

# Kulcsfajkomplexek kutatása és ennek alkalmazási perspektívái a természetvédelem hatékonyságának növelésében

Benedek Zsófia<sup>1,5</sup>, Jordán Ferenc<sup>2</sup> és Báldi András<sup>3</sup>

<sup>1</sup>ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék

Pázmány P. s. 1/c, 1117, Budapest

<sup>2</sup>MTA ÖBKI

Alkotmány u. 2-4., 2163, Vácrátót

<sup>3</sup>MTM – MTA Állatökológiai Kutatócsoport

Ludovika tér 2., 1083, Budapest

<sup>5</sup>felelős szerző: zsofia.benedek@gmail.com

Összefoglaló: Az élőhelyek fragmentációja miatt az erre különösen érzékeny beporzó rovarfajok lokálisan megritkulhatnak, s ez sok esetben pollinációs krízishez vezet. Ez megzavarhatja a herbivórok és a ragadozók populációit is, így közösségi szintű problémákhoz vezethet. Olyan fajokat (topológiai kulcsfajokat) kerestünk, melyek a kölesönhatási hálózatban betöltött helyzetüknek köszönhetik kiemelkedő szerepüket. Ezek után több kulcsfaj meghatározásával kulcsfajkomplexeket képeztünk, és arra voltunk kíváncsiak, hogy a kulcsfajokból képzett halmazok egymás részalmazai-e. Eredményeink szerint nem elsősorban a fajdiverzitás, sokkal inkább a közösségszerkezet számít: a magas pollinátor/növény arány csökkenti a beágyazottság mértékét. Úgy gondoljuk, a közösségek általunk vizsgált tulajdonsága segít a védendő fajok kiválasztásában.

Kulcsszavak: egymásba ágyazottság, hálózatelemzés, kulcsfajkomplex, pollinátor, közösségi szintű természetvédelem, fajkölesönhatás

## Bevezetés

Egyre több a bizonyíték arra, hogy a tájléptékű és a közösségökológiai folyamatok szoros kapcsolatban állnak egymással (pl. Crooks & Soulé 1999), így például az élőhely-fragmentáció hatására pollinációs krízishelyzet alakulhat ki (Kearns *et al.* 1998): a különösen érzékeny megporzóközösségek fajösszetétele megváltozik, s ez hat a növényközösségre is. Emellett egyre elfogadottabb, hogy a növény-pollinátor kapcsolatok nem tekinthetők tipikus páros kapcsolatoknak, sokkal inkább két jól elkülönülő csoportba sorolható fajok közötti bonyolult, diffúz kapcsolatrendszernek (Bronstein 2001). Írásunkban 22 különböző növény-pollinátor hálózat szerkezeti elemzését mutatjuk be. Tisztában vagyunk azzal, hogy viszonylag egyszerű és általános megközelítésünk nem lehet elegendő minden apró adat értelmezéséhez, de úgy gondoljuk, hogy az interakciós hálózatok legalapvetőbb szerkezete nagy hatást gyakorol a közösség viselkedésére és dinamikájára. Úgy gondoljuk, hogy a megközelítésünk és az eredményeink segíthetnek megérteni a kapcsolatot a biodiverzitás és az ökoszisztéma működése között (lásd még Loreau *et al.* 2002) abban az esetben, ha

tanulmányozott (rész)közösségek működőképessége sokkal inkább a rendszer architektúrájától függ, mint a fajdiverzitástól.

Célunk az volt, hogy (1) bemutassuk, hogy gráfelméleti módszerek segítségével hogyan határozhatunk meg és számszerűsíthetünk kulcsfajkomplexeket, (2) valamint hogyan számszerűsíthetjük ezen komplexek egymásba ágyazottságát, (3) egy esettanulmány ismertetésével illusztráljuk a különbséget az egyfajú és a többfajú megközelítési mód között, valamint (4) egy elég nagy növény-pollinátor hálózati adatbázis metaanalízise révén megállapítsuk, hogy van-e kapcsolat az egymásba ágyazottság és a hálózat szerkezete között.

