

TARTU ÜLIKOOL
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut
Botaanika õppetool

Helery Harend

ÜLEVAADE ÖKOLOOGILISTE VÕRGUSTIKE ANALÜÜSIST

Bakalaureusetöö

Juhendajad: Leho Tedersoo, PhD
Mohammad Bahram, PhD

Tartu 2013

Sisukord

<i>1 Võrgustiku analüüsisiga seotud mõisted</i>	3
<i>2 Sissejuhatus</i>	5
<i>3 Kooslused</i>	7
<i>4 Mis on võrgustik?</i>	8
<i>5 Võrgustiku iseloomustamine</i>	10
<i>6 Võrgustiku analüüsi rakendamine ökoloogias</i>	12
<i>7 Mitte-bioloogilised võrgustikud</i>	14
<i>8 Võrgustiku tüübid</i>	15
<i>9 Võrgustiku parameetrid</i>	17
<i>10 Võrgustike uurimise vahendid</i>	23
<i>10.1 Graafiteooria</i>	23
<i>10.2 Nullmudel</i>	23
<i>10.3 Juhuslike maatrikiste teooria</i>	26
<i>10.4 Programm MENA</i>	26
<i>10.5 Cytoscape</i>	26
<i>11 Joonised</i>	27
<i>12 Kokkuvõte</i>	35
<i>13 Summary</i>	36
<i>14 Kasutatud kirjandus</i>	37

1 Võrgustiku analüüsiga seotud mõisted

1. Keskmise ahela pikkus (ingl. k. *average path length/diameter*): kõige lühem keskmine kaugus kõikide võrgustiku sõlmede vahel (Proulx *et al.* 2005).
2. Sõlme vahelmisus (ingl. k. *betweenness*): kõige lühemate kauguste arv võrgustikus, millega antud (ingl. k. *focal*) sõlm ühenduses on (Proulx *et al.* 2005).
3. Kahejaoline võrgustik (ingl. k. *bipartite network; two-mode network*): kahe selgelt erinevat tüüpi sõlmederühmaga võrgustik (Bascompte ja Jordano 2007).
4. Sõlme lähedus (ingl. k. *closeness*): kõige lühem keskmine kaugus antud sõlme ja kõigi teiste sõlmede vahel selles võrgustikus (Proulx *et al.* 2005).
5. Võrgustiku alamosa (ingl. k. *component*): rühm sõlmi, mis on üksteisega vastastikku seotud (Proulx *et al.* 2005).
6. Sõlme lülide arv ehk sõlme aste (ingl. k. *node degree*): üksiku sõlme lülide arv teiste sõlmedega (Bascompte 2007).
7. Lülide arvu jaotus (ingl. k. *degree distribution*): üksiku sõlme lülide arvu jaotumise sagedus terve võrgustiku ulatuses (Bascompte 2007).
8. Suunatud graaf (ingl. k. *directed graph*): asümmeetriliste lülide vahendusel ühenduses olevate sõlmede kogum (Proulx *et al.* 2005).
9. Mitmekesisus (ingl. k. *diversity*): näitab võrgustikus olevate sõlmede arvu (Pascual ja Dunne 2006).
10. Graafiteooria (ingl. k. *graph theory*): matemaatika haru, mille uurimisobjektiks on graaf (Proulx *et al.* 2005).
11. Lüli (ingl. k. *link*): kahte võrgustikuelementi ehk sõlme ühendav võrgustiku osis (Proulx *et al.* 2005).
12. Motiiv (ingl. k. *motif*): väike võrgustikusisene muster. Motiiv on juhuslikustamise teel võrgustikku valitud sõlmede vahel esinev vastastikuste suhete muster (Bascompte 2009). Suured võrgustikud koosnevad väikese motiivide kombinatsioonidest ning see, kuidas need motiivid võrgustikuks kombineeruvad, võib mõjutada kogu võrgustiku üldist stabiilsust (May 1972).
13. Sõlm (ingl. k. *node*): võrgustikusisene üksikelement (Proulx *et al.* 2005).

14. Eelistatud liitumise mudel (ingl. k. *preferential attachment model*): võrgustiku moodustamine ühendades sõlmesid, mis on juba teiste sõlmedega seotud (Proulx *et al.* 2005).
15. Ahel (ingl. k. *path*): sõlmi ühendav tee, mille jooksul lülid ei kordu (Anonüümne 2008).
16. Lühim ahel (ingl. k. *shortest path*): lülide arv, mis ühendavad kahte sõlme kõige otsemat teed pidi (Proulx *et al.* 2005).
17. Väike maailm (ingl. k. *small world*): üldiselt nimetatakse võrgustikku väikeseks maailmaks, kui tema sõlmedevaheline kaugus või lülipikkus on lühike ning sõlmed on tugevalt klasterdunud (Olesen *et al.* 2006).
18. Väikese maailma omadus (ingl. k. *small world property*): võrgustikul on väikese maailma omadused, kui tema diameeter võrreldes võrgustikus olevate lülide arvuga ehk võrgustiku suurusega, on küllaltki väike. Keskmise sõlmedevaheline kaugus suureneb lülide arvu kasvades logaritmiliselt (Proulx *et al.* 2005).
19. Liigi lülide arvu jaotus (ingl. k. *species' degree*): liikide arv, millega vaadeldav liik interaktsioone omab. See on funktsioon, mis näitab liigi interaktsioonide esinemise sagedust teiste liikidega (Williams 2011).
20. Suunamata graaf (ingl. k. *undirected graph*): suunamata graafi puhul on sõlmed omavahel sümmeetriliste suhete kaudu ühenduses (Proulx *et al.* 2005).
21. Sõlme tugevus (ingl. k. *node's strength*): antud sõlme kõikide lülide kaalukuste summa suunatud graafis (Barrat *et al.* 2004).
22. Sõlme topoloogiline kesksus (ingl. k. *node's topological centrality*): Topoloogiline mõõde määramaks võrgustiku funktsionaalsust. Kesksus väheneb, kui mõni lüli sõlmede vahel katkeb. Seda kasutatakse ka määramaks sõlme panust võrgustiku funktsionaalsusesse (Joonis 1.; Singer 2006).

2 Sissejuhatus

Elurikkus on kujunenud miljonite aastate evolutsiooni jooksul ning seda on läbi aegade mõjutanud looduslikud protsessid ja tänapäeval üha enam inimesed. Elurikkus moodustab väga keerulise võrgustiku, hõlmates geneetilist, liigilist ja ökosüsteemide mitmekesisust. Võrgustiku kui paljudest omavahel ühendatud sõlmedest (ingl. k. *nodes*) koosneva ahela all käsitletakse nii linnu ühendavaid teedevõrke, sünapside vahendusel seotud neuroneid, sotsiaalvõrgustikke kui ka võrgustikuks ühenduvaid liikidevahelisi suhteid. Võrgustik on iga süsteem, mille elemendid on omavahel mingitviisi ühenduses (Wassermann ja Faust 1994). Darwin (1859) kasutas liikidevaheliste keerukate interaktsioonivõrgustike iseloomustamiseks oma raamatus „*On the Origin of Species*” viimases peatükis metafoori *tangled bank*. Sellega kirjeldab ta kooslust tiheda taimkattega: „/---/kus põõsastikus laulavad linnud, kus siia-sinna lendlevad mitmesugused putukad, niiskes pinnases aga roomavad ussikesed/---/”, ning arutles, „/---/et need viimistletud ehitusega vormid, nii erinevad üksteisest ning üksteisest niivõrd keerukatel viisidel sõltuvad/---/” (Niklus 2012). Liikidevahelised interaktsioonid on väga varieeruvad, hõlmates antagonistlikke saakloom-kiskja interaktsioone, taimedevahelist allelopaatiat, parasitismi, herbivooriat, amensalismi ja konkurentsi, aga ühtlasi ka neutralismi, kommensalismi ning mutualistlikke suhteid. Liikide stabiilses koeksisteerimises mängib võrgustiku struktuur olulist rolli. Seega võib mutualistlikke võrgustikke pidada elurikkuse alustalaks (Bascompte ja Jordano 2007).

Võrgustiku analüüs (ingl. k. *network analysis*) kui meetod on viimastel aastatel saavutanud väga olulise tähtsuse, sest see võimaldab analüüsida ning kirjeldada mitmesuguste võrgustike erinevaid omadusi. Meetodi universaalsus ja interdistsiplinaarsus võimaldavad selle kasutamist väga mitmetes valdkondades. Võrgustiku analüüs ühendab teadlasi, praktikuid ja nende kogukondi arvukatelt teadusaladelt nagu operatsioonianalüüs, logistika, energeetika, informaatika, arvuti-, loodus- ja ühiskonnateadused jpt. Kuna ideed meetodi parandamiseks ja täiendamiseks pärinevad mitmesugustest valdkondadest, käsitlevad need laiaulatuslikult võrgustiku analüüsi teooria ja praktika seisukohalt tähtsaid aspekte, hõlmates kompleksvõrgu (ingl. k. *complex network*) usaldusväärsust, tarkvara, teooriat, metoodikat ja

rakendusi (Pardalos *et al.* 2013). Selline pidev ja mitmekülgne täiendamine on oluline analüüsimeetodi kiire arenemise seisukohast.

Eluslooduses esinevate võrgustike ökoloogiline ja matemaatiline tundmine on oluline mõistmaks elurikkuse ja ökosüsteemide saatust tänapäeval üha tihedamini esinevate häiringute korral (Pascual ja Dunne 2006). Käesoleva töö eesmärgiks on tutvuda võrgustiku analüüsi ning sellega seotud parameetritega, et neid teadmisi edaspidiste õpingute käigus suhetevõrgustike uurimiseks rakendada. Samuti annan läbivalt kogu töö jooksul põgusa ülevaate selles valdkonnas läbiviidud uuringute kohta.

