TARTU ÜLIKOOL

LOODUS- JA TÄPPISTEADUSTE VALDKOND

ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT

BOTAANIKA OSAKOND

Hanna-Triinu Järvine

Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike uurimismeetodite ülevaade ja võrdlus

Bakalaureusetöö

Bioloogia ja elustiku kaitse

12 EAP

Juhendajad: PhD Tsipe Aavik

MSc Epp Valdaru

TARTU 2025

Infoleht

Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike uurimismeetodite ülevaade ja võrdlus

Bakalaureusetöös uuritakse ja selgitatakse taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikke ning nende uurimismeetodeid ja võrgustike parameetreid. Antakse ülevaade võrgustikega seonduvatest mõistetest, tuuakse välja meetodite eelised ja puudused ning antakse suuniseid meetodite valimiseks. Hinnatakse meetodite kallutatust ning mõju võrgustike ülesehitusele ja parameetritele.

Märksõnad: taim-tolmeldaja, interaktsioonid, tolmeldamine, võrgustik, õietolm

CERCS koodid: B250 Entomoloogia, taimede parasitoloogia, B270 Taimeökoloogia, B280 Loomaökoloogia

Overview and comparison of plant-pollinator interaction network research methods

In the bachelor thesis, plant-pollinator interaction networks, their study methods and network parameters are researched and explained. An overview of network concepts is given, the advantages and disadvantages of the methods are highlighted, providing guidelines for method selection. The bias of methods and its influence on the structure and parameters is assessed.

Keywords: plant-pollinator, interactions, pollination, network, pollen

CERCS codes: B250 Entomology, plant parasitology, B270 Plant ecology, B280 Animal ecology

Sisukord

Infoleht 2

Sissejuhatus 5

1. Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikud 7

1.1. Loomtolmlemine 7

1.2. Taim-tolmeldaja võrgustikud 9

1.3. Taim-tolmeldaja võrgustike omadused 11

1.3.1. Spetsialiseerumine 12

1.3.2. Pesastumine 12

1.3.3. Modulaarsus 13

1.3.4. Ühendatus 14

1.3.5. Haavatavus 15

1.3.6. Motiivid 15

1.3.7. Liigiaste 16

1.3.8. Ühetaolisus 16

1.3.9. Üldisus 17

1.4. Taim-tolmeldaja interaktsioonide uurimise meetodid 18

1.4.1. Fütotsentrilised meetodid 19

1.4.2. Zootsentrilised meetodid 19

1.4.3. Fütozootsentrilised meetodid 22

1.5. Võrgustike omaduste statistiliseks analüüsiks kasutatavad meetodid 24

2. Materjal ja metoodika 25

2.1. Võrgustike uurimismetoodika ülevaate koostamine 26

2.2. Võrgustike parameetrite kohta ülevaate koostamine 26

2.3. Võrgustike mõistete nimekirja koostamine 27

3. Tulemused 28

3.1. Ilmunud kirjanduse ülevaade 28

3.2. Võrgustike parameetrite otsingute ülevaade 29

3.3. Mõistete ülevaade ja eestindamine 29
4. Arutelu 30
4.1. Uurimismeetodite võrdlus 30
4.1.1. Fütotsentrilised meetodid 31
4.1.2. Zootsentrilised ja fütozootsentrilised meetodid 32
4.1.3. Taim-tolmeldaja võrgustiku parameetreid mõjutavad tegurid 37
5. Järeldused 43
5.1. Meetodite valik ja tulevikusuunised 44
Kokkuvõte 46
Summary 48
Kasutatud allikad 50
Lisa 1. Mõistete selgitused ja tõlked 66
Tolmeldamise ja tolmeldamisvõrgustikega seotud mõisted 66
Metoodikaga seonduvad mõisted 69
Lisa 2. Ülevaatetabel võrgustike meetoditest 71
Lisa 3. Ülevaatetabel parameetritest, metoodika ja muude tegurite mõju parameetritele 77
Lihtlitsents 80

Sissejuhatus

Valdav osa elurikkuse uuringutest on hiljutise ajani keskendunud liigilise mitmekesisuse uurimisele. Elurikkusele mõjuvad negatiivselt elupaikade killustumine inimmõju tagajärjel (Haddad *et al*., 2015). Uuemad uuringud on aga näidanud organismide vaheliste interaktsioonivõrgustike olulist rolli elurikkuse püsimajäämisel. Näiteks Valiente-Banuet ja kolleegide 2015. aasta ülevaateuuring näitas, et mutualistlike interaktsioonide iseloom ja mustrid osutavad globaalmuutuste negatiivsele mõjule oluliselt varem kui liigirikkuse mustrid. Seega on selliste ökoloogiliste võrgustike mõistmine vajalik koosluste ja ökosüsteemide kliimamuutuste ning teiste keskkonnategurite mõjudest aru saamiseks ning vastavate looduskaitsetegevuste planeerimiseks (Fortuna *et al*., 2010).