## Eszközök és módszerek

### *Az adatbázis*

Egy kutatóintézet (National Center for Ecological Synthesis and Analysis, University of Santa Barbara, USA) interneten található adatbázisával dolgoztunk (adatok és további hivatkozások az alábbi címen olvashatók: [www.nceas.ucsb.edu/interactionweb/](http://www.nceas.ucsb.edu/interactionweb/)), mely 31 növény-pollinátor hálózatot tartalmaz (ezek közül technikai okokból csak 22-vel foglalkoztunk, további információ a fenti honlapon és fovebbi részletek: Benedek *et al.* 2007). Az általunk vizsgált interakciós hálózatokra jellemző, hogy a fajok két nagy csoportba sorolhatóak (növények és beporzó rovarok), és kapcsolat (beporzás) nyilván csak a csoportok között jöhet létre, a csoportokon belül nem.

### *Topológiai (szerkezet alapján meghatározott) kulcsfajok*

A természetes közösségekben a fajok jelentősége korántsem egyenlő mértékű. A fő probléma a különösen jelentős fajok (pl. zászlóshajó-, esernyő- vagy kulcsfajok, Simberloff 1998) kutatása és a fajok relatív fontosságának megértése során az, hogy hiányoznak a kvantitatív szemléletű megközelítések (Power *et al.* 1996). A fontos fajok funkcionális jelentősége rendszerint csak akkor igazolható, ha lokális kihalásuk hatása kaszkádszerűen terjed, pl. másodlagos kihalásokat okoz. Ennek oka természetesen az, hogy a természetben az együtt élő fajok között bonyolult kölcsönhatások alakulnak ki, és a hosszú idő alatt összezsugorodott kapcsolatrendszer érzékeny a durva változásokra. Mindezek miatt a fontos fajok jelentősége összefügghet az interakciós hálózatban betöltött pozíciójukkal, mely számszerűsíthető (Jordán *et al.* 1999, Jordán & Scheuring 2002, Jordán *et al.* 2007). A fogalmi és technikai nehézségek ellenére a fent említett tanulmányok a jövőben központi szerepet játszhatnak a funkcionális és közösségi szemléletű konzervációbiológiában. A topológiai jelentőség vizsgálata során a legegyszerűbb módszer, ha az *i* faj közvetlen kölcsönható partnereit számba vesszük (fokszám, *D* – rövidítés az angol *degree* szóból). Ez az egyszerű számítás (más, bonyolultabb vizsgálatokkal együtt) jó összehasonlítási alapot szolgáltat (lásd még Benedek *et al.* 2007). Jelen írásunkban azonban ennek kiterjesztéseként egy többfajú megközelítésen alapuló módszerre koncentráltunk.

### *Topológiai kulcsfajkomplexek*

Egy igen érdekes esettanulmányban Daily és kollégái (Daily *et al.* 1993) definiálták a

kulcsfajkomplex fogalmát, és újra felhívták a figyelmet arra, hogy a konzervációbiológiában elengedhetetlen a többfajú szemléletmód (vö. Simberloff 1998, és egy értelmezés a növény-pollinátor rendszerek esetében: Memmott & Waser 2002, Memmott *et al.* 2004). Az, hogy az egyes fajok egyenként mért vagy becsült jelentőségét összehasonlíjuk, nem tekinthető többfajú megközelítésnek. Ez a fogalom valójában azt jelenti, hogy az egyes fajok fontosságát közösségökológiai összefüggésben jellemezzük, vagyis bizonyos fajkombinációk jelentőségét mérjük valamilyen módon.