3 Kooslused

Koosluseökoloogia ehk sünökoloogia (ingl. k. *community ecology*) on õpetus kahest või enamast liigist ühel ja samal alal ning ajal, mis hõlmab saakloom-kiskja ning parasiit-peremees interaktsioone, liikidevahelist konkurentsi ning ka mutualistlikke suhteid (Petchey *et al.* 1999). Võttes aluseks koosluseökoloogia mõiste, sõnastas Krebs (1972) koosluse kui süsteemi, mis haarab endas kõiki antud alal esinevaid eri liikide populatsioone. Kooslus koosneb seega liikide interakteeruvatest populatsioonidest (Verhoef ja Morin 2010). Ökoloogiline võrgustik (ingl. k. *ecological network*) on biotiliste vastastikmõjude esindatus ökosüsteemis, kus erinevate või samade liikide isendid (sõlmed) on omavahel mitmesuguste positiivsete ja negatiivsete suhete kaudu ühenduses (Montoya *et al.* 2006; Deng *et al.* 2012). Selliseid ühendavaid suhteid nimetatakse võrgustiku analüüsi terminoloogias lülideks (ingl. k. *links*). Sõlmed võivad võrgustikus olla seotud otseselt avalduva vastastikmõju vahendusel või kaudselt läbi mõne teise sõlme. Sotsiaalne elu ökoloogilises võrgustikus on segu koostööst, altruismist ja egoismist. Paljude liikide puhul tegutsevad isendid ühise eesmärgi nimel. Koordineeritud tegutsemist võib kohata näiteks sugukonnas *Hominidae*, kuhu kuuluvad nii orangutanid, gorillad, šimpansid kui ka inimesed, samuti putukate hulgas, nagu näiteks Aafrikas ning Aasias massiivsete kolooniatena elavate sipelglaste perekonnas *Dorylus* (Verhoef, Morin 2010). Kuid sellistes suurtes kogukondades ei saa hakkama ilma konkurentsi ja konfliktideta (Simon 2009). Selliseid lihtsaid näiteid sügavuti uurides jõuame koosluseid kooshoidva tuuma ehk isenditevaheliste interaktsioonideni. Ökoloogiliste koosluste sisemiste interaktsioonide uurimiseks kasutatakse võrgustiku analüüsi meetodit. Sellisel juhul on sõlmedeks liigid ja lülideks nendevahelised suhted. Kooslused on äärmiselt kompleksed, sest erinevused ilmnevad kõikidel organisatoorsetel tasemetel (indiviid, liik, populatsioon), mis võivad üksteist vastastikku erinevalt mõjutada (tarbimine, konkurents, mutualism, täiustamine, vahendamine; Verhoef ja Morin 2010). Ökoloogilised võrgustikud pakuvad aga võimalust seda keerulist suhetesüsteemi lihtsustada, kuna neid on võimalik analüüsida, modelleerida ning eksperimentaalselt manipuleerida (Proulx *et al.* 2005).

4 Mis on võrgustik?

Võrgustikud koosnevad sõlmedest, mis on omavahel ühendatud lülide ehk servadega. Mõlemad võrgustiku komponendid võivad ajas ja ruumis muutuda, mis suurendab lähestikku asuvate võrgustike omavahelist erinevust (Poisot *et al.* 2012). Lähenedes kooslusele kui võrgustikule, tähtsustatakse pigem liikidevahelisi interaktsioonimustreid, mitte kooslust moodustavaid liike endid (Bascompte 2009). Võrgustiku struktuuri mõistmine on oluline, kuna see mõjutab väga tugevasti koosluse funktsioneerimist ja suktsessiooni (Strogatz 2001).

Võrgustike uurimiseks kasutatav graafiteooria põhineb hulkade omavahelisel seotusel. Hulk on ebakorrapärane objektide kogum. Nendeks objektideks ehk hulga elementideks võivad olla nii füüsilised objektid nagu linnud linnuparvest või matemaatilise hulga puhul numbrid (Buldas *et al.* 2008). Hulka ei pruugi kuuluda aga ühtegi elementi; sellisel juhul on tegemist tühja hulgaga (Dyer ja Nason 2004). Hulga elemendid peavad olema üksteisest selgelt eristatavad ning iga elemendi kohta peab olema võimalik üheselt otsustada, kas ta kuulub vastavasse hulka või mitte. Graaf on kahe ühisosata hulga omavaheline ühendus (Dyer ja Nason 2004). Ühenduses olevad hulgad koosnevad sõlmedest ja neid ühendavatest lülidest (Cartozo *et al.* 2005). Kõige lihtsam näide võrgustikust on orienteerimata graaf (ingl. k. *undirected graph*). See koosneb ühetaolistest tippudest ehk sõlmedest, mis on omavahel ühendatud orienteerimata kaarte ehk lülide ehk servadega (Buldas *et al.* 2008). Kõik orienteerimata graafi kaared on alati suunamata ja neid esitatakse joonisel kahte tippu ühendava lihtsa joonena (Cartozo *et al.* 2005). Orienteerimata graafi puhul on sõlmed ühendatud sümmeetriliste interaktsioonidega (Joonis 2.; Proulx *et al.* 2005). Võrgustiku kujutamiseks kasutatakse ka orienteeritud graafi (ingl. k. *directed graph*), mille puhul on sõlmedevahelised kaared suunatud ja neid kujutatakse graafi joonisel nooltena (Cartozo *et al.* 2005). Orienteeritud graaf kujutab sõlmedevahelisi asümmeetrilisi lüüsid (Joonis 3.; Proulx *et al.* 2005). Kasutades graafe bioloogiliste võrgustike konstrueerimiseks, võivad sõlmedeks olla mistahes bioloogilise tasandi komponendid, geenidest ja valkudest organiteni või ühe liigi populatsiooni isenditest liigini koosluses. Lülid tähistavad tippudevahelisi interaktsioone,

hõlmates nii transkriptsioonilist kontrolli, biokeemilisi interaktsioone, energia liikumist kui ka liikidevahelisi suhteid.

Kui võrgustikus esinevad sõlmedevahelised suhted on suunaga, siis on sõlmedel kaks erinevat lülide arvu ehk sõlme astet (ingl. k. *degree*): sõlme sisendaste (ingl. k. *in-degree*) ja sõlme väljundaste (ingl. k. *out-degree*) (Anonüümne 2008). Sõlme sisendaste tähistab lülide arvu, mille lõppsõlm ta on. Sõlme sisendaste tähistab sõlme suunas esinevaid suhteid. Sõlme väljundaste on lülide arv, mille algussõlm ta on. Sõlme väljundaste märgib sõlmest järgmiste sõlmede suunas lähtuvaid suhteid (Joonis 4.; Cartozo *et al.* 2005).

5 Võrgustiku iseloomustamine

Ökoloogilise võrgustiku lüüsid saab iseloomustada läbi kolme peamise aspekti: topoloogia geomeetria, suuna ja tugevuse. Ökoloogilise võrgustiku topoloogia all mõistetakse interaktsioonimustrite kirjeldamist võrgustikus esinevate interaktsioonide koguarvu, vastastikmõjude jaotumise järgi liigipaaride vahel võrgustikus ning interakteeruvate liikide arvu kaudu. Ainuüksi topoloogia puhul ei ole sõlmedevahelised kaugused või nurgad olulised, kuna iga liiki käsitletakse interaktsioonide seisukohast võrdsena teisega, olenemata tema esinemissagedusest võrgustikus. Liigi arvukus koosluses mängib topoloogia seisukohast rolli vaid siis, kui see mõjutab suhete arvu võrgustikus. Kui võrgustikku uurides võtta arvesse ka geomeetriat, siis muutuvad oluliseks punktidevahelised eukleidilised kaugused ning sõlmede omavahelised nurgad. Näiteks võib tuua organismidevahelise geneetilise sarnasuse või vastastikmõjus olevate organismide kauguse koosluses (Thompson *et al.* 2001). Kui lisada ka suhete tugevus, siis ei saa kõiki mõjusid enam ühesugustena arvestada - mõni on märkimisväärselt kaalukam kui teine (Verhoef ja Morin 2010).

Interaktsioon võib võrgustikus väga üldises plaanis esindada kahte aspekti (Verhoef ja Morin 2010). Esiteks võib vastastikmõju esindada ühte kindlat bioloogilist protsessi või mehhanismi. Teiseks võib sellest peegelduda ühe liigi mõju teisele. See võib avalduda nii otseselt (ingl. k. *direct effect*) kui kaudselt (ingl. k. *indirect effect*). Samuti võib see väljenduda võrgustikule tervikuna avalduvas mõjus (ingl. k. *net effect*). Viimase all peavad autorid silmas nii kaudsete kui otseste mõjutuste summaarset tagajärge, mis kujutab mõjude suunda (mõju võib olla positiivne, negatiivne või puududa) ja mõnikord ka võrgustiku mõju muutuse ulatust ühe liigi mõjus teisele liigile.

Võrgustikku on võimalik kujutada mitut moodi. Esiteks saab kasutada orienteerimata graafi. Sellisel juhul arvestatakse võrgustiku koostamisel ainult võrgustiku topoloogiat. Üldjuhul võetakse arvesse vaid interaktsioonide esinemist või puudumist. Lähtudes sellest seisukohast, on kõik võrgustikus esinevad sõlmed võrdsed ning kõik interaktsioonid identsed (Verhoef ja Morin 2010). Teiseks võimaluseks võrgustikku kujutada on orienteeritud graafi

abil. Sellisel juhul olukord muutub - lisades graafi lülidele nooled, on võimalik võrgustikust välja lugeda interaktsioonide suunda (Cartozo *et al.* 2005). Lisainformatsiooni interaktsioonide ulatusest saab lisada joonistele erineva jämedusega lülide abil (Thébault ja Fontaine 2010). Kolmas tüüp võrgustikust sisaldab lisaks eeltoodud infot andvatele omadustele veel erinevaid informatiivseid lisasid, nagu näiteks klasterdumiskoeffitsient, funktsionaalse vastuse tugevus jms. (Cartozo *et al.* 2005).