Käesolevas uurimistöös käsitletakse taimede ja -tolmeldajate vaheliste interaktsioonide kahepoolseid võrgustikke, nendega seotud parameetreid, publikatsioone ja uurimismeetodeid. Taim-tolmeldaja interaktsioon on siin defineeritud kui vastastikku kasulike mõjude esinemine tolmeldatava ja tolmeldaja vahel. Töö kontekstis on võrgustikud defineeritud kui taimede ja tolmeldajate vaheliste vastastikmõjude koondamisel saadud süsteem. Kahepoolne võrgustik koosneb kahest sõlmkohtade komplektist, mille vahel esinevad vastastikmõjud, kusjuures ühe komplekti sees interaktsioone ei esine. Süsteeme kujutatakse graafiliselt ning maatriksina (Bascompte & Jordano, 2013). Kahepoolsete võrgustike struktuuri kirjeldamiseks kasutatakse parameetreid ehk võrgustiku omadusi. Mutualistlike taim-tolmeldaja võrgustike struktuur mõjutab nende tundlikkust nii inimtekkelistele kui ka muudele keskkonnahäiringutele (Bascompte, 2009; Bane *et al*., 2018). Lisaks võimaldab taotliste võrgustike mustrite muutuste kirjeldamine anda infot elupaikade kao ja liikide väljasuremise pikemaajalisest mõjust ökosüsteemidele (Bascompte, 2009; Burkle *et al*., 2013). Interaktsioonivõrgustike struktuuri kujunemise mehhanismide mõistmine on vajalik ennustamaks tulevikus toimuvaid muutusi koosluste ülesehituses ja teisenemist vastusena muutuvale keskkonnale (Peralta *et al*., 2020).

Töös uuritakse üheksat taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike parameetrit: spetsialiseerumine, pesastumine, modulaarsus, ühendatus, haavatavus, motiivid, liigiaste, ühetaolisus ja üldisus. Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike uurimismetoodika mõjutab võrgustike tajutud parameetreid ehk meetodid rõhutavad erinevaid võrgustike omadusi. Parameetrite kohta otsitakse infot andmebaasist *Web of Science*.

Uurimistöö teemavalikut suunas tolmeldamisökoloogia töörühma osalemine projektis *FuncNet* („Pärandniitude võrgustike funktsionaalse sidususe roll taim-tolmeldaja interaktsioonide tagajana“), mille raames uuritakse taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikke poollooduslike

maastike kontekstis (Tolmeldamisökoloogia töörühm, 2025). Teema aktuaalsus seisneb vajaduses edastada efektiivselt ja tõepäraselt teadlastele infot taim-tolmeldaja võrgustikest ja nende sõltuvusest pidevalt muutuvast keskkonnast. Töös antakse ülevaade võrgustikke mõjutavatest keskkonnateguritest. Taim-tolmeldaja võrgustikud on tugevalt mõjutatud ümbritsevast maastikust, keskkonnateguritest, kliimamuutustest ning täpsete katsetulemuste huvides on kasutada õiget metoodikat, et oluline info kaduma ei läheks. Eelnimetatud võrgustikud on keerulised ja mitmekesised ning näiteks juhul, kui osad interaktsioonid on puudu, ei pruugi võrgustik enam töötada ning peegeldada ümbritseva keskkonna olemust. Ökoloogias on oluline anda ülevaade ökosüsteemide ja koosluste mitmekesisusest ning iga komponent ja lõiming on oluline. Samuti on igas teaduses koht ülevaatekirjandusel, sest laiema pildi tajumine annab eelise kitsama osa mõistmisel. Erinevate meetodite tugevusi ja nõrkusi teades on võimalik valida uurimisküsimusele sobiv metoodika, mis on oluline sellel teemal tulevikus läbi viidavate uurimistööde planeerimisel.