A fent írtak értelmében a topológiai kulcsfajkomplexeknek a „kulcsjátékos probléma” megoldásait tekintettük (KeyPlayer Problem, mely a szociológiából ismert: Borgatti 2003a) és a fajkombinációk jelentőségét egy szoftver (KeyPlayer 1.44, Borgatti 2003b) segítségével számoltuk ki. Maga a probléma az alábbi: ha az ép, érintetlen  $N$  pontú hálózatban hatások terjednek  $n$  pontból, akkor melyik az az  $n$  pont, melyekből az információ / lépésen belül eljut a többi pont ( $N/n$ ) lehető legnagyobb hányadához. Az optimálisan kiválasztott  $n$  csomópontot tekintjük a KP-halmaznak, azaz a KP-probléma (KPP) optimális megoldásának. Vizsgálataink során  $l=2$  lépést vettünk figyelembe, a KP-halmazok méretét  $n=1$ -től  $n=6$ -ig változtattuk (azaz a három vagy több lépésben ható indirekt hatásokat, és a hatnál több fajt tartalmazó kulcsfajkomplexeiket nem vizsgáltuk az egyszerűség és a realitás kedvéért). Minden szimulációt tízezerszer futtattunk. A végeredmény minden hálózat esetében hat, egyre nagyobb halmaz volt, melyek elemei gráfpontok (fajok) voltak (lásd például az 1. táblázat jobb felső részét).

#### *A topológiai kulcsfajkomplexeik egymásba ágyazottsága*

Ha a különböző méretű KP-halmazok egyes esetekben tartalmazzák a kisebb KP-halmazok elemeit, akkor azt mondjuk, hogy egymásba ágyazottak. Feltételezzük, hogy a halmazok egymásba ágyazottságának mértéke szerkezeti kényszert jelent a természetvédelmi törekvések hatékonyságán és sikerességén. Ha ugyanis a nagyobb halmaz általában tartalmazza a kisebbet (nagy a beágyazottság mértéke), akkor a legfontosabb faj védelme után – további (anyag) forrás esetén – automatikusan sort keríthetünk a második legfontosabb védelmére és így tovább. Ha azonban a beágyazottság mértéke alacsony, akkor a legfontosabb faj védelme hiábavalóvá válik további források bevonásával, hiszen a két legfontosabb fajt tartalmazó halmaznak nem eleme a legfontosabb faj, vagyis az aktuálisan védendő fajok a forrás mennyiségétől függenek. A természetvédelem sikerének megjósolhatósága érdekében fontos lehet ismerni azt, hogy mely hálózati tulajdonság(ok) eredményeznek egymásba ágyazott kulcsfajkomplexeiket.

A beágyazottság méréséhez a Nestedness Temperature Calculator nevű szoftvert használtuk (NTC, Atmar & Patterson 1995, Báldi 2003). Az 1. táblázat bal oldalán egy kiemelt hálózat fajainak  $D$ -értékeken alapuló rangsora látható, azaz az egyfajú, lokális szemléletű pozicionális jelentőség mértéke. A táblázat jobb felső részében a növekvő méretű KP-halmazokat tüntettük fel (ahol  $n = 1...6$ ), alatta pedig a bináris mátrix látható. Itt az első oszlopban az egyelemű KP-halmaz tagja szerepel, az utolsó két oszlopban pedig megjelennek a csak a legnagyobb ( $n=6$ ) KP-halmazban előforduló fajok is.

A Nestedness Temperature Calculator szoftver számszerűsíti, hogy mennyire rendezettek a kapott bináris mátrixok. Ha a nagyobb KP-halmaz mindig tartalmazza a kisebbbe-

