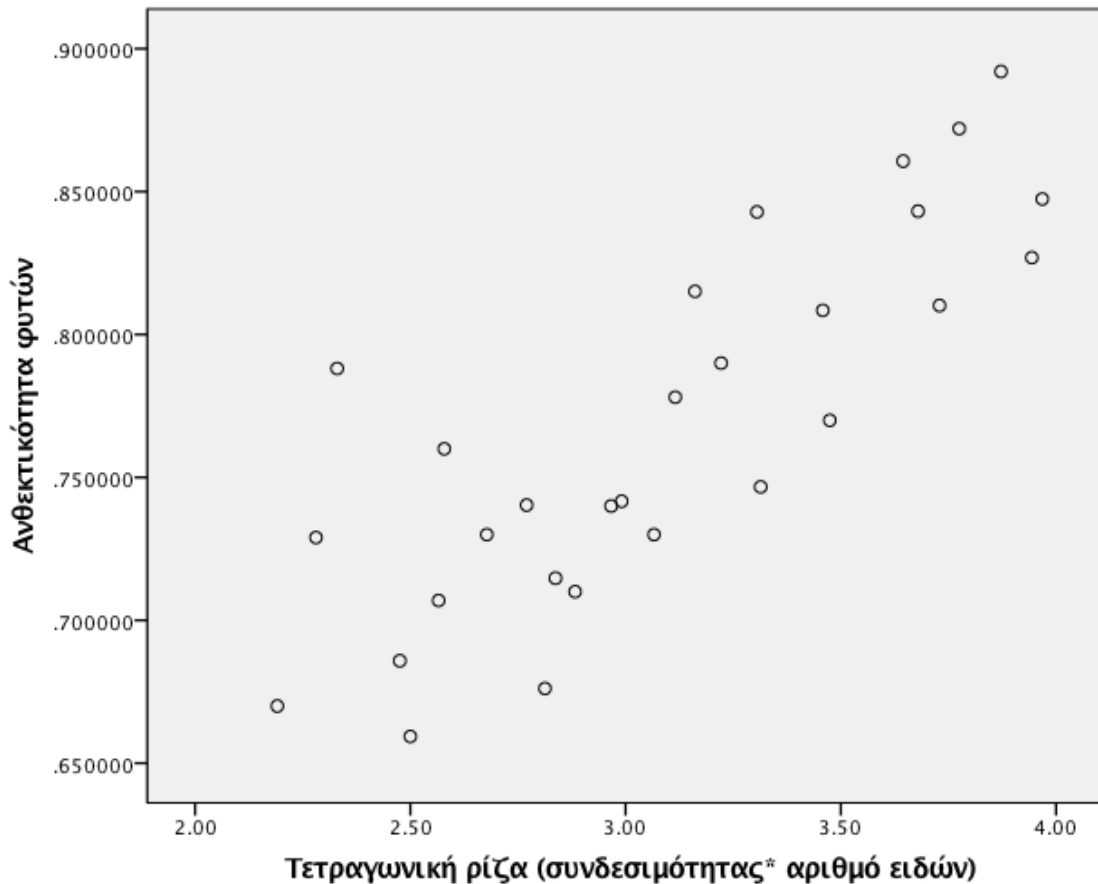
Με βάση το κριτήριο του May για τη σταθερότητα των τυχαίων δικτύων, σύμφωνα με το οποίο θα πρέπει να ισχύει $(C \cdot n)^{1/2} < 1/a$, φαίνεται ότι όλα τα δίκτυα τοποθετούνται κάτω από μια υπερβολή (διάγραμμα 2). Δηλαδή η σταθερότητα των δικτύων αυτών εξαρτάται και από την connectance και από το πλήθος των ειδών με μια σχεδόν αντιστρόφως ανάλογη σχέση μεταξύ τους. Όσο αυξάνει το μέγεθος του δικτύου θα πρέπει να μειώνεται η συνδεσιμότητά του έτσι ώστε αυτό να παραμένει σταθερό.



Διάγραμμα 2 -Συνδεσιμότητα συναρτήσεως του πλήθους των ειδών για 29 περιοχές του κόσμου, με κόκκινο είναι τα νησιά της Ελλάδος, με μπλε τα υπόλοιπα νησιά στον κόσμο και τα άχρωμα από ηπειρωτικές περιοχές.

Για τη σταθερότητα των δικτύων απαιτείται το σημείο να βρίσκεται κάτω από την υπερβολή που φαίνεται στο διάγραμμα 2.

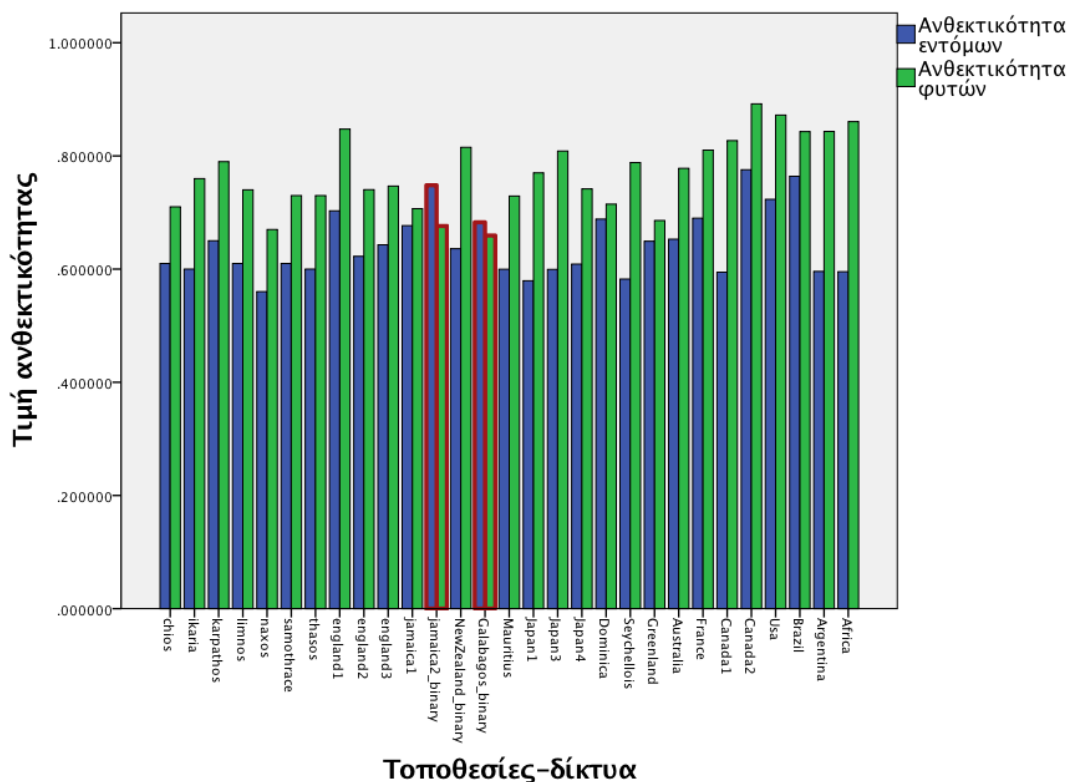
Με βάση το παραπάνω διάγραμμα ελέγξαμε την ανθεκτικότητα εντόμων και φυτών σε σχέση με το γινόμενο συνδεσιμότητα*πλήθος ειδών. Ο έλεγχος έδειξε ότι δεν υπάρχει στατιστικά σημαντική σχέση με την ανθεκτικότητα των εντόμων αλλά η ανθεκτικότητα των φυτών για όλα τα δίκτυα σε σχέση με την $(C*n)^{1/2}$ έδωσε καθαρά θετική γραμμική εξάρτηση (διάγραμμα 3).



Διάγραμμα 3- Ανθεκτικότητα φυτών συναρτήσει της τετραγωνικής ρίζας του γινομένου της συνδεσιμότητας με το συνολικό αριθμό των ειδών στα 29 δίκτυα του κόσμου.

Η παραπάνω συσχέτιση είναι σημαντική (Pearson's $r=0.82$, $p<0.01$)

Στο διάγραμμα 4 φαίνεται ότι ανθεκτικότητα των φυτών είναι μεγαλύτερη από την ανθεκτικότητα των εντόμων με εξαίρεση 2 δικτύων. Στα περισσότερα από τα δίκτυα που εξετάσαμε τα έντομα ήταν πολύ περισσότερα από τα φυτά. Τα 2 όμως δίκτυα στα οποία η ανθεκτικότητα των εντόμων ήταν μικρότερη από αυτή των φυτών, τα φυτά ήταν περισσότερα.



Διάγραμμα 4 - Ανθεκτικότητα δικτύων για τα έντομα (μπλε) και τα φυτά (πράσινα) σε όλα τα μέρη του κόσμου . Με κόκκινο περίγραμμα είναι τα δίκτυα στα οποία παρατηρήθηκε ότι η ανθεκτικότητα των φυτών ήταν μικρότερη από την αντίστοιχη των εντόμων και ήταν τα μοναδικά δίκτυα στα οποία ο αριθμός των φυτών ήταν μεγαλύτερος από αυτόν των εντόμων

Η σύγκριση της ανθεκτικότητας των εντόμων από τους δείκτες σταθερότητας των May και Allesina έδωσαν τα αποτελέσματα που παρατίθενται στον πίνακα 3.

Πίνακας 3- Εξάρτηση της ανθεκτικότητας των εντόμων από τους δείκτες May και Allesina

	Pearson (δείκτης, p value, N)	Spearman
May index with a(mean of interactions) for symmetric matrix	.749 .053 7	.842* .017 7
May index with s (standard deviation) for symmetric matrix	.782* .038 7	.842* .017 7
May index with a(mean of interactions) for non symmetric matrix	.751 .052 7	.842* .017 7
May index with s (standard deviation) for non symmetric matrix	.357 .431 7	.730 .063 7
Allesina_Index	.865* .012 7	.954** .001 7
Allesina Index with s of the symmetric matrix	.857* .014 7	.898** .006 7
Allesina index with s of the non symmetric matrix	.452 .308 7	.823* .023 7

Από τα δεδομένα του πίνακα παρατηρούμε ότι υπάρχει:

1. Σημαντική θετική συσχέτιση μεταξύ της ανθεκτικότητας του δικτύου και του δείκτη May που έχει υπολογιστεί για το συμμετρικό πίνακα με την τυπική απόκλιση στη θέση της μέσης αλληλεπίδρασης των εντόμων.
2. Εξάρτηση της ανθεκτικότητας από τους 2 δείκτες Allesina. Ο πρώτος δείκτης που είναι ίδιος και για τα 2 δίκτυα μας από την επικάλυψη των εντόμων και ο δεύτερος που περιέχει την τυπική απόκλιση μόνο για το συμμετρικό δίκτυο που προέκυψε.
3. Οι ισχυρές θετικές συσχετίσεις παρατηρούνται με βάση τον συντελεστή συνδιάταξης του Spearman.

Αναλυτικά δεδομένα για τις παραπάνω συσχετίσεις παρατίθενται στο παράρτημα 4 όπου φαίνεται ότι οι εξαρτήσεις είναι στις περισσότερες περιπτώσεις γραμμικές εκτός από την Νάξο που φαίνεται ότι δεν υπακούει στο γραμμικό πρότυπο.

Η Νάξος έχει τη χαμηλότερη ανθεκτικότητα εντόμων από όλα τα νησιά που μελετήθηκαν. Αυτό μπορεί να οφείλεται στο γεγονός ότι η κατανομή των βαθμών των ειδών της Νάξου δεν ακολουθεί την truncated power law κατανομή όπως τα υπόλοιπα νησιά, αλλά την ολοκληρωμένη power law. Αυτό πιθανόν έχει σαν αποτέλεσμα την χαμηλότερη τιμή της ευρωστίας και για τα 2 σύνολα (έντομα-φυτά). Επίσης η Νάξος είναι το νησί που έχει το μεγαλύτερο αριθμό υποσυνόλων (compartments) και την μεγαλύτερη διακύμανση αυτών (compartment diversity), έχει την μικρότερη nestedness, τον μικρότερο cluster coefficient και την μεγαλύτερη modularity. Αν αφαιρέσουμε το Νάξο από τα δεδομένα μας τότε παίρνουμε πολύ ισχυρές θετικές συσχετίσεις για όλους τους δείκτες ευστάθειας (εκτός από τον δείκτη May για τον μη συμμετρικό πίνακα που περιέχει την τυπική απόκλιση και τον δείκτη Allesina με την τυπική απόκλιση).