Töö peamine eesmärk on anda ülevaade taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike uurimismeetoditest ja parameetritest. Töö keskendub järgnevatele uurimisküsimustele:

1. Milliste meetoditega uuritakse taim-tolmeldaja (kahepoolseid) interaktsioonivõrgustikke?
2. Millised meetodid on võrgustike uurimisel sagedasemad?
3. Mis on erinevate meetodite eelised ja puudused?
4. Kas ja kuidas sõltub võrgustike struktuur ja parameetrid kasutatavast meetodist?
5. Kuidas valida sobiv meetod taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike uurimiseks?
6. Kuidas kahandada meetodi võimalikku mõju/kallutatust uurimistulemustele?

Kuna töö käigus selgus, et eestikeelne interaktsioonivõrgustike alane terminoloogia on väga killustunud, seati lisaeesmärgiks anda ülevaade vastavatest võrgustike kirjeldamiseks kasutatavatest terminitest koos ingliskeelsete vastetega, et aidata terminoloogiat ühtlustada. Bakalaureusetöö esimeses peatükis antakse teoreetiline ülevaade taim-tolmeldaja võrgustike iseloomust ja omadustest ning tuuakse välja põhilised võrgustike uurimiseks kasutatavad meetodid. Materjali ja metoodika peatükis kirjeldatakse täpsemalt meetodite ja võrgustike omaduste võrdlemiseks koondatud teaduskirjanduse otsingut andmebaasis. Peatükk annab ülevaate eestikeelse võrgustikealase terminoloogia ja mõistete selgitamise põhimõtetest ning allikate valikust. Kolmandas, tulemuste peatükis, kirjeldatakse kirjanduse analüüsi tulemusi. Neljas peatükk keskendub tulemuste sisulisele arutelule. Selles peatükis tuuakse välja erinevate võrgustike koostamiseks kasutatavate meetodite eelised ja puudused ning nende võimalik mõju võrgustiku parameetritele. Samuti pakutakse lahendusi, kuidas erinevatest lähenemistest tingitud tulemuste kallutatust (*bias*) kahandada ning millest meetoid valikul lähtuda.

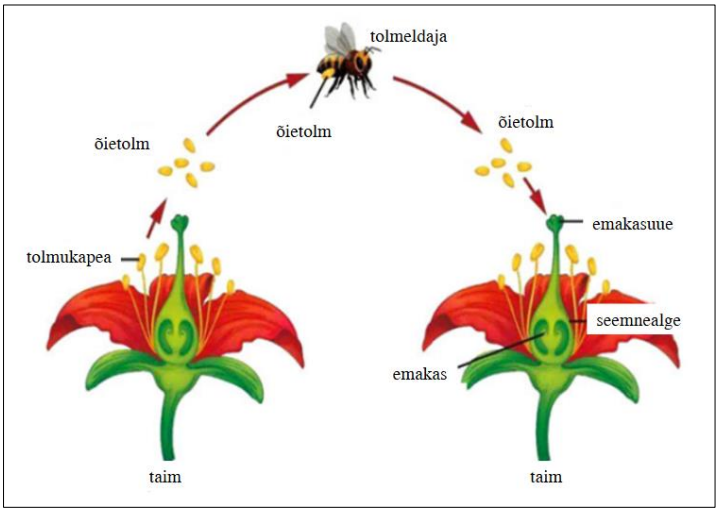
1. Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikud

1.1. Loomtolmlemine

Tolmlemise alla liigituvad isetolmlemine, abiootiliste ehk mitteelusate (nt tuul, vesi) ja biootiliste ehk elusate (loomad: putukad, linnud, nahkhiired ja väikesed selgroogsed) vektorite abil õietolmu levitamine (Raskin *et al*., 2012). Õistaimede õied on tavaliselt liitsugulised, levitades õietolmu ning võttes vastu teistelt sama liiki taimedelt õietolmu, et viljastumise toimudes tekiks seeme (Willmer, 2011). Isasgameete sisaldavat õietolmu toodavad tolmukapead, emasgameedid asuvad seemnealgmetes, mis paiknevad omakorda emakas (Ollerton, 2021).