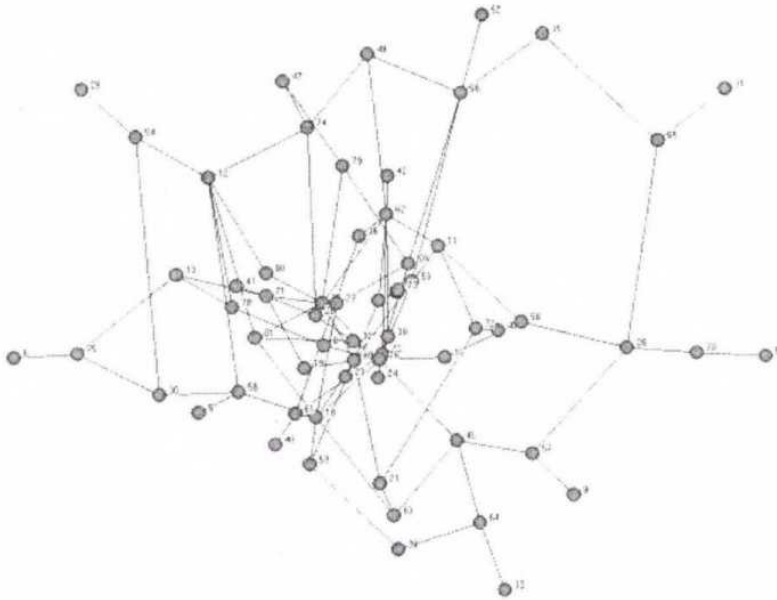


ket, akkor az eredményül kapott mátrix átrendezhető úgy, hogy az összes 1-es a mátrix bal felső sarkába kerüljön. A rendezettség számokkal is kifejezhető, ezt nevezzük a mátrix hőmérsékletének. Monte Carlo szimulációval képezhető egy szignifikancia-szint, mely meghatározza annak a valószínűségét, hogy egy random módon generált mátrix „hidegebb” (beágyazottabb) lesz annál, mint amit éppen vizsgálunk. Minden hálózatot jellemeztünk továbbá a fajok és a köztük kialakuló kölcsönhatások számával.

## Eredmények

### *A hálózat szerkezete – lokális megközelítés*

A továbbiakban egy esettanulmányon keresztül folytatjuk módszerünk részletes ismertetését. A „ram” jelű hálózatot (Ramirez & Brito 1992) választottuk ki bemutatás céljából. Ez a növény-pollinátor hálózat, melyet Venezuelában írtak le a nyolcvanas években, 53 rovar-, valamint 28 növényfajt tartalmaz (1. ábra). A fajokra a számuk alapján hivatkozunk, #1-től #81-ig. Ebből az első 53 faj a pollinátor, #54-től #81-ig pedig a növényfajok következnek (a fajok neve [www.nceas.ucsb.edu/interactionweb/](http://www.nceas.ucsb.edu/interactionweb/) alatt olvasható).



**1. ábra.** A 22 vizsgált interakciós hálózat egyike (ram) egy venezuelai növény-pollinátor közösséget mutat be. A számok a különböző növény- és pollinátorfajokat jelzik (1-től 53-ig, illetve 54-től 81-ig). A hálózatot a NetDRAW szoftverrel rajzoltuk, mely az UCINET 6 szoftver alprogramja (Borgatti *et al.* 2002).

Az egyes fajokat kétféleképpen jellemezzük: egyrészt a fokszámmal ( $D$ ), másrészt aszerint, hogy benne vannak-e az első hat KP-halmaz valamelyikében ( $n = 1..6$ , lásd az 1. táblázatot). Érdekes megfigyelni, hogy a foksám alapján a legfontosabbnak ítélt, vagyis a legtöbb kapcsolattal rendelkező faj (#76, egy növény: *Ludwigia nervosa*,  $D = 16$ ) nincs benne a vizsgált KP-halmazokban, tehát sokfajú megközelítésünk szerint a legtöbb kapcsolattal jellemezhető faj védelme nem feltétlenül elsődleges szempont. Ezzel párhuzamosan, a legelső KP-halmazban ( $n = 1$ ) megjelent #25 faj (egy pollinátor, *Augochlorensis callichroa*)  $D = 7$ -tel csak negyedik a fokszámmal alapuló listában. A két fajt tartalmazó KP-halmaz ( $n = 2$ ) a foksám-rangsor alapján második és harmadik legfontosabbnak ítélt fajokat tartalmazza (a #62 faj egy növény, *Hyptis dilatata*,  $D = 10$ , a #18 faj pedig a jól ismert *Apis mellifera*,  $D = 8$ ). A harmadik KP-halmazban ( $n = 3$ ) pedig két faj is van (a #26 faj pollinátor, *Auhochloropsis vesta* és #56 növény: *Rhynchospora barbata*), melyek fokszáma mindössze  $D = 4$ . Az 1. táblázatból látható, hogy a hálózat elemeiből képzett KP-halmazok igen kevésbé egymásba ágyazottak.