6 Võrgustiku analüüsi rakendamine ökoloogias

Kaua aega oli levinud arusaam, et keerulised kooslused on püsivamad kui lihtsamad (Odum 1953; MacArthur 1955; Elton 1958; Hutchinson 1959). Selle seisukoha eestvedajaks oli MacArthur (1955), kes väitis, et suur lülide arv liigi kohta on vajalik, et vältida ühe liigi üleesindatust koosluses. Sellest järeldas ta, et stabiilsus on seda suurem, mida suurem on lülide arv. Väite tõesust kontrollis May (1972), kes kasutas dünaamilisi matemaatilisi mudeleid. Läbiviidud uuringu käigus selgus, et lihtsa interaktsioonivõrgustiku stabiilsus väheneb, kui süsteemi kompleksus suureneb, eriti kui muutujateks on liikide arv, ühendatus või keskmine lüli pikkus. Oma töös viitab May ühendatusele kui tõenäosusele, et kaks liiki omavad interaktsiooni. Interaktsioonimaatriksis käsitletakse ühendatust kui protsenti, mis näitab nullist erinevate väärtuste esinemist (Gardner ja Ashby 1970). Hiljem selgus, et May töös esineb vigu; näiteks ei ole liikide esinemine võrgustikus kunagi juhuslik kuid tema töö pani aluse raamistikule, mille abil on võimalik analüüsida olemasolevaid empiirilisi andmeid nagu liikide või interaktsioonide arv võrgustikus.

Ökoloogiliste võrgustike analüüs on süsteemile orienteeritud meetod. Seda kasutatakse võrgustikusiseste interaktsioonide analüüsimiseks, et tuvastada nende terviklikkust, mis ei ole esmapilgul jälgides märgatavad (Fath *et al.* 2007). Traditsiooniliselt käsitlevad võrgustikke analüüsivad tööd väga spetsiifilisi interaktsioone mõne üksiku liigi vahel mutualistlikes suhtes (näiteks taim-tolmeldaja, taim-frugivoor). Sellised võrgustiku ülesehitust analüüsivad uurimused põhinevad võrgustiku topoloogial ja seetõttu käsitletakse kõiki võrgustikus esinevaid suhteid ühtviisi võrdväärsetena. Et mõista suuremate ning väga mitmekesiste võrgustike siseseid ja ka kooslustesiseseid levikumustreid, liikide kooseksisteerimist ning konvergensti, tuleb teostada uuringuid, mis hõlmaksid endas liigirikkamaid võrgustikke (Bascompte *et al.* 2003; Bascompte *et al.* 2006; Deng *et al.* 2012). Sellest järeldub et interaktsioonivõrgustikke uurides tuleks kindlasti arvesse võtta ka lülide suunda, tugevust ning mõju.

Bascompte (2009) arutleb, et võrgustikku kui vahendit saab ökoloogias rakendada lisaks liikidevaheliste interaktsioonide uurimisele ka selleks, et uurida populatsioonide jaotumist heterogeensel maastikul. Sellisel juhul on sõlmeks üks liigile sobivas elupaigas asuv elupaigalaik (ingl. k. *habitat patch*), mis on ühenduses teise sellele liigile sobivate tingimustega elupaigalaiguga. Neid kahte elupaigalaiku ühendav lüli kujutab nende kahe laigu vahel liikuvaid isendeid või geene. Selliste võrgustike topoloogia annab meile infot üksiku elupaigalaigu ökoloogilisest ja evolutsioonilisest tähtsusest heterogeensel maastikul kogu maa-ala ühendatuse suhtes. Klassikaliselt kasutatakse ühe populatsiooni summaarset interaktsioonide mõju teisele populatsioonile, kuid Dyer ja Nason (2004) kasutasid oma populatsioonigeneetika alases uurimuses võrgustiku analüüsi, kus kaasati ühte võrgustikku kokku kogu populatsioonis esinevad geneetilised erinevused. Seega on võimalik võrgustiku teooriat kasutada ka populatsioonibioloogia-alaste uuringute läbiviimiseks. Samuti on võimalik uurida geneetilist varieeruvust ruumis ning sellega seoses näiteks geenivoogu. Võrgustiku teooriat saab rakendada ka haiguste ja ühiskonna uurimise mitmekülgsemaks muutmiseks. Pealtnäha täiesti erinevate ja omavahel seost mitteomavate võrgustike uurimine täiendab kogu süsteemi tervikuna (Bascompte 2009). Uuringud on näidanud, et täiesti erinevad võrgustikud omavad samu statistilisi omadusi, mis on olulised kahel põhjusel. Esiteks ühine struktuur võib seonduda sarnaste võrgustiku moodustumise mustritega; teiseks võib see aidata mõista võrgustiku robustsust (ingl. k. *robustness*) mõjutavaid tegureid (Bascompte 2007).

7 Mitte-bioloogilised võrgustikud

Võrgustiku analüüsi saab rakendada ka mitte-bioloogiliste võrgustike uurimiseks. Näiteks Barrat *et al.* (2004) kasutasid ülemaailmse lennuliikluse uurimiseks samuti võrgustiku analüüsi meetodit. Analüüsiti maailma lennujaamade vahelist ühendatust, kasutades selleks otselendude ning istekohtade arvu igal 2002. aasta otselennul. Autorid konstrueerisid 3880 sõlme ning 18810 lüliga graafi, milles iga sõlm tähistas ühte lennujaama ning iga lüli otselendu. Graafi analüüsid tuvastati, et tegu on klassikalise võrgustikuga, millel on heterogeenne lülide arvu jaotus.

Calcagno *et al.* (2012) uurisid laiaulatuslikult 923 bioloogiaalastes teadusajakirjadesse aastatel 2006-2008 esitatud artiklite käsikirjade voogu. Nad said tulemuseks väga tugevalt ühendatud võrgustiku. Autorid leidsid, et võrgustik jaguneb seitsmeks osaks ehk mooduliks, mis vastab ISI (ingl. k. *Institute of Scientific Information*) poolt defineeritud teadusvaldkondade kategooriatele. Käsikirjade taasesitamised omasid modulaarset struktuuri - need toimusid sama mooduli piires. Kuigi võrgustik jagunes mooduliteks, polnud modulaarsuse mõõde siiski märkimisväärselt suur, mis viitab omakorda ülevõrgustikulisele seotusele. Autorid uurisid ka ajakirjade kesksust (ingl. k. *centrality*; mis iseloomustab üksiksõlme seotust teiste sõlmedega; Joonis 1.). Leiti, et suure mõjuteguriga (ingl. k. *impact factor*) ajakirjad osutusid tihedamini autorite poolt eelistatud valikuks. Samas leidsid nad, et autorid ei riski üleliia ning käsikirja taasesitamiseks valitakse väiksema mõjuteguriga ajakiri.

8 Võrgustiku tüübid

Võrgustikke võib klassifitseerida mitmete parameetrite järgi. Bascompte ja Jordano (2007) eristavad nelja eri tüüpi võrgustikku, mis võivad osaliselt kattuda: ühejaolised, kahejaolised, skaalatud ja kaalutud.

Ühejaolises võrgustikus (ingl. k. *one-mode networks; co-occurrence networks*) kuuluvad sõlmed ühte kategooriasse ning „suhtlus” toimub nende vahel ehk ühte sama tüüpi sõlmede vahel. Näiteks geenidevahelised interaktsioonid või kuidas mõjutavad kõrvuti kasvavad taimed üksteist. Üldiselt võib öelda, et iga sõlm võib olla seotud mistahes teise lüliga sellest võrgustikust. (Joonis 5.)

Kahejaolises võrgustikus (ingl. k. *two-mode networks; bipartite networks*) on sõlmed jaotatud kahte selgelt erinevasse rühma ning interaktsioonid leiavad aset nende kahe sõlmetüübi vahel, aga mitte kunagi samasse rühma kuuluvate sõlmede vahel. Selliseid võrgustikke kujutatakse kahejaoliste graafidena (ingl. k. *bipartite graphs*). Tüüpiline kahejaolise võrgustiku näide on taimede ja nende tolmeldajate vaheline mutualistlik võrgustik (Joonis 6.). Selline võrgustiku kujutamine väljendab selgelt vastastikuseid interaktsioone kahe rühma vahel ning aitab mõista interaktsioonide kompleksseid mustreid. Selliseid kahejaolisi graafe on defineeritud naabrusmaatriksite (ingl. k. *adjacency matrix*) abil, mille element a_{ij} omab väärtust 1 kui sõlm i hulgast I interakteerub sõlmega j hulgast J . Interaktsiooni puududes on elemendi väärtuseks maatriksis 0. Kaalutud võrgustiku puhul on selliseid maatrikseid kaks: üks kummagi hulga sõlmede jaoks. Maatriks d_{ij}^I kirjeldab hulgas I asuvate sõlmede i sõltuvust hulgas J asuvatest sõlmedest j ning maatriks d_{ij}^J väljendab hulga J sõlmede j sõltuvust hulgas I asuvatest sõlmedest i .

Skaalatutes võrgustikes (ingl. k. *scale-free networks*) iseloomustatakse sõlme tema binaarsete lülide (interaktsioon kas esineb või mitte; ingl. k. *binary link*) arvu alusel. Sõlme lülide arvust tuleneb peamine seda tüüpi võrgustikku iseloomustav omadus - lülide arvu jaotus (ingl. k. *degree distribution*). Kõikidel sõlmedel on sarnane lülide arv ning tõenäosus,

et ühel sõlmel on rohkem lüüsid kui keskmiselt lüli kohta võrgustikus, on väga väike. Seega juhuslikud graafid, mida kasutatakse lihtsate võrgustike esitamiseks, on väga homogeensed. Kompleksvõrgustiku heterogeensus on märgatavalt suurem, kuna võrgustikus on liigid, mis omavad rohkem interaktsioone.

Kaalatud võrgustik (ingl. k. *weighted networks*) on võrgustik, mille lülidele on omistatud kaalud (ingl. k. *weight*). Esimene samm võrgustiku kirjeldamiseks on interaktsioonide täheldamine. Pelgalt interaktsioonide esinemise või mitteesinemise juurest liigutakse seejärel olemasolevate interaktsioonide kirjeldamise juurde. Sõlme lülide arvu kvantitatiivne edasiarendus on sõlme tugevus (ingl.k. *node's strength*), mis kujutab endast kõikide selle sõlmega seotud interaktsioonide kaalude kogusummat. Kaalutatud võrgustikus on võimalik tähistada vastastikuse sõltuvuse tugevust (ingl. k. *mutual dependence*) interakteeruvate sõlmede vahel erineva jämedusega joonte või noolte abil (Joonis 4.).