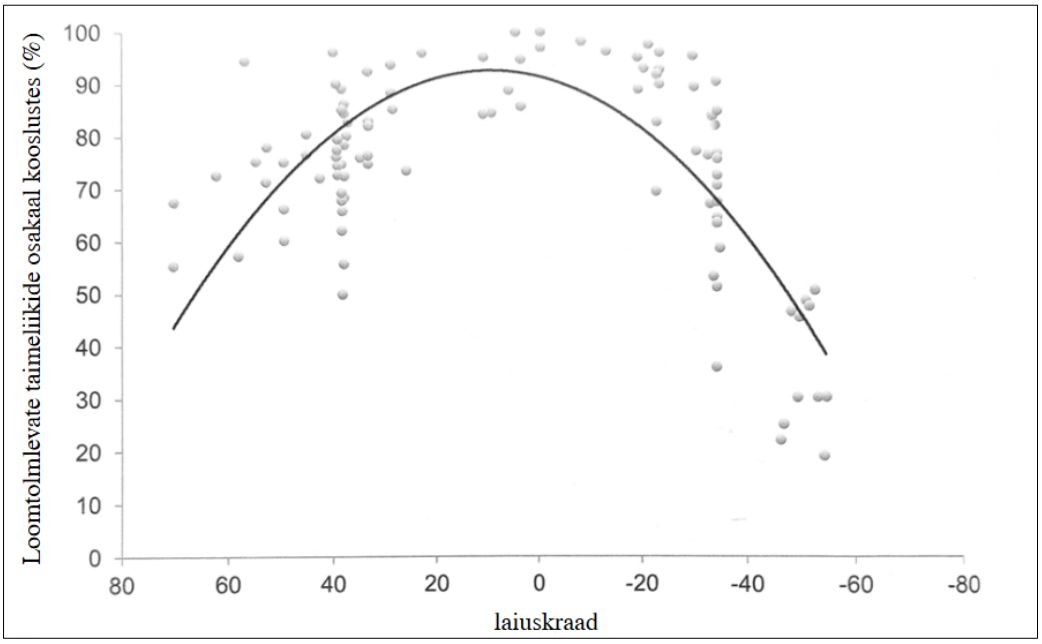
Loomtolmlevate taimede globaalne osakaal õistaimede hulgas on 87,5% ehk umbes 308 000 liiki (Ollerton *et al*., 2011). Tolmeldajaliike on hinnanguliselt 350 000 (Ollerton, 2017). Kõige enam liike tolmeldajate seas on seltsides liblikalised (lad *Lepidoptera*) (141 600 liiki), mardikalised (lad *Coleoptera*) (77 300 liiki), kiletiivalised (lad *Hymenoptera*) (70 000 liiki) ja kahetiivalised (lad *Diptera*) (55 000 liiki). Klassis linnud (lad *Aves*) on 1 089 ning klassis imetajad (lad *Mammalia*) 344 tolmeldavat liiki (Ollerton, 2021). Loomtolmlevate taimede osakaal on kõrgem väikeste laiuskraadide korral (Joonis 2).

Tolmeldajad on kõik õite külastajad, kellel on kontakt taimede paljunemisorganitega (Carstensen *et al*., 2016). Tolmeldamine toimub, kui õit külastav loom puutub füüsiliselt kokku tolmukatega ning hiljem kannab õietolmu ühe õie tolmukapeadelt sama taimeliigi teiste isendite emakasuudmetele (ingl *stigmas*) (Ballantyne *et al*., 2015; Joonis 1).



Joonis 1. Tolmeldamise protsess. Joonis on adapteeritud eestikeelseks Wang ja kolleegide töös (2024) toodud joonist aluseks võttes.

Tolmeldamise näol on tegu mutualismiga, mis on vastastikune kestev suhe kahe organismi vahel, kus mõlemad osapooled saavad erinevat kasu, suurenevad mõlema kohasus ja vastupidavus keskkonnamuutustele (Lanier *et al*., 2017). Tolmeldamisel seisneb taime kasu paljunemise edukuse kasvus ning tolmeldaja kasu on toit (nektar, õietolm), elupaik või varjupaik (Willmer, 2011). Loomtolmlemine tagab sessiilsete õistaimede gameetide leviku suuremal alal, soosides rist- ehk võõrtolmlemist ja geneetiliselt erinevate isendite gameetide ühildumist (National Research Council (U.S.) *et al*., 2007). See omakorda aitab hoida taimede geneetilist mitmekesisust, mis on oluline keskkonnamuutustega toimetulekuks (Leimu *et al*., 2010).