**1. táblázat.** Lokális hálózati indexek a „ram” jelű hálózat esetében. Bal oldalon a foksám ( $D$ ) szerint rangsoroltuk a fajokat (a  $D > 3$  foksámú fajokat tüntettük csak fel). A jobb felső sarokban az  $n=1..6$  elemű KP-halmazokat láthatjuk (Borgatti 2003), a jobb alsó sarokban pedig az ezek alapján képzett bináris mátrixot, mely mátrix beágyazottságát a Nestedness Temperature Calculator nevű szoftverrel számoltuk (Atmar & Patterson 1995).

fajok	D		n												
76	16	KP-halmazok	1	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
62	10		2	-	18	62	-	-	-	-	-	-	-	-	
18	8		3	25	-	-	26	56	-	-	-	-	-	-	
25	7		4	-	18	-	26	-	49	71	-	-	-	-	
12	6		5	-	18	-	26	-	49	71	1	-	-	-	
66	6		6	-	18	-	26	-	49	71	0	2	4		
69	6	↓ KP-mátrix													
61	5														
71	5														
11	4														
26	4														
45	4														
50	4				1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
56	4				0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
64	4				1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
74	4				0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0
78	4			0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	
81	4			0	1	0	1	0	1	1	0	1	1		

Más hálózatokban a KP-halmazok sokkal inkább egymásba ágyazottak, vagyis a nagyobb halmazok tartalmazzák a kisebbek elemeit is (például az egyelemű kulcsfajkomplex tagja minden nagyobbban). Ebben az esetben a hálózat szerkezetéből következően igen hatékony lehet a természetvédelem, legalábbis ilyen jellegű strukturális kényszerek nem akadályozzák a fajvédelmi prioritások megalkotását.

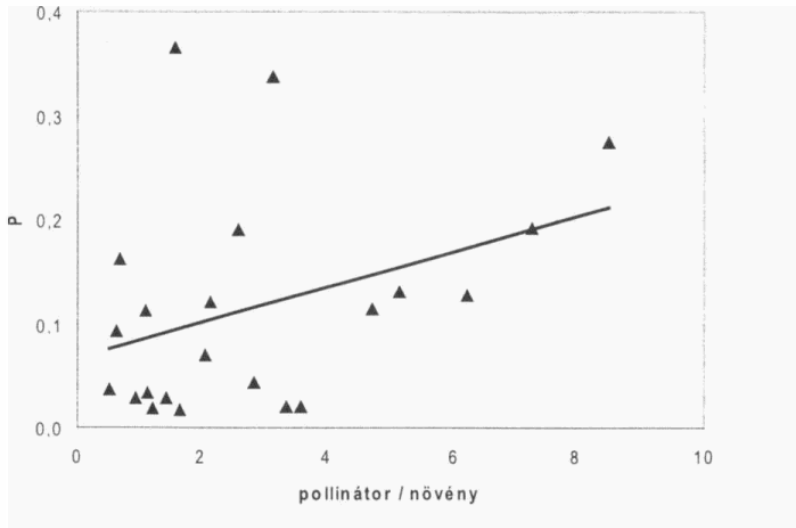
#### *A hálózat szerkezete – globális megközelítés*

Az olyan egyszerű globális hálózati paraméterek mellett, mint amilyen a fajsám vagy a kapcsolatok száma, két másik paraméterrel is jellemezhetjük az interakciós hálózatokat. A Nestedness Temperature Calculator segítségével végzett szimuláció eredményeképpen minden egyes hálózatra adódik egy  $P$  szignifikancia-érték, mely a bevitt mátrix méretétől függetlenül számszerűsíti a KP-halmazok egymásba ágyazottságát.

Vizsgálataink során korrelációkat kerestünk a gráfok tulajdonságai és a beágyazottság mértéke között. Az a kérdés, hogy melyek azok a tulajdonságok, melyek automatikusan a KP-halmazok egymásba ágyazottságát okozzák, a matematika terén is új, és egyelőre tisztázatlan probléma (Everett, személyes közlés). Eredményeink szerint a fajsám és a konnektancia nem befolyásolja a kulcsfajkomplexek egymásba ágyazottságának mértékét, de a növény/pollinátor arány igen (2. ábra). Azokban a közösségekben tehát, ahol a beporzók nem olyan fajgazdagok, és a pollinátor/növény arány 1 körüli érték, a beágyazottság nagyobb mértékű és a kulcsfajok csoportjait – legalábbis topológiai értelemben – könnyebb meghatározni a hálózatelemzés során.