9 Võrgustiku parameetrid

Nii kahejaolistel kui ka ühejaolistel võrgustikel on samad põhilised võrgustiku parameetrid (Thébault ja Fontaine 2010; Deng *et al.* 2012). Peamised ja kõige sagedamini kasutatavad võrgustiku parameetrid on lülide arvu jaotus, pesastumine, modulaarsus, klasterdumiskoefitsient, spetsialiseerumine, ühendatus, vastastikune sõltuvus ning asümmeetria.

Lülide arvu jaotus (ingl. k. *degree distribution*) on iga sõlme kohta esinevate lülide sageduse jaotus, mis jälgib Poissoni jaotust (ingl. k. *Poisson distribution*) või eksponentsiaalset jaotust, olukorras kus sõlmede arv näiteks soodsate keskkonnatingimuste või konkreetse populatsiooni suurenenud sissetuleku tõttu pidevalt kasvab (Bascompte 2007).

Pesastumine (ingl. k. *nestedness*) on interaktsioonide muster, mis moodustub spetsialistliikide interakteerudes liikide alamhulgaga, mis ühendab neid see läbi võrgustiku generalistliikidega (Bascompte ja Jordano 2006). Pesastumine on ökoloogilise võrgustiku kontekstis korrapärasuse mõõde, mis viitab liikide ja neid ümbritsevate biotiliste ja abiotiliste faktorite seostatusele. Mida enam on võrgustik pesastunud seda rohkem on ta organiseerunud (Joonis 7.; Fortuna *et al.* 2010). Bascompte (2007) seletab seda mõistet järgmiselt: „pesastumine väljendab ainult ühe taimeliigiga interaktsiooni omava loomade rühma seotust läbi oma interaktsioonipartneri teiste loomarühmadega, kes on seotud teiste taimeliikidega.” Võrgustikus esinevad sõlmed on enamjaolt pesastunud (ingl. k. *nested*; Montoya *et al.* 2009). Pesastumisaste ei sõltu mitte võrgustiku kompleksusest, vaid on korrelatsioonis võrgustikus esinevate interaktsioonide arvuga (Bascompte *et al.* 2003). Näiteks kuulub troofilises võrgustikus kõige vähem valiva liigi ehk generalisti toidulauale enamik võrgustikus esindatud tarbitavatest liikidest. Kuid igas võrgustikus esineb ka väike hulk spetsialistliike, mille toiduspekter on väga kitsas. Pesastunud võrgustikud on sisemiselt väga tugevalt seotud, kuna enamus võrgustikus paiknevatest generalistliikidest interakteeruvad omavahel väga tihedasti (Joonis 8.; Bascompte *et al.* 2003). See viib tiheda

interaktsioonide tuuma (ingl. k. *core of interactions*) moodustumiseni, millega spetsialistliigid on enamasti seotud. See tähendab aga seda, et tugevalt seotud võrgustikus asuv liik muutub vähemtõenäoliselt isoleerituks, kui võrgustikust eemaldada teisi liike (Bascompte *et al.* 2003).

Uuringud näitavad, et pesastunud võrgustikes on madalam konkurents, kooseksiteerivaid liike on rohkem (Bastolla *et al.* 2009) ning selline võrgustik on väljasuremiste (Memmott *et al.* 2004; Burgos *et al.* 2007) ja elupaikade hävimiste (Fortuna ja Bascompte 2006) suhtes oluliselt vähemtundlik.

Kõik pesastunud liigid on üksteisele väga lähedal, mida iseloomustab sõlmedevaheline väike lülipikkus, või on sõlmede arv, mis kahte sõlme teineteisest eraldavad, väike (Olesen *et al.* 2006). Ulrich *et al.* (2009) järeldasid varasemaid uuringuid kokku võttes, et kõik mutualistlikud ja troofilised võrgustikud on pesastunud. Ent troofiliste võrgustike puhul on leitud ka vastupidist infot: nimelt Thébault ja Fontaine (2010) leidsid, et troofiliste võrgustike struktuur on stabiilsem modulaarse ehituse korral. Pesastumist tuvastavad testid on üsna vähemtundlikud proovivõtu intensiivsuse suhtes (Nielsen ja Bascompte 2007).

Bascompte *et al.* (2003) viisid läbi mutualistlike võrgustiku uurimuse, kaasates taim-frugivoor ning taim-tolmeldaja võrgustikke, et tuvastada väga pesastunud motiividega mutualistlike võrgustike moodustumise mustreid (ingl. k. *assembled*). Oma töös defineerisid nad pesastumisastme $N=(100-T)/100$, kus T tähistab maatriksi temperatuuri ehk maatriksi korrapäratust, mille väärtus varieerub vahemikus $0^\circ - 100^\circ$. Pesastumisastme positiivseks omaduseks on selle väärtuste varieerumine vahemikus 0-1, kus 1 märgib maksimaalset pesastumist ning nullilähedased väärtused võivad väljendada modulaarsust (Bascompte ja Jordano 2006). Pesastumise olulisuse hindamiseks võrdlesid nad saadud tulemusi nullmudeli poolt genereeritud maatriksiga, kus iga elemendi esinemise tõenäosus on võrdne iga rea ja veeru keskmise tõenäosusega, et neis paikneb element. Et kirjeldada liigirikkuse ning interaktsioonitiheduse muutlikkust, võtsid autorid kasutusele suhtelise pesastumise, mille nad defineerisid kui $N^*=(N-\tilde{N}_R)/\tilde{N}_R$, kus N tähistab reaalsel andmetel põhineva maatriksi peastumisastet ning \tilde{N}_R märgib juhuslike elementide keskmist pesastumist. Selgus, et enamus

uuritud mutualistlikest võrgustikest omab tugevalt pesastunud struktuuri. Vaatluse all olnud kaks erinevat mutualistlikku võrgustikku, taim-frugivoor ning taim-tolmeldaja, olid omavahel vägagi sarnased, olenemata nende ökoloogilistest erinevustest. See viitab omakorda mutualistlike võrgustike ühistele moodustumise protsessidele. Bascompte *et al.* (2003) leidsid, et spetsialistliigid on tihti sõltuvad generalistide poolt moodustatud tihedatest koorinteraktsioonidest. See viitab pesastunud võrgustike väga tugevale sisemisele seotusele. Sidusas võrgustikus muutub liik vähemtõenäoliselt isoleerituks, kui võrgustikust eemaldada teisi liike. Selleks, et ühildada saadud tulemusi ka troofiliste võrgustikega, kaasasid autorid oma uurimusse 14 kahejaolist võrgustikku, mis eraldati mitmest detailsest troofilisest võrgustikust. Troofiliste võrgustike pesastumisaste võrreldes mutualistlike võrgustikega on märgatavalt madalam (Bascompte *et al.* 2003)

Modulaarsus (ingl. k. *modularity*) on süsteemi mõõde, mis näitab ühes süsteemis paiknevate elementide jaotumist mooduliteks ehk klastriteks ehk kompartmentideks, ning nende moodulite erinevust üksteisest, ning võrgustiku killustatuse astet (Jordano 1987; Dupont ja Olesen 2009). Kõrge modulaarsusega võrgustikes on ühe mooduli sõlmed omavahel väga tugevasti seotud, kuid erinevate moodulite sõlmedevaheline seotus on võrdlemisi madal. Modulaarsuse mõõtmiseks on vajalik teatud minimaalne proovide arv. See tähendab, et uurides liiga väikeseid kooslusi ei anna see mõõde usaldusväärseid tulemusi. Samuti võib arvutuslikke probleeme tekkida liiga suurte kooslustega (Fortuna *et al.* 2010). Väga tugevalt modulaarsed võrgustikud koosnevad tavaliselt funktsionaalselt erinevatest alamrühmadest (moodulitest), mida sageli põhjustab fülogeneetiline pärand, konvergents, konkurents või hõlbustamine ehk fasilitatsioon (Joonis 9.; Chaffron *et al.* 2010).

Thébault ja Fontaine (2010) kasutasid teoreetilist lähenemist, millega näitasid, et troofiliste ja mutualistlike võrgustike stabiilsus sõltub võrgustiku struktuurist. Nad uurisid juba varem avaldatud 34 taim-tolmeldaja võrgustikku ning 23 taim-herbivoor võrgustikku. Tugevalt ühenduses ja pesastunud struktuur soodustab koosluse stabiilsust mutualistlikes võrgustikes, samas kui troofiliste võrgustike stabiilsus on suurem modulaarse ja nõrgalt seotud struktuuri puhul.

Klasterdumiskoeffitsient (ingl. k. *clustering coefficient*) on mõõde, mis näitab, kui tugevalt on võrgustik väikese osa piires seotud (Proulx *et al.* 2005). Klasterdumiskoeffitsient näitab, kui tugevalt võrgustiku keskne, omavahel interaktsioone omav rühm sõlmepaare on seotud ühe sõlmega (Pascual ja Dunne 2006). Klasterdumiskoeffitsienti saab leida vaid väga suurte võrgustikuosade korral (Newman 2003). Peab olema võimalik jälgida nii vaadeldava võrgustiku alamosa antud (ingl. k. *focal*) sõlmest lähtuvaid lülisid kui ka naabritevahelisi interaktsioone (Proulx *et al.* 2005). Korenkevych *et al.* (2013) uurisid inimaju ning väikese maailma parameetrite vahelist seost ning leidsid, et klasterdumiskoeffitsient viitab ka võrgustiku robustsusele nii juhuslike kui ka tahtlikult tekitatud häiringute korral.

