Tartu Ülikool

Loodus- ja täppisteaduste valdkond

Ökoloogia ja maateaduste instituut

Botaanika osakond

Raffael Somelar

Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike fenoloogiline dünaamika Euroopa põllumajandusmaastike pärandniitudel

Magistritöö

30 EAP

Juhendajad: kaasprof Tsipe Aavik

MSc Epp Valdaru

Tartu 2026

Sisukord

Infoleht 4

Sõnastik 5

1. Sissejuhatus 6

1.1. Interaktsioonivõrgustikud ja nende omadused 7

1.2. Ajalised muutused interaktsioonivõrgustikes ja dünaamika kirjeldamine 9

1.2.1. Pikaajalised muutused interaktsioonivõrgustikes ja seda mõjutavad tegurid 12

1.2.2. Lühiajalised muutused interaktsioonivõrgustikes ja seda mõjutavad tegurid 13

1.3. Töö eesmärgid 15

2. Metoodika 17

2.1. Uurimisalad 17

2.2. Proovide kogumine 18

2.3. DNA eraldamine ja järjestamine ning bioinformaatiline analüüs 19

2.4. Andmeanalüüs 20

3. Tulemused 22

3.1. Üldised tulemused 22

3.2. Võrgustike parameetrid 23

3.3. Õietolmu liigiline koosseis riikide ning vaatlusringide lõikes 27

3.4. Tolmeldajate ressursikasutus väljaspool vaadeldud niidulaike 27

4. Arutelu 30

4.1. Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike üldised struktuuriomadused hooaja vältel 30

4.2. Liigilise koosseisu muutuse, pesastatuse ja interaktsioonide ümberühendumise roll interaktsioonivõrgustike hooajalises dünaamikas 32

4.3. Interaktsioonivõrgustike omaduste varieerumine erinevates riikides 33

4.4. Erinevate tolmeldajarühmade ressursikasutuse muutus ühe hooaja vältel 34

4.5. Ümbritsevast maastikust pärinevate taimeliikide osakaal õietolmu profiilis 34

Kokkuvõte 36

Summary 37

Tänuavaldused 38

Kasutatud kirjandus 39

Lisad 49

Infoleht

Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike fenoloogiline dünaamika Euroopa põllumajandusmaastike pärandniitudel

Käesoleva magistritöö eesmärk on kirjeldada fenoloogilisi muutusi poollooduslike rohumaade taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikes. Töö kirjanduslik osa annab ülevaate taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike olemusest ja ajalisest dünaamikast ning seda varasemalt käsitlenud teadustöödest. Töö sisaldab ka uurimuslikku osa, mis analüüsib taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike muutumist ühe suve kolme ajahetke vahel Euroopa põllumajandusmaastikes paiknevatel pärandniitudel, keskendudes parameetritele nagu sidusus, pesastatus ja modulaarsus ning dünaamikat kirjeldavatele parameetritele nagu liigilise koosseisu muutused ja interaktsioonide ümberühendumine.

Märksõnad: taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikud, pärandniidud, beetamitmekesisus, liigirikkus
CERCS teaduseriala kood: B270, Taimeökoloogia

Phenological dynamics of plant-pollinator interaction networks in semi-natural grasslands of European agricultural landscapes

The aim of this master thesis is to describe phenological changes in plant-pollinator interaction networks of semi-natural grasslands. The literature review gives an overview of the dynamic nature of plant-pollinator interaction networks and related scientific works. The thesis also contains a study of plant-pollinator interaction network change in semi-natural grasslands in European agricultural landscapes across three time windows from a single summer, using structural parameters commonly used to describe interaction networks, such as connectance, nestedness and modularity, as well as looking at the beta diversity across the three time windows.

Keywords: plant-pollinator interaction networks, semi-natural grasslands, beta diversity, species richness
CERCS research field code: B270, Plant ecology

Sõnastik

Interaktsioonide ümberühendumine (*rewiring*) – interaktsioonide vahetumine interaktsioonivõrgustikus kooseksisteerivate liikide vahel (CaraDonna *et al*., 2017)

Liikide/interaktsioonide koosseisu muutus (*turnover*) – liikide või interaktsioonide kadumine ja tekkimine interaktsioonivõrgustikus (CaraDonna *et al*., 2017).

Pesastatus (*nestedness*) – interaktsioonivõrgustike omadus, mille puhul spetsialistidest liigid interakteeruvad valdavalt samade liikidega, kellega interakteeruvad ka generalistidest liigid (Olesen *et al*., 2008).

Ühendatus (*connectance*) – vaadeldud ühenduste arv interaktsioonivõrgustikus jagatud kõigi võimalike ühendustega ehk realiseerunud ühenduste hulk kõigi võimalike ühenduste kohta (Olesen *et al*., 2008).

Modulaarsus (*modularity*) – mõõdab võrgustike mooduliteks ehk alamühikuteks jaotumise määra. Sama mooduli sees on liikidevahelisi interaktsioone rohkem kui erinevate moodulite vahel (Newman, 2004).

Beetamitmekesisus (*beta diversity*) – erinevus liigilise koosseisu või liikidevaheliste interaktsioonide iseloomus kahe ruumiliselt või ajaliselt eraldi paikneva koosluse vahel (Mori *et al*., 2018).

1. Sissejuhatus

Ökosüsteeme ei iseloomusta üksnes neis elavad liigid, nende arvukus ja liigirikkus, vaid ka liikidevahelised interaktsioonid (CaraDonna & Waser, 2020). Liikidevaheliste suhete iseloom, mitmekesisus ja toimimine mõjutavad ökosüsteemide funktsioone ja sellest sõltuvaid hüvesid (Kaiser-Bunbury *et al*., 2017). Taim-tolmeldaja interaktsiooniks loetakse üldjuhul mutualistlikku suhet, mille käigus loom külastab taime õit ning mis suure tõenäosusega viib taime eduka tolmlemiseni (Olesen *et al*., 2008). Loomtolmlemine on üks olulisemaid taimede ja loomade vahelisi interaktsioone, millest sõltub hinnanguliselt 80% õistaimeliikide edukas paljunemine (Kearns *et al.*, 1998; Ollerton *et al*., 2011). Lisaks sõltub ligikaudu 75% kultuurtaimede edukas paljunemine ja saagikus loomtolmlemisest (Klein *et al*., 2006).

Intensiivistuva inimtegevuse tagajärjed nagu kliimamuutused, ulatuslikum pestitsiidide kasutus ja elupaikade killustumine ning hävimine mõjutavad negatiivselt looduslike ja poollooduslike elupaikade seisundit ning ohustavad selle kaudu nii elurikkust kui ka liikidevahelisi interaktsioone (Newbold et al., 2015; Haddad *et al*., 2015). Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikud võivad olla oma kompleksse iseloomu tõttu eriti tundlikud inimtegevuse suhtes (Tylianakis *et al*., 2008). Kuna on teada, et globaalsel ja lokaalsel skaalal aset leidvad väljasuremised ja liikide kaod mõjutavad koosluste ja interaktsioonivõrgustike struktuuri, on ökosüsteemide funktsioonide säilimiseks oluline mõista mitte ainult muutusi koosluste liigirikkuses ja liigilises koosseisus, vaid ka liikidevaheliste interaktsioonide mustreid ja nende dünaamikat (Bascompte & Scheffer, 2023; Barnosky *et al*., 2011; Thébault & Fontaine, 2010). Interaktsioonivõrgustike struktuuris aset leidvate muutuste mõistmine on oluline ka koosluste taastamisel (Ponisio *et al*., 2017). On näidatud, et koosluste taastamine mõjutab interaktsioonivõrgustikke positiivselt, kuid võrgustike taastumine toimub pikema aja vältel kui koosluste liigilise koosseisu muutused (Devoto *et al*., 2012). Interaktsioonivõrgustike taastumisega paraneb ka ökosüsteemi poolt pakutavate hüvede kvaliteet, mis on eriti oluline põllumajandusmaastikes loomtolmlemisest sõltuvate liikide saagikuse tagamisel (Ponisio *et al*., 2017).

1.1. Interaktsioonivõrgustikud ja nende omadused

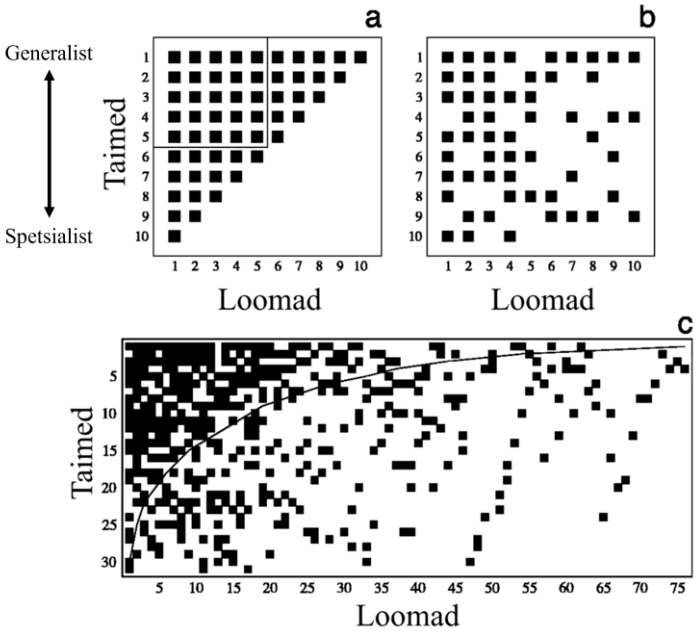
Kooslustes liikidevaheliste suhete kirjeldamiseks kasutatakse sageli interaktsioonivõrgustikke ja nende omadusi. Ökoloogilised interaktsioonivõrgustikud koosnevad liikidest ja nende vahel olevatest interaktsioonidest (Poisot *et al*., 2012). Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikud on kahepoolsed (*bipartite*) võrgustikud, mis koosnevad taime- ja tolmeldajaliikidest ning nendevahelistest valdavalt mutualistlikest interaktsioonidest (Peralta *et al*., 2024).

Interaktsioonivõrgustiku topoloogilist struktuuri iseloomustavad parameetrid annavad ajaliselt staatilise ülevaate ökosüsteemi interaktsioonide kogumi iseloomust ning neid saab seostada elurikkuse mustrite, liikide evolutsiooni ja koosluste struktuuriga (CaraDonna & Waser, 2020). Sellised võrgustikud ei pruugi aga kajastada lühematel ajaskaaladel toimuvaid ökoloogilisi protsesse, mille käigus paljud interaktsioonid tekivad ja kaovad (McMeans *et al*., 2019; CaraDonna *et al*., 2017; Schwarz *et al*., 2020). On näidatud, et lühema perioodi, näiteks nädalate jooksul koostatud võrgustikes on liikidel keskmiselt vähem interaktsioone kui pikema perioodi vältel koostatud kumulatiivsetest võrgustikest ilmneb. Pikemat ajaperioodi (näiteks ühte aastat) iseloomustavad võrgustikud sisaldavad rohkem informatsiooni süsteemi üldise struktuuri kohta, kuid võivad varjata olulist informatsiooni lühemal ajaskaalal esineva variatsiooni kohta. Lühematel ajaskaaladel toimuvate protsesside mõistmine on aga liigikaitseliste otsuste tegemisel samuti väga oluline. Näiteks võib teatud liik terve oma aktiivsusperioodi vältel välja paista generalistina, omades paljusid interaktsioone mitmete erinevate liikidega, mistõttu võib jääda mulje, et selle liigi jaoks on ressursid alati tagatud, kuid mõnel kitsal ajavahemikul võib aga liigi ligipääs ressurssidele olla vägagi piiratud, kuna ta interakteerub sel perioodil vaid üksikute liikidega. Sellel perioodil on ta seetõttu oluliselt haavatavam häiringutele, kui terve aktiivse hooaja vaatluste põhjal koostatud võrgustiku põhjal eeldada võiks (CaraDonna & Waser, 2020).

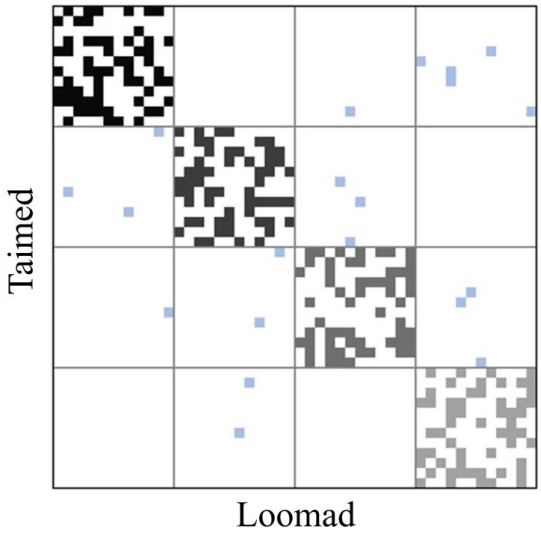
Interaktsioonivõrgustike kirjeldamiseks kasutatavad parameetrid saab jagada kahte kategooriasse: (1) üldist võrgustiku struktuuri kirjeldavad parameetrid ja (2) parameetrid, mis kirjeldavad võrgustiku struktuuri detailsemalt ja iseloomustavad liike ja interaktsioone (Trøjelsgaard & Olesen, 2016). Üldist võrgustiku struktuuri kirjeldavad sellised parameetrid nagu ühendatus (*connectance*) ja pesastatus (*nestedness*) (Joonis 1) (Bascompte *et al*., 2003), modulaarsus

(*modularity*) (Olesen et al., 2007) (Joonis 2) ning võrgustiku tasemel spetsialiseerituse taset väljendavad mõõdikud (Blüthgen *et al*., 2006). Üldise võrgustiku struktuuri ja suuruse kirjeldamisel on kasutusel parameetritena ka liikide ja interaktsioonide hulk (Trøjelsgaard & Olesen, 2016).

Liike ja interaktsioone detailsemalt iseloomustavate parameetrite hulka kuuluvad näiteks liikide interaktsioonipartnerite hulk, liikide spetsialiseerituse tase ja tsentraalsus võrgustikus. Lisaks kasutatakse võrgustike erinevuste uurimisel beetamitmekesisust (*beta diversity*). Liikide ja interaktsioonide koosseisu muutus (*turnover*) on beetamitmekesisuse üks olulisi komponente, eeldades detailset informatsiooni liikide ja interaktsioonide esinemise ning dünaamika osas ajas ja ruumis (Trøjelsgaard & Olesen, 2016).



Joonis 1. Taim-tolmeldaja (loom) interaktsioonimaatriksid, mis illustreerivad erinevat pesastatuse taset. Numbrid taimede ja loomade telgedel tähistavad liike, kes on järjestatud interaktsioonide hulga järgi kahanevalt. Mustad ruudud tähistavad interaktsiooni olemasolu. Maatriksid A-C tähistavad vastavalt täiuslikult pesastatud, juhuslikku ja reaalset näidet interaktsioonivõrgustiku kohta. Maatriksi A juures on välja toodud ka generalistidest ja spetsialistidest liikide gradient vastavalt liikide interaktsioonide rohkusele. Joonis on kohandatud Bascompte *et al*. (2003) artikli põhjal.



Joonis 2. Taim-tolmeldaja (loom) interaktsioonimaatriks, mis illustreerib modulaarsust ehk võrgustiku jagunemist eraldiseisvateks interakteeruvateks mooduliteks. Mustad ruudud tähistavad interaktsiooni olemasolu kahe liigi vahel. Joonis on kohandatud Lampo *et al*. (2024) artikli põhjal.

1.2. Ajalised muutused interaktsioonivõrgustikes ja dünaamika kirjeldamine

Liikidevahelised interaktsioonid muutuvad ajas aastaaegade vahetumise ja organismide eluetappide muutumise tõttu (CaraDonna & Waser, 2020). On pakutud, et interaktsiooni tekkimiseks kahe liigi vahel piisab nende mõlema esinemisest vaadeldavas koosluses (Havens, 1992). Siiski pole see tegur üksinda piisav interaktsiooni tekkeks (Olesen *et al*., 2011), kuna liigid ei pruugi omavahel interakteeruda fenoloogiliste ja teiste erinevuste tõttu nende ökoloogias, keskkonnatingimuste varieerumise tõttu või muudel põhjustel (Vazquez, 2005). Paljud liigid vahetavad terve oma aktiivsusperioodi vältel interaktsioonipartnereid ning pikema ajalise skaala põhjal kokku pandud kumulatiivsed võrgustikud võivad näidata neid kui generaliste, isegi kui lühemat ajalist skaalat vaadates interakteeruvad nad vaid mõne üksiku liigiga (Petanidou *et al.,* 2008). Interaktsioonivõrgustike muutusi koosluses on uuritud nii ühe hooaja või aasta jooksul (Olesen *et al*., 2008), mitme aasta vältel (MacLeod *et al*., 2016) ja veel pikematel ajaskaaladel (Burkle *et al*., 2013). Interaktsioonide muutuste jälgimine erinevatel ajaskaaladel võimaldab vastata erinevatele küsimustele.

Sagedaseks mõõdikuks ökoloogiliste võrgustike erinevuse kirjeldamisel ajalisel või ruumilisel skaalal on liikide (Anderson *et al*., 2011) või interaktsioonide koosseisu muutus (*turnover*) (Poisot et al., 2012). Liikide koosseisu muutus iseloomustab teatud koosluses või koosluste vahel aset leidvat muutust liigilises koosseisus, näidates liikide lisandumist ja kadumist võrgustikus. Analoogselt kirjeldab interaktsioonide koosseisu muutus vastavate interaktsioonide teket ja kadumist (Joonis 3) (CaraDonna *et al*., 2017).

Tavaliselt mõõdetakse muutusi liigilises koosseisus ruumilisel või maastikuspetsiifilisel skaalal liikide leviku ja koosluses leidumise kirjeldamiseks (Olesen *et al*., 2011). Taim-tolmeldaja interaktsioone mõjutavad aga tugevalt fenoloogilised protsessid, näiteks taimede õitsemisajad, tolmeldajate aktiivsus- ja lennuperioodid jms, millest sõltub interaktsiooni toimumise tõenäosust (Simanonok & Burkle, 2014). Seetõttu pole interaktsioonide koosseisu muutus täielikult analoogne traditsioonilise liigilise koosseisu muutusega, kuna sõltub interakteeruvate liikide fenoloogiast. Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikes on varasemates uuringutes täheldatud märgatavat liigilise ja interaktsioonide koosseisu muutust juba ühe hooaja vältel, viidates ajalise dünaamika olulisele rollile taolistes interaktsioonivõrgustikes (Olesen *et al*., 2008; Basilio *et al*., 2006). Kuna ajas võivad muutuda nii interaktsioonivõrgustikke moodustavad liigid kui interaktsioonid, panustavad mõlemad protsessid kohalike võrgustike erinevusse (Poisot *et al*., 2012).