### Diszkusszió

Írásunkban új módszert javasolunk a természetvédelmi erőfeszítések hatékonyságának és eredményességének becslésére. Egy gazdag növény-pollinátor adatbázis alapján metaanalízist végeztünk, így a következtetéseink ezekre a növény-pollinátor rendszerekre vonatkoznak. Hangsúlyozzuk, hogy egy igen komplex, sok fajt tartalmazó közösség elemzése során a hálózati perspektíva és valamiféle topológiai érvelés elengedhetetlen. A növény-pollinátor mutualizmusok diffúz természete okán egy konkrét faj jelentősége nem becsülhető úgy, hogy a közösség többi tagját nem vesszük figyelembe, itt még inkább megkerülhetetlen a többfajos szemléletmód. A pollinációs krízis küszöbén, tudván, hogy a beporzás folyamata központi jelentőségű kölcsönhatás (Kearns *et al.* 1998), kiemelkedő szempont, hogy jobban ismerjük a pollinációs közösségek felépítését, ebben segít a hálózatelemzés. Itt jegyeznénk meg, hogy megközelítési módunk ugyan a közösség szintjén „globálisnak” tekinthető, amennyiben minden releváns fajt és fajkölcsönhatást is figyelembe kíván venni, azonban tájökológiai értelemben nagyon is lokális marad: az eredményeink alapján fontos fajnak tűnő 18-as faj (*Apis mellifera*) nem őshonos, invazív faj. Hagyományos természetvédelmi megfontolások szerint tehát nyilvánvalóan nem érdemel védelmet. Ugyanakkor ettől még lehet fontos, és nem kizárt, hogy a ritkább, őshonos fajok védelme szempontjából nem baj, ha szem előtt tartjuk a közösségi kapcsolathálózat fenntartásában játszott, fontosnak tűnő szerepét.



**2. ábra.** A KP-halmazok egymásba ágyazottsága (P) és a hálózatok egyik topológiai tulajdonsága, a pollinátor/növény arány között lévő kapcsolat. Míg a fajsám és a konnektancia nem mutat szignifikáns összefüggést a beágyazottsággal, a pollinátor/növény arány igen ( $R^2 = 0.1365$ ,  $p = 0.09$ ). P azt a valószínűséget mutatja, hogy egy véletlenszerűen generált mátrix beágyazottabb („hidegebb”) lesz, mint az éppen vizsgált: alacsony P érték nagyobb mértékű beágyazottságot jelent. Következtetésünk az, hogy nem a komplexitás, hanem a hálózatok topológiája határozza meg a KP-halmazok egymásba ágyazottságát, azaz a természetvédelmi erőfeszítések várható hatékonyságát és sikerességét.

A természetvédelem törekvései általában kompromisszumokra, szerény lehetőségek mellett elérhető lehető legjobb megoldások keresésére korlátozódnak. Nézeteink szerint nem mindig a ritka fajokat, hanem sokszor az ökoszisztéma-funkciók ellátásáért fokozottan felelős kulcsfajokat célszerű védeni, ehhez viszont csak közösségi szemléletű, többfajos vizsgálati módszerek nyújthatnak segítséget. Nagyon leegyszerűsítve: amennyiben (szélsőséges esetben) egy ritka és egy fontos faj között „kell” választani, általában feltételezhető, hogy a fontos faj védelme direkt vagy indirekt módon segítheti a ritka faj(ok) túlélését is, fordított esetben viszont erre nemigen van remény. A ritka vagy csökkent terjedési képességű fajok védelme fontos (pl. Sárospataki *et al.* 2005), de általában lokális és talán csak rövidebb távú előnyökkel jár. A közösségek komplex volta miatt első pillantásra szinte lehetetlen felmérni a gyakran háttérben megbúvó KP-fajokat (vö. Paine 1969), ezért van szükség a hálózatok gondos elemzésére. Megközelítésünk tehát arra mutat rá, hogy mennyire eredménytelen lehet a természetvédelem, ha csupán a ritka fajokra koncentrálnak, s azokat is egyenként értékeli. A fajok tömegességétől függetlenül érdekes és jellegzetes mintázatokra derül fény a topológia vizsgálata során, ezért komplex rendszerek esetében a szerkezetet stabilizáló, esetleg gerinc-