Τέλος ο δείκτης που χρησιμοποιήσαμε για τις έμμεσες αλληλεπιδράσεις των φυτών (G score) είναι σταθμισμένος και τον υπολογίσαμε για τα 7 δίκτυα – νησιά.

Τα αποτελέσματα έδειξαν γραμμική εξάρτηση (Pearson's $r=0.804^*$, $p=0.029$, $N=7$) μεταξύ του G score και της ανθεκτικότητας των φυτών (Διάγραμμα 5).

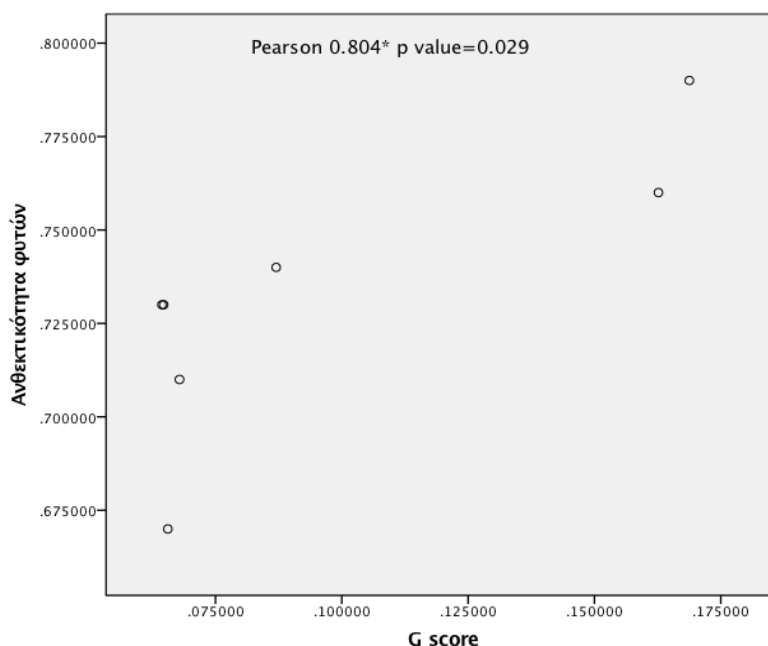
Όταν δύο φυτά έχουν κοινό μόνο έναν από τους 2 επικονιαστές αυτό αυξάνει την robustness τους. Η robustness LL μετράει την επιφάνεια κάτω από την καμπύλη των δευτερευουσών εξαφανίσεων για τα έντομα. Δηλαδή μετρά τη σταθερότητα των φυτών όταν αρχίσουν να εξαφανίζονται οι επικονιαστές.

Αν έχουμε τον παρακάτω πίνακα:

	E1	E2
Φ1	1	1
Φ2	0	1

Αυτό δηλώνει ότι τα φυτά Φ1 και Φ2 έχουν κοινό επικονιαστή τον E2 αλλά όχι και τον E1, ο οποίος αλληλεπιδρά μόνο με το Φ1.

Έτσι αν εξαφανιστεί το έντομο που αλληλεπιδρά μόνο με το ένα φυτό, το E1, η εξαφάνισή του θα επηρεάσει μόνο το Φ1 και όχι το Φ2. Όμως το Φ1 έχει κοινό τον επικονιαστή E2 με το φυτό 2, το οποίο έχει μείνει ανεπηρέαστο από την εξαφάνιση του E1, άρα έχει την ίδια αφθονία. Το Φ2 όμως τροφοδοτεί με νέктar τον επικονιαστή E2 με συνέπεια την ανθεκτικότητα του εντόμου και εν συνεχεία ο E2 επικονιάζει το Φ1 και βοηθά στην διατήρηση της αφθονίας του. Έτσι η εξαφάνιση του E1 δεν θα έχει με τον τρόπο αυτό τόσο καταστροφικό αποτέλεσμα στην αφθονία του Φ1 λόγω του κοινού επικονιαστή E2 με το Φ2 βοηθώντας έτσι την αύξηση της ανθεκτικότητάς του.



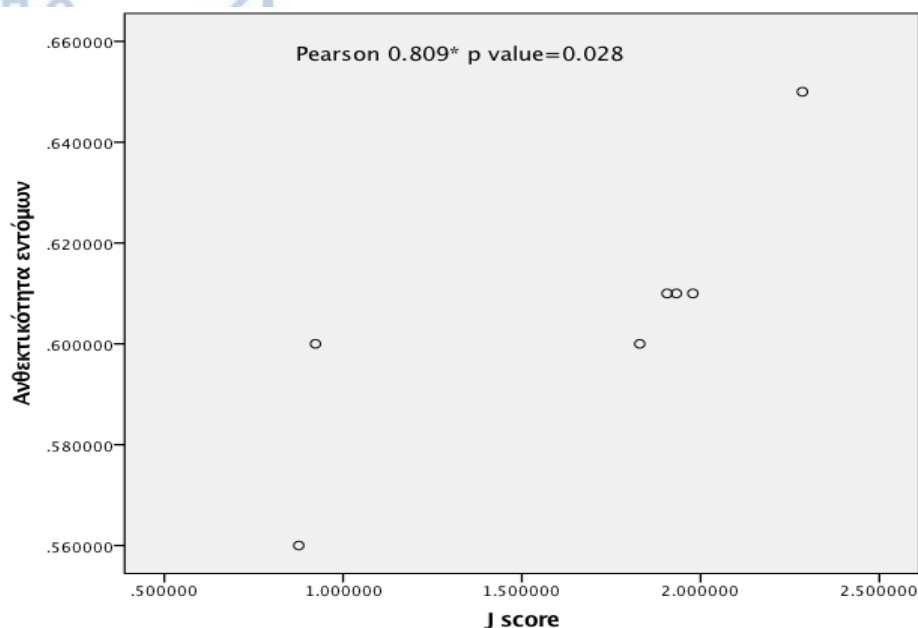
Διάγραμμα 5– Θετική εξάρτηση της ανθεκτικότητας των φυτών από το πλήθος των έμμεσων αλληλεπιδράσεων

Τα αποτελέσματα έδειξαν στατιστικά σημαντική σχέση μεταξύ του δείκτη J score και της robustness HL (Pearson's $r=0.809^*$, $p=0.028$, $N=7$). Δηλαδή η ανθεκτικότητα των εντόμων αυξάνεται όταν ο πίνακας αλληλεπιδράσεων περιέχει πολλά φυτά που έχουν κοινή συμπεριφορά ως προς τους επικονιαστές, δηλαδή κοινή επικονίαση ή κοινή αποφυγή.

Στον παρακάτω πίνακα

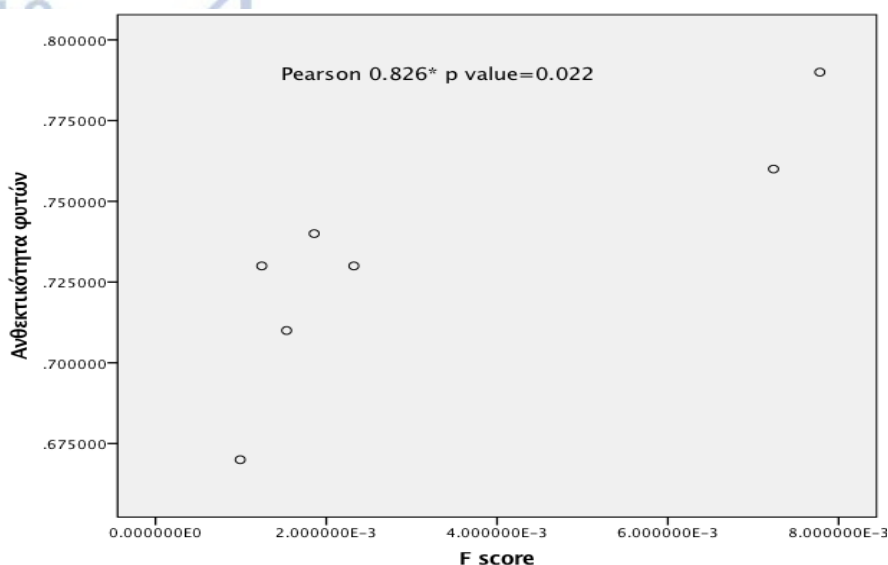
	E1	E2
Φ1	1	0
Φ2	1	0

αν εξαφανιστεί το φυτό Φ1 τότε θα επηρεαστεί μόνο το έντομο E1, το οποίο όμως τρέφεται και από το φυτό Φ2 το οποίο έχει μείνει ανεπηρέαστο, άρα έχει την ίδια αφθονία. Τελικά ο επικονιαστής E1 δεν θα επηρεαστεί τόσο λόγω της εξαφάνισης του φυτού Φ1, λόγω της κοινής αλληλεπίδρασης με τα 2 φυτά Φ1, Φ2.



Διάγραμμα 6– Θετική εξάρτηση της ανθεκτικότητας των εντόμων από το πλήθος των ζευγών των φυτών που έχουν κοινή συμπεριφορά

Οι υπολογισμένες τιμές του δείκτη F score αποκάλυψαν θετική γραμμική εξάρτηση από την robustness (Pearson's $r=0.826^*$, $p=0.022$, $N=7$) το οποίο ήταν αναμενόμενο αφού η ταυτόχρονη ύπαρξη των φυτών και των επικονιαστών είναι λογικό να επηρεάζει την ανθεκτικότητα. Το περίεργο είναι ότι φαίνεται να επηρεάζει μόνο την ανθεκτικότητα των φυτών αλλά όχι των εντόμων. (Η Ικαρία και η Νάξος φαίνεται ότι αποκλείουν την γραμμική εξάρτηση)



Διάγραμμα 7 – Θετική εξάρτηση της ανθεκτικότητας των φυτών από το πλήθος των ζευγών των φυτών που επικονιάζονται ταυτόχρονα από 2 έντομα

Η σύγκριση του δείκτη των έμμεσων αλληλεπιδράσεων (G score) με τους άλλους δείκτες του δικτύου έδωσε τα αποτελέσματα που παρατίθενται στον Πίνακα 3.

Πίνακας 3 - Εξαρτήσεις των έμμεσων αλληλεπιδράσεων από άλλους δείκτες

	Mean Gscore
Δείκτες δικτύων	Pearson Correlationsδευκτης-p value- N(βαθμοί ελευθερίας)
Connectance	.859* .013 7
Weighted NODF	.810* .027 7
Mean number of shared partners HL	.782*

	.038
	7
Mean number of shared partners LL	.936**
	.002
	7
Niche overlap LL	.822*
	.023
	7
Togetherness LL	.903**
	.005
	7
C score LL	-.998**
	.000
	7
V ratio HL	.764*
	.045
	7
Robustness LL	.804*
	.029
	7
Mean F score	.982**
	.000
	7

Η ανθεκτικότητα ενός δικτύου μπορεί να μελετηθεί με διάφορους τρόπους: δυναμικά συστήματα (stability), ποσοστό ειδών (persistence), χρόνος επιστροφής στην ισορροπία μετά από διαταραχή (resilience) και συμπεριφορά ειδών στην εξαφάνιση των πρώτων γειτόνων τους (robustness).

Ο βαθμός των ειδών στα δίκτυα μας (όπως και στα περισσότερα πραγματικά δίκτυα επικοινωνιών) ακολουθεί την truncated power law κατανομή, δηλαδή τα περισσότερα είδη είναι εξειδικευμένα (έχουν μικρό βαθμό αλληλεπίδρασης) ενώ λίγα είναι αυτά που έχουν μεγάλο αριθμό αλληλεπιδράσεων. Από την μελέτη μας φάνηκε ότι η κατανομή αυτή είναι βασικής σημασίας γιατί η Νάξος που δεν ακολουθεί την συγκεκριμένη κατανομή και δεν είναι κομμένη στην αρχή της (power law) μας έδωσε την μικρότερη robustness από όλα τα δίκτυα και η αφαίρεση της από το σύνολο των δικτύων είχε ως αποτέλεσμα την ισχυρή γραμμική εξάρτηση της ανθεκτικότητας από τους δείκτες May – Allesina. Η συγκεκριμένη βέβαια πρόταση απαιτεί περαιτέρω μελέτη σε περισσότερα δίκτυα.