Muutusi ökoloogilistes võrgustikes saab kirjeldada ka läbi interaktsioonide ümberühendumise (*rewiring*), mis viitab liikide võimele muuta oma interaktsioonipartnereid sõltuvalt keskkonnatingimustest ja ajast (CaraDonna *et al*., 2017). Interaktsioonide ümberühendumine võib tagada kooslustele suurema vastupanuvõime häiringutele läbi liikide n-ö ühendumise teistele partneritele nende eelistatud interaktsioonipartneri kadumisel (Domínguez-Garcia *et al*., 2026). Märgatavad muutused koosluse liigilises koosseisus käivad sageli käsikäes ka suurema interaktsioonide ümberühendumise määraga (Zoller *et al*., 2023). On näidatud, et interaktsioonide ümberühendumisel on suurem roll interaktsioonide koosseisu muutustes kui liigilise koosseisu muutustel, viidates ümberühendumise olulisele rollile ökoloogiliste võrgustike struktuuri ja dünaamika kujunemisel (CaraDonna *et al*., 2017). Siiski mõjutavad nii liigilise koosseisu

muutused kui ka interaktsioonide ümberühendumine mõlemad oluliselt võrgustike ajalist dünaamikat (Poisot *et al*., 2012).

Interaktsioonivõrgustikes toimuvate muutuste kirjeldamiseks on välja pakutud mitmeid kontseptuaalseid mudeleid. N-ö ‘eelistatud liitumise mudeli’ (*preferential attachment*) kohaselt interakteerub võrgustikku sattuv uus liik tõenäolisemalt juba mitmeid interaktsioone omava liigiga ehk generalistist liigiga (Olesen *et al*., 2008). Peamised ökoloogilised faktorid eelistatud liitumise soosimise juures on süsteemis juba oleva (kellega uus liik interakteeruma hakkab) liigi arvukus ja fenoloogiline plastilisus (liigi aktiivsusperioodi või õitsemisaja pikkus) (Olesen *et al*., 2008). Generalistidest liigid on eelistatud liitumise mudelis kesksel kohal ning tänu tunnustele, mis võimaldavad neil interakteeruda suurema liigispektriga, on neil ka rohkem võimalusi vahetada interaktsioonipartnereid olenevalt koosluse kontekstist (MacLeod *et al*., 2016). Teise, n-ö ‘oportunistliku liitumise mudeli’ (*opportunistic attachment*) kohaselt võivad generalistidest liigid muuta interaktsioonipartnereid vastavalt sellele, kus esineb ressursside pärast vähem konkurentsi (Ponisio *et al*., 2017). Interaktsioonist saadava kasu (nektar, õietolm, tolmlemise tagamine) maksimeerimiseks peab olema tasakaal väiksema arvukuse või kvaliteediga ressursile spetsialiseerumise ja suurema arvukuse või kvaliteediga ressursi jagamisel teiste liikidega (Brosi, 2016). Mõlema liitumise mudeli puhul muutub liikide ja interaktsioonide koosseis koosluses (Ponisio *et al*., 2017).

Joonis 3. Lihtsustatud näide interaktsioonide koosseisu muutuse ja liigilise koosseisu muutuse mõju kohta taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikele ajas. Jooned tähistavad interaktsiooni, heledamad jooned ja liigid tähistavad vastava interaktsiooni või liigi kadumist võrgustikust. Kohandatud CaraDonna *et al*. (2017) artikli põhjal.

1.2.1. Pikaajalised muutused interaktsioonivõrgustikes ja seda mõjutavad tegurid

Muutusi taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikes pikemate ajaskaalade (>10 aastat) vältel on võrdlemisi vähe uuritud. Tööd, mis on vaadelnud võrgustikke pikkade ajaskaalade vältel viitavad sellele, et olenemata märgatavatest liikide ja interaktsioonide koosseisu muutustest püsib üldine võrgustike struktuur võrdlemisi stabiilne (CaraDonna *et al*., 2021). Üldise võrgustike struktuuri vastupidavuse häiringutele võib tagada kõrge pesastatus (Bascompte *et al*., 2003). Olesen et al. (2011) töö uuris kümnendite skaalal aset leidvaid muutusi taimede ja liblikate interaktsioonivõrgustikes, kuid ei täheldanud olulist variatsiooni üldistes võrgustike parameetrites. Diaz-Castelazo *et al*. (2010), kes vaatlesid võrgustikke samal ajaskaalal, ei leidnud samuti muutusi taimede ja sipelgate interaktsioonivõrgustike pesastatuses. Siiski on väga pikkade ajaliste skaalade puhul täheldatud muutusi ka üldiste võrgustike parameetrite puhul. Burkle *et al*. (2013) töös uuriti kliimamuutuste ja elupaikade kao mõju taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikele 120 aasta vältel. Uuringus leiti, et kaasaegsemaid võrgustikke iseloomustas madalam pesastatus. Samuti vähenes nii spetsialistidest kui ka generalistidest liikide mitmekesisus ning tekkisid uued interaktsioonid säilinud liikide vahel. Zoller *et al*. (2023) töös uuriti sajandi vältel muutusi taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikes ühes subarktilises koosluses, mille tingimusi olid kliimamuutused selle aja jooksul oluliselt mõjutanud. Töö tulemused näitasid märgatavat muutust tolmeldajakoosluse liigilises koosseisus ning tugevat interaktsioonide ümberühendumist.

Protsessid nagu populatsioonide dünaamika ja kliima varieeruvus mõjutavad otseselt koosluste liigilist koosseisu ja seeläbi ka sealsete interaktsioonivõrgustike struktuuri (CaraDonna *et al*., 2021). Häiringud ja muutused abiootilises keskkonnas võivad viia teatud liikide kadumiseni või luua tingimused uute liikide tulekuks kooslusesse, mille tõttu kaovad või tekivad uued interaktsioonid (Burkle *et al*., 2013). Kümnendite ja sajandite skaalal võivad olla faktoriks ka liikide väljasuremised või liigiteke (CaraDonna *et al*., 2021). On aga oluline mõista, et suur osa võimalikest protsessidest, mille käigus interaktsioonid tekivad või kaovad, on kaasajal mõjutatud ka inimtekkelistest globaalsetest teguritest nagu kliimamuutus, maakasutuse muutused (sh elupaikade kadu ja killustumine) ning võõrliikide levik (CaraDonna *et al*., 2021). Kliimamuutused avaldavad mõju organismide fenoloogiale, sh oluliste tunnuste avaldumisele nagu taimede õitsemise ajad ja tolmeldajate aktiivsusperioodid (Cleland *et al*., 2007). Fenoloogilised muutused

mõjutavad nii antagonistlikke kui ka mutualistlikke suhteid liikide vahel (Both *et al*., 2009). Sellised muutused liikide fenoloogias võivad põhjustada häiringuid liikidevahelistes interaktsioonides fenoloogilise sobimatuse tõttu ning viia populatsioonide kahanemise ja interakteeruvate liikide väljasuremiseni (Rafferty *et al*., 2014; Burkle *et al*., 2013).

1.2.2. Lühiajalised muutused interaktsioonivõrgustikes ja seda mõjutavad tegurid

Lühematel ajaskaaladel on interaktsioonivõrgustikele omane pidev muutumine (CaraDonna & Waser, 2020). Variatsiooni taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikes on täheldatud päevade, hooaegade ja aastate vältel (CaraDonna *et al*., 2021). Variatsioon lühemal ajalisel skaalal on oluline osa koosluste ja interaktsioonivõrgustike dünaamika kujunemisel (Saavedra *et al*., 2016). Üksikute päevade vältel toimuvaid muutusi interaktsioonivõrgustikes on võrdlemisi vähe uuritud (CaraDonna *et al*., 2021). Senised vähesed uuringud on leidnud ka ühe päeva sisest, hommikust õhtuni, aset leidvat variatsiooni interaktsioonide iseloomus (Fründ *et al*., 2011; Baldock *et al*., 2011). Lisaks on täheldatud ka interaktsioonide iseloomu varieerumist öö ja päeva vahel (Devoto *et al*., 2011). Variatsiooni interaktsioonivõrgustikes ühe päeva siseselt selgitavad valdavalt muutused tolmeldajate aktiivsuses ja ressursside kättesaadavuses, näiteks osade taimede õite sulgumise tõttu (Ogilvie & Forrest, 2017). Interaktsioonide järske muutusi väikseimatel võimalikel ajaskaaladel (minutitest tundideni) mõjutavad valdavalt abiootilised tegurid nagu temperatuur, valgus ja sademed, omades otsest mõju taimede ja loomade füsioloogiale (Stone *et al*., 1999).

Ühe aasta sisese variatsiooni puhul on sagedaseks mustriks märgatav interaktsioonide koosseisu muutus päevade, nädalate ja kuude vahel, mis võib oluliselt mõjutada võrgustike üldist struktuuri (CaraDonna *et al*., 2021). Aastasisest interaktsioonide dünaamikat uurivates töödes on välja toodud interaktsioonide ümberühendumise rolli, mille käigus liikide interaktsioonipartnerid ajas muutuvad (CaraDonna *et al*., 2017; Simanonok & Burkle, 2014). On leitud, et suur osa interaktsioonide koosseisu muutusest võibki olla põhjustatud interaktsioonide ümberühendumisest, mitte niivõrd liigilise koosseisu muutusest (CaraDonna *et al*., 2017), kuigi oluline muutus ühe hooaja (üks suvi või kasvuperiood) vältel leiab aset ka taimede ja tolmeldajate liigilises koosseisus (CaraDonna *et al*., 2017). Varasemates töödes on leitud, et vaid vähesed liigid panustavad järjepidevalt interaktsioonivõrgustike struktuuri püsimisse läbi terve hooaja (Bramon

Mora *et al*., 2020; Contreras-Mora *et al*., 2026). On leitud, et muutus liigilises koosseisus on peamine liikide beetamitmekesisust ehk erinevust kahe koosluse vahel mõjutav tegur, viidates pidevale variatsioonile võrgustike iseloomus (Contreras-Mora *et al*., 2026). Ühe aasta vältel aset leidev variatsioon on tõenäoliselt seotud muutustega liikide fenoloogias ja arvukuses (CaraDonna *et al*., 2021). Päevade ja kuude tasemel aset leidev variatsioon interaktsioonide dünaamikas sõltub samuti valdavalt liikide fenoloogiast, aga ka liikide tunnustest ja ohtrusest (Vazquez *et al*., 2009). Tugeva aastaajalise mõjuga ökosüsteemides, näiteks paljudes parasvöötme või arktilistes ökosüsteemides, tekivad ja kaovad interaktsioonid kiiresti võrdlemisi lühikese taimede õitsemisaja ja tolmeldajate aktiivsusperioodi tõttu (Olesen *et al*., 2008). Tugev loomulik hooajaline dünaamika taim-tolmeldaja võrgustikes võib muuta nad vastupidavamaks erinevat sorti häiringutele ja liikide kaole (CaraDonna *et al*., 2017).

Kuigi liikide ja interaktsioonide hulk võib aastast aastasse varieeruda (Trøjelsgaard & Olesen, 2016), on aastate vahel üldiste võrgustike parameetrite, nagu ühenduvus ja pesastatus, puhul täheldatud vähe variatsiooni (Alarcón *et al*., 2008). Liigispetsiifilised parameetrid, sh liikide ja interaktsioonide koosseisu muutus, varieeruvad aga rohkem (Petanidou *et al*., 2008; Olesen *et al*., 2008; CaraDonna *et al*., 2021). On kirjeldatud ka taimede spetsialiseerituse taseme muutusi aastate lõikes (Lazaro *et al*., 2010). Interaktsioonivõrgustike üldise struktuuri stabiilsust sõltumata liikide ja interaktsioonide ulatuslikust muutusest (Petanidou *et al*., 2008) võib põhjustada asjaolu, et liigid, kes omavad võrgustikus kesksemat kohta, muutuvad ajas vähem kui võrgustikus n-ö. perifeersed ehk vähem arvukad või spetsialistidest liigid (Chacoff *et al*., 2018). Siiski võivad liikide suhtelised rollid võrgustikes mõningal määral ka aastate vahel varieeruda; näiteks võivad liigid, kes omavad mõnel aastal võrgustikus kesksemat kohta, olla järgnevatel aastatel perifeerias (Miele *et al*., 2020; Ponisio *et al*., 2017). See viitab liikide funktsionaalse rolli varieerumisele võrgustikes aastate vahel (CaraDonna *et al*., 2021). Arusaam interaktsioonide (sh tolmeldamise) mõjust ökoloogilistele ja evolutsioonilistele protsessidele sõltub skaalast, mil liikidevahelised interaktsioonid tekivad ja kaovad. Seetõttu on interaktsioonide dünaamika ja seda mõjutavate tegurite uurimine oluline ökoloogilistes kooslustes toimuvate muutuste mõistmiseks globaalsete muutuste kontekstis (CaraDonna *et al.,* 2017).

1.3. Töö eesmärgid

Looduslike ja poollooduslike koosluste pindala kahanemine inimtekkeliste protsesside tagajärjel on oluliseks tolmeldajate väljasuremise põhjustajaks (Potts *et al*., 2010), seda peamiselt elupaikade kao ja toiduressursside vähenemise tõttu (Millard *et al*., 2021). Protsessid nagu linnastumine, põllumajanduse intensiivistumine, looduslike elupaikade kadu ja killustumine mõjutavad looduslikes kooslustes olevate liikide koosseisu ja nende võimalusi interaktsioonide loomiseks, mõjutades seeläbi ka interaktsioonivõrgustike struktuuri (Lopez-Vazquez *et al*., 2024). Kliimamuutustest põhjustatud fenoloogilised muutused võivad avaldada mõju inetraktsioonivõrgustike struktuurile läbi nihete interaktsioone moodustavate liikide aktiivsusperioodides (Zoller *et al*., 2023). Häiritud kooslusi iseloomustab madalam interaktsioonide mitmekesisus ja kehvem vastupidavus edasistele häiringutele. Madalam interaktsioonide mitmekesisus piirab omakorda liikide võimalusi interaktsioonipartnerite vahetamiseks nende aktiivsusperioodi vältel, vähendades loomulikku võimet teistele interaktsioonipartneritele ümber ühenduda (Oliveira *et al.*, 2025). Ökoloogiliste interaktsioonivõrgustike uurimine annab olulist informatsiooni antropogeensete mõjude kohta liikidevahelistele interaktsioonidele ja väljasuremistele (Weiner *et al*., 2014). Võrgustike koosseisu, topoloogiat ja selle dünaamikat mõjutavate tegurite parem mõistmine aitab tulemuslikumalt ennetada nii liikide kadumist (Valiente-Banuet *et al*., 2015) kui ka interaktsioonidest sõltuvate hüvede püsimajäämist.

Magistritöö eesmärk on kirjeldada ühe hooaja vältel aset leidvat variatsiooni taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike iseloomus. Selleks uuriti ühe suve vältel kolme ajahetke vahel muutusi taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike struktuuris ja parameetrites põllumajandusmaastikes asuvatel poollooduslikel rohumaadel ehk pärandniitudel. Euroopa pärandniitudel leiduvad ühed liigirikkamad taime- ja putukakooslused, kuid maakasutuse muutuste tõttu on selliste poollooduslike koosluste pindala ja sidusus viimase sajandi jooksul märkimisväärselt kahanenud (Critchley *et al*., 2004; Garibaldi *et al*., 2011). Töö keskmes on ajaliste muutuste kirjeldamisel sageli kasutatavad parameetrid nagu võrgustikke moodustavate liikide ja interaktsioonide koosseisu muutus ja ümberühendumine. Samuti vaadatakse üldist võrgustiku struktuuri

kirjeldavate parameetrite muutust. Lisaks hinnatakse tolmeldajate ressursikasutuse muutust ühe hooaja vältel.

Töös kasutatavad andmed on kogutud 2023. aastal alanud rahvusvahelise projekti "FuncNet: Pärandniitude võrgustike funktsionaalse sidususe roll taim-tolmeldaja interaktsioonide tagajana" raames. FuncNet projekti eesmärk on parandada arusaama põllumajandusmaastike ajalis-ruumiliste muutuste mõjust sealsetele taim-tolmeldaja võrgustikele ning sellega kaasnevatest geneetilisel, populatsioonide, koosluste ja ökosüsteemi tasemel aset leidvatest elurikkuse muutustest. Projektis osales viis Euroopa riiki: Belgia, Eesti, Tšehhi, Saksamaa ja Rootsi.

Uurimistöös on püstitatud järgnevad küsimused:

1) Kuidas muutuvad taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike topoloogia ja parameetrid ühe hooaja siseselt?
2) Kui suure osa moodustab taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike hooajalisest dünaamikast liigilise koosseisu muutused ja interaktsioonide ümberühendumine?
3) Kuidas varieerub interaktsiooonivõrgustike iseloom riigiti?
4) Mil määral muutub erinevate tolmeldajarühmade (kimalased, teised looduslikud mesilased, sirelased ja päevaliblikad) ressursikasutus ühe hooaja vältel?
5) Kui suure osakaalu moodustavad erinevatel ajahetkedel kirjeldatud õietolmu liigilises koosseisus uurimisalast väljapoole jäävad taimeliigid? Kas see varieerub olenevalt riigist?

2. Metoodika

2.1. Uurimisalad

Igas uuringus osalevas riigis (Belgia, Eesti, Tšehhi, Saksamaa ja Rootsi) valiti kaks põllumajandusmaastikus paiknevat uurimisala suurusega 3 x 3 km (Joonis 4). Maastikud erinesid teineteisest pärandniitude pindala ja sidususe poolest (edaspidi „sidus“ ja „killustunud“ maastik). Igal proovialal (kokku 10) valiti detailseks taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustiku uuringuks üks poollooduslik rohumaa. Uuritud rohumaa sidusus arvutati Hanski sidususe indeksi abil, mis võtab arvesse nii ümbritsevate kui uuritavate rohumaalaikude suurust ja kaugust (Brückmann *et al*., 2010; Hanski, 1994). Igas riigis planeeriti taim-tolmeldaja võrgustike uuringuks kolm proovide kogumise ringi ajastatult suve algusest suve lõpuni, mille kohaselt esimene vaatlusring jäi ligikaudu juunikuu algusesse ning järgnevad kaks ringi vastavalt juuli- ja augustikuu algusesse. Kehvade väliste tegurite tõttu (ootamatu majandustegevus proovialal ning matkajate agressiivne sekkumine välitöödesse) oli Belgias võimalik läbi viia vaid esimene proovide kogumise ring. Saksamaa ühest maastikust ei olnud võimalik teise vaatlusringi ajal proove koguda, mille tõttu puudub töös Saksamaa teise ringi andmestik. Proovide kogumisel Eesti uurimisaladelt ja tolmeldajatelt õietolmu eraldamisel laboris osales ka töö autor.

Joonis 4. Uurimisalade paiknemine igas uuringus osalenud riigis. Uuringus osalevad riigid on tähistatud heleroosaga ning proovialade geograafiline paiknemine valgete ringidega. Joonise autor on Olivia Bernhardsson.

2.2. Proovide kogumine

Proovid taim-tolmeldajate võrgustike analüüsiks koguti 2023. aastal vahemikus maikuust augustini. Välitööde tegemise eelduseks oli päikesepaisteline ja kuiv tuulevaikne ilm temperatuurivahemikuga 15°C – 30°C. Välitöid tehti vahemikus üheksast hommikul kuueni õhtul. Kõik alal õitsevad soontaimed määrati liigini. Tolmeldajakoosluste ja interaktsioonide määramiseks koguti taimede õitelt ja õhust kõiki tolmeldajaid seltsidest kahetiivalised (*Diptera*), kiletiivalised (*Hymenoptera*), mardikalised (*Coleoptera*) ja liblikalised (*Lepidoptera*). Kogumisel oli eesmärgiks püüda viis isendit igast liigist, kuna on näidatud, et see on piisav kogus 90 – 95% seda liiki puudutavate interaktsioonide määramiseks (Olesen *et al*., 2008). Kinni püütud isendid surmati koheselt individuaalsetes steriliseeritud tuubides. Tuubid sisaldasid 100% etanooli õietolmu säilitamise eesmärgil. Liblikalised surmati etüülatsetaadiga tuubides ning ainult nende pea säilitati etanooliga tuubis soomustest tuleneva saaste vältimiseks.