telen fajok ismerete fontosabb lehet, mint a tömegesség mérése és a ritka, főként gerinces fajok védelme. Mindezeken felül, ha a mutualista inváziós komplexek valóban léteznek és gyakoriak (lásd erről Olesen *et al.* 2002), akkor a többfajos megközelítés újfent elengedhetetlen. Meg kell azonban jegyeznünk, hogy a bemutatott módszerek alkalmazását, még ha logikusnak, egyszerűnek és gyorsnak is tűnnek, igen költséges és hosszadalmas terepi adatgyűjtés kell, hogy megelőzze. Amennyiben viszont egy adott közösségről rendelkezésre állnak a megfelelő adatok, nincs lényeges módszertani akadálya annak sem, hogy más típusú kölcsönhatások figyelembevétele (pl. kompetíció, facilitáció) is pontosítsa a hálózat elemzését.

A közösségi ökológiai kutatások manapság kezdenek valóban közösségekről szólni, a korábbi, fajokra, fajpárokra vagy kisebb fajcsoportokra irányuló vizsgálatokkal szemben. A növények és állatok, a gerincesek és gerinctelenek vagy éppen a föld feletti és föld alatti élővilág együttes tárgyalása az utóbbi évtizedben rohamos fejlődésnek indult, a nagyon komoly elvi (pl. tájökológiai folyamatok) és módszertani (pl. kísérletes megközelítés sokszor lehetetlen) nehézségek ellenére. A hálózatelemző módszerek ökológiába történő importálása, a növekvő mennyiségű és minőségű adat és a szemléleti fejlődés együttesen teheti a közösségi ökológiát a gyakorlati természetvédelem legfontosabb szakmai háttértudományává. A rengeteg nehézség ellenére munkánk ezt a kutatási irányvonalat kísérli meg bemutatni.

#### Addendum

A kézirat leadása óta felmerült bizonytalanságok miatt néhány hálózatot kénytelenek voltunk kizárni az analízisből. Az újabb eredményekkel kapcsolatban lásd: Benedek *et al.* 2007.

\*

*Köszönetnyilvánítás* – Köszönet illeti Diego Vazquez (National Center for Ecological Analysis and Synthesis, University of California, Santa Barbara) hogy biztosította a használt adatbázishoz való hozzáférést. Köszönjük Scheuring Istvánnak, Wei-chung Liu-nak és Bai-Lian Li-nek a kézirattal kapcsolatos észrevételeket, valamint Kimpian Tibornak a technikai segítséget. A kéziratra két bírálótól is nagyon hasznos reakciókat kaptunk, ezekért köszönettel tartozunk. B.A. kutatásait az MTA Bolyai János Kutatási Ösztöndíja támogatta, J.F. munkáját részben az OTKA T 37726 jelű pályázat, legfőképpen pedig a Society in Science: The Branco Weiss Fellowship, ETH Zürich, Svájc finanszírozta.

#### Irodalomjegyzék

- Atmar, W. & Patterson, B.D. (1995): The nestedness temperature calculator: a visual basic programme, including 294 presence-absence matrices. AICS Research, Inc., University Park, NM, and The Field Museum, Chicago, IL.
- Báldi, A. (2003): Extinction disorders the species composition of metacommunities. – *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* **49**: 159–165.
- Benedek, Zs., Jordán, F., and Báldi, A. (2007): Topological keystone species complexes in ecological interaction networks. – *Comm. Ecol.* **8**: 1–7.