Ο αριθμός των εντόμων σχεδόν σε όλα τα δίκτυα (στα 27 από τα 29) είναι πολύ μεγαλύτερος από αυτόν των φυτών. Το γεγονός αυτό αυξάνει την ποικιλομορφία των εντόμων και μπορεί να αυξήσει την αναπαραγωγή των φυτών μέχρι και 50% [7] αυξάνοντας έτσι την αφθονία και τη σταθερότητά τους. Όσο μεγαλώνει η διαφορά του μεγέθους των πληθυσμών τόσο μεγαλώνει και η εξειδίκευση των φυτών [46]. Η στατιστικά σημαντική αρνητική εξάρτηση που βγήκε από τη μελέτη της διαφοράς των πληθυσμών με την ευρωστία των εντόμων και η θετική εξάρτηση από την ευρωστία των φυτών μας οδηγεί στο συμπέρασμα ότι όσο περισσότερα είναι τα έντομα από τα φυτά τόσο αυξάνεται η ανθεκτικότητα των φυτών αφού έχουν περισσότερες εναλλακτικές λύσεις όταν αρχίζουν να εξαφανίζονται τα έντομα, ενώ οι επικοινωνιστές είναι πιο ευάλωτοι και ως πολυπληθέστεροι εξαρτώνται σε μεγαλύτερο βαθμό από την εξαφάνιση των φυτών. Εξαιρέση αποτελούν το ένα δίκτυο της Τζαμάικα και των Galapagos στα οποία το πλήθος των φυτών είναι μεγαλύτερο και αυτό έχει ως συνέπεια την μεγαλύτερη ανθεκτικότητα των εντόμων.

Σύμφωνα με τον May όσο αυξάνει το πλήθος των ειδών σε ένα δίκτυο θα πρέπει να μειώνεται η συνδεσιμότητά τους έτσι ώστε αυτό να παραμένει σταθερό. Δηλαδή η επικάλυψη των εντόμων (overlap) μέσω της κοινής τους επικοινωνίας στα ίδια είδη φυτών θα πρέπει να είναι περιορισμένη. Άρα θα υπάρχει κάποιο σημείο επικάλυψης πέρα από το οποίο το δίκτυο των εντόμων θα γίνει ασταθές και θα είναι ενδιαφέρον να μελετηθεί μελλοντικά.

Στα δίκτυα επικοινωνίας έχει αποδειχθεί ότι η nestedness επηρεάζει τη σταθερότητα αφού είναι πιο ασφαλές για τους ειδικούς να αλληλεπιδρούν με τους πιο γενικούς που είναι πιο αξιόπιστοι συνεργάτες (μικρότερη διακύμανση πληθυσμών) [7]. Επηρεάζεται από την κατανομή βαθμών [29], αυξάνει την αφθονία [37,7,42], ελαχιστοποιεί τον ανταγωνισμό, αυξάνει την βιοποικιλότητα [47,46] και την robustness [42]. Τα αποτελέσματά μας δεν συμφωνούν με κάποιους ερευνητές που θεωρούν ότι η ποσοτική nestedness είναι μια δευτερεύουσα συμμεταβλητή [47,32], αλλά δείχνουν ότι η weighted nestedness αυξάνει την ανθεκτικότητα στις εξαφανίσεις ειδών αλλά και στην απώλεια του φυσικού περιβάλλοντος. Έτσι οι επικοινωνιαστές μπορούν να συνεχίσουν κάτω από τις πιο σκληρές συνθήκες που δημιουργεί η κλιματική αλλαγή και η ανθρώπινη παρέμβαση στον φυσικό πλούτο.

Η modularity που υπάρχει στα δίκτυα, πιθανόν λόγω του γεγονότος ότι τα φυτά λόγω των χαρακτηριστικών τους τείνουν να προσελκύουν συγκεκριμένους επικοινωνιαστές, θεωρείται ότι μπορεί να περιορίσει τις ταλαντώσεις του δικτύου από μια διαταραχή και έτσι να το σταθεροποιήσει γρηγορότερα [41]. Όμως η δυαδική modularity έδωσε αρνητική γραμμική εξάρτηση με την ανθεκτικότητα κάτι που συμφωνεί με την θεώρηση ότι η modularity μειώνει το ποσοστό των ειδών (persistence) [47,40].

Ο τρόπος που συνδέονται τα είδη μεταξύ τους είναι σίγουρα ο καθοριστικός παράγοντας όταν το μέγεθος παραμένει σταθερό. Καταρχήν η ύπαρξη πολλών ξένων υποσυνόλων (compartments) στα δίκτυα έδειξε ότι καθιστά ευκολότερη την απώλεια ειδών (αρνητική γραμμική εξάρτηση robustness HL και LL από το number of compartments). Έπειτα η θετική εξάρτηση της robustness (και των 2 συνόλων) από τον weighted cluster coefficient μας οδηγεί στο συμπέρασμα ότι η ύπαρξη κλικών με 6 κόμβους και 5 ισχυρές συνδέσεις μεταξύ τους αυξάνει τη σταθερότητα. Επίσης η υψηλή συνδεσιμότητα αυξάνει τη σταθερότητα [40] (θετική γραμμική εξάρτηση) με την προϋπόθεση ότι η αύξηση της συνοδεύεται και από μείωση του πλήθους των ειδών (διάγραμμα 3).

Η ύπαρξη σχέσεων μεταξύ των εντόμων που ελέγχθηκε μέσω του V ratio (aggregation) δείχνει να αυξάνει την ανθεκτικότητά τους. Για όλα τα δίκτυα μας $V\ ratio > 1$ και στα περισσότερα πολύ μεγαλύτερο από το 1 κάτι που σύμφωνα με τους δημιουργούς του δείκτη [49] αυξάνει την aggregation. Επίσης ο μέσος αριθμός των αλληλεπιδράσεων των ειδών (δηλαδή άθροισμα των δυαδικών συνδέσεων προς το άθροισμα όλων των ειδών) έδειξε ότι αυξάνει σημαντικά την ανθεκτικότητα και των 2 συνόλων (ισχυρή γραμμική εξάρτηση links per species και robustness).

Παλαιότερες μελέτες [38,42] έδειξαν ότι η nestedness και η connectance μπορεί να αυξηθούν μέσω της αυξημένης επικάλυψης των εντόμων, η οποία μπορεί να μειώσει τον ανταγωνισμό και έτσι τα είδη να αποκτήσουν μεγαλύτερη ανθεκτικότητα στις αλλαγές. Για κάποιους η ισχύς των έμμεσων αλληλεπιδράσεων είναι πιο σημαντική από την ισχύ των άμεσων [30,24] και επηρεάζουν θετικά την persistence [21].

Επίσης οι απώλειες ειδών σε ένα σύνολο μπορεί να οδηγήσουν σε έμμεσες πρόσθετες απώλειες των ειδών στο ίδιο τροφικό επίπεδο, δηλαδή οριζόντιες

εξαφανίσεις. Δηλαδή τα είδη εξαρτώνται άμεσα από τους συνεργάτες τους (mutualistic partners) κάτι που εκτιμάται εύκολα από τους πίνακες αλληλεπίδρασης, αλλά εξαρτώνται και από τα είδη του ίδιου επιπέδου μέσω των έμμεσων αλληλεπιδράσεων, κάτι που μπορεί να εκτιμηθεί από το G -score της εργασίας μας. Το G score έδωσε στατιστικά σημαντική θετική γραμμική εξάρτηση με την ανθεκτικότητα.

Η έρευνά μας έδειξε ότι τα δίκτυα είναι πιο ανθεκτικά στην απώλεια επικοινωνιών (δηλαδή είχαμε μεγαλύτερη robustness LL) επειδή τα φυτά που είναι κεντρικής σημασίας για την οργάνωση του δικτύου (δηλαδή έχουν μεγάλη προσφορά στην nestedness) μπορεί να έχουν εναλλακτικές στρατηγικές για να αντιμετωπίσουν τον περιορισμό της γύρης. Έτσι δίνοντας σημασία στην οργάνωση του δικτύου ως καθοριστικό παράγοντα της ευρωστίας μπορούμε να έχουμε μια καλή προσέγγιση για την εκτίμηση της ευστάθειας του δικτύου σε απώλεια ειδών.

Μια ακόμα πρόκληση για το μέλλον είναι να συνδυαστεί η τοπική σταθερότητα με την persistence και resilience έτσι ώστε να αναλυθεί η συνολική ευρωστία των mutualistic οικολογικών δικτύων.

Δείκτες Δικτύων

web asymmetry

Δείχνει την ασυμμετρία του δικτύου, δηλαδή την διαφορετική τιμή του πλήθους των εντόμων και των φυτών.

Υπολογίζεται ως το κλάσμα (αριθμός στηλών – αριθμός γραμμών)/ άθροισμα των διαστάσεων του δικτύου. Παίρνει τιμές στο $[-1,1]$. Θετικές τιμές του δείκτη δείχνουν περισσότερα έντομα από τα φυτά, ενώ αρνητικές το αντίθετο.

Ο δείκτης κατασκευάστηκε από τους Nico Bluthgen et al. (2007) για να προβλεφθούν οι διαφορές στην εξειδίκευση μεταξύ εντόμων και φυτών. Στα δίκτυα όπου τα έντομα είναι πολύ περισσότερα από τα φυτά η εργασία τους έδειξε ότι τα έντομα παρουσίασαν μικρότερο βαθμό εξειδίκευσης από τα φυτά και αντίστροφα (ο υπολογισμός της εξειδίκευσης έγινε με τον δείκτη d')

Nestedness

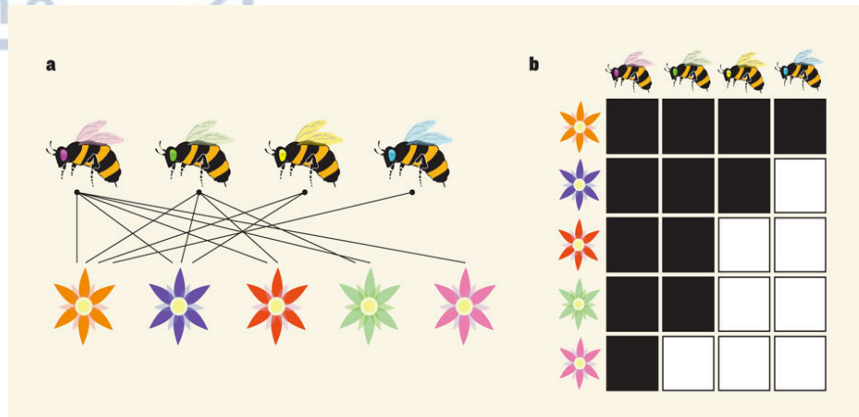
Είναι ένα μέτρο τάξης των οικολογικών συστημάτων που αναφέρεται στη διάταξη των ειδών σε σχέση με την έκταση και άλλους παράγοντες. Όσο μεγαλύτερη είναι τόσο πιο οργανωμένο είναι το δίκτυο.

Από άποψη τοπολογικού ή δομικού χαρακτηριστικού εξηγείται σε ποιοτικά ή δυαδικά δίκτυα ως εξής: σε ένα nested δυαδικό δίκτυο οι αλληλεπιδράσεις οργανώνονται έτσι ώστε οι εξειδικευμένοι (π.χ. οι επικονιαστές που επισκέπτονται λίγα και συγκεκριμένα φυτά) αλληλεπιδρούν με υποσύνολα των ειδών με τα οποία αλληλεπιδρούν οι γενικοί (οι επικονιαστές που επισκέπτονται μεγάλο αριθμό φυτών). Σε ένα nested ποσοτικό δίκτυο οι αλληλεπιδράσεις οργανώνονται έτσι ώστε οι εξειδικευμένοι να αλληλεπιδρούν με είδη ασθενέστερα από αυτά με τα οποία οι γενικοί επισκέπτονται.