2.3. DNA eraldamine ja järjestamine ning bioinformaatiline analüüs

Õietolmu eraldamiseks raputati laboris ettevaatlikult etanooli ja putukat sisaldavat tuubi. Seejärel putukas eemaldati tuubist putukaliigi määramise eesmärgil. See meetod võimaldas koguda edasiseks analüüsiks terve õietolmu profiili. Etanooli ja õietolmu lahust kontsentreeriti tsentrifuugis 4000 rpm juures kahe minuti jooksul. Peale õietolmu sadestamist tuubi põhja eemaldati liigne etanool, kuni lõplik proovi maht oli 0.5 – 1 ml. Väga kõrge õietolmu kogusega proove ei kontsentreeritud, vaid neist võeti otse 0.5 – 1 ml proov. Õietolmu DNA eraldamiseks kasutati "Plant/Fungi DNA Isolation 96 Well" komplekte (Norgen Biotek Corp. Thorold, ON, Kanada). Õietolm eraldati püütud putukatelt projektis osalenud partnerasutuste laborites. Eesti proovide õietolmu eraldamise viis läbi töö autor.

Polümeraasi ahelreaktsioonis (PCR) kasutati praimeripaari ITS2-S2F/ITS4R koos "ALLin Mega HiFi red Mastermix" seguga (highQu, Kraichtal, Germany). PCR teostamise metoodika oli järgnev: DNA denatureerimine 95°C juures 60 sekundit, 30 denatureerimise tsüklit 99°C juures, praimerite seondumine DNA-le 50°C juures ning ahelate süntees 15 sekundit 72°C juures. Puhastamine (*purification*) viidi läbi kasutades järgnevat töövahendit: "AMPure XP magnetic beads" (Beckman Coulter, Brea, California, USA). DNA sekveneeriti Illumina MiSeq platvormil partnerülikoolis KU Leuvenis Belgias.

Operatiivsete taksonoomiliste üksuste (zOTU) tabelid koostati kasutades Leonahardt *et al*. (2022) metoodikat. Järjestuste kõrge usaldusväärsuse tagamiseks ühendati *paired-end* lugemid vähemalt 20 aluspaari pikkuse kattuvusega ning lubades kuni 10 aluspaari ulatuses mittevastavusi. Alles jäeti ainult 200-400 aluspaari pikkused järjestused eeldatava veaga <1, eemaldades nii tõenäolised artefaktid. Müraeemaldus viidi läbi UNOISE3 algoritmiga USEARCH programmis α väärtusega 2 (Edgar, 2016). Taksonoomiline kuuluvus määrati 97% sarnasuse lävendi alusel kasutades selleks ITS2 Euroopa riikide andmebaasi (Quaresma *et al*., 2024). Määramata jäänud zOTU-d määrati manuaalselt kasutades NCBI BLAST tarkvara (Altschul *et al*., 1990). Vähem kui 16 lugemi ja <0,1% suhtelise rohkusega (proovi kohta) zOTU-d eemaldati müra ja valepositiivsete tuvastuste kõrvaldamiseks kasutades R paketti "*phyloseq*" (McMurdie & Holmes, 2013). Bioinformaatiline analüüs viidi läbi FuncNet projektis osalenud partnerite poolt Belgias Leuvenis (KU Leuven).

2.4. Andmeanalüüs

Andmeanalüüs viidi läbi statistikaprogrammis R (versioon 4.5.2). Kõikides taimede ja tolmeldajate liigilist koosseisu käsitlevates analüüsides kasutati kvalitatiivset andmestikku (*presence-absence data*), kuna õietolmu metatriipkoodistamisel saadud andmestik ei võimalda putukatelt kogutud õietolmu kvantifitseerida. Tolmeldajate liigiline koosseis määrati kogutud isendite põhjal ning taimeliikide koosseis tuletati tolmeldajatelt saadud õietolmu metatriipkoodistamise põhjal (Peatükk 2.3.). Tolmeldajate beetamitmekesisuse ja õietolmust saadud taimeliikide beetamitmekesisuse hindamiseks kasutati Jaccardi indeksit, mis arvutati R paketi "*betapart*" abil. Üldine beetamitmekesisus (β_{JAC}) jagati omakorda veel kaheks komponendiks: (1) liigilise koosseisu muutuseks (β_{JTU}) ja (2) pesastatuseks (β_{JNE}). Interaktsioonide beetamitmekesisus (β_{WN}) jagati samuti kaheks komponendiks: (1) liigilise koosseisu muutuseks (β_{ST}) ja (2) pesastatuseks (β_{OS}) (protsessi visualiseeriv joonis Lisas 1).

Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikud koostati iga riigi kohta, käsitledes igat andmete kogumise ringi eraldi, samas maastikke üksteisest eristamata, kuna eesmärk oli analüüsida eeskätt võrgustike ajalisi muutusi ja mitte vaadeldava maastiku struktuuri mõju. Interaktsioonivõrgustike koostamiseks kasutati R programmi paketti "*bipartite*". Liigilise koosseisu muutustest tulenevate erisuste hindamiseks interaktsioonivõrgustike topoloogia arvutati järgmised parameetrid: (1) sidusus, (2) pesastatus (NODF) ja (3) Shannoni mitmekesisusindeks. Andmete visualiseerimise eesmärgil jagati kõik tolmeldajad interaktsioonivõrgustikes ka nelja funktsionaalsesse rühma: (1) mesilased (selts *Hymenoptera*), (2) kimalased (selts *Hymenoptera,* perekond *Bombus*), (3) sirelased (selts *Diptera*) ja (4) liblikalised (selts *Lepidoptera*).

Vaatlusperioodi ja geograafilise piirkonna mõju uurimiseks interaktsioonivõrgustikes osalenud taimede ja tolmeldajate interaktsioonipartnerite arvule kasutati üldist lineaarset mudelit R programmi standardpaketis. Mudelis kasutati andmeid Eestist, Rootsist ja Tšehhist, kuna antud riikides oli võimalik läbi viia kõik kolm vaatlusperioodi, võimaldades vaadata keskmist interaktsioonipartnerite arvu muutust ajas.

Mittemeetrilise mitmemõõtmelise skaleerimise (*non-metric multidimensional scaling*; NMDS) analüüsid viidi läbi kasutades R paketti "*vegan*". NMDS analüüs võttis iga tolmeldajaliigi arvesse kui eraldi vaatlusühiku, millele vastas tolmeldajalt kogutud õietolmu metatriipkoodistamise tulemusel saadud taimede liigiline koosseis. Ka NMDS-analüüsis jaotati tolmeldajad nelja funktsionaalsesse rühma.

3. Tulemused

3.1. Üldised tulemused

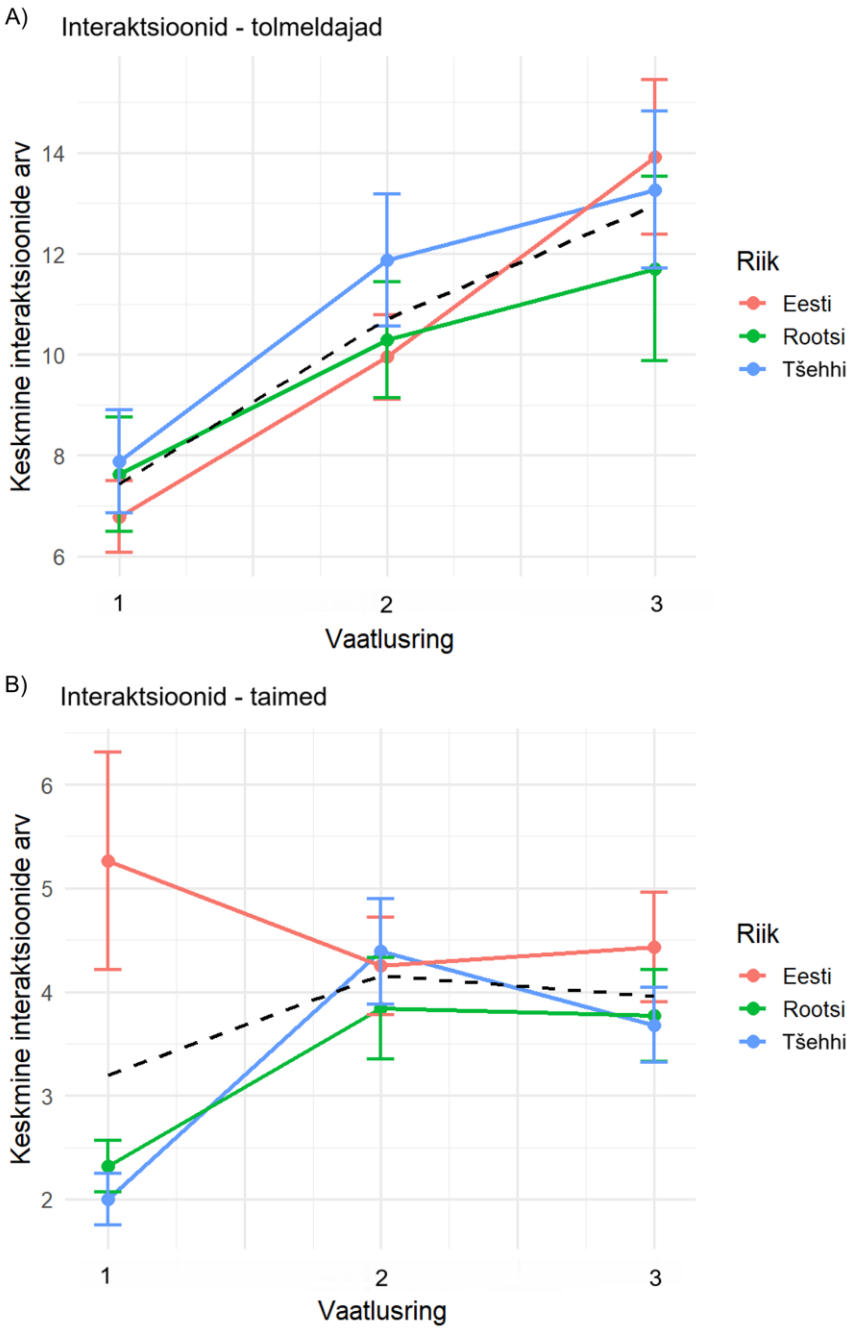
Kokku analüüsiti andmeid viiest Euroopa riigist (Belgia, Eesti, Rootsi, Saksamaa, Tšehhi) kolme vaatlusperioodi vältel, eranditeks Belgia ja Saksamaa (vt. metoodika). Belgias oli väliste tegurite tõttu võimalik läbi viia vaid üks vaatlusperiood ning Saksamaa andmestikust on välja jäetud teine vaatlusperiood, kuna sel hetkel polnud võimalik koguda andmeid mõlemalt proovialalt, mistõttu jäi vaatluste arv selles ajahetkes ebapiisavaks. Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikud koostati iga riigi iga vaatlusperioodi kohta, sidusat ja killustunud maastikku eraldi vaatamata. Kokku püüti viiest riigist 631 liiki tolmeldajaid, kellest kuus liiki leiti kõikides riikides (*Bombus lapidarius*, *Bombus pascuorum*, *Bombus terrestris*, *Episyrphus balteatus*, *Eristalis tenax* ja *Eupeodes corollae*). Taimeliike määrati kokku Tšehhis 269, Eestis 261, Belgias 180, Saksamaal 166 ja Rootsis 145.

Belgias vaadeldi ühe tehtud vaatlusringi ajal mõlemas maastikus kokku 43 tolmeldajaliiki, kellelt kogutud õietolm pärines 144 taimeliigilt. Eestis vaadeldi 1., 2. ja 3. vaatlusringi ajal kokku vastavalt 45 ja 58, 44 ja 103 ning 36 ja 113 tolmeldaja- ja taimeliiki. Rootsis leiti vastavalt 21 ja 69 (1. ring), 31 ja 83 (2. ring) ning 20 ja 62 (3. ring) tolmeldaja- ja taimeliiki. Saksamaal vaadeldi vastavalt 21 ja 57 (1. ring) ning 16 ja 99 tolmeldaja- ja taimeliiki (3. ring). Tšehhis vaadeldi vastavalt 16 ja 63 (1. ring), 47 ja 127 (2. ring) ning 33 ja 119 (3. ring) tolmeldaja- ja taimeliiki. Interaktsioone vaadeldi mõlema maastiku peale kokku Belgias 739, Eestis 1., 2. ja 3. vaatlusringi ajal vastavalt 305, 438 ja 501 ning Rootsis vastavalt 160, 319 ja 234. Saksamaa 1. ja 3. vaatlusringil kaardistati vastavalt 189 ja 230 interaktsiooni, Tšehhis 1., 2. ja 3. vaatlusringil 126, 558 ja 438 interaktsiooni.

3.2. Võrgustike parameetrid

Kõigis riikides peale Belgia, kust koguti andmeid vaid 1. vaatlusringi kohta, oli keskmine interaktsioonide arv tolmeldajaliigi kohta kõrgeim kolmanda vaatlusringi ajal, olles vastavalt Eestis, Saksamaal, Rootsis ja Tšehhis 13,92, 14,38, 11,70 ja 13,27 (Lisa 4). Keskmine interaktsioonide arv tolmeldajaliigi kohta oli kõikides riikides madalaim esimese vaatlusringi ajal. Keskmine taimeliikide interaktsioonide arv oli suurim Eestis ja Saksamaal esimese vaatlusringi ajal, vastavalt 5,26 ja 3,32. Rootsis ja Tšehhis oli keskmiselt enim ühendusi taimeliigi kohta teise vaatlusringi ajal, vastavalt 3,84 ja 4,39. Belgias oli ühe tehtud vaatlusringi keskmiseks interaktsioonide arvuks tolmeldajaliigi kohta 17,19 ja taimeliigi kohta 5,13. Tolmeldajaliikidel esines vaadeldud interaktsioonivõrgustikes keskmiselt rohkem interaktsioone kui taimeliikidel (Joonis 5). Ka kolme riigi andmete põhjal tehtud statistiline analüüs näitas, et keskmist interaktsioonide arvu tolmeldajaliigi kohta mõjutas oluliselt vaatlusring ($p<0,001$; $F = 92,6$; Joonis 5). Taimede puhul olulist vaatlusringi mõju esile ei tulnud. Kui interaktsioonide arvu trend ajas tolmeldajaliigi kohta oli kõigis kolmes analüüsitud riigis sarnane, siis taimede interaktsioonide arvu muutuse trend oli riikide vahel erinev (Joonis 5). Eestis esines 1. vaatlusringi ajal taimeliigi kohta keskmiselt rohkem interaktsioone, kui samal ajal Tšehhis ja Rootsis.

Riikide ja vaatlusringide lõikes varieerus funktsionaalsete rühmade sees liikide arvukus märkimisväärselt. Eestis olid 1. ja 2. vaatlusringis kõige suurema liigirikkusega mesilased, kolmandas aga sirelased. Sarnaseid fenoloogilisi muutusi ilmnes ka teistes riikides (täpsem ülevaade Tabelis 1 ja Joonistel lisas 5).



Joonis 5. Tolmeldaja- (A) ja taimeliikide (B) poolt omatud keskmine interaktsioonide hulga muutus läbi kõigi vaatlusringide iga riigi kohta, kust oli andmestik kolme vaatlusringi kohta. Iga punkti kohta joonisel on välja toodud vurrudena standardviga. Must katkendlik joon tähistab riikideülest trendi.

Tabel 1. Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikke moodustavate liikide arv igas funktsionaalses rühmas (mesilased, kimalased, sirelased ja liblikalised) iga riigi iga vaatlusringi kohta.

Riik	Vaatlusring	Mesilased	Kimalased	Sirelased	Liblikalised
Eesti	1	28	0	15	2
Eesti	2	19	11	12	2
Eesti	3	10	11	15	0
Rootsi	1	11	0	5	5
Rootsi	2	12	3	5	11
Rootsi	3	5	4	8	3
Saksamaa	1	11	5	5	0
Saksamaa	3	2	3	8	3
Tšehhi	1	10	2	1	3
Tšehhi	2	25	9	5	8
Tšehhi	3	13	2	11	7
Belgia	1	19	5	11	8

Iga interaktsioonivõrgustiku jaoks arvutati seda iseloomustavad parameetrid: sidusus, Shannoni mitmekesisus, pesastatuse parameeter NODF, modulaarsus ning kõigi interaktsioonide, tolmeldaja- ja taimeliikide hulk (Tabel 2). Pesastatuse parameeter NODF (skaala 0-100) jäi kõikides võrgustikes vahemikku 16-41, mis viitab keskmisele kuni madalale pesastatusele vaadeldud interaktsioonivõrgustikes. Modulaarsus (skaala 0-1) jäi kõigi võrgustike puhul vahemikku 0,3-0,49 ja sidususe (skaala 0-1) väärtused vahemikku 0,09-0,19. Kõrgeimad pesastatuse ja sidususe väärtused esinesid Rootsis 3. vaatlusringi ajal, madalaimad aga Tšehhis 1. ja 2. vaatlusringi ajal. Ühtset kasvavat või kahanevat trendi võrgustike parameetrites läbi kolme vaatlusringi ei olnud.

Tabel 2. Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike kirjeldamiseks arvutatud parameetrid.

Riik	Vaatlusring	Sidusus	Shannoni mitmekesisus	Pesastatus (NODF)	Modulaarsus	Interaktsioonide arv	Tolmeldajaliikide arv	Taimeliikide arv
Belgia	1	0.12	6.61	29.32	0.30	739	43	144
Eesti	1	0.12	5.72	39.58	0.32	305	45	58
Eesti	2	0.10	6.08	19.18	0.38	438	44	103
Eesti	3	0.12	6.22	28.09	0.30	501	36	113
Rootsi	1	0.11	5.08	18.32	0.49	160	21	69
Rootsi	2	0.12	5.77	26.12	0.34	319	31	83
Rootsi	3	0.19	5.46	40.96	0.32	234	20	62
Saksamaa	1	0.16	5.24	29.10	0.36	189	21	57
Saksamaa	3	0.15	5.44	31.33	0.41	230	16	99
Tšehhi	1	0.13	4.84	16.82	0.49	126	16	63
Tšehhi	2	0.09	6.32	24.09	0.34	558	47	127
Tšehhi	3	0.11	6.08	22.13	0.34	438	33	119

Interaktsioonide beetamitmekesisus (β_{WN}) oli kõigis riikides ja kõikide vaatlusringide võrdluses väga kõrge (>0,9), viidates suurele interaktsioonivõrgustike varieerumisele ajas. Üldiselt jäi liikide koosseisu muutus (β_{ST}) vahemikku 0,34-0,88, olles kõrgem beetamitmekesisuse pesastatuse komponendist (β_{OS}), mis jäi vahemikku 0,12-0,64. See näitab, et võrgustike erinevused tulenesid peamiselt liikide ja interaktsioonide asendumisest, mitte asjaolust, kus ühe võrgustiku koosseis oleks moodustanud teise võrgustiku alamhulga. Liikide koosseisu muutus oli võrreldes pesastatusega läbivalt suurem Eesti, Rootsi ja Saksamaa puhul (Lisa 3). Vastupidine trend ilmnes aga Tšehhi puhul esimese ja teise ning esimese ja kolmanda vaatlusringi võrdluses, kus oli pesastatuse komponent üldises beetamitmekesisuses suurem, mis näitab, et võrgustike erinevused tulenesid sellisel puhul suuremal määral võrgustike osalisest alamhulgalisest kattuvusest (osa võrgustikust on teise võrgustiku alamhulk).