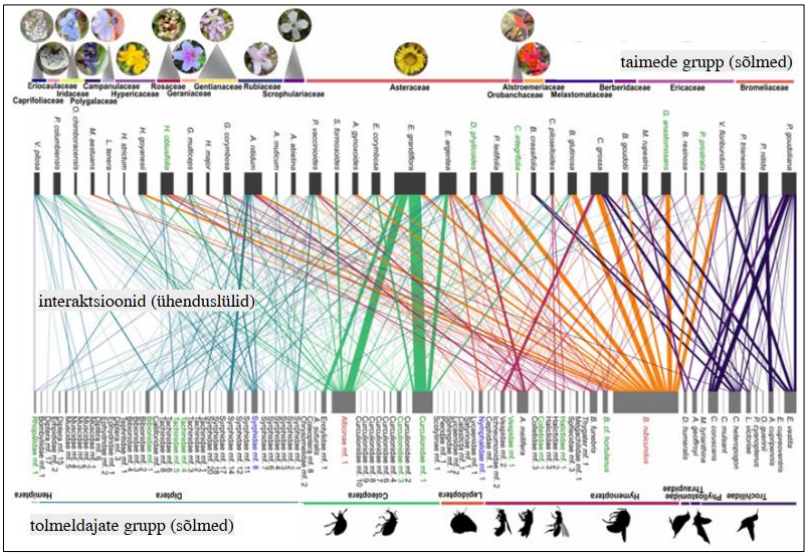
Joonis 2. Loomtolmlevate taimeliikide osakaal kooslustes laiuskraaditi, joonis modifitseeritud ja eestindatud kasutades allikana Ollertoni (2021) teost.

Taimedel on tolmeldajate ligimeelitamiseks väga erinevad kohastumused ning paljunemisbioloogia, mis võib märkimisväärselt mõjutada ka taim-tolmeldaja interaktsioonide uurimise metoodika valikut, võimalusi ja edukust. Näiteks on tolmeldamist raskem kindlaks teha ja hinnata epifüütidel ning harva külastatavatel orhideedel (Herrera & Pellmyr, 2002). Seetõttu on oluline teha esmalt kindlaks uuritava taimeliigi paljunemisbioloogia, tüüpiline kasvukoht, õie ehitus, nektari kogus ning külastuste intensiivsus eristamaks konkreetse taimeliigi külastajad tolmeldajatest, kuna mitte kõik õisi külastavatest loomadest ei tolmelda õisi (Ollerton, 2021).