Η δυαδική nestedness μετρά την απόκλιση του πίνακα των αλληλεπιδράσεων από έναν τέλεια nested πίνακα.

Ταυτίζεται επίσης με την θερμοκρασία του πίνακα.

Παίρνει τιμές από 0 (κρύο – υψηλή nestedness) έως 100 (ζέστη – χάος). Μελέτες έχουν δείξει ότι κατά μέσο όρο στα εμπειρικά δίκτυα η τιμή της είναι 10,86 [42].



(Allesina, 2012)

Η μέγιστη nestedness ($T=0$) προκύπτει όταν καθώς ταξινομούμε γραμμές και στήλες με φθίνουσα σειρά συνδέσεων και οι ακμές κάθε γραμμής και στήλης είναι υποσύνολο (όχι απαραίτητα γνήσιο) της προηγούμενης. Σε ένα τέλειο nestedness πίνακα οι τιμές κάθε γραμμής του είναι γνήσιο υποσύνολο των τιμών της προηγούμενης γραμμής. Το ίδιο ισχύει και με τις στήλες.

Η nestedness είναι ένα χαρακτηριστικό που έχει διάφορα γνωρίσματα όπως η ασύμμετρη κατανομή του αριθμού των αλληλεπιδρώντων ειδών ανά είδος, με πολλά εξειδικευμένα είδη και λίγα γενικά. Επίσης συνεπάγεται ασύμμετρη εξειδίκευση, έτσι ώστε οι εξειδικευμένοι να αλληλεπιδρούν με τους γενικούς. Τελικά το γενικό είδος σε ένα nested μοτίβο δημιουργεί έναν ενιαίο ισχυρά συνδεδεμένο πυρήνα καθιστώντας τα δίκτυα πολύ συνεκτικά.

Υπάρχουν 3 υποθέσεις για την εξήγηση της βιολογίας πίσω από αυτήν την οργανωμένη δομή.

1η : οι διαφορές στην αφθονία οδηγούν στη διαφορά την αλληλεπιδράσεων. Αυτά που είναι σε αφθονία αλληλεπιδρούν πιο συχνά και με περισσότερα είδη από ότι τα σπάνια είδη τα οποία αλληλεπιδρούν με αυτά που βρίσκονται σε αφθονία και όχι τα σπάνια.

2η: Η nestedness επηρεάζει την συνύπαρξη των ειδών και τη σταθερότητα, αφού είναι πιο ασφαλές για τα εξειδικευμένα είδη να αλληλεπιδρούν με τα πιο γενικά αφού αυτά έχουν λιγότερες διακυμάνσεις του πληθυσμού τους και έτσι είναι πιο αξιόπιστοι συνεργάτες.

3η: Η nested αρχιτεκτονική μπορεί να διαμορφωθεί από την συνεξελικτική δυναμική των ειδών που αλληλεπιδρούν. Τα συγγενικά είδη τείνουν να έχουν παρόμοιους συνεργάτες, άρα η εξελικτική ιστορία έχει ένα αντίκτυπο στη δομή των mutualistic δικτύων. [50]

Οι Suweis et al. αποδεικνύουν ότι η αφθονία της συνολικής κοινότητας σχετίζεται θετικά με την nestedness, άρα οποιαδήποτε διαδικασία μεγιστοποίησης της αφθονίας των ειδών μέσω των αλλαγών στις αλληλεπιδράσεις θα οδηγήσει σε nested δίκτυο. Η

σχέση μεταξύ nestedness και αφθονίας συνδέεται με τη βιομάζα που είναι βασική παράμετρος για τη μελέτη της βιοποικιλότητας και της λειτουργίας του οικοσυστήματος [7],[37].

Τέλος τα φυτά με μικρή διασπορά και ελαφρώς εξαρτώμενα από τους επικονιαστές είναι αυτά που συνεισφέρουν περισσότερο στην nestedness, ενώ αυτά που έχουν μεγαλύτερη ευαισθησία στην εξαφάνιση επικονιαστών έδειξαν την μικρότερη συνεισφορά [21].

Εκτός από τη δυαδική υπάρχει και η ποσοτική (weighted) nestedness η οποία λαμβάνει υπόψη τα βάρη, είναι κανονικοποιημένη και παίρνει τιμές από 0 ως 1 με την τιμή 0 να σημαίνει χάος και το 1 να δηλώνει τέλεια οργάνωση.

Η ποσοτική nestedness θεωρείται από κάποιους δευτερεύουσας σημασίας. Συγκεκριμένα θεωρούν ότι ο βαθμός των ειδών μπορεί να προβλέψει καλύτερα την επιβίωση μεμονωμένων ειδών και ότι η ποσοτική nestedness είναι μια δευτερεύουσα συμμεταβλητή. Επίσης η ποσοτική nestedness του 88% των εμπειρικών δικτύων (από τα 40 που μελέτησαν) έδειξε ότι είναι ισοδύναμη με εκείνη των τυχαίων δικτύων [47].

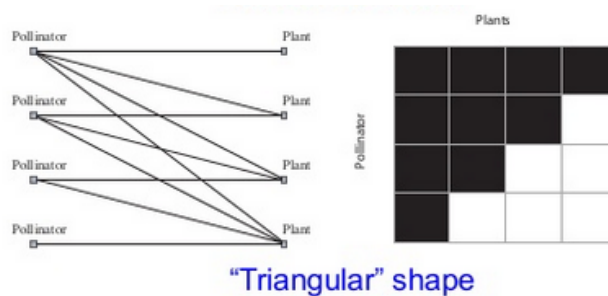
Τα πολύπλοκα οικολογικά δίκτυα είναι δυαδικά nested αλλά με τις ποσοτικές προτιμήσεις δεν είναι, αποδεικνύοντας έτσι περιορισμένη προτίμηση των εντόμων στα αγαπημένα τους φυτά [32].

Αν οι προτιμήσεις είναι και ποσοτικά nested τότε τα πιο γενικά φυτά θα προτιμούνταν από όλα τα έντομα και συγκεκριμένα πιο έντονα από τους γενικούς επικονιαστές και λίγο λιγότερο από τους ειδικούς. Όμως με τον τρόπο αυτό τα ειδικά φυτά θα είναι παραμελημένα.

Επίσης έχει παρατηρηθεί [32] ότι οι πίνακες που είναι μη nested στη δυαδική τους μορφή μπορούν να γίνουν σημαντικά nested όταν έχουμε επικάλυψη αν λάβουμε υπόψη την ισχύ των αλληλεπιδράσεων. Δηλαδή η ποσοτική δομή του δικτύου μπορεί να κυριαρχήσει στο βασικό δυαδικό πρότυπο.

Weighted NODF (Nestedness on overlap and decreasing fills)

Ο δείκτης NODF προτάθηκε αρχικά από τους Almeida – Neto et al. (2008) και είναι ένας ποσοτικός δείκτης της nestedness στον οποίο οι υψηλές τιμές δείχνουν οργάνωση.



$$NODF = \frac{\sum_{i < j: i, j \in P} T_{ij}^P + \sum_{i < j: i, j \in A} T_{ij}^A}{\left[\frac{P(P-1)}{2} \right] + \left[\frac{A(A-1)}{2} \right]}, \quad \begin{aligned} T_{ij}^X &= 0 \text{ if } k_i^X = k_j^X \\ T_{ij}^X &= \frac{o_{ij}^X}{\min(k_i^X, k_j^X)} \end{aligned}$$

Οι ίδιοι συγγραφείς το 2011 προτείνουν ένα νέο δείκτη για την nestedness που ενσωματώνει τις πληροφορίες που προέρχονται από την ισχύ των αλληλεπιδράσεων. Βασίζεται στην επικάλυψη και την μείωση των ποσοστών πλήρωσης. Στόχος να ποσοτικοποιήσει αν τα πιο σπάνια είδη βρίσκονται σε υποσύνολα στα οποία εμφανίζονται τα πιο κοινά είδη. Βρίσκει το ποσοστό των αλληλεπιδράσεων στις δεξιές στήλες και των ειδών των κατώτερων γραμμών που επικαλύπτονται αντίστοιχα με αυτά στις αριστερές στήλες και τις επάνω γραμμές που έχουν υψηλότερα μερικά αθροίσματα. Ένα ελκυστικό χαρακτηριστικό είναι ότι αποσυνθέτει τη συνολική nestedness σε ένα άθροισμα που περιγράφεται από τις γραμμές και τις στήλες.

Είναι κανονικοποιημένος από το 0 ως το 100 με τιμές κοντά στο 0 να δείχνουν μη nested και στο 100 τέλεια nested δίκτυο.

Σε έναν πίνακα με n στήλες και m γραμμές έστω F ο αριθμός των μη μηδενικών κελιών για οποιαδήποτε στήλη C_i και οποιαδήποτε γραμμή r_j . Πρώτα υπολογίζεται η μέση nestedness για όλα τα ζεύγη των στηλών

$$WNODFc = 100 \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{k_{ij}}{N_j}$$

όπου K_{ij} είναι ο αριθμός των κελιών που έχουν χαμηλότερη τιμή στη στήλη C_j και N_j είναι ο συνολικός αριθμός των μη κενών κελιών στην C_j .

Με τον ίδιο τρόπο υπολογίζεται η μέση nestedness για όλα τα ζεύγη των γραμμών $WNODFr$ και τέλος βρίσκεται η μέση τιμή για τα $n(n-1)/2$ ζεύγη στηλών όπως και για τα $m(m-1)/2$ ζεύγη γραμμών. Τελικά η $WNODF$ είναι

$$WNODF = \frac{2(WNODFc + WNODFr)}{m(m-1) + n(n-1)}$$

Connectance

Είναι το ποσοστό των συνδέσεων σε σχέση με όλες τις πιθανές συνδέσεις. Δηλαδή διαιρείται το άθροισμα των υπαρχόντων συνδέσεων με τον αριθμό όλων των πιθανών συνδέσεων (δηλαδή τον αριθμό των κελιών του πίνακα) που στα διμερή δίκτυα είναι το γινόμενο του μεγέθους των 2 συνόλων (έντομα * φυτά)

Χρησιμοποιείται συχνά σε αναλύσεις που έχουμε συν-εμφανίσεις.

Weighted connectance

Είναι η πυκνότητα των συνδέσεων διαιρούμενη με τον αριθμό των ειδών στο δίκτυο.

Υπολογίζεται ως το linkage density διαιρεμένο με τον αριθμό των ειδών στο δίκτυο. Το linkage density είναι ο σταθμισμένος ποσοτικός δείκτης που δηλώνει την ποικιλομορφία των μερικών αθροισμάτων των αλληλεπιδράσεων ανά είδος. Υπολογίζεται ως ο μέσος όρος της vulnerability και της generality.

Αν ο αριθμητικός μέσος των συνδέσεων είναι

$$G_q = \frac{1}{J} \sum_{j=1}^J 2^{H_j}$$

τότε η generality είναι ο σταθμισμένος μέσος (έτσι υπολογίζεται αυτόματα από το πακέτο bipartite της R).

$$G_{qw} = \sum_{j=1}^J \frac{A_j}{m} 2^{H_j}$$

$$H_j = - \sum_{i=1}^I \left(\frac{a_{ij}}{A_j} \cdot \ln \frac{a_{ij}}{A_j} \right)$$

όπου H_j είναι η ποικιλομορφία Shannon των αλληλεπιδράσεων των εντόμων

Η vulnerability είναι ο σταθμισμένος μέσος των αλληλεπιδράσεων των εντόμων ανά φυτό.

Και υπολογίζεται από τους παραπάνω τύπους αν στη θέση του j (αριθμός στήλης) βάλουμε το i (αριθμός γραμμής).