Beetamitmekesisus taimede puhul (β_{JAC}) jäi vahemikku 0,29-0,81, olles üldjuhul madalam kui tolmeldajate beetamitmekesisus, mille puhul jäi väärtus vahemikku 0,83-0,96. See trend viitab sellele, et tolmeldajakooslused muutusid ajas rohkem kui taimekooslused. Nii taimede kui tolmeldajate puhul oli enamasti suurem roll liikide koosseisu muutusel kui pesastatuse komponendil. Erandiks oli 2. ja 3. vaatlusringi võrdlus, mille puhul oli taimede beetamitmekesisuse komponent β_{JNE} (pesastatusest tulenev komponent) kõrgem. Samuti oli

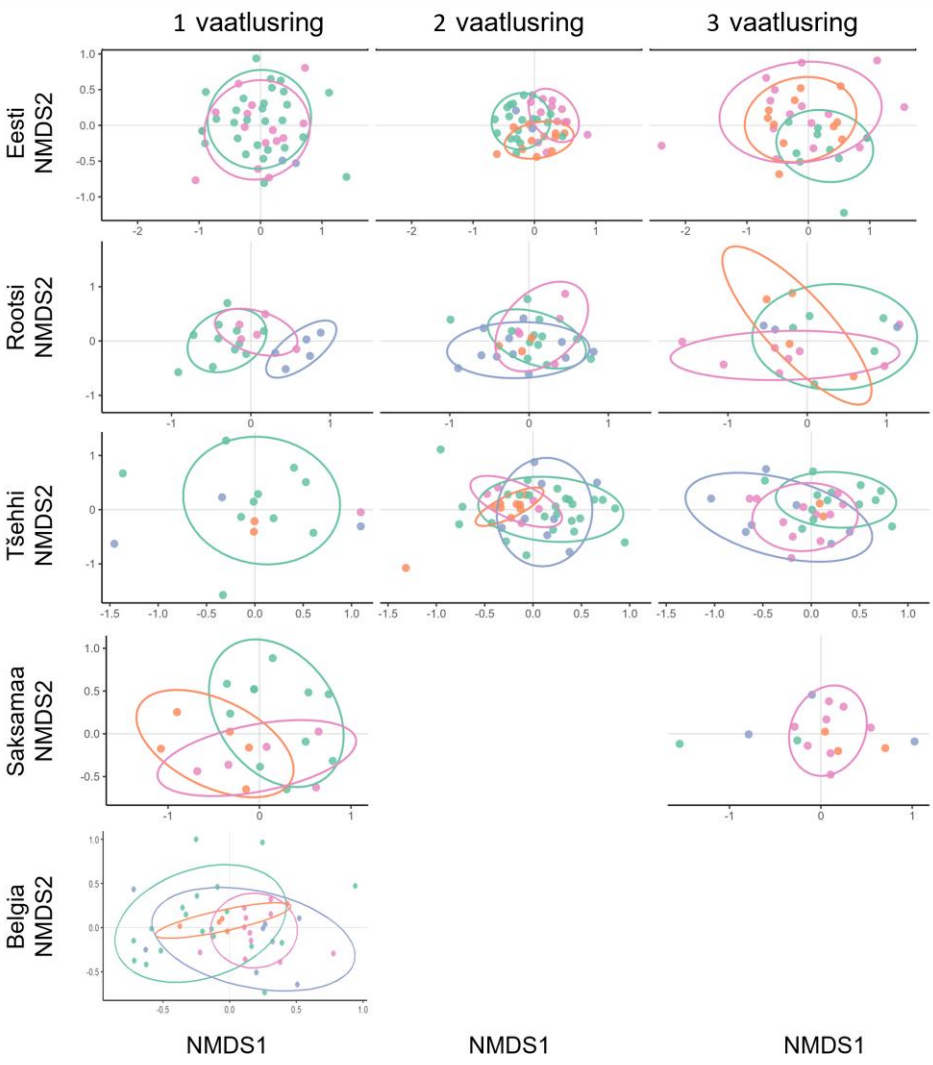
erandiks taimede puhul Saksamaa 1. ja 3. vaatlusringi võrdlus, kus pesastatuse komponent moodustas suurema osa üldisest taimede beetamitmekesisusest. Täpsed beetamitmekesisuse ja selle komponentide väärtused taime- ja tolmeldajakoosluste kohta on toodud välja Lisas 3.

3.3. Õietolmu liigiline koosseis riikide ning vaatlusringide lõikes

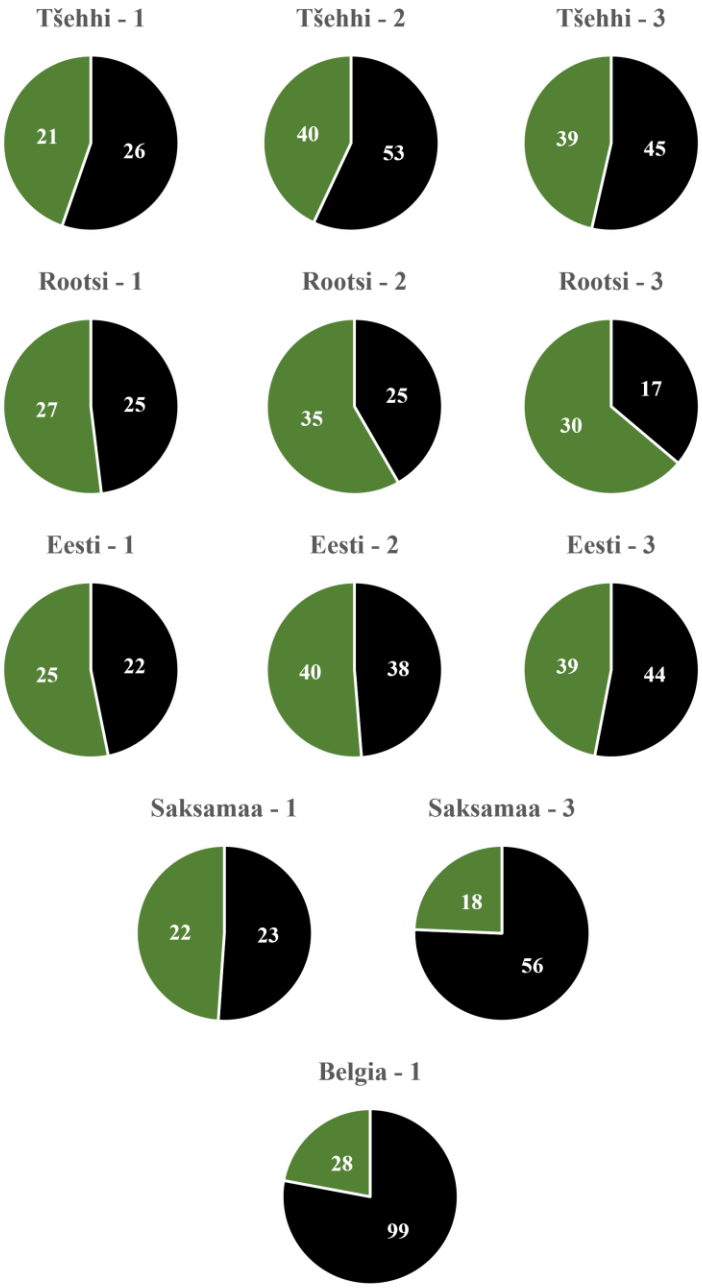
Mittemeetrilise mitmemõõtmelise skaleerimise (NMDS) analüüsi tulemused ei näidanud olulist erinevust tolmeldajate funktsionaalsete rühmade poolt kogutud õietolmu liigilise koosseisu iseloomus (Joonis 6). Enim funktsionaalsete rühmade agregeerumist NMDS analüüsis eraldiseisvateks üksusteks ilmnes Eestis teise vaatlusringi ajal ning Rootsis esimese vaatlusringi ajal.

3.4. Tolmeldajate ressursikasutus väljaspool vaadeldud niidulaike

Interaktsioonivõrgustike puhul analüüsiti ka õietolmu metatriipkoodistamise tulemuste ja välitööde käigus kirja pandud niidulaigul kasvavate liikide põhjal katsealaväliste taimeliikide osakaalu niidulaigul leiduvate liikide suhtes, et hinnata tolmeldajate ruumilist ressursikasutust. Sealjuures analüüsiti ainult poollooduslikel rohumaadel kasvavaid taimeliike ning võrreldi niidulaigu seest ning väljast kogutud õietolmu mitmekesisust ja suhtelisi osakaale. Kõigi riikide ja vaatlusringide puhul tuli märgatav osa tolmeldajate poolt külastatud taimeliikide õietolmust väljastpoolt uuritavaid niidulaike (Joonis 7). Näiteks külastasid tolmeldajad Eestis 1. vaatlusringi ajal 47 rohumaa taimeliiki, millest 22 olid alavälised. Teise vaatlusringi ajal külastati vastavalt 78 liiki, millest 38 olid alavälised ning 3. vaatlusringil leitud 83 liigist 44 taimeliiki pärinesid väljastpoolt katseala. Ala seest ja väljast pärinevate taimeliikide suhteline osakaal püsis ajas võrdlemisi stabiilsena. Ka riikide vahel märkimisväärseid erinevusi ei ilmnenud, välja arvatud Belgia 1. vaatlusring ja Saksamaa 3. vaatlusring, kus pea kolmveerand õietolmust pärines väljastpoolt uurimisala.



Joonis 6. Mittemeetrilise mitmemõõtmelise skaleerimise (*non-metric multidimensional scaling*; NMDS) analüüsi tulemused kolme vaatlusringi kaupa Eestis, Belgias, Rootsis, Saksamaal ja Tšehhis. Iga punkt tähistab ühte tolmeldajaliiki, kes on värvitud vastavalt tema funktsionaalsele rühmale (oranž – kimalased; roheline – teised looduslikud mesilased; hallikaslilla – liblikalised; roosa – sirelased). Tolmeldajaliigid paiknevad graafikul vastavalt nendelt kogutud õietolmu liigilisele koosseisule. Ellipsid tähistavad liigilise koosseisu varieeruvuse ulatust (90% vaatlustest jäävad elliüpsiga piiritletud ala sisse). Joonis väljendab erinevust tolmeldajatelt kogutud õietolmu liigilises koosseisus läbi kolme vaatlusringi. Üksteisest kaugemal paiknevad punktid ehk tolmeldajaliigid on üksteisest erinevama õietolmu liigilise koosseisuga.



Joonis 7. Tolmeldajate poolt külastatud uurimisala siseste ja väliste rohumaa taimeliikide hulgad vastavalt riigile ja vaatlusringile. Uurimisalal kasvavad rohumaade taimeliigid on tähistatud rohelise värviga, uurimisala väljast tulnud taimeliigid mustaga.

4. Arutelu

Varasemad uuringud on näidanud, et olulisimad ja arvukaimad tolmeldajad on looduslikud mesilased ja sirelased (Klein *et al*., 2006; Biesmeijer *et al*., 2006). See leidis kinnitust ka antud töös, mille kohaselt kujunes mitmekesiseimaks funktsionaalseks rühmaks interaktsioonivõrgustikes erakmesilased, kellele järgnesid sirelased, kimalased ja liblikalised.

Kokku analüüsiti 12 taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikku viiest riigist ja kolmest vaatlusperioodist. Eestis, Rootsis ja Tšehhis oli võimalik võrrelda võrgustikke kõigil kolmel erineval vaatlusperioodil kogu hooaja vältel. Saksamaa andmestik hõlmas võrgustikke kahest vaatlusperioodist (1. ja 3. vaatlusring) ja Belgia andmestik hõlmas vaid ühte vaatlusperioodi (1. vaatlusring). Kõik võrgustikud igas riigis ja iga vaatlusringi ajal erinesid nii visuaalselt kui ka arvutatud võrgustike parameetrite alusel üksteisest mõõdukal määral (Tabel 2; Lisad 2-3, 5). Võrgustikuparameetrite tõlgendamisel ja võrdlemisel tuleb arvestada, et nii mõnedki võrgustike topoloogilised näitajad (näiteks ühendatus) võivad olla rohkem tundlikud juhuslike faktorite suhtes, sh ilmastikuolude ning proovivõtu intensiivsuse ja andmestiku täielikkuse suhtes. Osad parameetrid (nt. pesastatus ja modulaarsus) on aga vähem tundlikud lühiajaliste juhuslike tegurite suhtes ja võimaldavad seetõttu adekvaatsemalt võrgustike erinevusi hinnata. Järgnevates peatükkides vaadeldakse võrgustikuparameetrite ajalist ja ruumilist varieeruvust ning seda mõjutavaid tegureid, ja arutletakse erinevate tolmeldajarühmade ressursikasutuse mustrite üle.

4.1. Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike üldised struktuuriomadused hooaja vältel

Kuigi võrgustikud igas riigis ja iga vaatlusringi lõikes üksteisest erinesid, ei ilmnenud ühtset märkimisväärset riikideülest ajalist trendi arvutatud võrgustike põhiparameetrite (pesastatus, modulaarsus ja ühendatus) väärtuste muutumises läbi hooaja. Keskmine interaktsioonide arv tolmeldajaliigi kohta oli igas riigis madalaim 1. vaatlusringi ajal ja kasvas läbi kolme vaatlusringi igas riigis. Sarnast trendi taimeliikide puhul ei täheldatud. Eestis oli erinevalt teistest riikidest interaktsioonide arv 1. vaatlusringil taimede kohta kõrgem (Joonis 5), mis võib viidata sellele, et kevadisel perioodil on õitsvaid taimi Eestis vähem kui lõunapoolsematel proovialadel, mistõttu

võisid samu taimeliike kevadisel perioodil külastada keskmiselt suurem arv erinevaid tolmeldajaid.

Interaktsioonivõrgustike pesastatust kirjeldava parameetri (NODF) väärtused (16-41) käesolevas töös viitavad pigem madalale kuni keskmisele pesastatusele. See tähendab, et interaktsioonid kattusid võrdlemisi vähe ning spetsialistidest liikide interaktsioonid ei moodusta tugevalt generalistidest liikide alamhulka. Samuti ei tulnud esile pesastatuse väärtuse puhul ühtset ühesuunalist muutust läbi kolme vaatlusringi. Kõrgema pesastatusega võrgustikke peetakse erinevate häiringute suhtes vastupidavamaks (Bascompte *et al*., 2003). Madalam pesastatus aga viitab kõrgemale haavatavusele, kuna taimede ja tolmeldajate interaktsioonid on unikaalsemad ja ühe partneri kadumine mõjutab suurema tõenäosusega tugevamalt tema interaktsioonipartnerit.

Ka modulaarsus oli vaadeldud võrgustikes sarnaselt pesastatusele üsna madal kuni mõõdukas (0,3-0,49) ning ei näidanud ühtset ühesuunalist muutustrendi läbi kolme vaatlusringi. Madal modulaarsus näitab, et võrgustikud ei olnud märgatavalt jaotunud eraldiseisvateks mooduliteks ehk alamüksusteks (Joonis 2). Hoolimata liikide ja interaktsioonide koosseisu märkimisväärsetest muutustest püsisid nii pesastatus kui modulaarsus võrdlemisi stabiilsena läbi vaadeldud perioodi. Sarnast üldiste võrgustikparameetrite stabiilsust olenemata liikide ja interaktsioonide muutustest läbi aja on dokumenteeritud ka varasemates uuringutes (Jordano *et al*., 2003; Alarcón *et al*., 2008).

Ühendatus (*connectance*) vaadeldud interaktsioonivõrgustikes oli samuti võrdlemisi madal. Ühendatus väljendab realiseerunud ühenduste osakaalu kõigist võimalikest interaktsioonidest. Ühendatust tõlgendatakse sageli süsteemi n-ö generaliseerituse näitajana, kus kõrgema ühendatuse puhul on igal liigil proportsionaalselt rohkem interaktsioone teiste liikidega (Estrada, 2007; Blüthgen *et al*., 2008). Käesolevas töös vaadeldud madal ühendatus võib viidata sellele, et liikidel oli keskmiselt proportsionaalselt vähem interaktsioone, mis on kooskõlas ka eelnevalt välja toodud madala pesastatusega. Kõrgemat ühendatust on seostatud suurema võrgustiku stabiilsusega (Dunne *et al*., 2002), viidates vaadeldud võrgustike suuremale võimalikule tundlikkusele potentsiaalsete häiringute suhtes. Sarnaselt pesastatusele ja modulaarsusele ei ilmnenud ühendatuse väärtustes ühtset märgatavat ühesuunalist muutustrendi läbi kolme vaatlusringi.

Vaadeldud ajaperioodi jooksul aset leidnud muutused võrgustike liigilises koosseisus ei viinud seega suurema hulga interaktsioonide realiseerumiseni.

4.2. Liigilise koosseisu muutuse, pesastatuse ja interaktsioonide ümberühendumise roll interaktsioonivõrgustike hooajalises dünaamikas

Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikud on ajas muutuvad ning võivad olla juba ühe hooaja vältel väga dünaamilised (Basilio et al., 2006; Bramon Mora et al., 2020; CaraDonna *et al*., 2021), mis tuli esile ka antud töö tulemustes. Interaktsioonide beetamitmekesisus ehk erinevus võrgustike interaktsioonide koosseisus oli kõigi riikide puhul mistahes vaatlusringe võrreldes väga kõrge. See näitab suurt muutlikkust taim-tolmeldaja interaktsioonides ühe hooaja ehk suve jooksul. Suurema osa erinevusest vaadeldud võrgustike vahel moodustas interaktsioonide ja liigilise koosseisu muutus (*turnover*), mitte pesastatusest tulenev erinevuse komponent. Seega tulenesid võrgustike erinevused peamiselt liikide ja interaktsioonide asendumisest ja mitte sellest, et üks võrgustik oleks teise võrgustiku alamhulk. Sarnast tugevat liigilise ja interaktsioonide koosseisu muutumise rolli taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike ajalises dünaamikas on kirjeldatud ka varasemates teadustöödes (Petanidou *et al*., 2008; Olesen *et al*., 2008; CaraDonna *et al*., 2017; Bramon Mora et al, 2020). Liigilise koosseisu ja interaktsioonide muutuse roll oli võrreldes pesastatusega läbivalt suurem Eesti, Rootsi ja Saksamaa puhul. Vastupidine seos tuli esile Tšehhi puhul 1. ja 2. ning 1. ja 3. vaatlusringi vahel, kus pesastatuse komponent üldises beetamitmekesisuses oli suurem kui liigilise koosseisu muutuse komponent. Siiski oli ka Tšehhis 2. ja 3. vaatlusringi võrdluses suurema kaaluga liigilise ja interaktsioonide koosseisu muutus.