Võrgustiku robustsus (ingl. k. *robustness*) viitab süsteemi suhtelisele tundlikkusele, mis on tingitud keskkonnast või geneetikast põhjustatud häiringute tõttu tekkivate funktsiooni- või struktuurimuutustele (Proulx *et al.* 2005). Robustsuse mõõteks on liikide arv, mis peavad antud võrgustiku tingimustest välja surema, et lõppvõrgustik fragmenteeruks mitmeks ühisosata killuks (Dunne *et al.* 2002). Suure klasterdumiskoeffitsendiga võrgustikud on üldiselt paindlikumad ning selleks, et võrgustik killustuks, on tarvis võrgustikust eemaldada rohkem lülisid kui väikese klasterdumiskoeffitsiendi korral (Korenkevych *et al.* 2013). Võrgustiku robustsus näitab astet, millest alates võrgustiku mitmekesisus väheneb (Bascompte 2009). Seega ilma võrgustiku struktuuri põhjalikult tundmata pole võimalik hinnata selle robustsust.

Ökoloogiline spetsialiseerumine (ingl. k. *specialisation*) interaktsioonivõrgustikes on tavaliselt defineeritud esinevate lülide kaudu (Blüthgen *et al.* 2007). Näiteks toovad Blüthgen *et al.* (2007) oma artiklis, et kiskja on spetsialiseerunud, kui ta toitub ainult teatud saagist; ning taim on spetsialist, kui tema tolmeldajateks on vaid mõni üksik putukaliik. Liigitasemel esinev vastastikune spetsialiseerumine ökoloogilistes kooslustes on pigem harv nähtus (Joppa *et al.* 2009). Generalistliikide ja asümmeetria esinemine võrgustikus soodustab koos bioloogilistes interaktsioonivõrgustikes paiknevate organismide koevolutiooni (Guimaraes *et al.* 2006). Generalistid ühendavad üldjuhul väga tugevalt spetsialiseerunud liigid

mutualistlikesse võrgustikesse ning seeläbi vähendavad nende tõenäosust partneri hääbudes võrgustikust välja surra (Bascompte *et al.* 2003; Guimaraes *et al.* 2006).

Ühendatus (ingl. k. *connectance*) kirjeldab vaadeldavate lülide suhet kõikidesse võimalikesse lülidesse võrgustikus ehk teisiti öeldes näitab seda olukorda kui kõik võrgustikku kaasatud liigid omavahel vastastikkuseid interaktsioone omaksid (Verhoef ja Morin 2010). Bascompte *et al.* (2006) defineerisid ühendatuse järgmiselt: sõlme ühendatust väljendatakse kui vaadeldava sõlme interaktsioonide arvu ja selle sõlme inetraktsioonipartnerite lülide arvu kaudu (Jordano *et al.* 2006). Öeldakse, et graaf on ühendatud, kui alustada liikumist ükskõik, millisest võrgustikus paiknevast sõlmest ning liikuda interaktsioone ning nende suunda märkivaid lülide pidi edasi, on võimalik jõuda iga teise võrgustikus esineva sõlmeni (Pascual ja Dunne 2006). Ühendatus osutab võrgustikus esinevate interaktsioonide tugevusele (ingl. k. *interaction density*). Montoya ja Solé (2003) näitasid, et ühendatus väheneb liikide arvu kasvades. Kuna lülide arv võrreldes liigirikkusega akumulereb võrgustikus palju kiiremini, siis seetõttu on ühendatus proovivõtu efektiivsuse ja ühtluse suhtes väga tundlik (Nielsen ja Bascompte 2007).

Vastastikune sõltuvus (ingl. k. *mutal dependence*) näitab ühe osapoole sõltuvuse tugevust teisest osapoolest. Iga interaktsioonipaari puhul on võimalik määrata kaks erinevat sõltuvuse väärtust: muutujaga d_{j^A} tähistatakse sõlmederühma A kuuluva loomaliigi j sõltuvust taimeliigist i ; muutujaga d_{i^P} tähistatakse sõlmederühma P kuuluva taimeliigi i sõltuvust loomaliigist j (Joonis 4.; Bascompte ja Jordano 2007). Näiteks käsitletakse taim-tolmeldaja mutualismi puhul taime sõltuvust loomast kui suhtelist tolmeldaja külastuste arvu taimele. Sõltuvuste väärtuste suhteline jaotus mutualistlikes võrgustikes on väga tugevalt asümmeetriline. Palju esineb nõrkasid sõltuvuse väärtusi, kuid nende seas on ka mõned üksikud tugevat sõltuvust väljendavad arväärtused (Bascompte *et al.* 2006). Sarnane graafik ilmneb ka toiduvõrgustike sõltuvust käsitledes (Bascompte *et al.* 2005). On küllaldaselt avaldatud töid, mis kinnitavad, et selline sõltuvus toiduvõrgustikes, kus ülekaalus on nõrgad suhted ning modulaarne struktuur, soodustab koosluste stabiilsust ning vastupanuvõimet esinevatele häiringutele (Thébault ja Fontaine 2010). Uurides ülemaailmset lennuvõrgustikku

ning teadlaste vahelise koostöö käigus formeeruvat suhetevõrgustikku, Barrat *et al.* (2004) näitasid, et selline jaotus esineb ka mittebioloogilistes võrgustikes.

Asümmeetria (ingl. k. *asymmetry*) on mõõde, mille abil on võimalik väljendada nii sõlmedevaheliste lülide kui ka võrgustiku kui terviku asümmeetrilisust. Sõlmedevaheline asümmeetria võimaldab väljendada teineteist vastastikku mõjutavate sõlmede vahel esineva interaktsiooni tugevust lähtuvalt kummastki sõlmest ehk väljendada interaktsiooni tasakaalutust (Dormann *et al.* 2009). Iga võrgustik annab infot ka mutualistlikust sõltuvusest või selle tugevusest. (Bascompte *et al.* 2006). On leitud, et tugeva asümmeetriaga interaktsioonide esinemine muudab mutualistlikud võrgustikud stabiilsemateks (Bascompte *et al.* 2006). Võrgustiku asümmeetria näitab võrgustikus paiknevate eri tüüpi sõlmede (I ja J) arvukuse suhet, $(J-I)/(I+J)$, ning võrdub tasakaalus võrgustikes nulliga, kuna sellisel juhul $I = J$ (Blüthgen *et al.* 2007). Näiteks taim-tolmeldaja võrgustiku puhul võrgustikus esinevate taimeliikide arvu ning loomaliikide arvu suhe. See tähistab interaktsioonide spetsiifikat interakteeruvate rühmade vahel võrgustikus ning sõltub tugevasti interakteeruvate partnerite taksonilisest erinevusest (Blüthgen *et al.* 2010).

10 Võrgustike uurimise vahendid

10.1 Graafiteooria

Läbi aegade on võrgustike uurimiseks kasutatud matemaatikute poolt välja töötatud graafiteooriat (Erdős ja Rényi 1959). Erdős ja Rényi võimaldasid selle teooria väljatöötamisega viisi astumaks sammukese lähemale kompleksvõrgustike uurimisele ja mõistmisele (Bascombe ja Jordano 2007). Graafiteooria põhineb matemaatiliste hulkade omavahelisel seotusel. Graafe on võimalik kujutada matemaatiliselt binaarsete maatriksitena (ingl. k. *binary matrix*, *incidence matrix*), mis kirjeldavad võrgustikus asuvate sõlmede omavahelise ühendatuse mustrit ehk topoloogiat (Rodney ja Nason 2004). Iga maatriksis asuv element tähistab kas interaktsiooni esinemist (1) või puudumist (0) (Gotelli 2000). Selleks, et kanda maatriksisse lülide tugevust, asendatakse maatriksi elemendid ühest ning nullist erinevate arvudega (Rodney ja Nason 2004). Lihtsate võrgustike uurimiseks kasutati juhuslikku graafi, mis on defineeritud sõlmederühmaga, mille hulgast juhuslikult valitud kaks sõlme tõenäosusega p omavahel interakteeruvad (Erdős ja Rényi 1959). Tegelikuses on kompleksvõrgustikud palju keerulisemad ning pelgalt graafiteooriast jääb nende seletamisel väheks, kuna reaalses võrgustikes eksisteerivad sõlmed omavad palju suuremat varieeruvust lülide arvus sõlme kohta, kui juhus seda eeldab. Põrs võrgustikud on väga heterogeensed. Paljude võrgustike puhul on erinevate sõlme- või interaktsioonitüüpide määratlemine olulise tähtsusega. Näiteks emas- ja isasorganismid käituvad erinevalt; jättes selle välja toomata, on tulemused moonutatud.

10.2 Nullmudel

Nullmudel on lihtne teoreetiline mudel, mis vastab etteantud tingimustele (Remm *et al.* 2012). Nullmudel on mustri genereerimise mudel, mis põhineb ökoloogilise andmestiku juhuslikustamisel või juhuslikul proovivõtmisel (Gotelli ja Graves 1996). Andmestiku teatud parameetreid hoitakse muutumatuna, samal ajal kui teistel lastakse juhuslikult varieeruda, mille tulemusel moodustub uusi mustreid. Sellise juhuslikustamise tulemusel saadakse mustreid, mida eeldada teatud ökoloogilise mehhanismi puududes (Gotelli ja Graves 1996).

Nullmudel on seega näiline eksperiment, mis võimaldab meil uurida võimalike interaktsioonimustrite ulatust, kui jätta välja mingi kindla ökoloogilise mehhanismi mõju. See on looduslike eksperimentide seisukohast oluline, kuna sisaldab endas juhuslikkuse efekti ning seetõttu võimaldab väga erinevaid tulemusi, sh. ka statistiliselt olulise mõju puudumist.