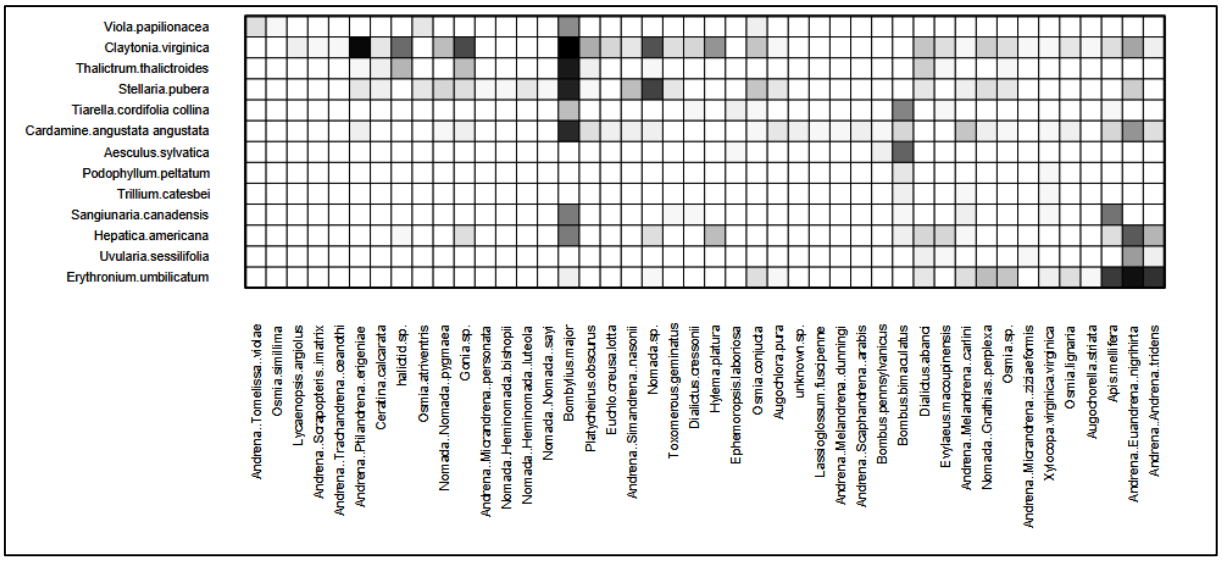
1.2. Taim-tolmeldaja võrgustikud

Käesolev töö keskendub taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikele (ingl *plant–pollinator interaction network*), mis on määratletud kui vastastikmõjude mustreid kirjeldav seoste süsteem taimeliikide grupi ja tolmeldajaliikide grupi vahel (Peralta *et al*., 2024). Võrgustiku moodustavad erinevate taimeliikide ja neid külastavate tolmeldajate vahelised interaktsioonid (ingl *plant–pollinator interactions*) ehk õie paljunemisorganite ja loomkülastajate vahelised vastastikmõjud (Peralta *et al*., 2024). Töös on kasutatud samatähenduslikult mõisteid „taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustik“ ning „taim-tolmeldaja võrgustik“, laiemalt ka sõna „võrgustik“, lühendina on kasutuses TTV.

Ökoloogilised võrgustikud võib nende topoloogia alusel jagada kaheks: ühepoolsed ja kahepoolsed. Ühepoolsed võrgustikud on ühte tüüpi sõlmpunktidega võrgustikud, näiteks toiduvõrgustikud (Bascompte & Jordano, 2013). Taim-tolmeldaja võrgustike puhul on tegu kahepoolsete ehk bipartiitsete võrgustikega. Mõiste "bipartiitne" eestikeelseteks sünonüümideks on inglise-eesti masintõlkesõnastik märkinud “kahepoolne” ja “kaheosaline” (IES *s.v. bipartite*). Matemaatikas on kasutusel ka sõna “kahealuseline” (Buldas *et al*., 2003). Siin töös kasutatakse peamise mõistena „kahepoolne“. Kahepoolsed võrgustikud koosnevad kahe grupi sõlmkohtadest (ingl *nodes*), mille vahel on vastastikmõjud ehk ühenduslülid (ingl *links*), kuid grupi sees interaktsioone ei esine (Bascompte & Jordano, 2013) vastupidiselt ühepoolsetele (*unipartite*) võrgustikele, mille puhul võivad interaktsioonid toimuda kõigi sõlmpunktide vahel. Kahepoolne ökoloogiline võrgustik koondab kahe grupi interaktsioonid, mida saab kujutada tabeli ehk maatriksina (Joonis 4), kus tabeli iga lahter kujutab kahe liigi vaheliste vastastikmõjude arvu (Carstensen *et al*., 2016), aga ka skeemina, kus kahe liigi vahelist interaktsiooni esindava joone paksus iseloomustab interaktsiooni sagedust (Joonis 3). Kahepoolseid võrgustikke kasutatakse lisaks taim-tolmeldaja interaktsioonide (mutualism) kirjeldamisele ka teiste troofiliste vastastikmõjude nagu parasitismi, kommensalismi või sümbioosi kujutamisel (Blüthgen & Staab, 2024).



Joonis 3. Kahepoolse TTV kujutusviis, üleval taimede taksonid, all tolmeldajate taksonid, interaktsioonid tähistatud joontega gruppide vahel, joone paksus viitab interaktsiooni tugevusele, värvid vastavalt taksonoomiale, modifitseeritud joonis (Manrique-Garzón et al., 2025).



Joonis 4. Kahepoolne TTV maatrikskujul, x-teljel tolmeldajad, y-teljel taimed, ruutude tumedus tähistab interaktsioonitugevust (Dormann et al., 2009).

1.3. Taim-tolmeldaja võrgustike omadused

Lisaks abiootilistele teguritele muutub ka biootiline keskkond, mis võib samuti võrgustike koosseisu ja omadusi mõjutada. Näiteks leiti TTV vastuvõtlikkust keskkonnamuutustele hinnanud uuringus, et uuritud õietolmust 18,8% kuulus invasiivsetele taimeliikidele ning tolmeldajad eelistasid seda pärismaiste taimede omale (Tommasi *et al*., 2023). Kliimamuutused võivad soodustada invasiivsete taimede levikut piirkondadesse, kus nad varasemalt ei oleks saanud esineda (Sheppard *et al*., 2016). Seega võivad TTV-d muutuda samaaegselt mitmete tegurite koostoimel.