Modularity

Καθώς διασχίζουμε ένα δίκτυο επικοινωνιών παρατηρούμε κάποιους πυκνούς συνδέσμους και αρκετές αραιές περιοχές. Οι πυκνές περιοχές (ως προς τη συνδεσιμότητα) λέγονται modules και οριοθετούνται από τις περιοχές με τη μικρή πυκνότητα. Τα είδη μέσα σε κάθε module είναι πιο στενά συνδεδεμένα από ότι με άλλα είδη από διαφορετικά modules. Τα modules με υψηλά συνδεδεμένα είδη μπορεί να είναι

το κλειδί της συνεξέλιξης, αφού η αναγνώριση τους μπορεί να μας δείξει πως μοιάζουν τα υψηλά συνδεδεμένα γκρουπ και ίσως σε ποια κλίμακα λαμβάνει χώρα η συνεξέλιξη. Αυτό μπορεί να βοηθήσει στη διατήρηση της βιοποικιλότητας μέσω της διατήρησης των βασικών ομάδων που διαδραματίζουν θεμελιώδη ρόλο για το δίκτυο.

Επίσης ο εντοπισμός των modules μας βοηθά στην καλύτερη κατανόηση της διάταξης των οικολογικών κοινοτήτων και τη δυνατότητα να μελετήσουμε περισσότερο τη λειτουργική επικάλυψη ή εξειδίκευση.

Η έκταση στην οποία οι αλληλεπιδράσεις μεταξύ των ειδών είναι οργανωμένες σε modules ορίζεται από την modularity η οποία αντανακλά την ετερογένεια των ενδιαιτημάτων και την ομαδοποίηση των συγγενικών ειδών τα οποία οδηγούν σε μη τυχαία μοτίβα αλληλεπίδρασης και τελικά συμβάλλουν στην πολυπλοκότητα του δικτύου.

Έτσι η modularity (M) είναι ένα μέτρο του βαθμού στον οποίο το δίκτυο οργανώθηκε σε σαφή οριοθετημένα modules, δηλαδή μετράει τον βαθμό στον οποίο τα είδη έχουν περισσότερες συνδέσεις μέσα στα modules τους από ότι θα είχαν αν είχαμε τυχαίες συνδέσεις. Υπολογίζεται από τον τύπο (Newman et al., 2003)

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

όπου,

Nm, ο αριθμός των modules στο δίκτυο

Is, ο αριθμός των συνδέσεων στο smodule

Ks, το άθροισμα των βαθμών των κόμβων στο smodule

(ο αλγόριθμος υπολογισμού της βασίζεται σε αναδιατάξεις του πίνακα μέχρι να επιτευχθεί ο μέγιστος βαθμός και απαιτεί οι κόμβοι μέσα σε κάθε module να έχουν την πλειοψηφία των συνδέσεων τους (90%) εντός του module)

Είναι δηλαδή μια ιδιότητα των δικτύων που δηλώνει τον διαχωρισμό των ειδών σε μικρότερα κομμάτια (modules) που εντός τους έχουμε περισσότερες αλληλεπιδράσεις από ότι με τα άλλα modules.

Αυτή η δομή είναι κοινή στα mutualistic δίκτυα με μια εξήγηση να είναι η ύπαρξη των συνδρόμων επικοινωνίας, όπου τα φυτά τείνουν να προσελκύουν συγκεκριμένους επικοινωνιστές όπως αυτό καθορίζεται από το σύνολο των χαρακτηριστικών τους [24].

Ο Mc Cann (1998) σε μελέτη των τροφικών δικτύων και τα modules έδειξε ότι οι ασθενείς αλληλεπιδράσεις μπορεί γενικά να περιορίσουν τις ταλαντώσεις του πληθυσμού και έτσι να σταθεροποιήσουν τη δυναμική των δικτύων.

Η modularity που παρατηρείται στα mutualistic δίκτυα πιστεύετε ότι μειώνει την persistence [47]. Ωστόσο θεωρείται ότι υπάρχει περιορισμένη επίδραση της modularity στην τοπική σταθερότητα στα εμπειρικά δίκτυα λόγω προηγούμενων μελετών που αναφέρουν τη χαμηλή σημαντικότητά της και οι δικές τους προσομοιώσεις με τυχαία δίκτυα (null models) έδειξαν ότι η τοπική σταθερότητα δεν μεταβάλλεται ακόμα και αν δεν διατηρήσουμε την modularity [47].

Cluster Coefficient

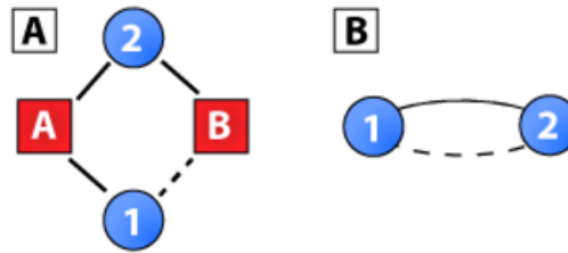
Είναι ένας δείκτης που μετρά τον αριθμό των τριγώνων που σχηματίζονται σε



ένα δίκτυο.

$$\frac{\text{αριθμός τριγώνων που έχουν το } i \text{ ως κορυφή}}{\text{πλήθος συνδετικών τριάδων με κέντρο την κορυφή } i}$$

Η εφαρμογή όμως αυτού του μέτρου στα διμερή είναι παράλογη αφού δεν μπορούν να δημιουργηθούν τρίγωνα λόγω του γεγονότος ότι 2 κόμβοι του ίδιου συνόλου δεν μπορούν να συνδεθούν άμεσα μεταξύ τους. Έτσι υπάρχουν 2 επιλογές: η μετατροπή του διμερούς σε μονομερές ή η εφαρμογή άλλου δείκτη.



Η μετατροπή του διμερούς σε μονομερές με την λογική της σύνδεσης 2 κόμβων του ίδιου συνόλου, αν αυτά έχουν κοινό γείτονα, προκαλεί προβλήματα στον υπολογισμό του δείκτη αυτού, αφού το μονομερές μπορεί να δώσει ακόμα και 350 φορές μεγαλύτερη τιμή από την πραγματική (Wasteman and Faust, 1994).

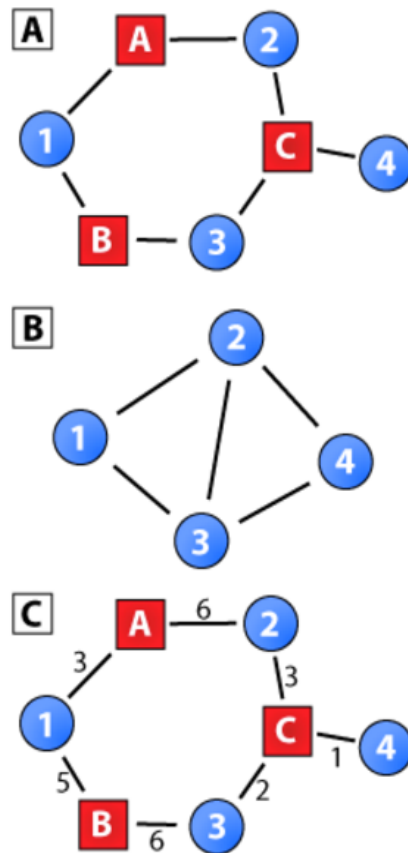
Για τον παραπάνω λόγο οι Opsahl and Panzarasa (2009) πρότειναν τον υπολογισμό των “τετραγώνων” που είναι και ο μικρότερος δυνατός “κύκλος” στα διμερή. Έτσι ο cluster coefficient μπορεί να οριστεί ως

το κλάσμα των κλειστών διαδρομών των 4 προς όλες τις διαδρομές των 4.

$$C^* = \frac{\text{number of closed 4-paths}}{\text{number of 4-paths}}$$

Η λογική είναι ότι όλα τα μονοπάτια των 4 είναι μονοπάτια των 2 στο αντίστοιχο μονομερές. Ωστόσο όχι όλα τα μονοπάτια των 2 στην προβολή του μονομερούς σχηματίζονται από μονοπάτια των 4. Στην πραγματικότητα μπορεί να δημιουργηθούν επειδή πολλαπλοί κόμβοι συνδέονται με τον ίδιο κόμβο. Αυτού του είδους τα μονοπάτια πρέπει να αφαιρεθούν από την καταμέτρηση.

Αυτό φαίνεται και στο σχήμα όπου οι μπλε κόμβοι ανήκουν στο ένα σύνολο (π.χ. Έντομα) και οι κόκκινοι στο άλλο (π.χ. Φυτά)



Στο A έχουμε 5 μονοπάτια των 4 , 3 από τα οποία είναι κλειστά. Η προβολή όμως σε μονομερές μας δίνει το B, το οποίο έχει επιπλέον 2 τρίγωνα κλειστά, τα οποία δημιουργούνται από τους κόμβους 2 , 3 και 4 που όλα συνδέονται με το C στο διμερές. Με τον τρόπο αυτό παρατηρούμε ότι στην ουσία τα κλειστά μονοπάτια των 4 είναι κομμάτια των κλειστών κύκλων μήκους 6 (δηλαδή μια λούπα με 6 συνδέσεις και 5 κόμβους).

Ο δείκτης που προκύπτει αφορά όλο το δίκτυο και παίρνει τιμές από 0 έως 1.

Όταν έχουμε δίκτυο με βάρη τότε στο μονομερές μπορούμε να βάλουμε μία τιμή σε κάθε τριπλέτα. Η τιμή αυτή βασίζεται στα βάρη των 2 αλληλεπιδράσεων και μπορεί να είναι ο αριθμητικός ή γεωμετρικός μέσος, το μέγιστο ή το ελάχιστο. Έτσι ο cluster coefficient ορίζεται ως η συνολική αξία των κλειστών μονοπατιών μήκους 3 προς την συνολική αξία όλων των μονοπατιών μήκους 2. Στην ίδια λογική μπορούμε να επεκτείνουμε τον cluster coefficient και στα διμερή όπου μπορούμε να υπολογίσουμε την αξία των μονοπατιών με τον αριθμητικό μέσο των 4 συνδέσεων που αποτελούν το τετράγωνο.

Number of compartments

Είναι τα ξένα υποσύνολα του δικτύου που δεν συνδέονται (ούτε μέσω εντόμων ούτε μέσω φυτών). Από μαθηματικής άποψης είναι Jordan blocks. (Pimm 1982). Αν υπάρχουν πολλά τέτοια υποσύνολα μπορούμε να υπολογίσουμε την ποικιλομορφία τους ως ένα μέτρο για την ετερογένεια του μεγέθους τους. Το μέτρο αυτό είναι η

Compartment diversity

δηλαδή η ποικιλομορφία Shannon για τα μεγέθη των compartments.

Links per species (ποιοτικός δείκτης)

Ο μέσος αριθμός των αλληλεπιδράσεων των ειδών. Υπολογίζεται από το άθροισμα των συνδέσεων διαιρεμένο με το άθροισμα των ειδών.

Partner diversity

Σε δίκτυο με βάρη δίνει την ποικιλομορφία Shannon του αριθμού των αλληλεπιδράσεων για τα είδη του συνόλου στο οποίο αναφέρεται (HL,LL)

Interaction strength asymmetry

Η εξαρτημένη ασυμμετρία είναι ένα μέτρο εξειδίκευσης και για τα 2 σύνολα, η οποία μπορεί να εξηγηθεί από την ασυμμετρία όλου του δικτύου (στην web asymmetry θετικές τιμές δείχνουν περισσότερα έντομα και αρνητικές περισσότερα φυτά).

Θετικές τιμές δείχνουν μεγαλύτερη εξάρτηση του δικτύου από τα έντομα.

Mean number of shared partners (ΠΟΙΟΤΙΚΟΣ δείκτης)

Είναι ένας δείκτης βασισμένος στην απόσταση 2 ειδών και χωρίζεται σε mean number of shared partners HL (για τα έντομα) και mean number of shared partners LL (για τα φυτά).

Μετρά τον αριθμό των ειδών του άλλου συνόλου που έχουν κοινές αλληλεπιδράσεις πχ για τους επικονιαστές θα υπολογιστεί ο μέσος αριθμός των φυτών που μοιράζονται 2 οποιαδήποτε έντομα (Roberts & Stone, 1990).

Είναι το πιο απλό μέτρο της συνύπαρξης και άρα και της ομοιότητας στις προτιμήσεις (εντόμων ή φυτών αν έχουμε HL ή LL αντίστοιχα).