Võrgustike moodustumises osalevad tolmeldajakooslused muutusid hooaja jooksul oluliselt rohkem kui taimekooslused, ja seda peamiselt liigilise koosseisu muutuste tõttu. Ükski tolmeldajakooslus mistahes riigis mistahes vaatlusringe võrreldes ei olnud kas eelneva või järgneva koosluse alamvõrgustik. See tähendab, et vaadeldud võrgustikes toimus läbi terve hooaja pidev tolmeldajaliikide lisandumine ja kadumine. Suuri muutusi võrgustike liigilises koosseisus ja väheste liikide stabiilset panustamist võrgustike struktuuri ühe hooaja jooksul on täheldatud ka varasemates uuringutes (Contreras-Mora *et al*., 2026; CaraDonna *et al*., 2017).

Ka võrgustikku moodustavates taimekooslustes toimusid läbi terve hooaja selged muutused, kuid need olid väiksemad kui muutused tolmeldajakooslustes. Hooaja alguses, 1. ja 2. vaatlusringi võrdluses, olid taimekooslustes toimuvate muutuste põhjustamisel suurema kaaluga muutused liigilises koosseisus, mis peegeldab varakult õitsevate kevadiste taimeliikide õitsemise lõppemist ning nende asendumist uute liikidega suve alguses ja keskpaigas. Teise ja 3. vaatlusringi võrdluses oli taimekoosluste puhul suurema kaaluga pesastatuse komponent, kuigi 2. ja 3. vaatlusringi võrdluses ei olnud taimekoosluste vahelises muutuses märkimisväärset erinevust beetamitmekesisuse kahe komponendi ehk pesastatuse ja liigilise koosseisu muutuse väärtustes. Suve keskel õitsema hakkavad taimed püsivad stabiilsemate olude tõttu tõenäoliselt koosluses kauem ning hilissuvel õitsema hakkavad taimed panustavad uute liikide lisandumisega kooslusesse. Seetõttu kasvab pesastatuse komponent kahe vaatlusringi võrdluses, teisisõnu öeldes võivad suve lõpupoole õitsevate taimede kooslused moodustada üksteise alamhulki.

Hoolimata liikide ja interaktsioonide suurtest muutustest püsisid võrgustike üldised struktuuriparameetrid (pesastatus, modulaarsus ja ühendatus) võrdlemisi stabiilsetena. Ajalist stabiilsust nendes võrgustikuparameetrites võib aidata alal hoida interaktsioonide ümberühendumine (*rewiring*), mille korral samad liigid kasutavad erinevatel aegadel erinevaid interaktsioonipartnereid ehk ühenduvad ümber uutele interaktsioonipartneritele. Võrgustike stabiilsust toetab ka aja jooksul kaduvate liikide asendumine uute liikidega, kes võivad omada eelnevale liigile sarnast struktuurset rolli, võimaldades hoida võrgustike struktuuriomadused sarnased (Joonis 3; Bramon Mora *et al*., 2020).

4.3. Interaktsioonivõrgustike omaduste varieerumine erinevates riikides

Riikide vahel ei ilmnenud suuri erinevusi interaktsioonivõrgustike üldistes parameetrites nagu pesastatus, modulaarsus ja ühendatus. Märkimisväärset erinevust beetamitmekesisuse väärtustes samuti ei olnud. Kuna tegemist on geograafiliselt erinevate piirkondadega, varieerus siiski võrgustikke moodustavate liikide koosseis. Kõiki riike koos vaadates ei tulnud esile ühtset trendi parameetrite väärtuste muutustes hooaja vältel. Küll aga oli märgata osade parameetrite puhul mõnes riigis läbi kolme vaatlusringi järkjärgulist suurenemist või kahanemist. Need muutused olid aga suhteliselt väikesed ning ei võimalda järeldada, kas muutuse põhjustas

interaktsioonivõrgustike hooajaline dünaamika või juhuslikkus, kuna sarnane trend ei tulnud esile kõigi riikide puhul. Mõõdukad erinevused riikide vahel võivad olla põhjustatud sealsete taime- ja putukakoosluste erisusest kui ka välitööde läbiviimise eripäradest ning juhuslikest teguritest (sh ilm).

4.4. Erinevate tolmeldajarühmade ressursikasutuse muutus ühe hooaja vältel

Varasemad uuringud on näidanud, et erinevatesse funktsionaalsetesse rühmadesse kuuluvad tolmeldajad eelistavad erinevaid ressursse (Lowe *et al*., 2021). Ka antud töös vaadeldi tolmeldajarühmade ressursikasutuse erinevusi, keskendudes muuhulgas ka sellele, kas eri rühmade suhteline ressursikasutus hooaja vältel muutub. Tolmeldajate funktsionaalsete rühmade ressursikasutuses ei ilmnenud aga selgelt eristuvat mustrit: mittemeetrilise mitmemõõtmelise skaleerimise (NMDS) analüüsi tulemused näitasid suhteliselt suurt kattuvust, mis näitab, et erinevad tolmeldajad külastasid suurel määral samu taimeliike. Hooajaline dünaamika interaktsioonivõrgustikes küll muutis funktsionaalsete rühmade poolt külastatavate taimede liigilist koosseisu, kuid ei tekitanud üldjoontes suuremat või märkimisväärselt erinevamat ja kontsentreeritumat grupeerumist. Mõningane grupeerumine eraldi gruppideks oli siiski märgatav. Näiteks Rootsi 1. vaatlusringi puhul eristus looduslike mesilaste (va kimalased) ja liblikaliste ressursikasutus (Joonis NMDS). Ka Eesti andmete puhul on täheldatav mõningane ressursikasutuse eristumine sirelaste, kimalaste ning teiste looduslike mesilaste vahel. See näitab, et ressursside ulatuslikuma kättesaadavuse korral (st 2. vaatlusringi ajal Eestis) võivad erinevad tolmeldajad eelistada siiski erinevate taimeliikide külastamist

4.5. Ümbritsevast maastikust pärinevate taimeliikide osakaal õietolmu profiilis

Uurimisalast väljapoole jäävad poollooduslikele rohumaadele iseloomulikud taimeliigid moodustasid tolmeldajatelt kogutud õietolmust märkimisväärse osa (36-78%). Sageli moodustas uurimisalast väljapoole jäävate taimeliikide osakaal pool või üle poole tolmeldajate poolt kogutud õietolmu liigilisest koosseisust. See trend viitab sellele, et tolmeldajad külastasid aktiivselt uurimisala ümbruses leiduvaid teisi niidulaike või muid maastikuelemente, kus kasvas rohumaadele iseloomulikke taimeliike. Tolmeldajate ulatuslik liikumine niidulaikude vahel võib

viidata sellele, et ühe niidulaigu ressursid ei ole piisavad tolmeldajate toitumisvajaduste täitmiseks, mille tõttu on vajalik vahetus läheduses olevate niidualade külastamine (Hadley & Betts, 2012). Uurimisalast väljapoole jäävate rohumaaliikide osakaal õietolmuprofiilis oli suhteliselt suur igas riigis ning iga vaatlusringi ajal. Samuti ei tulnud esile trendi uurimisalast väljapoole jäävate liikide osakaalu muutuses vastavalt vaatlusringile. See näitab, et uurimisala kõrval olevate niidulaikude või muude maastikuelementide külastamine uurimisalalt püütud tolmeldajate poolt püsis kõrgena kogu hooaja vältel. Samuti võib see viidata sellele, et üldjoontes esineb vaadeldud maastikes läbi hooaja piisavalt teisi täiendavaid poollooduslikke kasvukohti, mille arvelt said tolmeldajad oma ressursikasutust mitmekesisemaks muuta.

Samas võib oletada, et uurimisaladest väljastpoolt kogutud õietolmu osakaal sõltub ka erinevate tolmeldajate lennuraadiusest, mida mõjutab muude tegurite kõrval tolmeldaja kehasuurus (Greenleaf *et al*., 2007). Seetõttu oleks oluline edaspidi vaadata uuritava niidulaigu seest pärineva õietolmu osakaalu väljastpoolt kogutud õietolmu suhtes, võttes aluseks erinevate tolmeldajate lennuvõimet iseloomustavaid funktsionaalseid tunnuseid. Samuti võib oletada, et uurimisalalt pärineva ja väljastpoolt kogutud õietolmu osakaal varieerub hooaja jooksul ka funktsionaalse rühma või isegi sama liigi siseselt (emakimalaste ja tööliste lennuraadiuste erinevused; Mola & Williams, 2025).

Kokkuvõte

Biootiliste interaktsioonide mitmekesisus ja dünaamika mängivad olulist rolli koosluste kujunemisel ja muutustes. Sageli kasutatakse ökosüsteemide omaduste, funktsioonide ja stabiilsuse kirjeldamisel interaktsioonivõrgustikke, sh mutualistlikke taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikke. Interaktsioonivõrgustikud on aga dünaamilise iseloomuga nii keskkonnatingimuste muutuste kui ka liikide eluetappide muutumise tõttu. Muutusi võrgustike struktuuris on uuritud erinevatel ajaskaaladel päevadest aastateni. Lühematel ajaskaaladel koostatud võrgustikud võimaldavad vastata teistsugustele küsimustele kui kumulatiivsed, pikema ajalise skaala põhjal kokku pandud võrgustikud. Intensiivistuv inimtegevus ja selle tagajärjed mõjutavad negatiivselt nii looduslike kui poollooduslikele koosluste liigirikkust ja interaktsioonivõrgustike dünaamikat. Ökosüsteemide toimimiseks on oluline mõista sealseid interaktsioone ja nende variatsiooni ajas, mis võimaldab tulemuslikumalt prognoosida muutusi erinevates kooslustes ning rakendada tulemuslikumaid looduskaitsetegevusi.

Magistritöös uuriti ühe suve jooksul kolme ajahetke vahel muutusi taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikes Euroopa põllumajandusmaastike pärandniitudel. Lisaks hinnati tolmeldajate funktsionaalsete rühmade ressursikasutust. Kinnitust leidis varasem teadmine interaktsioonivõrgustike dünaamilisusest: antud töös vaadeldud võrgustikud olid väga muutlikud ja erinesid üksteisest märgatavalt. Võrgustike üldist struktuuri ja topoloogiat iseloomustavate parameetrite väärtused olid aga olenemata muutustest võrgustike liigilises ja interaktsioonide koosseisus mõõdukalt madalad läbi terve hooaja. Riikide vahel ei ilmnenud märgatavaid erinevusi. Ressursikasutuse analüüs näitas võrdlemisi suurt kattuvust funktsionaalsete rühmade vahel. Lisaks leiti, et suur osa tolmeldajate poolt külastatud taimeliike pärinesid väljastpoolt uurimisalasid.

Summary

Biotic interactions and interaction networks are being increasingly used for describing the characteristics, variability and stability of ecological communities. Interaction networks are dynamic and change through time due to seasonality and changes in species life cycles. Changes in interaction networks have been observed on time scales ranging from days to years, and interaction networks that look at finer time scales can give different information about a community than cumulative networks based on longer time spans. Shorter time scales give insights into the formation of interactions and changes in species composition, being important in understanding how ecosystems function. Anthropogenic change is known to have a negative effect on both natural and semi-natural communities, affecting species diversity and interaction networks.

This master thesis studied plant-pollinator interaction network change in semi-natural grasslands in European agricultural landscapes of five countries across three time windows from a single summer. In addition, the resource use of different pollinator functional groups was assessed. The results confirmed previous knowledge about the dynamic nature of interaction networks: the networks examined in this study were very variable and differed significantly from each other. Despite changes in species composition and interactions, the overall network parameters remained relatively low and stable throughout the entire season. No notable changes were observed between countries. The resource use analysis showed noticeable overlap between different pollinator functional groups. Furthermore, it was found that a big portion of grassland plants visited by pollinators originated from outside the study grasslands.

Understanding the effects of biotic interactions on ecological processes depends on the time scale on which interactions form and dissolve. This makes the study of interaction dynamics and factors influencing it important when trying to understand changes in ecological communities under the context of global change.

Tänuavaldused

Soovin siiralt tänada oma juhendajaid Tsipe Aavikut ja Epp Valdaru, kelle sõbralik ja toetav suhtumine ning asjalik ja konstruktiivne tagasiside olid töö valmimisel väga suureks abiks.

Kasutatud kirjandus

Alarcón, R., Waser, N. M., & Ollerton, J. (2008). Year-to-Year Variation in the Topology of a Plant-Pollinator Interaction Network. *Oikos*, 117 (12), 1796–1807.

Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., Sanders, N. J., Cornell, H. V., Comita, L. S., Davies, K. F., Harrison, S. P., Kraft, N. J. B., Stegen, J. C., & Swenson, N. G. (2011). Navigating the multiple meanings of β diversity: A roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters*, 14 (1), 19–28. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01552.x

Baldock, K. C. R., Memmott, J., Ruiz-Guajardo, J. C., Roze, D., & Stone, G. N. (2011). Daily temporal structure in African savanna flower visitation networks and consequences for network sampling. *Ecology*, 92 (3), 687–698. https://doi.org/10.1890/10-1110.1

Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire, K. C., Mersey, B., & Ferrer, E. A. (2011). Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471 (7336), 51–57. https://doi.org/10.1038/nature09678

Bascompte, J., & Scheffer, M. (2023). The Resilience of Plant–Pollinator Networks. *Annual Review of Entomology*, 68, 363–380. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120120-102424

Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C.J. & Olesen, J.M. (2003) The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 100, 9383–9387

Basilio, A. M., Medan, D., Torretta, J. P., & Bartoloni, N. J. (2006). A year-long plant-pollinator network. *Austral Ecology*, 31 (8), 975–983. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01666.x

Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P. M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A. P., Potts, S. G., Kleukers, R., Thomas, C. D., Settele, J., & Kunin, W. E. (2006). Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313 (5785), 351–354. (edsjsr.3846650).

Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology*, *6*, 9. https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9

Both, C., Van Asch, M., Bijlsma, R. G., Van Den Burg, A. B., & Visser, M. E. (2009). Climate change and unequal phenological changes across four trophic levels: Constraints or adaptations? Journal of Animal Ecology, 78 (1), 73–83. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01458.x

Bramon Mora, B., Shin, E., CaraDonna, P. J., & Stouffer, D. B. (2020). Untangling the seasonal dynamics of plant-pollinator communities. *Nature Communications*, 11 (1), 4086. https://doi.org/10.1038/s41467-020-17894-y

Brosi, B. J. (2016). Pollinator specialization: From the individual to the community. *New Phytologist*, 210 (4), 1190–1194. https://doi.org/10.1111/nph.13951

Brückmann, S. V., Krauss, J., & Steffan-Dewenter, I. (2010). Butterfly and plant specialists suffer from reduced connectivity in fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology*, 47 (4), 799–809. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01828.x

Burkle, L. A., Marlin, J. C., & Knight, T. M. (2013). Plant-Pollinator Interactions over 120 Years: Loss of Species, Co-Occurrence, and Function. *Science*, 339 (6127), 1611–1615. https://doi.org/10.1126/science.1232728

CaraDonna, P. J., & Waser, N. M. (2020). Temporal flexibility in the structure of plant–pollinator interaction networks. *Oikos*, 129 (9), 1369–1380. (145429988). https://doi.org/10.1111/oik.07526

CaraDonna, P. J., Burkle, L. A., Schwarz, B., Resasco, J., Knight, T. M., Benadi, G., Blüthgen, N., Dormann, C. F., Fang, Q., Fründ, J., Gauzens, B., Kaiser-Bunbury, C. N., Winfree, R., & Vázquez, D. P. (2021). Seeing through the static: The temporal dimension of plant–animal mutualistic interactions. *Ecology Letters*, 24 (1), 149–161. https://doi.org/10.1111/ele.13623

CaraDonna, P. J., Petry, W. K., Brennan, R. M., Cunningham, J. L., Bronstein, J. L., Waser, N. M., Sanders, N. J., & Jordan, F. (2017). Interaction rewiring and the rapid turnover of plant-pollinator networks. *Ecology Letters*, 20 (3), 385–394. (121349103). https://doi.org/10.1111/ele.12740

Chacoff, N. P., Resasco, J., & Vázquez, D. P. (2018). Interaction frequency, network position, and the temporal persistence of interactions in a plant–pollinator network. *Ecology*, 99 (1), 21–28. https://doi.org/10.1002/ecy.2063

Cleland, E. E., Chuine, I., Menzel, A., Mooney, H. A., & Schwartz, M. D. (2007). Shifting plant phenology in response to global change. Trends in Ecology & Evolution, 22 (7), 357–365. https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.04.003

Contreras-Mora, A., Cruz, C. P., Del Val, E., Guevara, R., Ayala, R., & Dáttilo, W. (2026). Species turnover and interaction rewiring shape seasonal dynamics of bee-plant networks in Neotropical coastal dunes. *Ecological Entomology*, *51*(1), 18–30. https://doi.org/10.1111/een.70006

Critchley, C. n. r., Burke, M. j. w., & Stevens, D. p. (2004). Conservation of lowland semi-natural grasslands in the UK: A review of botanical monitoring results from agri-environment schemes: Biological Conservation. Biological Conservation, 115, 263.

Devoto, M., Bailey, S., & Memmott, J. (2011). The 'night shift': Nocturnal pollen-transport networks in a boreal pine forest. *Ecological Entomology*, *36*(1), 25–35. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01247.x

Devoto, M., Bailey, S., Craze, P., & Memmott, J. (2012). Understanding and planning ecological restoration of plant–pollinator networks. *Ecology Letters*, *15*(4), 319–328. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01740.x

Díaz-Castelazo, C., Guimarães, P. R., Jordano, P., Thompson, J. N., Marquis, R. J., & Rico-Gray, V. (2010). Changes of a mutualistic network over time: Reanalysis over a 10-year period. *Ecology*, *91*(3), 793–801. https://doi.org/10.1890/08-1883.1

Domínguez-Garcia, V., Molina, F. P., Allen-Perkins, A., Godoy, O., & Bartomeus, I. (2026). Plant-Pollinator Interaction Rewiring Boosts Year-to-Year Community Persistence. *Ecology Letters*, *29*(1), e70293. https://doi.org/10.1111/ele.70293

Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance. *Ecology Letters*, *5*(4), 558–567. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00354.x

Edgar, R. C. (2016). *SINTAX: A simple non-Bayesian taxonomy classifier for 16S and ITS sequences* [Preprint]. Bioinformatics. https://doi.org/10.1101/074161

Estrada, E. (2007). Food webs robustness to biodiversity loss: The roles of connectance, expansibility and degree distribution. *Journal of Theoretical Biology*, *244*(2), 296–307. https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2006.08.002

Fründ, J., Dormann, C. F., & Tscharntke, T. (2011). Linné's floral clock is slow without pollinators – flower closure and plant-pollinator interaction webs. *Ecology Letters*, *14*(9), 896–904. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01654.x

Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J. M., Bommarco, R., Cunningham, S. A., Carvalheiro, L. G., Chacoff, N. P., Dudenhöffer, J. H., Greenleaf, S. S., Holzschuh, A., Isaacs, R., Krewenka, K., Mandelik, Y., Mayfield, M. M., Morandin, L. A., Potts, S. G., Ricketts, T. H., Szentgyörgyi, H., … Klein, A. M. (2011). Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. Ecology Letters, 14, 1062-1072

Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., & Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia, 153*(3), 589-596. doi:10.1007/s00442-007-0752-9

Haddad, N., Brudvig, L., Jean, C., Davies, K., Gonzalez, A., Holt, R., Lovejoy, T., Sexton, J., Austin, M., Collins, C., Cook, W., Damschen, E., Ewers, R., Foster, B., Jenkins, C., King, A., Laurance, W., Levey, D., Margules, C., & Townshend, J. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth ecosystems. *Science Advanes*, *1*, e1500052. https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052

Hadley, A. S., & Betts, M. G. (2012). The effects of landscape fragmentation on pollination dynamics: Absence of evidence not evidence of absence. *Biological Reviews*, *87*(3), 526–544. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00205.x

Hanski, I. (1994). A Practical Model of Metapopulation Dynamics. *Journal of Animal Ecology*, *63*(1), 151–162. https://doi.org/10.2307/5591

Havens, K. (1992). Scale and Structure in Natural Food Webs. *Science*, *257*(5073), 1107–1109. https://doi.org/10.1126/science.257.5073.1107

Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology Letters*, *6*(1), 69–81. https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00403.x

Kaiser-Bunbury, C. N., Mougal, J., Whittington, A. E., Valentin, T., Gabriel, R., Olesen, J. M., & Blüthgen, N. (2017). Ecosystem restoration strengthens pollination network resilience and function. *Nature*, *542*(7640), 223–227. https://doi.org/10.1038/nature21071

Kearns, C. A., Inouye, D. W., & Waser, N. M. (1998). Endangered Mutualisms: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. Annual Review of Ecology and Systematics, 29, 83–112.