- Borgatti, S.P., Everett, M.G. & Freeman, L.C. (2002): Ucinet for Windows: Software for Social Network Analysis, Harvard: Analytic Technologies.
- Borgatti, S.P. (2003a): The Key Player Problem. In: Breiger, R., Carley, K. & Pattison, P. (szerk.): *Dynamic Social Network Modeling and Analysis: Workshop Summary and Papers*, Committee on Human Factors, National Research Council, pp. 241-252.
- Borgatti, S.P. (2003b): *KeyPlayer*. Analytic Technologies. Boston.
- Bronstein, J.M. (2001): The exploitation of mutualisms. – *Ecol. Lett.* **4**: 277–287.
- Crooks, K.R. & Soulé, M.E. (1999): Mesopredator release and avifaunal extinctions in a fragmented system. – *Nature* **400**: 563-566.
- Daily, G.C., Ehrlich, P.R. & Haddad, N.M. (1993): Double keystone bird in a keystone species complex. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **90**: 592–594.
- Jordán, F., Takács-Sánta, A. & Molnár, I. (1999): A reliability theoretical quest for keystones. – *Oikos* **86**: 453–462.
- Jordán, F. & Scheuring, I. (2002): Searching for keystones in ecological networks. – *Oikos* **99**: 607-612.
- Jordán, F., Liu, W.-C. & Davis, A.J. (2006): Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. – *Oikos* **112**: 535–546.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W. & Waser, N.M. (1998): Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **29**: 83–112.
- Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P. (2002): *SOxford University Press, Oxford*.
- Memmott, J. & Waser, N.M. (2002): Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. – *Proc. Roy. Soc. London B* **269**: 2395–2399.
- Memmott, J., Waser, N.M. & Price, M.V. (2004): Tolerance of pollination networks to species extinctions. – *Proc. Roy. Soc. London B* **271**: 2605–2611.
- Olesen, J.M., Eskildsen, L.I. & Venkatasamy, S. (2002): Invasion of pollination networks on oceanic islands: importance of invader complexes and endemic super generalists. – *Div. Distrib.* **8**: 181–192.
- Paine, R.T. (1969): A note on trophic complexity and community stability. – *Am. Nat.* **103**: 91–93.
- Power, M.E., Tilman, D., Estes, J.A., Menge, B.A., Bond, W.J., Mills, L.S., Daily, G., Castilla, J.C., Lubchenco, J. & Paine, R.T. (1996): Challenges in the quest for keystones. – *BioScience* **46**: 609–620.
- Ramirez, N. & Brito, Y. (1992): Pollination Biology in a Palm Swamp Community in the Venezuelan Central Plains. – *Bot. J. Linn. Soc.* **110**: 277–302.
- Sárospataki, M., Novák, J. & Molnár, V. (2005): Assessing the threatened status of bumble bee species (Hymenoptera: Apidae) in Hungary, Central Europe. – *Biodiversity and Conservation* **14**: 2437–2446.
- Simberloff, D. (1998): Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape area? – *Biol. Conserv.* **83**: 247–257.

## On studying keystone species complexes and perspectives of possible applications in conservation biology

Zsófia Benedek<sup>1</sup>, Ferenc Jordán<sup>2</sup> and András Báldi<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Department of Plant Taxonomy and Ecology, Eötvös University  
Pázmány P. S. 1/c, H-1117 Budapest, Hungary*

<sup>2</sup>*MTA ÖBKI, Alkotmány u. 2-4., 2163 Vácraát, Hungary*

<sup>3</sup>*Animal Ecology Research Group of HAS  
Hungarian Natural History Museum, Ludovika tér 2., H-1083, Budapest, Hungary*

Advanced techniques of network analysis enable the quantification of indirect interactions and topological importance of components in ecosystems. Based on both field results and models, indirect effects are of high interest in ecological systems. Our aim was to determine the positionally most important set of  $n$  nodes in a network, to analyse whether a set of nodes for small  $n$  is a subset of another for larger  $n$ , and to quantify this nestedness. We applied a network analytical tool, i.e. the KeyPlayer analysis. We defined topological keystone species complexes, illustrated the use of this method on a case study and analysed a database of 22 plant-pollinator interaction networks. Since there is a strong need for multispecies, functional conservation biology, our network context and this tool may be of high future interest. Our main conclusion is that it is not the complexity (species richness, connectance) but the actual topology (asymmetry of plants and pollinators) of these systems what determines patterns of keystone species and poses structural constraints on the possible success of conservation practice. Our results suggest that structural constraints are stronger on more asymmetrical interaction networks.

Key-words: nestedness, network analysis, keystone species complex, pollinator, community- level conservation, species interaction