Simberloffi (1983) käsitus nullmudelist muudab selle kui statistiliseks tööriistaks statistiliste hüpoteeside paikapidavuse kontrollimise raamistikus - keeruline statistilise juhuslikustamise (ingl. k. *randomization*) vorm. Statistiline nullhüpotees võimaldab lihtsat mustrite sarnasuse testimist ning ei eelda mehhanismide otsest kaasamist. Teist vaatenurka nullmudelile esindavad Colwell ja Winkler (1984), kes käsitlesid nullmudelit kui detailset asustamise stsenaariumit, mis võimaldab mõista biotiliste interaktsioonide mõju looduslikes kooslustes. Gotelli ja Graves (1996) peavad viimast aga liiga keeruliseks käsitluseks, hõlmates nn. huvi mõju (ingl. k. *effect of internest*). Omalt poolt pakuvad nad, et nullmudel kirjeldab koosluste moodustumist. Gotelli ja Graves toovad oma raamatus "*Null Model in Ecology*" välja nullmudeli viis olulist omadust:

1. Nullmudel eristab selgelt mustreid ja protsesse. Nullmudel sunnib ökoloogilist teooriat looma lihtsaid ennustusi, kuidas loodus on struktureeritud ning võimaldab neid teooriaid reaalsel andmetel põhinevates katsetes testida.
2. Nullmudel võimaldab tuvastada statistiliselt olulise mõju puudumist. Nullmudeliga analüüsi üks võimalikest tulemustest on see, et analüüsitavat koosluse mustrit ei ole võimalik eristada nullmudeli poolt tekitatust. Kui nullmudel on õigesti koostatud, siis võime järeldada, et see konkreetne vaatluse all olev mehhanism ei oma mustri väljakujunemises olulist rolli. Kui nullmudel on koostatud vigaselt, siis ei pruugi olla võimalik seda kummutada, sest see hõlmab protsesse, mis oleksid pidanud analüüsi käigus ilmnema või lihtsalt jääb statistilisest jõust väheseks. Kui nullmudel lükatakse ümber, annab see tõestust selle kohta, et muster on kooskõlas eelnevalt püstitatud alternatiivse hüpoteesiga ning tulemus konkreetse mehhanismi mõju kohta on statistiliselt oluline.
3. Nullmudel tugineb säästuprintsiibil (ingl. k. *principle of parsimony*) ning eeldab seda, et lihtsaim hüpotees on parim. Samas ei ole mingit kinnitust, et lihtne on alati õige.

4. Nullmudel tugineb ümberlükatavusel (ingl. k. *principle of falsification*). Negatiivsete tõendite abil on võimalik nullhüpoteese kummutada ehk falsifitseerida, kuid nullhüpoteesi kinnitavad tõendid ei saa olla tõendiks nullhüpoteesiga näidatud mustri tõestamisel. Kuigi nullmudel põhineb ümberlükatavusel, ei kirjelda see rangelt vastastikkuseid teineteist välistavaid tulemusi. Nullhüpotees võib olla mitmete kujundavate mehhanismide kombinatsioon.
5. Nullmudel rõhutab juhuslike mehhanismide võimalikku mõju looduslike mustrite väljakujunemisele.

Esimesena kasutati kooslustes nullmudelit liikide ja perekondade suhtarvu (S/G suhe; ingl. k. *species/genus ratio*) leidmiseks, mis näitab konkurentsi intensiivsust (Maillefer 1929). 1960ndatel aastatel arendati välja meetodid liigirikkuse hindamiseks. 1970ndatel kasutati nullmudelit niššikattuvuse ja kehasuuruse piirangute leidmiseks. 1976. aastal lõi Caswell esimese neutraalse mudeli suhtelise arvukuse erinevuste leidmiseks ning 1983. aastal passiivse proovivõtu mudeli liigi-areali suhte leidmiseks (Caswell 1976, 1983; Gotelli ja Graves 1996). Pielou ja Pielou (1986) lõid nullmudeli liikide koosseksiteerimise leidmiseks. See hõlmas erinevatel proovivõtualadel esinevate liikide liiginimekirja juhuslikustamise ning nende tulemuste võrdlemise valimi põhjal. See viis 1999. aastal arvutiprogrammi EcoSim loomiseni. EcoSim on interaktiivne tarkvara, mis võimaldab koosluseökoloogias läbi viia nullmudeli analüüsi. Selle abil on võimalik testida näiteks koosinemist (ingl. k. *co-occurrence*), niššikatvust, liigirikkust ja moodulite struktuuri (Gotelli ja Entsminger 2012). Seda kasutades on võimalik leida kooslusemustreid ilma eksperimentaalsete andmeteta. EcoSim kasutab pseudokoosluste (Pianka 1986) loomiseks Monte-Carlo meetodil juhuslikustamist soovivatalt 1000 korda, ning seejärel võrdleb juhuslikustatud kooslustes ilmnenud mustreid päris andmetel põhinevate maatriksitega. Võrdluste alusel nullmudeliga arvutatakse statistikud ja olulisusväärtus (*P*-väärtus). EcoSim loojad töötavad hetkel R keelel põhineva versiooni kallal (Gotelli ja Entsminger 2012).

10.3 Juhuslike maatriksite teooria

1960-ndatel tegi Wigner ettepaneku uurida kompleksstuumade spektrit kasutades juhuslike maatriksite teooriat (JMT; ingl. k. *random matrix theory, RMT*; Wigner 1967). Pärast seda on meetodit tulemuslikult rakendatud väga erinevates valdkondades. Selle abil on uuritud kompleksseid süsteeme nagu suurte aatomite spektraalsed omadused, metallisolaatori üleminek korrapäratus süsteemis, kvaasiperioodilise süsteemi spektreid, kaootilisi süsteeme, ajurakkude tagasisidet, aga ka aktsiaturgu. Üks JMT põhiline statistiline omadus on omaväärtuse muutlikkus (ingl. k. *eigenvalue fluctuation*) (Luo *et al.* 2006).

10.4 Programm MENA

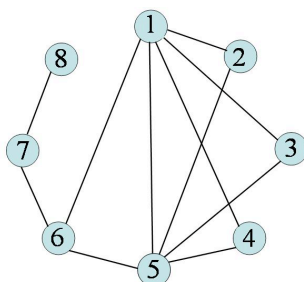
Molekulaarse ökoloogilise võrgustiku analüüs (ingl. k. *Molecular Ecological Network Analysis, MENA*) on kompleksne programm, mis kasutab võrgustike kirjeldamiseks JMT-põhist meetodit. Tõenäosusteoorias ja matemaatilises füüsikas on juhuslik maatriks maatriksväärtustatud juhuslik muutuja (Tao 2012). Võrreldes teiste sarnaste võimalustega, on see meetod märkimisväärne, kuna ta on automaatselt defineeritud ning müra suhtes vähetundlik (Deng *et al.* 2012). See muudab ta heaks vahendiks tegelemaks uue põlvkonna sekveneerimismeetodil saadud mahukate andmetega (Deng *et al.* 2012).

Deng *et al.* (2012) toovad oma artiklis välja, et eelnevate meetodite puuduseks on olnud see, et need kasutavad subjektiivset künnist (ingl.k. *arbitrary thresholds*), mis muudab koostatud võrgustiku pigem ebausaldusväärseks. JMT-põhine analüüs on võimeline üksikelementidest koosneva võrgustiku künnise automaatselt tuvastama eksperimentaalandmete põhjal. Tulemused näitavad, et uudne JMT-põhine meetod on võimeline DNA-põhise info baasil automaatselt võrgustikke genereerima (Deng *et al.* 2012).

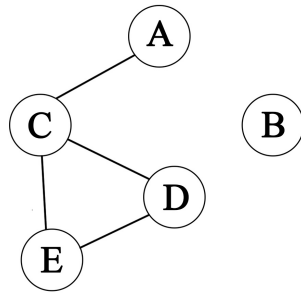
10.5 Cytoscape

Cytoscape on vabavarana kättesaadav tarkvara, mis võimaldab visualiseerida keerulisi võrgustikke ning neid erinevate omadustega täiendada. Lisaks muudavad tarkvara mitmekülgsemaks sellele loodud erinevad lisaprogrammid, mis loovad lisavõimalusi analüüsimises ja tulemuste visualiseerimises (Joonis 10.; Cline *et al.* 2007).

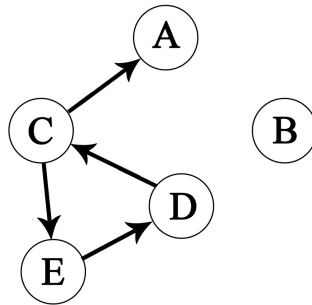
11 Joonised



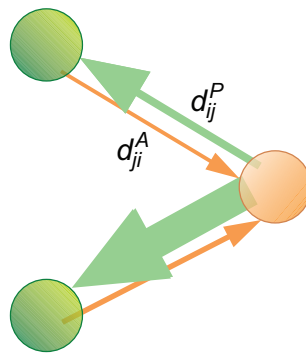
Joonis 1. Sõlme topoloogiline kesksus (ingl. k. *node's topological centrality*) Illustratsioon võrgustikust, mille sõlmel 1 on märgatavalt suurem kesksus kui sõlmel 6. Seetõttu on võrgustik palju vähem tundlik sellele, kui võrgustikust eemalda sõlm number 6. Võetud artiklist Singer (2006).



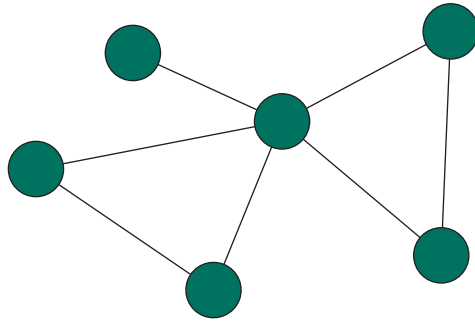
Joonis 2. Orienteerimata graaf (ingl. k. *undirected graph*) Koostatud Cartozo *et al.* (2006) põhjal.



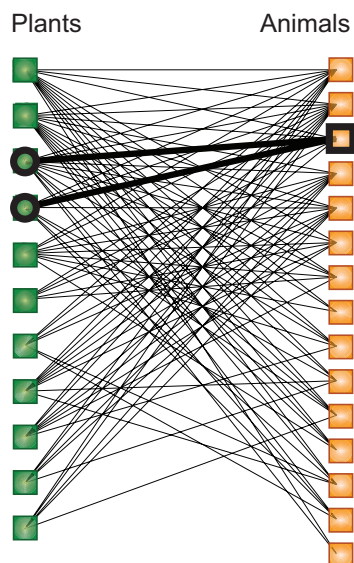
Joonis 3. Orienteeritud graaf (ingl. k. *directed graph*) Koostatud Cartozo *et al.* (2006) põhjal.