Klein, A.-M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2006). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *274*(1608), Article 1608. https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721

Lampo, A., Palazzi, M. J., Borge-Holthoefer, J., & Solé-Ribalta, A. (2024). Structural dynamics of plant–pollinator mutualistic networks. *PNAS Nexus*, *3*(6), pgae209. https://doi.org/10.1093/pnasnexus/pgae209

Lázaro, A., Nielsen, A., & Totland, Ø. (2010). Factors related to the inter-annual variation in plants' pollination generalization levels within a community. *Oikos*, *119*(5), 825–834. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.18017.x

Leonhardt, S. D., Peters, B., & Keller, A. (2022). Do amino and fatty acid profiles of pollen provisions correlate with bacterial microbiomes in the mason bee *Osmia bicornis*? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *377*(1853). https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0171

Levin, S. A. (1992). The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology*, *73*(6), 1943–1967. https://doi.org/10.2307/1941447

López-Vázquez, K., Lara, C., Corcuera, P., Castillo-Guevara, C., & Cuautle, M. (2024). The human touch: A meta-analysis of anthropogenic effects on plant-pollinator interaction networks. *PeerJ*, *12*, e17647. https://doi.org/10.7717/peerj.17647

Lowe, A., Jones, L., Brennan, G., Creer, S., & de Vere, N. (2022). Seasonal progression and differences in major floral resource use by bees and hoverflies in a diverse horticultural and agricultural landscape revealed by DNA metabarcoding. *Journal of Applied Ecology*, *59*(6), 1484–1495. https://doi.org/10.1111/1365-2664.14144

MacLeod, M., Genung, M. A., Ascher, J. S., & Winfree, R. (2016). Measuring partner choice in plant–pollinator networks: Using null models to separate rewiring and fidelity from chance. *Ecology*, *97*(11), 2925–2931. https://doi.org/10.1002/ecy.1574

McMeans, B. C., Kadoya, T., Pool, T. K., Holtgrieve, G. W., Lek, S., Kong, H., Winemiller, K., Elliott, V., Rooney, N., Laffaille, P., & McCann, K. S. (2019). Consumer trophic positions respond variably to seasonally fluctuating environments. *Ecology*, *100*(2), e02570. https://doi.org/10.1002/ecy.2570

McMurdie, P. J., & Holmes, S. (2013). phyloseq: An R Package for Reproducible Interactive Analysis and Graphics of Microbiome Census Data. *PLoS ONE*, *8* (4), e61217. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061217

Miele, V., Ramos-Jiliberto, R., & Vázquez, D. P. (2020). Core–periphery dynamics in a plant–pollinator network. *Journal of Animal Ecology*, *89*(7), 1670–1677. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13217

Millard, J., Outhwaite, C. L., Kinnersley, R., Freeman, R., Gregory, R. D., Adedoja, O., Gavini, S., Kioko, E., Kuhlmann, M., Ollerton, J., Ren, Z.-X., & Newbold, T. (2021). Global effects of land-use intensity on local pollinator biodiversity. *Nature Communications*, *12*(1), 2902. https://doi.org/10.1038/s41467-021-23228-3

Mola, J. M., & Williams, N. M. (2025). Bumble bee movement ecology: foraging and dispersal across castes and life stages. *Annals of the Entomological Society of America, 118*(3), 175-188. doi:10.1093/aesa/saaf010

Mori, A. S., Isbell, F., & Seidl, R. (2018). β-Diversity, Community Assembly, and Ecosystem Functioning. *Trends in Ecology & Evolution*, *33*(7), 549–564. https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.04.012

Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Börger, L., Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhusseini, T., … Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. Nature: International Weekly Journal of Science, 520, 45–50.

Newman, M. E. J. (2004). Analysis of weighted networks. *Physical Review E*, *70*(5), 056131. https://doi.org/10.1103/PhysRevE.70.056131

Ogilvie, J. E., & Forrest, J. R. (2017). Interactions between bee foraging and floral resource phenology shape bee populations and communities. *Current Opinion in Insect Science*, *21*, 75–82. https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.05.015

Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The Modularity of Pollination Networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *104*(50), 19891–19896. https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104

Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., Elberling, H., Rasmussen, C., & Jordano, P. (2010). Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *278*(1706), 725–732. https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1371

Olesen, J. M., Bascompte, J., Elberling, H., & Jordano, P. (2008). Temporal Dynamics in a Pollination Network. *Ecology*, *89*(6), 1573–1582.

Olesen, J. M., Stefanescu, C., & Traveset, A. (2011). Strong, Long-Term Temporal Dynamics of an Ecological Network. *PLOS ONE*, *6*(11), e26455. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026455

Oliveira, J. B. B. S., Oliveira, H. F. M., Dáttilo, W., & Paolucci, L. N. (2025). Anthropogenic impacts on plant-pollinator networks of tropical forests: Implications for pollinators coextinction. *Biodiversity and Conservation*, *34*(1), 335–354. https://doi.org/10.1007/s10531-024-02974-y

Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? Oikos, 120, 312-326.

Peralta, G., CaraDonna, P. J., Rakosy, D., Fründ, J., Pascual Tudanca, M. P., Dormann, C. F., Burkle, L. A., Kaiser-Bunbury, C. N., Knight, T. M., Resasco, J., Winfree, R., Blüthgen, N., Castillo, W. J., & Vázquez, D. P. (2024). Predicting plant–pollinator interactions: Concepts, methods, and challenges. *Trends in Ecology & Evolution*, *39*(5), 494–505. https://doi.org/10.1016/j.tree.2023.12.005

Petanidou, T., Kallimanis, A. S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S. P., & Pantis, J. D. (2008). Long-term observation of a pollination network: Fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology Letters*, *11*(6), 564–575. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01170.x

Poisot, T., Canard, E., Mouillot, D., Mouquet, N., & Gravel, D. (2012). The dissimilarity of species interaction networks. Ecology Letters, 15(12), 1353–1361. https://doi.org/10.1111/ele.12002

Ponisio, L. C., Gaiarsa, M. P., & Kremen, C. (2017). Opportunistic attachment assembles plant–pollinator networks. *Ecology Letters*, *20*(10), 1261–1272. https://doi.org/10.1111/ele.12821

Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, *25*(6), 345–353. https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007

Quaresma, A., Ankenbrand, M. J., Garcia, C. A. Y., Rufino, J., Honrado, M., Amaral, J., Brodschneider, R., Brusbardis, V., Gratzer, K., Hatjina, F., Kilpinen, O., Pietropaoli, M., Roessink, I., Van Der Steen, J., Vejsnæs, F., Pinto, M. A., & Keller, A. (2024). Semi-automated sequence curation for reliable reference datasets in ITS2 vascular plant DNA (meta-) barcoding. *Scientific Data*, *11*(1), 129. https://doi.org/10.1038/s41597-024-02962-5

Rafferty, N. E., CaraDonna, P. J., & Bronstein, J. L. (2015). Phenological shifts and the fate of mutualisms. *Oikos*, *124*(1), 14–21. https://doi.org/10.1111/oik.01523

R Core Team (2024). _R: A Language and Environment for Statistical Computing_. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

Saavedra, S., Rohr, R. P., Olesen, J. M., & Bascompte, J. (2016). Nested species interactions promote feasibility over stability during the assembly of a pollinator community. *Ecology and Evolution*, *6*(4), 997–1007. https://doi.org/10.1002/ece3.1930

Schwarz, B., Vázquez, D. P., CaraDonna, P. J., Knight, T. M., Benadi, G., Dormann, C. F., Gauzens, B., Motivans, E., Resasco, J., Blüthgen, N., Burkle, L. A., Fang, Q., Kaiser-Bunbury, C. N., Alarcón, R., Bain, J. A., Chacoff, N. P., Huang, S.-Q., LeBuhn, G., MacLeod, M., … Fründ, J. (2020). Temporal scale-dependence of plant–pollinator networks. *Oikos*, *129*(9), 1289–1302. https://doi.org/10.1111/oik.07303

Simanonok, M. P., & Burkle, L. A. (2014). Partitioning interaction turnover among alpine pollination networks: Spatial, temporal, and environmental patterns. *Ecosphere*, *5*(11), art149. https://doi.org/10.1890/ES14-00323.1

Stone, G. N., Gilbert, F., Willmer, Pat., Potts, S., Semida, F., & Zalat, Samy. (1999). Windows of opportunity and the temporal structuring of foraging activity in a desert solitary bee. *Ecological Entomology*, *24*(2), 208–221. https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.1999.00181.x

Thébault, E., & Fontaine, C. (2010). Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks. *Science (Pre-March 2025)*, *329*(5993), 853–856. (53400433). https://doi.org/10.1126/science.1188321

Tylianakis, J. M., Didham, R. K., Bascompte, J., & Wardle, D. A. (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, *11*(12), 1351–1363. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x

Valiente-Banuet, A., Aizen, M. A., Alcántara, J. M., Arroyo, J., Cocucci, A., Galetti, M., García, M. B., García, D., Gómez, J. M., Jordano, P., Medel, R., Navarro, L., Obeso, J. R., Oviedo, R., Ramírez, N., Rey, P. J., Traveset, A., Verdú, M., & Zamora, R. (2015). Beyond species loss: The extinction of ecological interactions in a changing world. *Functional Ecology*, *29*(3), 299–307. https://doi.org/10.1111/1365-2435.12356

Vazquez, D. (2005). Degree distribution in plant-animal mutualistic networks: forbidden links or random interactions? Oikos, 108, 421–426.

Vázquez, D. P., Blüthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009). Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: A review. *Annals of Botany*, *103*(9), 1445–1457. https://doi.org/10.1093/aob/mcp057

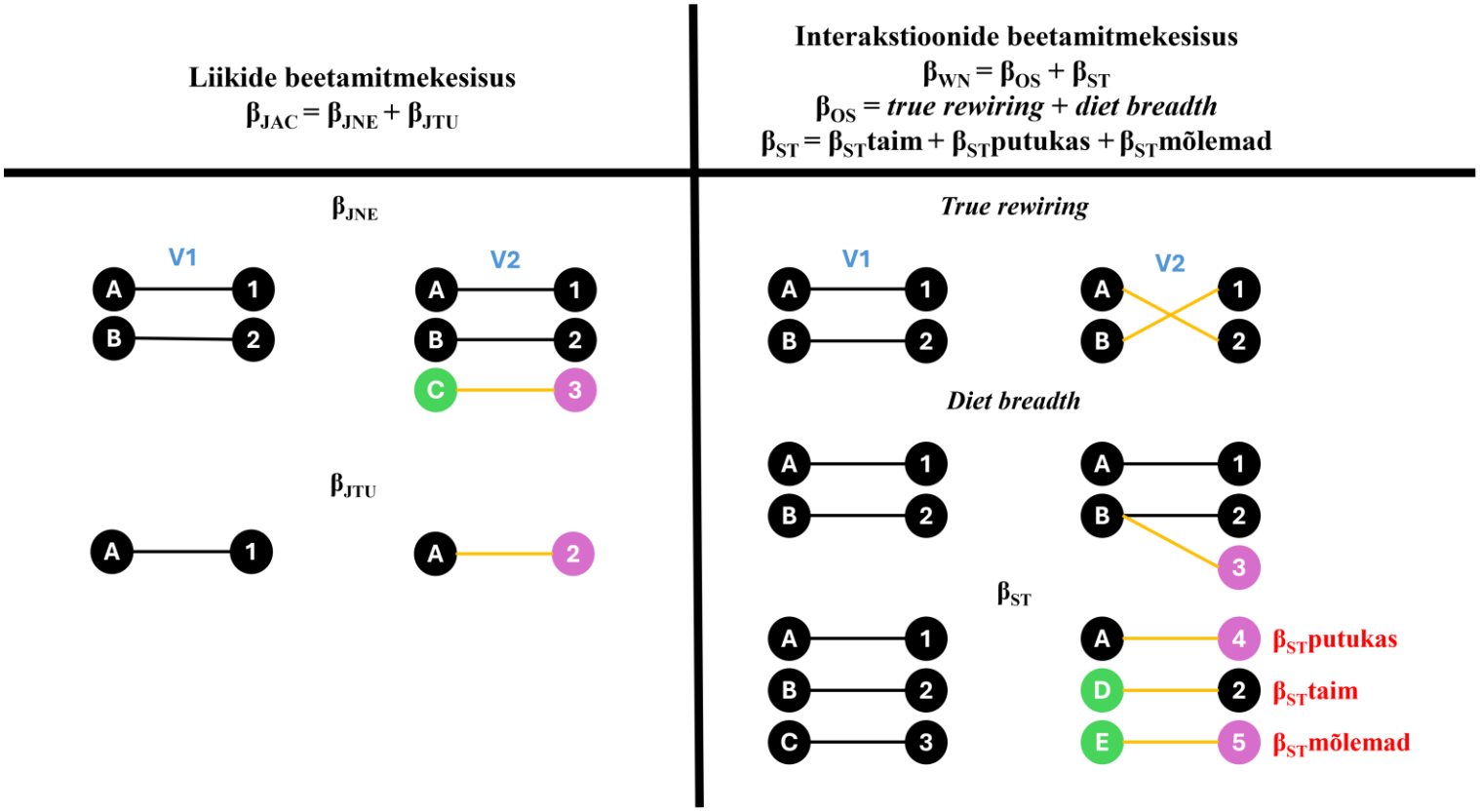
Weiner, C. N., Werner, M., Linsenmair, K. E., & Blüthgen, N. (2014). Land-use impacts on plant–pollinator networks: Interaction strength and specialization predict pollinator declines. *Ecology*, *95*(2), 466–474. https://doi.org/10.1890/13-0436.1

Zoller, L., Bennett, J., & Knight, T. M. (2023). Plant–pollinator network change across a century in the subarctic. *Nature Ecology & Evolution*, *7*(1), 102–112. https://doi.org/10.1038/s41559-022-01928-3

Zoller, L., Bennett, J., & Knight, T. M. (2023). Plant–pollinator network change across a century in the subarctic. *Nature Ecology & Evolution*, *7*(1), 102–112. https://doi.org/10.1038/s41559-022-01928-3

Lisad

Lisa 1. Liikide ja interaktsioonide beetamitmekesisus ning neid iseloomustavad komponendid. Joonisel tähistavad ringid liike, kes on tähistatud kas tähega (taimed) või numbriga (tolmeldajad). Jooned ringide vahel tähistavad interaktsiooni. Värvitud ringid tähistavad antud elemendi muutust. Interaktsioonide beetamitmekesisuse komponent OS on jagatud eraldi päris ümberühendumiseks (*true rewiring*) ja dieedi ulatuseks (*diet breadth*).



Lisa 2. Beetamitmekesisus (β(JAC)) ja tema komponendid – liikide koosseisu muutus (β(JTU)) ning pesastatus (β(JNE)), iga riigi kohta, võrreldes muutust esimese ja teise, esimese ja kolmanda ning teise ja kolmanda vaatlusringi vahel, taimede ja tolmeldajate liigilise koosseisu vaatepunktist.

Riik	**Taimed**			**Tolmeldajad**		
	β(JAC)	**β(JTU)**	**β(JNE)**	**β(JAC)**	**β(JTU)**	**β(JNE)**
	1 vs 2 vaatlusring					
Eesti	0.64	0.41	0.22	0.84	0.84	0.00
Rootsi	0.62	0.56	0.06	0.94	0.92	0.02
Tšehhi	0.81	0.67	0.13	0.89	0.77	0.13
	1 vs 3 vaatlusring					
Eesti	0.61	0.49	0.11	0.86	0.84	0.02
Saksamaa	0.54	0.22	0.32	0.88	0.86	0.02
Rootsi	0.54	0.43	0.10	0.83	0.82	0.01
Tšehhi	0.64	0.58	0.05	0.96	0.93	0.02
	2 vs 3 vaatlusring					
Eesti	0.29	0.10	0.19	0.67	0.62	0.05
Rootsi	0.46	0.20	0.26	0.89	0.86	0.03
Tšehhi	0.52	0.23	0.29	0.87	0.84	0.03

Lisa 3. Interaktsioonide beetamitmekesisus (β(WN)) ja tema komponendid (β(ST) ja β(OS)) iga riigi kohta, võrreldes esimest ja teist, esimest ja kolmandat ning teist ja kolmandat vaatlusringi.

Riik	**Interaktsioonid**		
	β(WN)	**β(ST)**	**β(OS)**
	1 vs 2 vaatlusring		
Eesti	0.96	0.78	0.19
Rootsi	0.99	0.67	0.33
Tšehhi	0.99	0.34	0.64
	1 vs 3 vaatlusring		
Eesti	0.99	0.75	0.25
Saksamaa	0.98	0.88	0.10
Rootsi	0.98	0.79	0.19
Tšehhi	0.99	0.44	0.56
	2 vs 3 vaatlusring		
Eesti	0.93	0.85	0.07
Rootsi	0.97	0.81	0.16
Tšehhi	0.98	0.86	0.12

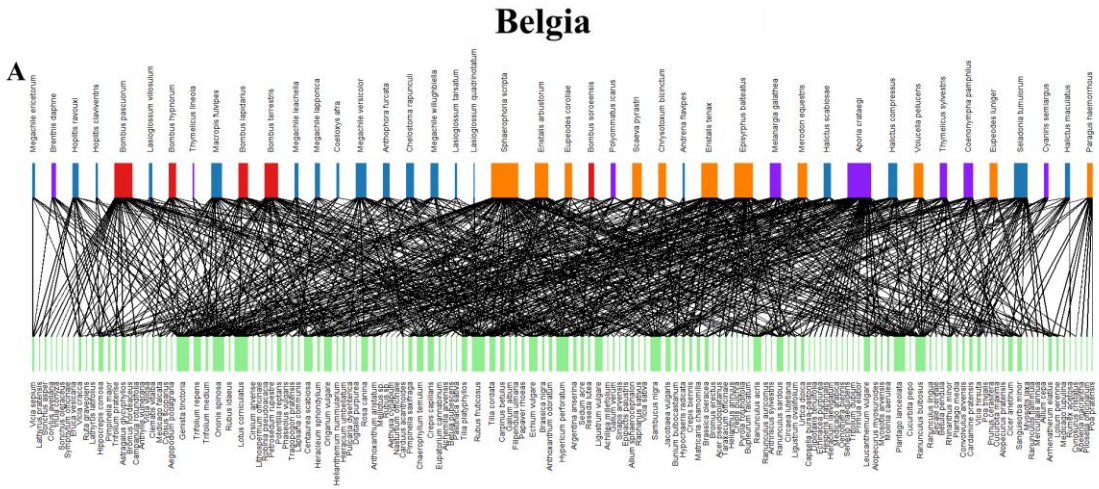
Lisa 4. Keskmine interaktsioonide arv tolmeldaja- ja taimeliigi kohta interaktsioonivõrgustikes riigi ja vaatlusringi kohta.