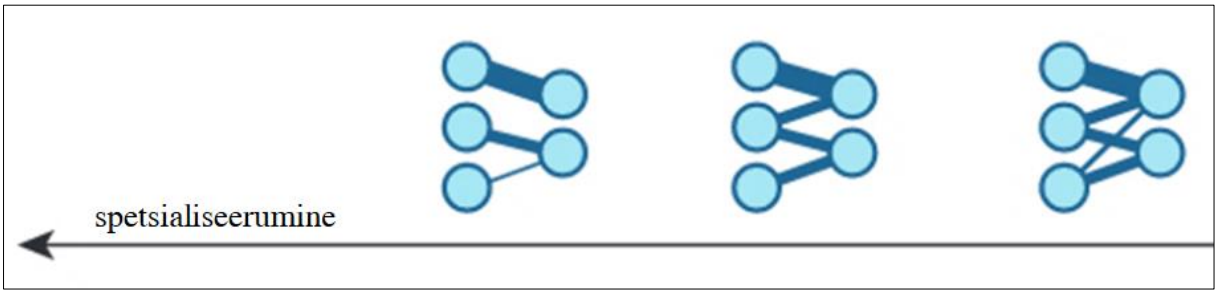
Selleks, et erinevate võrgustike struktuuri omavahel võrrelda ning mõista keskkonnategurite mõju võrgustikele, kasutatakse erinevaid võrgustiku struktuuri kirjeldavaid parameetreid. Sõna "parameeter" sünonüümid on "näitaja" ja "näitarv" (Õim, 2007). Töös on kasutusel ka sõna "omadus". Bakalaureusetöö keskendub peamiselt kahepoolsete vastastikmõjuvõrgustike järgnevale üheksale näitajale: **spetsialiseerumine** (ingl *specialisation*), **pesastumine** (ingl *nestedness*), **modulaarsus** (ingl *modularity*), **ühendatus** (ingl *connectance*), **haavatavus** (ingl *vulnerability*), **motiivid** (ingl *motifs*), **liigiaste** (ingl *species degree*), **ühetaolisus** (ingl *evenness*) ja **üldisus** (ingl *generality*). Mõistmaks võrgustiku tegelikku olemust ning võrdlemaks seda teiste võrgustikega on tarvilik eristada võrgustike mustreid kallutatusest (ingl *bias*). Võrgustike analüüsimise ja tulemuste tõlgendamise eelduseks on see, et võrgustiku erinevad omadused ehk parameetrid annavad adekvaatselt edasi informatsiooni taim-loom koosluste tegelike interaktsioonide kohta (Rivera-Hutinel *et al*., 2012) ega ole mingil põhjusel, nt metoodika iseärasuse tõttu, kallutatud ehk mittetõepärased (Blüthgen & Staab, 2024).

Võrgustikealased teadusuuringud näitavad, et erinevate keskkonnategurite hindamisel võivad mõned parameetrid olla informatiivsemad kui teised. Pesastumine, ühendatus, spetsialiseerumine ja modulaarsus võimaldavad paremini hinnata inimtegevuse, näiteks elupaikade killustamise ja põllumajanduse mõju võrgustikele (López-Vázquez *et al*., 2024). Kliima mõjutab võrgustike parameetreid, eriti modulaarsust ja spetsialiseerumist, kuid erinevad kliima aspektid mõjutavad TTV omadusi erinevalt (Petanidou *et al*., 2018). Samuti mõjutab võrgustike omadusi maastikuline kontekst. Näiteks on ookeanisaarte TTV-d pigem väiksemad ning suurema ühendatuse ja pesastumisega (Wang *et al*., 2025). Seda on oluline silmas pidada ookeani- ja maismaasaarte TTV-de võrdlemisel, aga tõenäoliselt ka äärmiselt killustunud ning sidusamate elupaigalaikude võrdlemisel. Taimede ja tolmeldajate koosluse stabiilsust analüüsivates uuringutes on laialdasemalt kasutuses sellised parameetrid nagu ühendatus, modulaarsus, pesastumine ja spetsialiseerumine (Zhang & He, 2021).