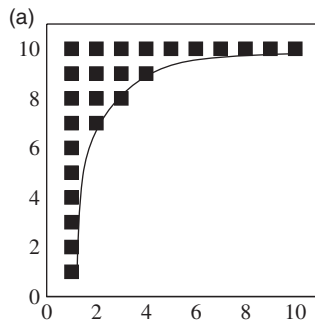
Joonis 4. Kaalutud võrgustik (ingl. k. *weighted network*); **Vastastikune sõltuvus** (ingl. k. *mutual dependence; mutual strength*); **Sõlme sisendaste** (ingl. k. *in-degree*); **Sõlme väljundaste** (ingl. k. *out-degree*) Interakteeruvate liikide (roheline ring tähistab loomaliiki j ning oranž ring tähistab taimeliiki i) sõltuvus teineteisest on kujutatud eri jämeduste ning värvidega joontega. Oranž joon tähistab loomaliigi j sõltuvust taimeliigist i , ning roheline joon tähistab taimeliigi i sõltuvust loomaliigist j . Mida jämedam on interaktsiooni kujutav joon, seda tugevam on sõltuvus. Jooniselt on võimalik välja lugeda ka sõlmede lülide arve ehk astmeid. Näiteks on taimeliiki kujutava oranži sõlme nii sisend- kui ka väljundaste kaks; sõlmest lähtub vastavalt kaks lüli ning sõlm on lõppsõlmeks samuti kahele lülile. Loomaliiki kujutava rohelise sõlme sisend- ja väljundaste võrdne ühega. Võetud artiklist Bascompte ja Jordano (2007).



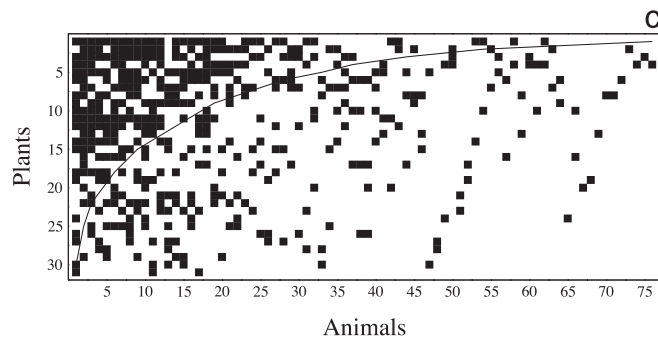
Joonis 5. Ühejaoline võrgustik (ingl. k. *co-occurrence network; one-mode network*)
Rohelised ringid kujutavad ühte sõlmerühma kuuluvaid sõlmi, mis võivad kõik omavahel interaktsioone omada. Jooned kujutavad sõlmi ühendavaid interaktsioone. Võetud artiklist Proulx *et al.* (2005).



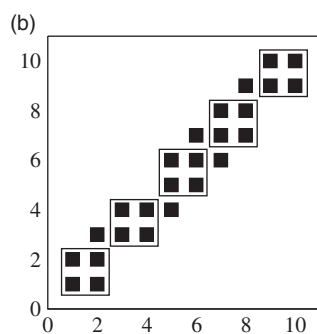
Joonis 6. Kahejaoline võrgustik (ingl. k. *bipartite; two-mode network*) Kahejaoline võrgustik koosneb kahest interakteeruvast sõlmede rühmast (antud joonisel kujutavad rohelised ruudud (taimeliigid) ühte rühma ning oranžid ruudud (loomaliigid) teist rühma. Interaktsioon toimub kahejaolistes võrgustikes vaid kahe sõlmerühma vahel, mitte kunagi sõlmerühma siseselt. Võetud artiklist Bascompte ja Jordano (2007).



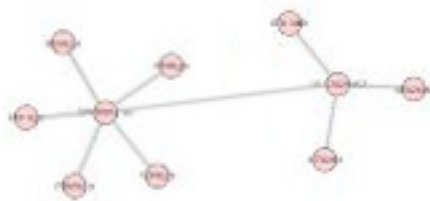
Joonis 7. Kahejaolise võrgustiku pesastunud maatriksvorm. Maatriksis on kujutatud 20 liigiline võrgustik, kus esineb 25 realiseeritud interaktsiooni. Iga must ruut tähistab interaktsiooni esinemist liikide vahel vastavas reas ja veerus. Pidev joon märgib ideaalset pesastumist. Võetud artiklist Fortuna *et al.* (2010).



Joonis 8. Kahejaolise reaalse mutualistliku võrgustiku pesastumist kujutav maatriks. Numbrid märgivad taime- ja loomaliikide arvu võrgustikus. Must ruut tähistab interaktsiooni esinemist vastavas reas asuva taime- ja vastavas veerus asuva loomaliigi vahel. Pidev joon tähistab ideaalset pesastumist. Ideaalselt pesastunud võrgustiku korral esineksid kõik interaktsioonid vasakul pool pidevat joont (nagu on kujutatud joonisel 7.). Tihedat interaktsioonide esinemist tähistav mustade ruutude kogumik vasakul pool pidevat joont, märgib võrgustiku interaktsioonide tuuma, millega spetsialistliigid on enamasti seotud. Võetud artiklist Bascompte *et al.* (2003).



Joonis 9. Kahejaolise modulaarse võrgustiku maatriksvorm. Maatriksis on kujutatud 20 liigiline võrgustik, kus esineb 25 realiseeritud interaktsiooni. Iga must ruut tähistab interaktsiooni esinemist liikide vahel vastavas reas ja veerus. Moodulid on välja toodud kastidena. Võetud artiklist Fortuna *et al.* (2010).



Joonis 10. Näide Cytoscape programmis koostatud võrgustikust.

Tegemist on suure võrgustiku kahest moodulist koosneva modulaarse võrgustiku alamosaga. Mõlema mooduli keskel paikneb selgelt eristuv generalistliik, mis omab interaktsiooni omavahel mitteinterakteeruvate spetsialistidega.

12 Kokkuvõte

Võrgustiku analüüs bioloogiliste koosluste analüüsil on saavutamas üha tähtsamat rolli. Selle abil on võimalik iseloomustada koosluses kui võrgustikus esinevaid liikide või isendite ehk sõlmedevahelisi suhteid ehk lülisid ning nende olulisust koosluse püsimise seisukohast.

Mõistes looduslikes kooslustes esinevaid liikidevahelisi suhteid, saame ennustada muutuvate kliimatingimuste mõju liigirikkusele: kas mõni lüli kaob, muutub vastupidiseks (näiteks saavad mutualistidest konkurendid) või asendub hoopis millegi uuega. Samuti võimaldab interaktsioonide tundmine mõista, milleni viiks funktsioneerivast võrgustikust mõne lüli eemaldumine: millised liigid seetõttu kooslusest kaoksid, millised liigid neid asendaksid, kas see võimaldaks mõnel uuel liigil väljastpoolt kooslust vastasmõjudesse sekkuda ja millistest liikidest saavad uued nii-öelda võrgustiku tugipunktid, mille kadumine põhjustaks drastilisi muutusi kogu võrgustiku ulatuses.

Minu töö eesmärk on anda ülevaade võrgustiku analüüsist. Käsitlen võrgustikku iseloomustavaid parameetreid nagu lülide arvu jaotus, pesastumine, modulaarsus, klasterdumiskoeffitsient, spetsialiseerumine, ühendatus, vastastikune sõltuvus ning asümmeetria. Annan ülevaate ka võrgustiku analüüsis kasutatavatest vahenditest. Samuti käsitlen võrgustiku analüüsi kasutamist ning toon teemakohaseid näiteid avaldatud artiklitest. Antud töö eesmärk on õppida meetodikat põhjalikult tundma, et seda edasiste õpingute käigus maa-aluste suhetevõrgustike (seen-taim interaktsioonid) uurimiseks rakendada.

13 Summary

Analysis of ecological networks

Helery Harend

Network analysis is gaining more and more attention in disentangling patterns in ecological communities. It allows us characterise the community as a network, in which species or specimens and interactions between them serve as nodes and links, respectively. Characterising these aspects also allows us predict the persistence of a community.

We can use the knowledge about interactions between species in a natural community to predict the impact of changing climate conditions on species richness: are some of the links about to disappear from the community, change in their function (for example mutualistic interactions turn into antagonistic ones) or be replaced with others. It allows us make predictions about the consequences of node removal from a functional network: which species would disappear; which species would replace them; does it pave the way for new species from outside of the community to interfere the existing interactions, which species are becoming the new fundamental parts of the network; disappearance of which species would change the community and network drastically.

The aim of my theses is to give an overview of network analysis. I characterize and provide examples for the following network properties: degree distribution, nestedness, modularity, clustering coefficient, specialisation, connectance, mutual dependance, and asymmetry. I also review the means of network analysis. This overview is intended to be utilized in subsequent research in the belowground fungus-plant interaction networks.

14 Kasutatud kirjandus

Barrat A, Barthélemy M, Pastor-Satorras R, Vespignani A. (2004). The architecture of complex weighted networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101: 3747-3752.

Bascompte J, Jordano P, Melian C, Olesen JM. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100: 9383-9387.

Bascompte J, Melián CJ, Sala E. (2005). Interaction strength combinations and the overfishing of a marine food web. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102: 5443-5447.

Bascompte J, Jordano P, Olesen JM. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312: 431-433.

Bascompte J, Jordano O. (2006). The structure of plant-animal mutualistic networks. *Raamatus: Pascual M, Dunne JA. (2006). Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs: 143-159.*

Bascompte J. (2007). Networks in ecology. *Basic and Applied Ecology* 8: 485-490.

Bascompte J, Jordano P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 567-593.

Bascompte J. (2009). Disentangling the web of life. *Science* 325: 416-419.

Bastolla U, Fortuna MA, Pascual-Garcia A, Ferrera A, Luque B, Bascompte J. (2009). The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature* 458: 1018-1021.

Blüthgen N, Menzel F, Hovestadt T, Fiala B, Blüthgen N. (2007). Specialization, constraints, and conflicting interest in mutualistic networks. *Current Biology* 17: 341-346.

Buldas A, Laud P, Villemson J. (2008). Graafid (Teine, parandatud ja täiendatud trükk). Tartu, Tartu Ülikooli Kirjastus.