Riik	Vaatlusring	Keskmine ühenduste arv tolmeldajaliigi kohta	Keskmine ühenduste arv taimeliigi kohta
Eesti	1	6.78	5.26
Eesti	2	9.95	4.25
Eesti	3	13.92	4.43
Saksamaa	1	9.00	3.32
Saksamaa	3	14.38	2.32
Rootsi	1	7.62	2.32
Rootsi	2	10.29	3.84
Rootsi	3	11.70	3.77
Tšehhi	1	7.88	2.00
Tšehhi	2	11.87	4.39
Tšehhi	3	13.27	3.68
Belgia	1	17.19	5.13

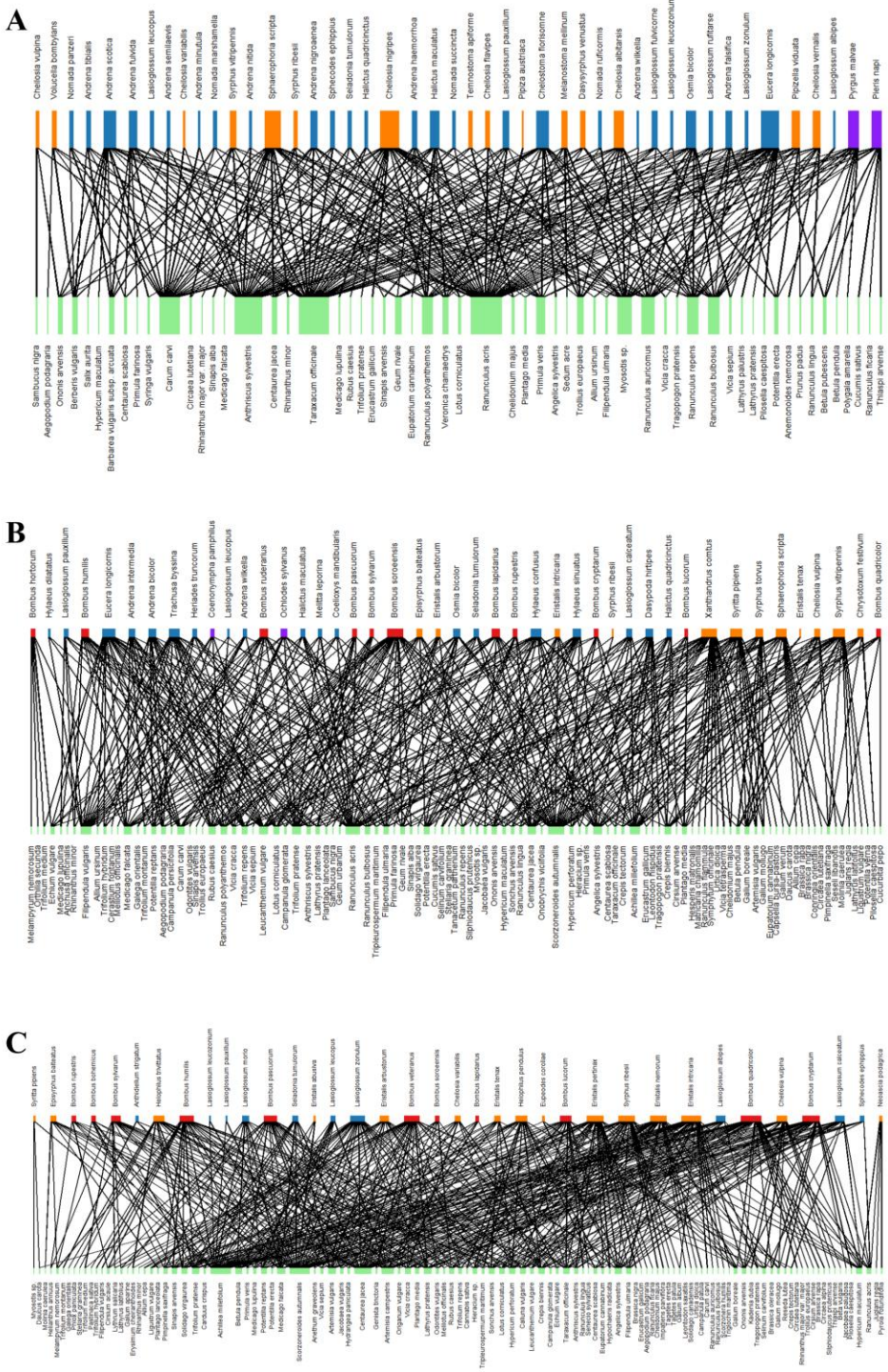
Lisa 5. Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikes tolmeldajate poolt külastatud kõikide ning uurimisaladest väljapoole jäävad rohumaade taimeliikide arv ja proportsioon töös vaadeldud tolmeldajatelt kogutud õietolmuprofiilis.

Riik	Vaatlusring	Kõik rohumaade taimeliigid	Alavälised rohumaade taimeliigid	Alaväliste liikide osakaal (%)
Belgia	1	127	99	78
Eesti	1	47	22	47
Eesti	2	78	38	49
Eesti	3	83	44	53
Rootsi	1	52	25	48
Rootsi	2	60	25	42
Rootsi	3	47	17	36
Tsehhi	1	47	26	55
Tsehhi	2	93	53	57
Tsehhi	3	84	45	54
Saksamaa	1	45	23	51
Saksamaa	3	74	56	76

Lisa 6. Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikud iga riigi esimese, teise ja kolmanda (vastavalt A, B ja C) vaatlusringi kohta. Ülemisel real on välja toodud tolmeldajaliigid, kes on värvitud vastavalt nende funktsionaalsele rühmale: (1) mesilased (sinine), (2) kimalased (punane), (3) sirelased (oranž) ja (4) liblikalised (lilla). Alumisel real (heleroheliseega) on toodud välja taimeliigid. Mustad jooned taime- ja tolmeldajaliigi vahel tähistavad interaktsiooni olemasolu. Taime- ja tolmeldajaliigi bloki laius on proprtsioonis neil olevate interaktsioonide rohkusega.

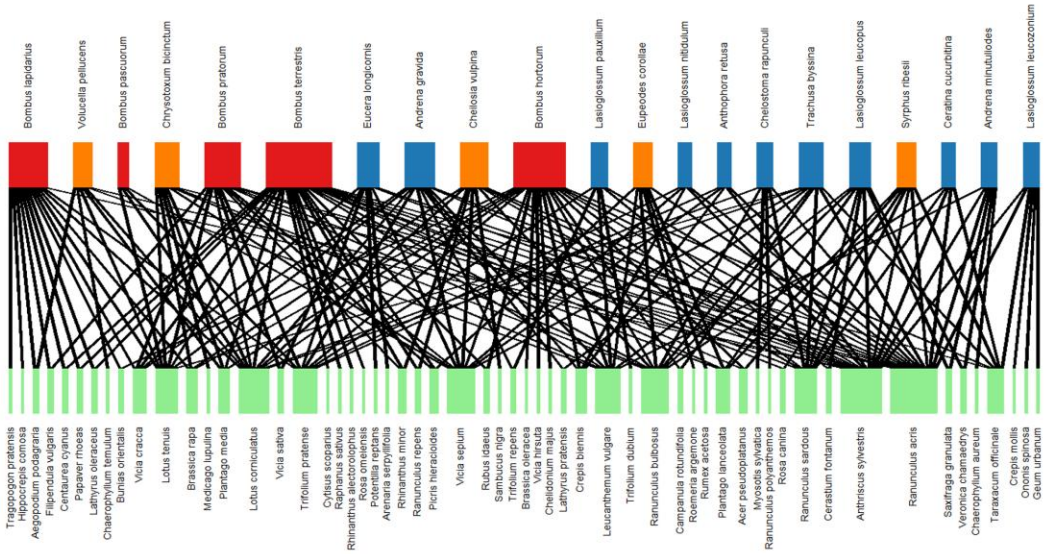


Eesti

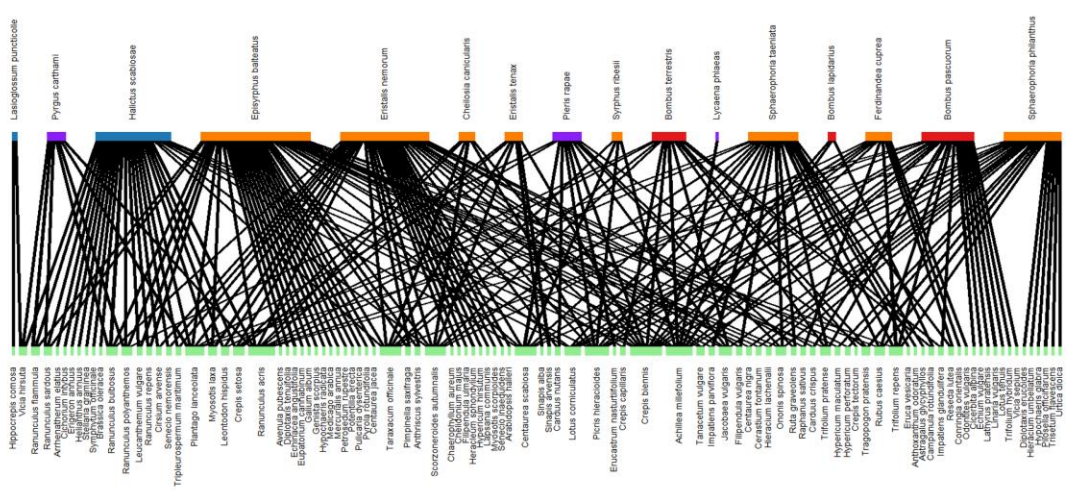


Saksamaa

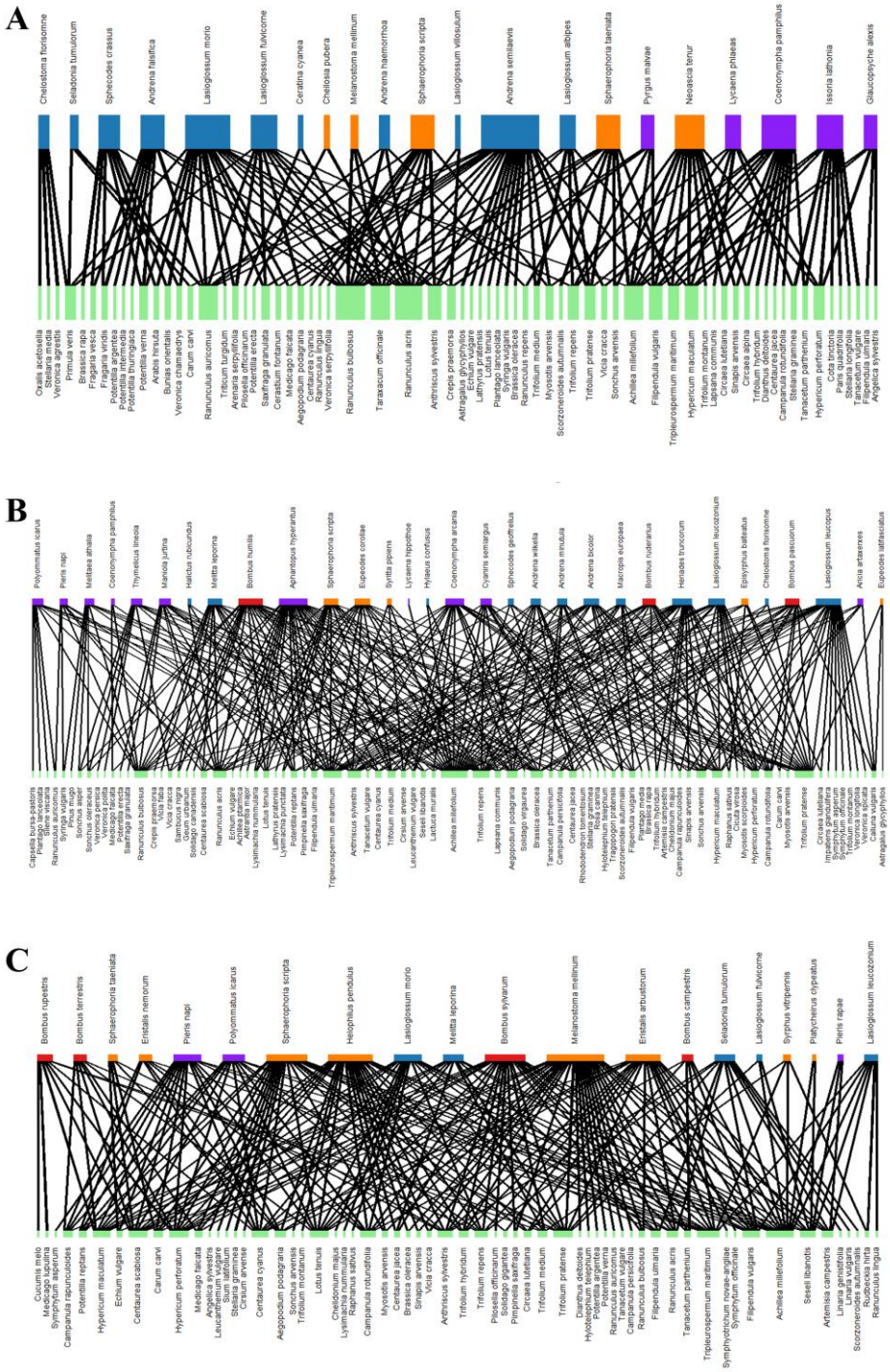
A

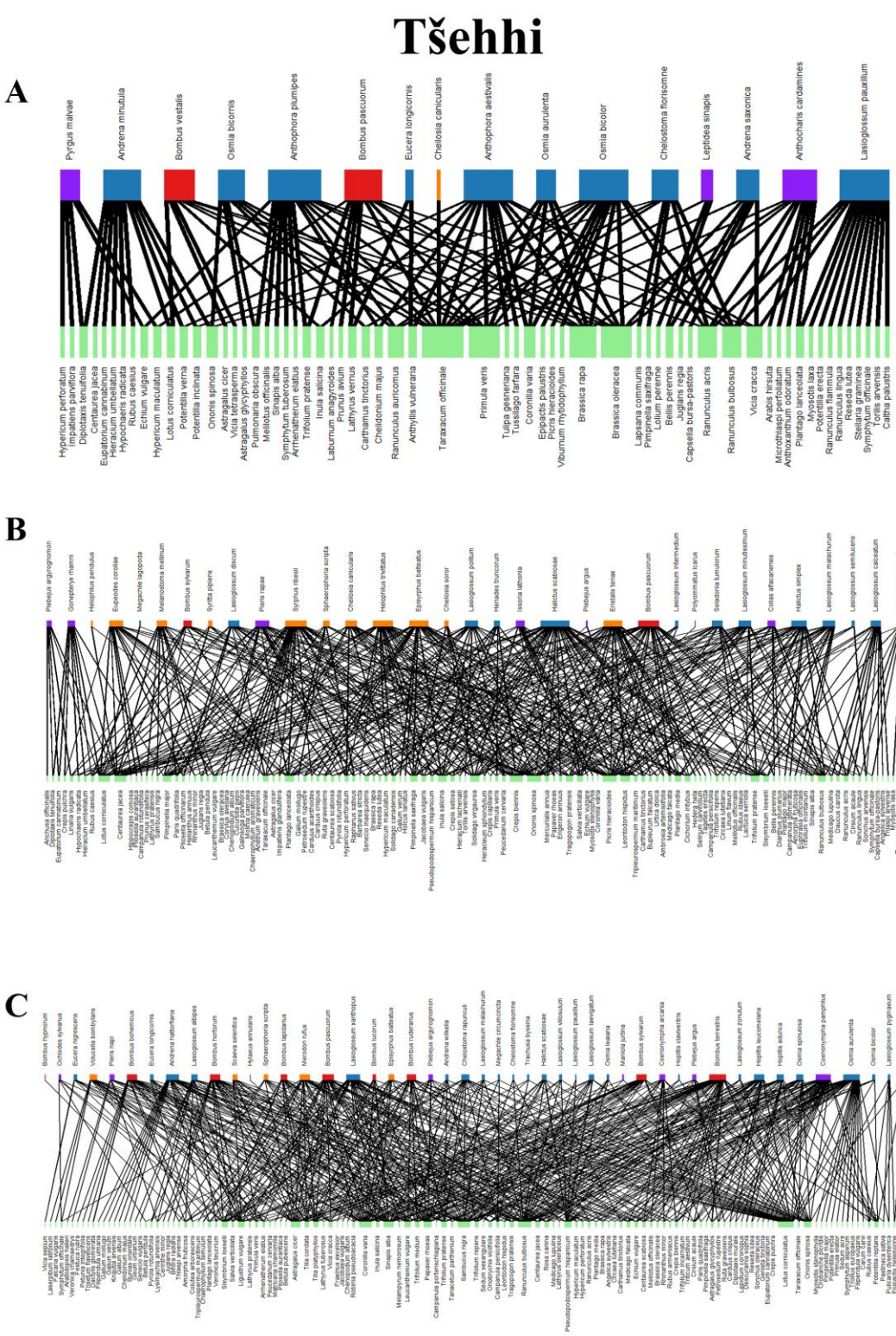

Bombus lapidarius
Volucella pellucens
Bombus pascuorum
Chrysotoxum bicinctum
Bombus pratorum
Bombus terrestris
Eucera longicornis
Andrena gravida
Cheilosia vulpina
Bombus hortorum
Lasioglossum pauxillum
Eupeodes corollae
Lasioglossum nitidulum
Anthophora retusa
Chelostoma rapunculi
Trachusa byssina
Lasioglossum leucopus
Syrphus ribesii
Ceratina cucurbitina
Andrena minutuliodes
Lasioglossum leucozonium
Tragopogon pratensis
Hippocrepis comosa
Aegopodium podagraria
Filipendula vulgaris
Centaurea cyanus
Papaver rhoeas
Lathyrus oleraceus
Chaerophyllum temulum
Bunias orientalis
Vicia cracca
Lotus tenuis
Brassica rapa
Medicago lupulina
Plantago media
Lotus corniculatus
Vicia sativa
Trifolium pratense
Cytisus scoparius
Raphanus sativus
Rhinanthus alectorolophus
Rosa omeiensis
Potentilla reptans
Arenaria serpyllifolia
Rhinanthus minor
Ranunculus repens
Picris hieracioides
Vicia sepium
Rubus idaeus
Sambucus nigra
Trifolium repens
Brassica oleracea
Vicia hirsuta
Chelidonium majus
Lathyrus pratensis
Crepis biennis
Leucanthemum vulgare
Trifolium dubium
Ranunculus bulbosus
Campanula rotundifolia
Roemeria argemone
Rumex acetosa
Plantago lanceolata
Acer pseudoplatanus
Myosotis sylvatica
Ranunculus polyanthemos
Rosa canina
Ranunculus sardous
Cerastium fontanum
Anthriscus sylvestris
Ranunculus acris
Saxifraga granulata
Veronica chamaedrys
Chaerophyllum aureum
Taraxacum officinale
Crepis mollis
Ononis spinosa
Geum urbanum