V ratio (Variance ratio)

Είναι η αναλογία του αριθμού των ειδών με το πλήθος των αλληλεπιδράσεων στα είδη ενός συνόλου. Προτάθηκε από τον Schluter (1984) όπου στο άρθρο του αναφέρει ότι είναι ένα μέτρο της συσχέτισης των ειδών που παρέχεται από την αναλογία της διακύμανσης στο συνολικό αριθμό των ειδών (ή total density των ατόμων) προς το σύνολο των διακυμάνσεων του κάθε είδους ξεχωριστά. Η χρήση αυτής της αναλογίας επιτρέπει ένα τεστ της μηδενικής υπόθεσης ότι τα είδη δεν συνδιακυμαίνονται ανάμεσα στα δείγματα. Το τεστ είναι πιο ισχυρό από Pearson για τη σύγκριση παρατηρούμενης και αναμενόμενης κατανομής των συχνοτήτων των ειδών στα δείγματα. Οι θετικές συσχετίσεις είναι ο κανόνας στη φύση και οι αρνητικές είναι σπάνιες.

Αν θέλουμε να βρούμε αν τα είδη M(του ίδιου συνόλου) συσχετίζονται παίρνουμε τον πίνακα αλληλεπιδράσεων X. Είναι γνωστό ότι η διακύμανση του αθροίσματος τυχαίων μεταβλητών ισούται με το άθροισμα των διακυμάνσεων συν 2 φορές το

$$\text{Var}(T) = \sum_i^M \text{Var}(X_i) + 2 \sum_{i < l}^M \text{Cov}(X_i, X_l),$$

άθροισμα των συνδιακυμάνσεων

όπου X_i είναι η παρουσία του είδους i.

Η μηδενική υπόθεση H_0 είναι ότι το άθροισμα των συνδιακυμάνσεων $=0$ (δηλαδή δεν υπάρχει συσχέτιση).

Ορίζεται

$$\sigma_i^2 = p_i(1 - p_i)$$

όπου n_i το άθροισμα της στήλης i και $p_i = n_i/N$ και

$$s_T^2 = (1/N) \sum_i (T_i - t)^2,$$

όπου t ο μέσος αριθμός των ειδών.

Τότε

$$E(s_T^2 | p_1, \dots, p_M) = \sum \sigma_i^2,$$

και

$$V = s_T^2 / \sum \sigma_i^2$$

Όταν $V > 1$ τότε τα είδη συσχετίζονται θετικά, δηλαδή υπάρχει συσσωμάτωση (aggregation), ενώ όταν $0 < V < 1$ τότε τα είδη δεν σχετίζονται θετικά δηλαδή υπάρχει disaggregation.

Πίνακας 1- Σχέσεις εξάρτησης της ευστάθειας του συνόλου των εντόμων με άλλους δείκτες του δικτύου με τον συντελεστή Pearson

Δείκτες δικτύου	Pearson Correlation για Ανθεκτικότητα εντόμων
web_asymmetry	-.568** p=0.001 N= 29
links_per_species	.784** p=.000 N=29
connectance	.560** p=.002 N=29
weighted_cluster_coefficient_HL	.507** p=.005 N=29
weighted_cluster_coefficient_LL	.864** p=.000 N=29
Partner diversity HL	.567** p=.003 N= 26
Number of compartments	-.445* p=0.016 N=29
Weighted NODF	.437* p= .018 N= 29
Interaction strength asymmetry	-.390* p=.049 N= 26
Weighted connectance	.543** p= .002 N= 29
Number of species HL	-.415* p =.025 N= 29
Mean number of shared partners HL	.825** p= .000 N =26
Mean number of shared partners LL	.737** p =.000 N =26
C score HL	-.571** p = .001 N =29
C score LL	-.651** p = .000 N =29
V ratio HL	.608** p = .001 N =26
from Barber's Binary Modularity	-.814** p=.000 N=28

Πίνακας 2 Σχέσεις εξάρτησης της ανθεκτικότητας των φυτών σε σχέση με άλλους δείκτες του δικτύου με Pearson

	Robustness Low Level (ανθεκτικότητα φυτών)
Δείκτες δικτύου	Pearson Correlation
Ασυμμετρία δικτύου (web asymmetry)	.466* p=0.011 N=29
Αλληλεπιδράσεις ειδών (links_per_species)	.624** p=0.000 N=29
Αριθμός ξένων υποσυνόλων (Number of compartments)	-.520** p=0.004 N=29
Weighted NODF	.524** p=0.004 N=29
Mean number of shared partners HL	.555** p=0.003 N=26
Mean number of shared partners LL	.842** p=0.000 N=26
C score HL	-.418* p=0.024 N=29
C score LL	-.373* p=0.04 N=29
weighted_cluster_coefficient_HL	.756** p=0.000 N=29
Binary Modularity	-.547** p= .003 N= 28



Παράρτημα 3

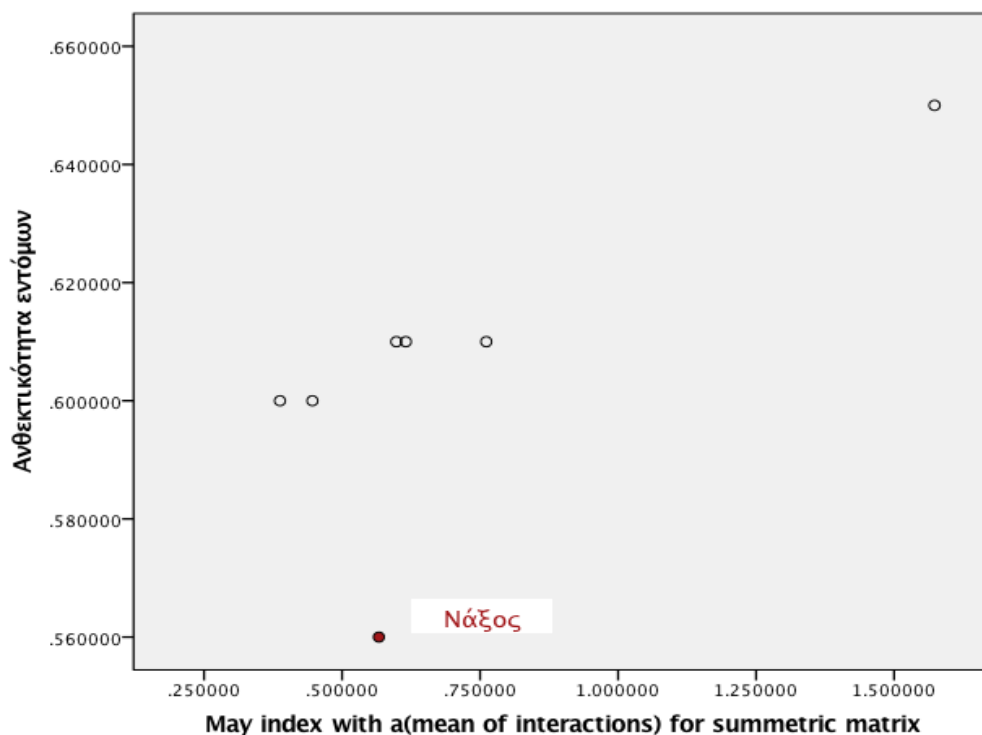
Τα δίκτυα που χρησιμοποιήσαμε από το Bascompte.net και περιέχουν τα βάρη αλληλεπιδράσεων από όλο τον κόσμο είναι τα εξής:

- 5 Uummannaq Island, Greenland
- 6 Bristol, England
- 7 england Shelfanger, Norfolk
- 8 Hickling, Norfolk, UK
- 9 Windsor, The Cockpit Country, Jamaica
- 10 Morant Point, Jamaica - binary
- 11 Craigieburn, New Zealand – Binary
- 12 Puerto Villamil, Isabela Island, Galapagos-binary
- 13 Black River Gorges National Park, Mauritius
- 14 Amami-Ohsima Island, Japan
- 15 Kibune, Kyoto, Japan
- 16 Mt. Kushigata, Yamanashi Pref., Japan
- 17 Nakaikemi marsh, Fukui Prefecture, Japan
- 18 Syndicate, Dominica
- 19 Morne Seychellois National Park, Mahe
- 20 Uummannaq Island, Greenland
- 21 Snowy Mountains, Australia
- 22 Parc Natural del Cap de Creus
- 23 Central New Brunswick, Canada
- 24 Ottawa, Canada
- 25 North Carolina, USA
- 26 Parque Nacional do Catimbau
- 27 Nahuel Huapi National Park, Argentina
- 28 KwaZulu-Natal region, South Africa

Διαγράμματα διασπορας μεταξύ της ανθεκτικότητας των εντόμων και των δεικτών που κατασκευάστηκαν

Τα διαγράμματα για όλα τα δίκτυα είναι τα εξής:

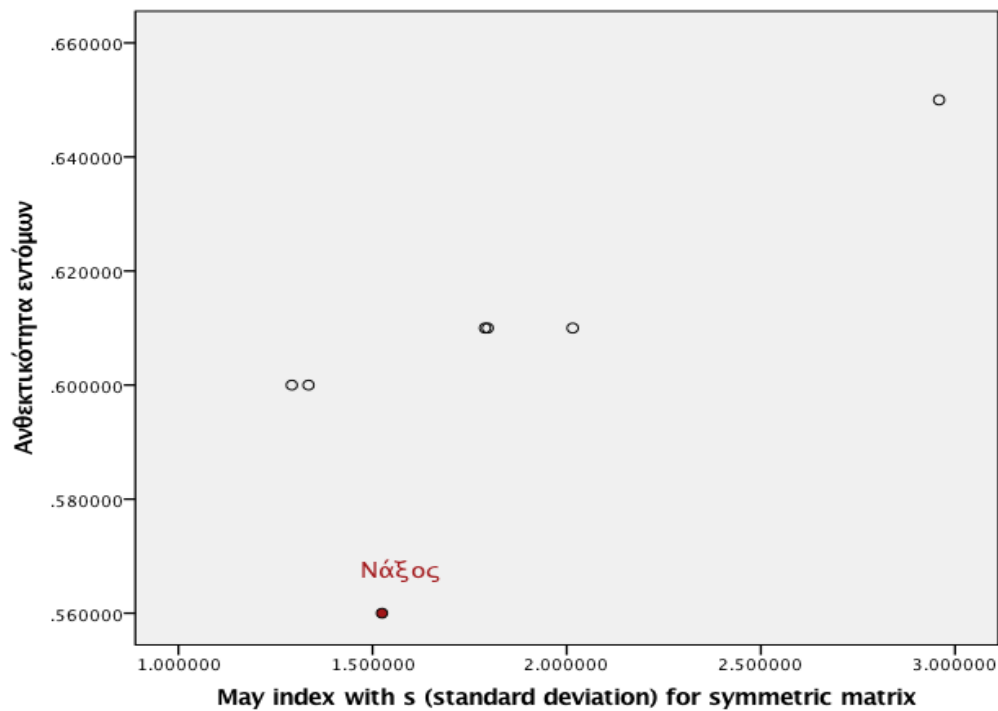
Στο διάγραμμα 6 φαίνεται ότι η Νάξος με robustness 0.56 και δείκτη May = 0.566 εκτρέπεται από την εκτιμώμενη ευθεία γι' αυτό και δεν έχουμε καλή σχέση Pearson.