Burgos E, Ceva H, Perazzo RPJ, Devato M, Medan D, Zimmermann M, Delbue AM. (2007). Why nestedness in mutualistic networks? *Journal of Theoretical Biology*, 249: 307-313.

Calcagno V, Demoinet E, Gollner K, Guidi L, Ruths D, de Mazancourt C. (2012). Flows of research manuscripts among scientific journals reveal hidden submission patterns. *Science* 338: 1065-1069.

Cartozo CC, Garlaschelli D ja Caldarelli G. (2006). Graph theory and food webs. Raamatus: Pascual M, Dunne JA. (2006). *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs*: 93-117

Caswell H. (1976). Community structure: a neutral model analysis. *Ecological Monographs* 46: 327-354. [Viidatud raamatus Gotelli ja Graves (1996)]

Caswell H. (1983). Replay to a comment by Ugland and Gray. *Ecology* 64: 605-606. [Viidatud raamatus Gotelli ja Graves (1996)]

Colwell RK, Winkler DW. (1984). A null model for null models in biogeography. Raamatus: Strong DR, Simberloff D, Abele LG, Thistle AB. (Eds.) *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, USA.

Darwin C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. London, John Murray. [Viidatud raamatus Niklus (2012)]

Deng Y, Jiang Y-H, Yang Y, He Z, Luo F, Zhou J. (2012). Molecular ecological network analyses. *BMC Bioinformatics* 13. 113.

Dormann FD, Fründ J, Blüthgen N Gruber B. (2009). Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal* 2: 7-24.

Dunne JA, Williams RJ, Martinez ND. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecology Letters* 5: 558-567.

Dupont YL, Olesen JM. (2009). Ecological modules and roles of species in heathland plant-insect flower visitor networks. *Journal of Animal Ecology* 78: 346-353.

Dyer RJ, Nason JD. (2004). Population graphs: the graph theoretic shape of genetic structure. *Molecular Ecology* 13: 1713-1727.

Elton CS. (1958). *The ecology of invasions by animals and plants*. Chapman & Hall: London, UK. [Viidatud raamatus Gotteli ja Graves (1996)]

Erdős P, Rényi A. (1959). On random graphs. *Publicationes Mathematicae Debrecen* 6: 290-297.

Fath BD, Scarler UM, Ulanowicz RE, Hannon B. (2007). Ecological network analysis: network construction. *Ecological Modelling* 208: 49-55.

Fortuna MA, Bascompte J. (2006) Habitat loss and the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology Letters* 9: 281-286.

Fortuna MA, Stouffer DB, Olesen JM, Jordano P, Mouillot D, Krasnov BR, Poulin R, Bascompte J. (2010). Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology* 79: 811-817.

Gardner MR ja Ashby WR. (1979). Connectance of large dynamic (cybernetic) systems critical values for stability. *Nature* 288: 784. [Viidatud raamatus Gotteli ja Graves (1996)]

Gotelli NJ. (2000). Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology* 81: 2606-2621.

Gotelli NJ, Graves GR. (1996) *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA. <http://www.uvm.edu/~ngotelli/nullmodelspage.html>

Guimaraes PR, Rico-Gray V, Furtado dos Reis S, Thompson JN. (2006). Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 2041-2047.

Hutchinson GE. (1959). Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93: 145-159. [Viidatud raamatus Pascual ja Dunne 2006]

Joppa LN, Bascompte J, Montoya JM, Sole RV, Sanderson J, Pimm SL. (2009). Reciprocal specialization in ecological networks. *Ecology Letters* 12: 961-969.

Jordano P. (1987). Patterns in mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American Naturalist* 129: 657-677

Jordano P, Bascompte J, Olesen JM. (2006). The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. Raamatus: Waser NM, Ollerton J (Eds). (2006). Plant-Pollinator Interactions: From Specialization and Generalization: 173-199.

Korenkevych D, Skidmore F, Goldengorin B, Pardalos PM. (2013). How close to optimal are small world properties of human brain networks? Raamatus: Goldengorin B, Kalyagin VA, Pardalos PM (Eds). (2013). Models, Algorithms, and Technologies for Network Analysis. Springer Proceedings in Mathematics & Statistics, New York: 117-127.

Krebs CJ. (1972). Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. New York: Harper and Row. [Viidatud raamatus Krebs (2009)].

Krebs CJ. (2009). Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance 6th ed. San Fransisco: Benjamin/Cummings.

MacArthur RH. (1955). Function of animal populations and a measure of community stability. Ecology 36: 533-536. [Viidatud raamatus Pascual ja Dunne 2006]

Maillefer A. (1929). Le Coefficient generique de P. Jaccard et sa signification. Mémoire de la Société vaudoise des Sciences naturelles. Soc. Vaudoise 3: 4. [Viidatud raamatus Gotelli ja Graves (1996)]

May RM. (1972). Will a large complex system be stable? Nature 238: 413-414. [Viidatud raamatus Pascual ja Dunne 2006]

Memmott J, Waser NM, Price MV. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 271: 2605-2611.

Montoya JM, Solé RV. (2003). Topological properties of food webs: from real data to community assembly models. *Oikos* 102: 614-622.

Montoya JM, Pimm SL and Solé RV. (2006). Ecological networks and their fragility. *Nature* 442: 259-264.

Newman MEJ. (2003). The structure and function of complex networks. *Society for Industrial and Applied Mathematics Review* 45: 167-256.

Nielsen A, Bascompte J. (2007). Ecological networks, nestedness and sampling effort. *Journal of Ecology* 95: 1134-1141.

Niklus M. (2012) modifitseeritud tõlge. Liikide tekkimine loodusliku valiku teel, ehk, Soodustatud rasside säilimine olelusvõitluses. Sulemees: Eesti Loodusuurijate Selts, Tartu, Eesti.

Odum EP. (1953). *Fundamentals of ecology*. Philadelphia, PA: Saunders. [Viidatud raamatus Pascual ja Dunne 2006]

Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. (2006). The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology* 240: 270-276.

Pardalos P, Goldengorin B, Kalyagin VA. (2013). *Models, Algorithms, and Technologies for Network Analysis*. Springer-Verlag New York Inc.: New York, USA.

Pascual M, Dunne JA. (2006). *Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food*. Oxford University Press: New York, USA.

Petchey OL, McPhearson PT, Casey TM, Morin PJ. (1999). Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function. *Nature* 402: 69-72.

Pianka ER. (1986). Ecology and natural history of desert lizards. Analysis of the ecological niche and community structure. Princeton University Press: Princeton, USA. [Viidatud raamatus Gotelli ja Graves (1996)]

Pielou DP, Pielou EC. (1968). Association among species of infrequent occurrence: the insect and spider fauna of *Polyporus betulinus* (Bulliard) Fries. Journal of Theoretical Biology 21: 202-216.

Poisot T, Canard E, Mouillot D, Mouquet N, Gravel D. (2012). The dissimilarity of species interaction networks. Ecology Letters 15: 1353-1361.

Proulx SR, Promislow DEL, Phillips PC. (2005). Network thinking in ecology and evolution. Trends in Ecology and Evolution 20: 345-353.

Simberloff D. (1983). Competition theory, hypothesis-testing, and other community ecological buzzwords. American Naturalist 122: 625-635. [Viidatud raamatus Gotelli ja Graves (1996)]

Cline MS, Smoot M, Cerami E, Kuchinsky A, Landys N, Workman C, Christmas R, Avila-Campilo I, Creech M, Gross B, Hanspers K, Isserlin R, Kelley R, Killcoyne S, Lotia S, Maere S, Morris J, Ono K, Pavlovic V, Rico AR, Vailaya A, Wang P-L, Adler A, Conklin BR, Hood L, Kuiper M, Sander C, Schmulevich I, Schwikowski B, Warner GJ, Ideker T, Bader GD. (2007). Integration of biological networks and gene expression data using Cytoscape. Nature Protocols 2: 2366-2382.

Singer Y. (2006). Dynamic measure of network robustness. Electrical and Electronics Engineers in Israel, 2006 IEEE 24th Convention of IEEE.

Strogatz SH. (2001). Exploring complex networks. Nature 410: 268-276.

Strong DR, Simberloff D, Abele LG, Thistle AB. (Eds.) (1984). *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*. Princeton University Press, Princeton, USA. [Viidatud raamatus Gotelli ja Graves (1996)]

Thébault E, Fontaine C. 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science* 329: 853-856.

Thompson JN, Reichman OJ, Morin PJ, Polis GA, Power ME, Sterner RW, Couch CA, Gough L, Holt R, Hooper DU, Keesing F, Lovell CR, Milne BT, Molles MC, Roberts DW, Strauss SY. (2001). Frontiers of ecology. *BioScience* 51: 15-24.

Verhoef HA, Morin PJ. (2010). *Community Ecology Processes, Models, and Applications*. Oxford University Press New York Inc.: New York, USA.

Wassermann S, Faust K. (1994). *Structural analysis in the social sciences social network analysis methods and applications*. Cambridge University Press Cambridge, USA.

Wigner EP. (1967) Random matrices in physics. *Siam Review* 9: 1-23. [Viidatud raamatus Gotelli ja Graves (1996)]

Williams RJ. (2011). Biology, methodology or chance? The degree distribution of bipartite ecological networks. *PLoS ONE* 6: e17645.

Internetiallikad:

Gotelli NJ, Entsminger GL. (2012) EcoSim 7.72. Acquired Intelligence, Inc. <http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>

Remm K, Remm J, Kaasik A. (2012) Ruumiliste loodusandmete statistiline analüüs. <http://hdl.handle.net/10062/26456>

Tao T. (2012). Topics in Random Matrix Theory. American Mathematical Society. <http://terrytao.files.wordpress.com/2011/02/matrix-book.pdf>

Anonüümne. (2008). <http://www.cs.ut.ee/~nestra/mat/inf/p/aa/08s/s/graafid.pdf>

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Helery Harend (sünnikuupäev: 19.10.1990),

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Ülevaade ökoloogiliste võrgustike analüüsist“, mille juhendaja on Leho Tedersoo ja Mohammad Bahram,
 - 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 27.05.2013