C


Lasioglossum puncticolle
Pyrgus carthami
Halictus scabiosae
Episyrphus balteatus
Eristalis nemorum
Cheilosia canicularis
Eristalis tenax
Pieris rapae
Syrphus ribesii
Bombus terrestris
Lycaena phlaeas
Sphaerophoria taeniata
Bombus lapidarius
Ferdinandea cuprea
Bombus pascuorum
Sphaerophoria philanthus
Hippocrepis comosa
Vicia hirsuta
Ranunculus flammula
Ranunculus sardous
Anthemis arvensis
Cichorium intybus
Helianthus annuus
Stellaria graminea
Symphytum officinale
Brassica oleracea
Ranunculus bulbosus
Ranunculus polyanthemos
Leucanthemum vulgare
Ranunculus repens
Cirsium arvense
Senecio nemorensis
Tripleurospermum maritimum
Plantago lanceolata
Myosotis laxa
Leontodon hispidus
Crepis setosa
Ranunculus acris
Avenula pubescens
Dolotaxis tenuifolia
Echinacea angustifolia
Eupatorium cannabinum
Geum album
Genista scorpius
Hypochaeris radicata
Medicago arabica
Mercurialis annua
Petroselinum sylvestre
Pulicaria dysenterica
Pyrola rotundifolia
Centaurea jacea
Taraxacum officinale
Pimpinella saxifraga
Anthriscus sylvestris
Scorzoneroides autumnalis
Chaerophyllum aureum
Chelidonium majus
Filipendula ulmaria
Herpetum spinosum
Hypericum hirsutum
Lapsana communis
Myosotis scorpioides
Senecio fraeguidens
Arabidopsis halleri
Centaurea scabiosa
Sinapis alba
Sinapis arvensis
Carduus nutans
Lotus corniculatus
Picris hieracioides
Erucastrum nasturtifolium
Crepis capillaris
Crepis biennis
Achillea millefolium
Tanacetum vulgare
Impatiens parviflora
Jacobaea vulgaris
Filipendula vulgaris
Centaurea nigra
Cerastium fontanum
Hieracium lachenalii
Ononis spinosa
Ruta graveolens
Raphanus sativus
Carduus crispus
Trifolium pratense
Hypericum maculatum
Hypericum perforatum
Crepis tectorum
Tragopogon pratensis
Rubus caesius
Trifolium repens
Erica vesicaria
Anthoxanthum odoratum
Astragalus glycyphyllos
Campanula rotundifolia
Impatiens glandulifera
Reseda lutea
Coronilla orientalis
Odontites vulgaris
Cicerbita alpina
Ericium vulgare
Lathyrus pratensis
Linaria vulgaris
Lotus tenuis
Trifolium hybridum
Vicia sepium
Dipsacus pilosus
Hieracium umbellatum
Hypochaeris glabra
Pisaella officinarum
Trifolium fluvescens
Urtica dioica

Rootsi


A
Chelostoma florisomne
Seladonia tumulorum
Sphecodes crassus
Andrena fatalifica
Lasioglossum morio
Lasioglossum fulvicorne
Ceratina cyanea
Chelostoma pubera
Melanostoma mellinum
Andrena haemorrhoa
Sphaerophoria scripta
Lasioglossum villosulum
Andrena semilaevis
Lasioglossum albipes
Sphaerophoria taeniata
Pyrgus malvae
Neoascia tenur
Lycaena phlaeas
Coenonympha pamphilus
Issoria lathonia
Glaucopsyche alexis
Ranunculus bulbosus
Taraxacum officinale
Ranunculus acris
Anthriscus sylvestris
Crepis praemorsa
Astragalus glycyphyllos
Lathyrus pratensis
Lotus tenuis
Pentaglottis sempervirens
Symphytum officinale
Brassica oleracea
Rhinanthus minor
Trifolium medium
Myosotis arvensis
Scorzonerioides autumnalis
Trifolium repens
Trifolium pratense
Vicia cracca
Sonchus arvensis
Achillea millefolium
Filipendula vulgaris
Tripleurospermum maritimum
Hypericum maculatum
Trifolium montanum
Leucanthemum vulgare
Circaea lutetiana
Sinapis arvensis
Circaea alpina
Trifolium hybridum
Dianthus deltoides
Centaurea jacea
Campanula rotundifolia
Stellaria graminea
Tanacetum vulgare
Tanacetum parthenium
Hypericum perforatum
Cota tinctoria
Parnassia palustris
Stellaria media
Tanacetum vulgare
Filipendula ulmaria
Angelica sylvestris
B
Polyommatus icarus
Pieris napi
Melitaea athalia
Coenonympha pamphilus
Thymelicus lineola
Maniola jurtina
Halictus rubicundus
Melitta leporina
Bombus humilis
Aphantopus hyperantus
Sphaerophoria scripta
Eupeodes corollae
Syritta pipiens
Lycaena hippothoe
Hylaeus confusus
Coenonympha arcania
Cyaniris semiargus
Sphecodes gibbus
Andrena wilkella
Andrena minutula
Andrena bicolor
Macropis europaea
Bombus hypnorum
Bombus ruderarius
Heriades truncorum
Lasioglossum leucozonium
Epistrophe eligans
Episyrphus balteatus
Chelostoma florisomne
Bombus pascuorum
Lasioglossum leucopus
Arctia artaxerxes
Eupeodes latifasciatus
Capsella bursa-pastoris
Plantago lanceolata
Ranunculus auricomus
Veronica agrestis
Pinus mugo
Salix caprea
Veronica persica
Senecio jacobaea
Medicago falcata
Saxifraga granulata
Ranunculus bulbosus
Crepis praemorsa
Vicia cracca
Sambucus nigra
Solidago canadensis
Centaurea scabiosa
Ranunculus acris
Echium vulgare
Anthyllis vulneraria
Antiarrhia major
Lysimachia nummularia
Rosa canina
Lathyrus pratensis
Lysimachia punctata
Primula veris
Pimpinella saxifraga
Filipendula ulmaria
Tripleurospermum maritimum
Anthriscus sylvestris
Tanacetum vulgare
Centaurea cyanus
Trifolium medium
Origanum vulgare
Laucanthemum vulgare
Sesel libanotis
Lactuca murals
Achillea millefolium
Trifolium repens
Lapsana communis
Aegopodium podagraria
Rumex acetosa
Brassica oleracea
Tanacetum parthenium
Campanula persicifolia
Centaurea jacea
Rhododendron tomentosum
Betula pubescens
Rosa canina
Hylotelephium telephium
Tragopogon pratensis
Scorzonerioides autumnalis
Filipendula vulgaris
Plantago media
Ballota nigra
Trifolium hybridum
Artemisia campestris
Origanum vulgare
Campanula rapunculoides
Sinapis arvensis
Sonchus arvensis
Hypericum maculatum
Rubus caesius
Myosotis scorpioides
Hypericum perforatum
Campanula patula
Carum carvi
Myosotis arvensis
Trifolium pratense
Circaea lutetiana
Impatiens glandulifera
Stachys sylvatica
Symphytum officinale
Veronica longifolia
Veronica spicata
Filipendula ulmaria
Astragalus glycyphyllos
C
Bombus rupestris
Bombus terrestris
Sphaerophoria taeniata
Eristalis nemorum
Pieris napi
Polyommatus icarus
Sphaerophoria scripta
Helophilus pendulus
Lasioglossum morio
Melitta leporina
Trifolium hybridum
Bombus sylvarum
Melanostoma mellinum
Eristalis arbustorum
Bombus campestris
Seladonia tumulorum
Lasioglossum fulvicorne
Syrphus vitripennis
Platycheirus clypeatus
Pieris rapae
Lasioglossum leucozonium
Cucumis melo
Medicago lupulina
Symphytum asperum
Campanula rapunculoides
Potentilla reptans
Hypericum maculatum
Echium vulgare
Centaurea scabiosa
Carum carvi
Hypericum perforatum
Medicago falcata
Angelica sylvestris
Leucanthemum vulgare
Stellaria graminea
Cirsium arvense
Centaurea cyanus
Aegopodium podagraria
Sonchus arvensis
Trifolium montanum
Lotus tenuis
Cheiloxenus maas
Lysimachia nummularia
Raphanus sativus
Campanula rotundifolia
Myosotis arvensis
Centaurea jacea
Brassica oleracea
Sinapis arvensis
Vicia cracca
Anthriscus sylvestris
Trifolium repens
Trifolium repens
Plosetia officinarum
Solidago gigantea
Pimpinella saxifraga
Circaea lutetiana
Trifolium medium
Trifolium pratense
Dianthus deltoides
Hylotelephium telephium
Potentilla argentea
Ranunculus auricomus
Tanacetum vulgare
Campanula rotundifolia
Ranunculus bulbosus
Filipendula ulmaria
Ranunculus acris
Tanacetum parthenium
Tripleurospermum maritimum
Symphytotrichum novae-angliae
Symphytum officinale
Filipendula vulgaris
Achillea millefolium
Sesel libanotis
Artemisia campestris
Linaria genistifolia
Lathyrus pratensis
Scorzoneroides autumnalis
Rudbeckia hirta
Ranunculus lingua


Tšehhi
A
Pyrgus malvae
Andrena minutula
Bombus vestalis
Osmia bicornis
Anthophora plumipes
Bombus pascuorum
Eucera longicornis
Chelostoma florisomne
Anthophora aestivalis
Osmia aurulenta
Osmia bicolor
Chelostoma florisomne
Leptidea sinapis
Andrena saxonica
Anthocharis cardamines
Lasioglossum pauxillum
Hypericum perforatum
Impatiens parviflora
Diplotaxis tenuifolia
Centaurea jacea
Eupatorium cannabinum
Heracleum umbellatum
Hypochaeris radicata
Rubus caesius
Echium vulgare
Hypericum maculatum
Lotus corniculatus
Potentilla verna
Potentilla inclinata
Ononis spinosa
Astragalus cicer
Vicia tetrasperma
Astragalus glycyphyllos
Pulmonaria obscura
Melilotus officinalis
Sinapis alba
Symphytum tuberosum
Armeniathenum elatius
Trifolium pratense
Inula salicina
Laburnum anagyroides
Prunus avium
Lathyrus vernus
Carthamus tinctorius
Chelidonium majus
Ranunculus auricomus
Anthyllis vulneraria
Taraxacum officinale
Primula veris
Tulipa gesneriana
Tussilago farfara
Coronilla varia
Epipactis palustris
Picris hieracioides
Viburnum rhytidophyllum
Brassica rapa
Brassica oleracea
Lapsana communis
Pimpinella saxifraga
Lolium perenne
Bellis perennis
Jasione montana
Capsella bursa-pastoris
Ranunculus acris
Ranunculus bulbosus
Vicia cracca
Arabis hirsuta
Microthlaspi perfoliatum
Arthrocnemum glaucum
Plantago lanceolata
Myosotis laxa
Potentilla erecta
Ranunculus flammula
Ranunculus lingua
Rumex acetosa
Stellaria graminea
Symphytum officinale
Tortis arvensis
Calitha palustris
B
Pieris napi
Gonepteryx rhamni
Hemaris tityus
Eupodes corollae
Megachile lagopoda
Melanostoma mellinum
Bombus sylvarum
Syritta pipiens
Lasioglossum discum
Pieris rapae
Syrphus ribesii
Sphaerophoria scripta
Chelosia cariculatis
Heliophilus trivittatus
Episyrphus balteatus
Chelosia sororr
Lasioglossum politum
Heriades truncorum
Isoria latitonia
Halictus scabiosae
Pieris napi
Eristalis tenax
Bombus pascuorum
Lasioglossum intermedium
Polyommatus icarus
Sicelodma tunuinum
Lasioglossum minutissimum
Colias alfacariensis
Halictus simplex
Lasioglossum malachurum
Lasioglossum sexnotatum
Lasioglossum calceatum
Lasioglossum morio
Achyus officinalis
Ajuga reptans
Eupatorium cannabinum
Hypochaeris radicata
Lotus corniculatus
Centaurea jacea
Hippocrepis comosa
Knautia arvensis
Campanula rotundifolia
Lathyrus pratensis
Pimpinella major
Pyrus communis
Plantago lanceolata
Bellis perennis
Leucanthemum vulgare
Origanum vulgare
Cornus sanguinea
Galium mollugo
Chamerion angustifolium
Taraxacum officinale
Astragalus cicer
Impatiens parviflora
Plantago lanceolata
Galium mollugo
Petrorhagia prolifera
Rubia graveolens
Centaurea scabiosa
Knautia arvensis
Hypericum perforatum
Pimpinella saxifraga
Barbarea stricta
Silene vulgaris
Brassica spp.
Hypericum maculatum
Solidago canadensis
Hieracium spp.
Hieracium sabaudum
Crepis capillaris
Jacobaea vulgaris
Pseudopodospermum hispanicum
Inula salicina
Crepis setosa
Hieracium spp.
Tortis arvensis
Solidago canadensis
Hieracium sabaudum
Crepis capillaris
Pseudopodospermum hispanicum
Crepis biennis
Onopordum acanthium
Cirsium arvense
Mercurialis annua
Papaver rhoeas
Fumaria officinalis
Trifolium pratense
Echium vulgare
Picris hieracioides
Leontodon hispidus
Tripleurospermum maritimum
Chamomilla recutita
Bupleurum falcatum
Anthemis arvensis
Medicago falcata
Bellis perennis
Cichorium intybus
Hedera helix
Salvia verticillata
Campanula persicifolia
Origanum vulgare
Cirsium arvense
Medicago sativa
Lactuca serriola
Trifolium pratense
Silene vulgaris
Bellis perennis
Daucus carota ssp.
Centaurea scabiosa
Achillea millefolium
Trifolium montanum
Knautia arvensis
Ranunculus bulbosus
Medicago lupulina
Lotus corniculatus
Ranunculus acris
Cirsium acaule
Rumex acetosella
Sonchus arvensis
Capsella bursa-pastoris
Trifolium repens
Rhinanthus minor
Astragalus glycyphyllos
C
Bombus hypnorum
Ochlodes sylvanus
Eucera nigrescens
Volucella bombylans
Pieris napi
Bombus bohemicus
Eucera longicornis
Andrena hattorfiana
Lasioglossum albipes
Bombus hortorum
Sicaleva wesmitica
Hylaeus annularis
Sphaerophoria scripta
Bombus lapidarius
Meriodon rufus
Bombus pascuorum
Lasioglossum xanthopus
Bombus lucorum
Episyrphus balteatus
Bombus ruderarius
Pieris napi ssp.
Andrena wilkella
Chelostoma rapunculi
Lasioglossum malachurum
Megachile circumcincta
Chelostoma florisomne
Trachusa byssina
Halictus scabiosae
Lasioglossum vibosulum
Lasioglossum pauxillum
Lasioglossum laevigatum
Osmia leaiana
Marmota jurtina
Bombus sylvarum
Coenonympha arcania
Hoplitis claviventris
Pieris napi
Bombus terrestris
Lasioglossum zonulum
Hoplitis leucomelana
Hoplitis adunca
Osmia spinulosa
Coenonympha pamphilus
Osmia aurulenta
Osmia bicolor
Polyommatus icarus
Vicia sativa
Lasyglossum pauxillum
Papaver rhoeas
Fagopyrum esculentum
Symphytum officinale
Ranunculus acris
Rhinanthus minor
Melilotus officinalis
Rubus caesius
Trifolium repens
Lotus corniculatus
Trifolium pratense
Inula salicina
Sinapis alba
Melampyrum nemorosum
Lathyrus tuberosus
Trifolium medium
Knautia arvensis
Campanula persicifolia
Pimpinella saxifraga
Trifolium pratense
Tanacetum parthenium
Barbarea stricta
Rubus fruticosus
Sedum telephium
Onobrychis viciifolia
Centaurea scabiosa
Lysimachia punctata
Leontodon hispidus
Tragopogon pratensis
Ranunculus bulbosus
Centaurea jacea
Bupleurum falcatum
Medicago lupulina
Lotus corniculatus
Pseudopodospermum hispanicum
Hypericum maculatum
Ranunculus acris
Cirsium arvense
Brassica napus
Anthemis arvensis
Cichorium intybus
Trifolium montanum
Knautia arvensis
Campanula persicifolia
Origanum vulgare
Cirsium arvense
Medicago falcata
Lactuca serriola
Trifolium pratense
Silene vulgaris
Bellis perennis
Daucus carota ssp.
Centaurea scabiosa
Achillea millefolium
Trifolium montanum
Knautia arvensis
Ranunculus bulbosus
Medicago lupulina
Lotus corniculatus
Ranunculus acris
Cirsium acaule
Rumex acetosella
Sonchus arvensis
Capsella bursa-pastoris
Trifolium repens
Rhinanthus minor
Astragalus glycyphyllos
Vicia sativa
Lasyglossum pauxillum
Papaver rhoeas
Fagopyrum esculentum
Symphytum officinale
Ranunculus acris
Rhinanthus minor
Melilotus officinalis
Rubus caesius
Trifolium repens
Lotus corniculatus
Inula salicina
Sinapis alba
Melampyrum nemorosum
Lathyrus tuberosus
Trifolium medium
Knautia arvensis
Campanula persicifolia
Pimpinella saxifraga
Trifolium pratense
Tanacetum parthenium
Barbarea stricta
Rubus fruticosus
Sedum telephium
Onobrychis viciifolia
Centaurea scabiosa
Lysimachia punctata
Leontodon hispidus
Tragopogon pratensis
Ranunculus bulbosus
Centaurea jacea
Bupleurum falcatum
Medicago lupulina
Lotus corniculatus
Pseudopodospermum hispanicum
Hypericum maculatum
Ranunculus acris
Cirsium arvense
Brassica napus
Anthemis arvensis
Cichorium intybus
Trifolium montanum
Knautia arvensis
Campanula persicifolia
Origanum vulgare
Cirsium arvense
Medicago falcata
Lactuca serriola
Trifolium pratense
Silene vulgaris
Bellis perennis
Daucus carota ssp.
Centaurea scabiosa
Achillea millefolium
Trifolium montanum
Knautia arvensis
Ranunculus bulbosus
Medicago lupulina
Lotus corniculatus
Ranunculus acris
Cirsium acaule
Rumex acetosella
Sonchus arvensis
Capsella bursa-pastoris
Trifolium repens
Rhinanthus minor
Astragalus glycyphyllos

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Raffael Somelar

annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike fenoloogiline dünaamika Euroopa põllumajandusmaastike pärandniitudel“,

mille juhendajad on Tsipe Aavik ja Epp Valdaru,

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commonsi litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Raffael Somelar

22.05.2026