Διάγραμμα 6- Εξάρτηση της ανθεκτικότητας των εντόμων από τον δείκτη

$May = a_1 * (C * n)^{1/2}$, για τον συμμετρικό πίνακα των επικαλύψεων. Η Νάξος εκτρέπεται ελαφρώς από την εκτιμώμενη ευθεία (Μη στατιστικά σημαντική σχέση με Pearson's $r=0.749$ $p=0.053$, αν αφαιρεθεί η Νάξος έχουμε Pearson's $r=0.99^{**}$ $p=0.000$)

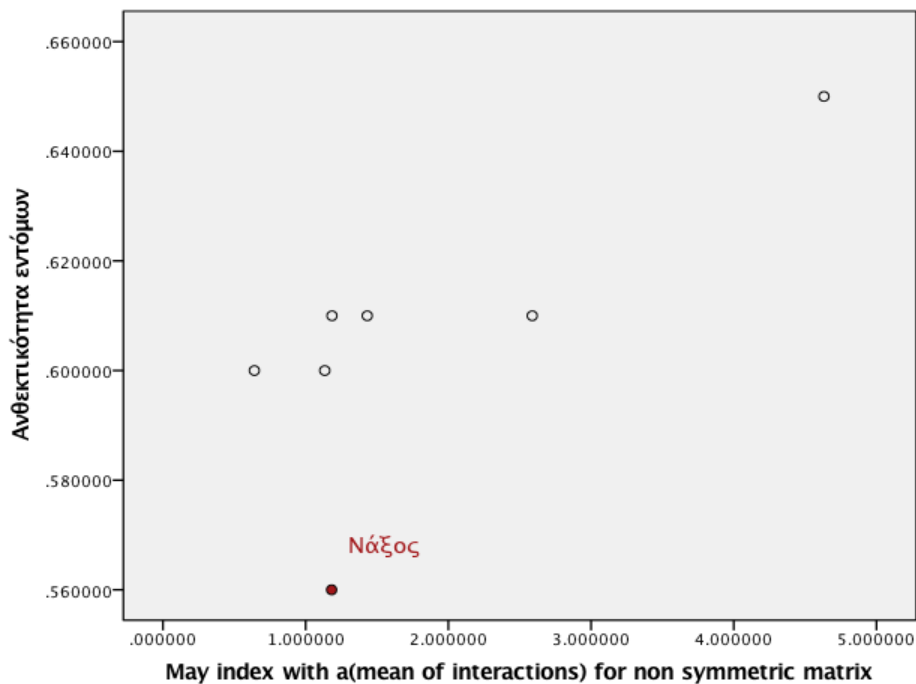
Αν στον δείκτη May βάλουμε αντί για την μέση connectance την τυπική απόκλιση των τιμών του συμμετρικού πίνακα έχουμε σχεδόν τέλεια γραμμική εξάρτηση λόγω της Νάξου (και στατιστικά σημαντικός Pearson) (διάγραμμα 7)



Διάγραμμα 7-Θετική γραμμική εξάρτηση της ανθεκτικότητας των εντόμων από τον δείκτη

$May = s_1 * (C * n)^{1/2}$, για τον συμμετρικό πίνακα των επικαλύψεων. Η Νάξος εκτρέπεται ελαφρώς από την εκτιμώμενη ευθεία (Pearson's $r = 0.782^*$, $p = 0.038$, χωρίς την Νάξο Pearson's $r = 0.971^{**}$, $p = 0.001$)

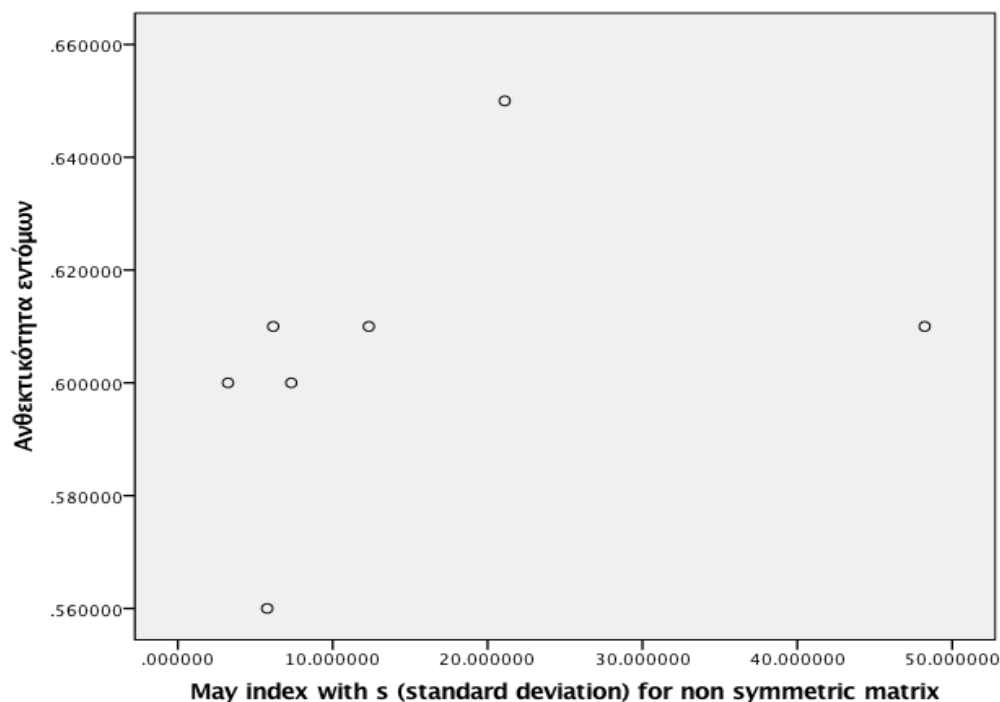
Για τον μη συμμετρικό πίνακα που προκύπτει ο δείκτης May με την μέση τιμή των αλληλεπιδράσεων παρατηρούμε ότι πάλι η Νάξος δεν επιτρέπει την γραμμική εξάρτηση (διάγραμμα 8).



Διάγραμμα 8- Εξάρτηση της ανθεκτικότητας των εντόμων από τον δείκτη

$May = a_1 * (C*n)^{1/2}$, για τον μη συμμετρικό πίνακα των επικαλύψεων. Η Νάξος εκτρέπεται ελαφρώς από την εκτιμώμενη ευθεία. Δεν είναι στατιστικά σημαντική –Pearson's $r = 0.751$ $p = 0.052$. Αν αφαιρέσουμε την Νάξο έχουμε Pearson's $r = 0.94^{**}$, $p = 0.005$.

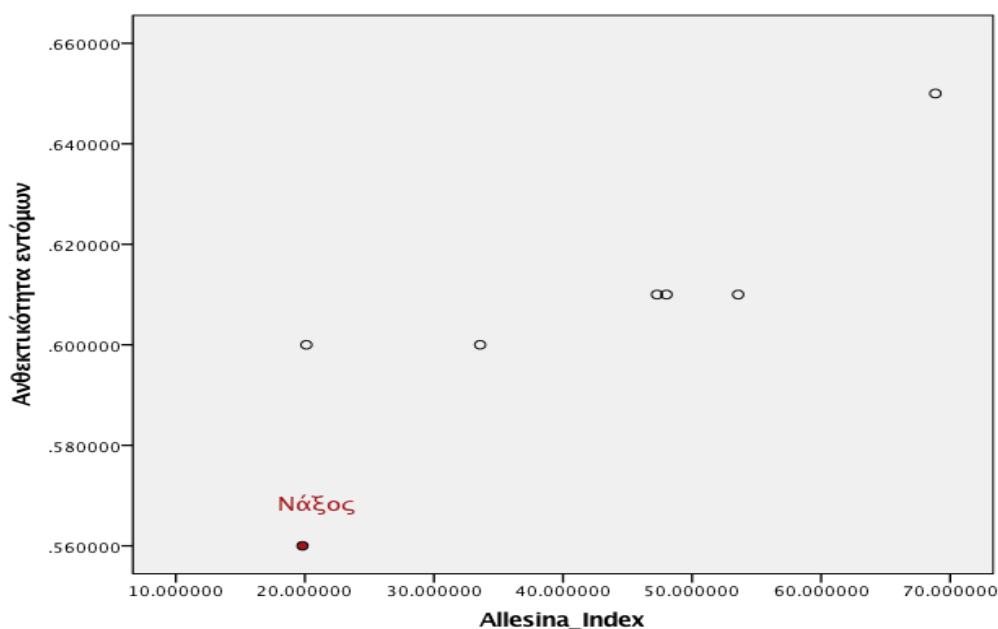
Για τον μη συμμετρικό πίνακα η αντικατάσταση της μέσης αλληλεπίδρασης με την τυπική απόκλιση των τιμών δεν δίνει ούτε καλό συντελεστή Pearson και από το διάγραμμα 9 φαίνεται ότι 2 νησιά (Λήμνος και Νάξος) αποκλίνουν αρκετά από την ευθεία ελαχίστων τετραγώνων.



Διάγραμμα 9- Εξάρτηση της ανθεκτικότητας των εντόμων από τον δείκτη

$May = s_1 * (C*n)^{1/2}$, για τον μη συμμετρικό πίνακα των επικαλύψεων. $Pearson's r = 0.357$, $p = 0.431$ (κακή εξάρτηση). Ακόμα και αν αφαιρέσουμε τη Νάξο δεν υπάρχει συσχέτιση.

Με τον δείκτη Allesina $A = (n-1) \cdot C \cdot (2/\pi)^{1/2}$ που είναι ίδιος για τον συμμετρικό και μη συμμετρικό πίνακα έχουμε καλή γραμμική εξάρτηση, όπως δείχνει και το διάγραμμα 10.

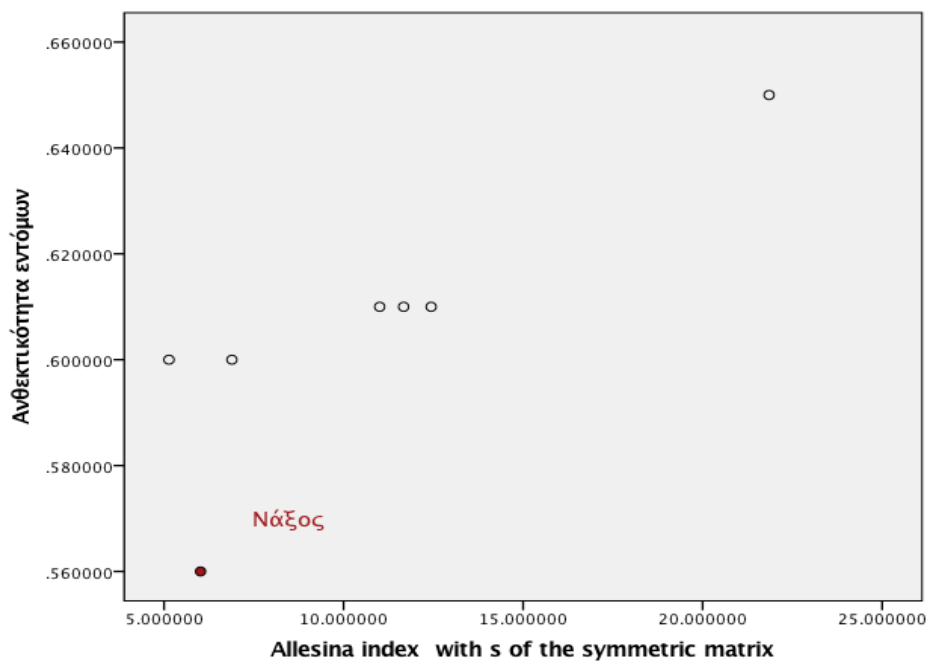


Διάγραμμα 10- Εξάρτηση της ανθεκτικότητας των εντόμων από τον δείκτη

$A = (n-1) \cdot C \cdot (2/\pi)^{1/2}$, για τον μη συμμετρικό πίνακα των επικαλύψεων. Pearson's $r = 0.865^*$, $p = 0.012$ Εδώ η αφαίρεση της Νάξου δεν προκαλεί ιδιαίτερη αλλαγή στην εξάρτηση (Pearson's $r = 0.841^*$)

Το ίδιο συμβαίνει και με τον δείκτη στον οποίο έχει προστεθεί και η τυπική απόκλιση

$A = (n-1) \cdot C \cdot \sigma^* (2/\pi)^{1/2}$ για τον συμμετρικό πίνακα είχαμε στατιστικά σημαντική εξάρτηση (διάγραμμα 11)

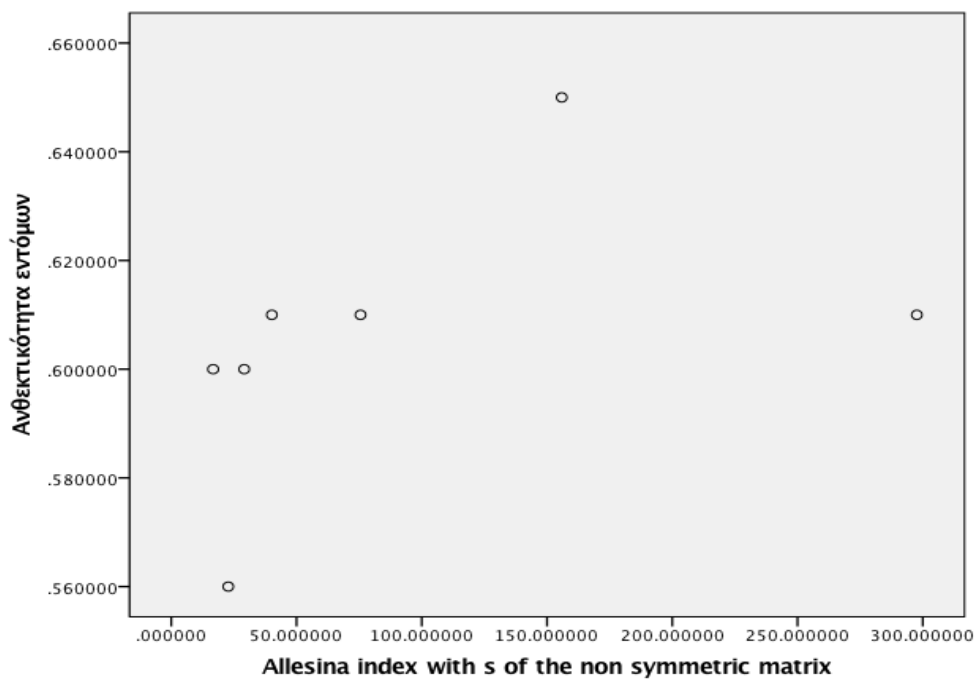


Διάγραμμα 11- Εξάρτηση της ανθεκτικότητας των εντόμων από τον δείκτη

$A = (n-1) \cdot C \cdot \sigma^* (2/\pi)^{1/2}$, για τον μη συμμετρικό πίνακα των επικαλύψεων.

Pearson's $r=0.857^*$, $p=0.014$. Η αφαίρεση της Νάξου έδωσε Pearson's $r=0.965^{**}$, $p=0.002$

ενώ για τον μη συμμετρικό όχι (στον οποίο η Λήμνος και η Νάξος ξεφεύγουν από την ευθεία παλινδρόμησης – διάγραμμα 12)



Διάγραμμα 12- Εξάρτηση της ανθεκτικότητας των εντόμων από τον δείκτη

$A=(n-1)*C*\sigma*(2/\pi)^{1/2}$, για τον μη συμμετρικό πίνακα των επικαλύψεων. Στατιστικά ασήμαντες εξαρτήσεις με ή χωρίς τη Νάξο

Βιβλιογραφία

1. Alix M. C. Sauve, Colin Fontaine and Elisa Thébault , Structure–stability relationships in networks combining mutualistic and antagonistic interactions, *Oikos* 123: 378–384, 2014
2. A.S. Kallimanisa*, T. Petanidou, J. Tzanopoulou, J.D. Pantis, S.P. Sgardelis , *Do plant–pollinator interaction networks result from stochastic processes? , ecological modelling* 220 (2009) 684–693
3. Carsten F. Dormann Jochen Fründ, Nico Blüthgen and Bernd Gruber Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks, *The Open Ecology Journal*, 2009, 2, 7-24
4. COLIN FONTAINE , Abundant equals nested , *Nature* 2013
5. Christopher N. Kaiser- Bunbury, Stefanie Muff, Jane Memmott, Christine B. Muller and Amedeo Caflisch , The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour , *Ecology Letters*, (2010) 13: 442–452
6. Christopher C. Wilmer , Understanding ecosystem robustness , *Understanding ecosystem robustness* 2007
7. Colin Fontaine, Isabelle Dajoz, Jacques Meriguet, Michel Loreau , Functional Diversity of Plant–Pollinator of Plant Communities, *PLoS Biology* , January 2006 mVolume 4 , Issue 1
8. DANIEL W. CARSTENSEN, MALENA SABATINO, AND LEONOR PATRICIA C. MORELLATO, Modularity, pollination systems, and interaction turnover in plant–pollinator networks across space , *Ecology*, 97(5), 2016, pp. 1298–1306
9. Dolph Schluter, A variance test for detecting species associations with some example applications , *Ecology* 1984
10. Enrique Burgos, Horacio Ceva, Roberto P.J. Perazzo, Mariano Devoto, Diego Medan, Martín Zimmermann and Ana María Delbue , WHY NESTEDNESS IN MUTUALISTIC NETWORKS? , School of Biological Sciences, University of Bristol
11. Elisa Thébault and Colin Fontaine , Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks, *Science* 329, 853 (2010)
12. Jennifer A. Dunne Ulrich Brose Richard J. Williams Neo D. Martinez, *Modeling Food-Web Dynamics: Complexity-Stability Implications* , Santa Fe institute, 2004
13. Jennifer A. Dunne, Richard J. Williams and Neo D. Martinez , Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance , *Ecology Letters*, (2002) 5: 558–567
14. J. Jelle Lever, Egbert H. van Nes, Marten Scheffer, and Jordi Bascompte , The sudden collapse of pollinator communities, *Ecology Letters*, (2014) 17: 350–359

15. Javier Galeano, Juan M. Pastor, and Jose M. Iriando , Weighted-Interaction Nestedness Estimator (WINE): A new estimator to calculate over frequency matrices , Dept. Ciencia y Tecnología Aplicadas a la I.T. Agrícola, E.U.I.T. Agrícola. Universidad
16. J.M. Pastor S. Santamaria, M. Mendez and J. Galeano, How robust are pollination networks?: an assessment using alpine pollination and simulated networks, *Int. J. Complex Systems in Science* vol.1(2)(2011), pp.179–182
17. JABOURY GHAZOUL , Floral diversity and the facilitation of pollination, *Journal of Ecology* 2006 94, 295–304
18. Jens M. Olesen,, Jordi Bascompte, Yoko L. Dupont, Pedro Jordano , The smallest of all worlds: Pollination networks, *Journal of Theoretical Biology* 240 (2006) 270–276
19. JOELE. COHENPBAND CHARLESM. NEWMA , When Will a Large Complex System Be Stable? *J.theor. Biol.* (1985)
20. Jordi Bascompte, Pedro Jordano, Jens M. Olesen, Asymmetric Coevolutionary Networks Facilitate Biodiversity Maintenance, *SCIENCE* VOL 312 21 APRIL 2006
21. Julia Astegiano, François Massol, Mariana Morais Vidal, Pierre-Olivier Cheptou, Paulo R. Guimarães Jr. , The Robustness of Plant-Pollinator Assemblages: Linking Plant Interaction Patterns and Sensitivity to Pollinator Loss , *PLOS ONE* ,February 3, 2015
22. Juan Manuel Pastor et al., EFFECTS OF TOPOLOGY ON ROBUSTNESS IN ECOLOGICAL BIPARTITE NETWORKS, *American Institute of Mathematical Sciences* Volume 7, Number 3, September 2012
23. Krebs, C.J. 2014. *Ecological Methodology*, NICHE MEASURES AND RESOURCE PREFERENCES
24. Luisa Gigante Carvalheiro et al., The potential for indirect effects between co-flowering plants via shared pollinators depends on resource abundance, accessibility and relatedness , *Ecology Letters* (2014)
25. Mário Almeida-Neto a, Werner Ulrich, A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices, [Environmental Modelling & Software](#) 26 (2011) 173e178
26. M. E. J. Newman and M. Girvan , Finding and evaluating community structure in networks , Department of Physics and Center for the Study of Complex Systems, University of Michigan, 2003
27. Michael J. Barber, Modularity and community detection in bipartite networks , Austrian Research Centers GmbH—ARC, Bereich systems research, Vienna, Austria* (Dated: February 1, 2008)

28. Marcos Costa Vieira and Mario Almeida-Neto , A simple stochastic model for complex coextinctions in mutualistic networks: robustness decreases with connectance ,Ecology Letters (2014)
29. Maria Lazarina¹, Vasiliki Sgardeli, Athanasios S. Kallimanis and Stefanos P. Sgardelis , An effort-based index of beta diversity , Methods in Ecology and Evolution 2013
30. Marco Scotti ^{a,b}, Ja'nos Podani ^c, Ferenc Jorda' n,Weighting, scale dependence and indirect effects in ecological networks: A comparative study , Ecological Complexity 4 (2007) 148–159
31. Nico Bluthgen,Florian Menzel,Thomas Hovestadt,Brigitte Fiala,and Nils Bluthgen, Specialization, Constraints, and Conflicting Interests in Mutualistic Networks , Current Biology 17, 341–346, February 20, 2007
32. Phillip P.A. Staniczenko, Jason C. Kopp & Stefano Allesina, The ghost of nestedness in ecological networks , NATURE COMMUNICATIONS ,2013
33. Robert M. May, Will a large complec system be stable? Nature VOL.238, 1972
34. Rodrigo Ramos-Jiliberto, Fernanda S. Valdovinos, Pablo Moisset de Espane and Jose' D.Flores, Topological plasticity increases robustness of mutualistic networks, Journal of Animal Ecology 2012, 81, 896–904
35. Regis Ferriere, Judith L. Bronstein, Sergio Rinaldi, Richard Law and Mathias Gauduchon, Cheating and the evolutionary stability of mutualisms , The Royal Society , 2002
36. Rudolf P. Rohr, Serguei Saavedra, Jordi Bascompte , On the structural stability of mutualistic systems, SCIENCE 25 JULY 2014 VOL 345 ISSUE 6195
37. Samir Suweis, Filippo Simini, Jayanth R. Banavar & Amos Maritan , Emergence of structural and dynamical properties of ecological mutualistic networks ,22 AUGUST 2013 , VOL 500 , NATURE ,449
38. Samir Suweis, Jacopo Grilli, Jayanth R. Banavar, Stefano Allesina & Amos Maritan, Effect of localization on the stability of mutualistic ecological networks , NATURE COMMUNICATIONS , 2015
39. Stefano Allesina& Si Tang , Stability criteria for complex ecosystems , 8 MARCH 2012 | VOL 483 | NATURE |
40. Tomas Roslin, Helena Wirta, Tapani Hopkins, Bess Hardwick, Gergely Varkonyi , Indirect Interactions in the High Arctic , Plos One, June 2013 ,Volume 8 ,Issue 6
41. Tomás A. Revilla, Francisco Encinas-Viso and Michel Loreau, Robustness of mutualistic networks under phenological change and habitat destruction , Oikos 124: 22–32, 2015

42. Toshinori Okuyama and J. Nathaniel Holland , Network structural properties mediate the stability of mutualistic communities ,*Ecology Letters*, (2008) 11: 208–216
43. Sumedh Sawant , Collaborative Filtering using Weighted BiPartite Graph Projection A Recommendation System for Yelp, December 10, 2013
44. Thomas Schankand Dorothea Wagner, Approximating Clustering-Coefficient and Transitivity , University of Karlsruhe, Germany Department of Computer-Science ,2004
45. Thomas LaBar & Colin Campbell & Suann Yang & Réka Albert & Katriona Shea , Global versus local extinction in a network model of plant–pollinator communities ,*Theor Ecol* , 2013
46. Ugo Bastolla, Miguel A. Fortuna, Alberto Pascual-Garcia, Antonio Ferrera, Bartolo Luque³ & Jordi Bascompte , The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity , *LETTERS* (2009).
47. Wenfeng Feng& Kazuhiro Takemoto, Heterogeneity in ecological mutualistic networks dominantly determines community stability, *SCIENTIFIC REPORTS* ,2014
48. Will Perkins and Lev Reyzin , On the Resilience of Bipartite Networks , Department of Mathematics, Statistics, and Computer Science University of Illinois at Chicago ,2013
49. Xiang Lin, Tao Shang, Jianwei Liu ,An Estimation Method for Relationship Strength in Weighted Social Network Graphs ,*ournal of Computer and Communications*, 2014, 2, 82-89
50. Z. Benedek, F. Jordán and A. Báldi ,Topological keystone species complexes in ecological interaction networks, *Community ecology* ,2007
51. Clustering coefficients for two-mode networks - <https://toreopsahl.com/tnet/two-mode-networks/clustering/>