1.3.1. Spetsialiseerumine

„Spetsialiseerumine“ on tuletatud ingliskeelsest võrgustikealasest terminist „*specialisation*“. See näitab liikide üldist spetsialiseerumise taset ning selle arvuline väärtus on vahemikus null kuni üks, kus väärtus üks väljendab täielikku spetsialiseerumist ning null täielikku üldistatust (ingl *generalisation*) (Lucas *et al*., 2018). Liigi tasemel esinevad spetsialiseerunud vastastikmõjud juhul, kui liik interakteerub väheste partneritega (Joonis 5). Spetsialiseerituse madala taseme puhul külastavad uuritava võrgustiku tolmeldajad mitmeid eri taimeliike ning spetsialiseerituse kõrge taseme puhul külastavad uuritavad tolmeldajad taimeliike, mis kuuluvad vaid ühte või üksikutesse taksonitesse (Ashworth *et al*., 2004). Mõõdukas võrgustiku spetsialiseerumine on TTV-des tavaline (Dormann *et al*., 2009).

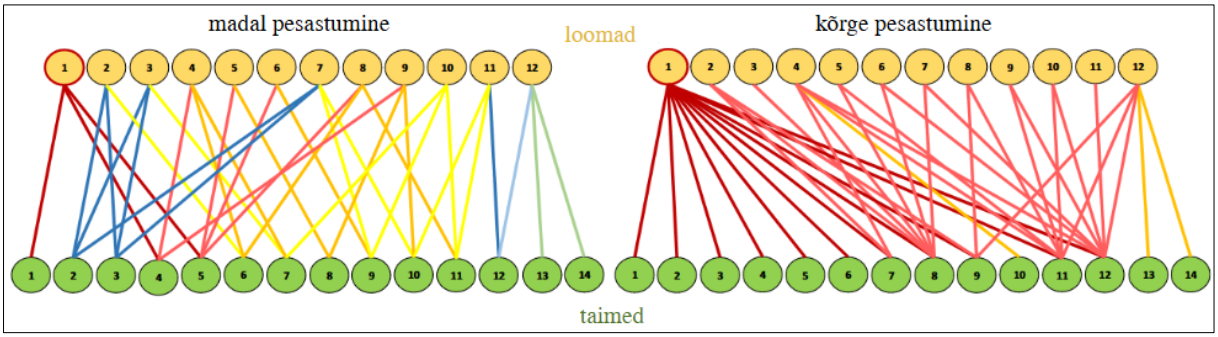
Spetsialiseerumise mustrid näitlikustavad liikide sõltuvust nende partneritest ja samal ajal ka konkreetses interaktsioonis osalevate liikide paralleelselt kõrgemat tundlikkust väljasuremisele: kui kaob üks partner, tekib teise partneri jaoks tõenäolisemalt oluliselt suurem väljasuremisoht võrreldes vähem spetsialiseerunud partneritega (Blüthgen & Staab, 2024).



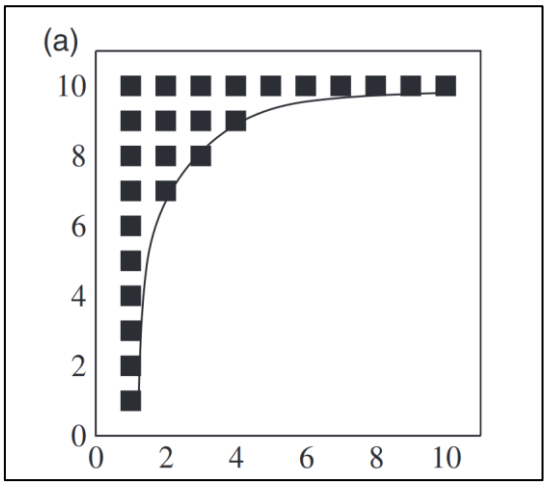
Joonis 5. Vasakul on kujutatud kõige suurema spetsialiseeritusega võrgustik, paremal kõige vähem spetsialiseeritud (Blüthgen & Staab, 2024).

1.3.2. Pesastumine

Ingliskeelne võrgustiku näitaja „*nestedness*“ on varasemates eestikeelsetes võrgustikualastes ülevaatetöödes tõlgitud kui „pesastumine“ (Harend, 2013; Ladva, 2023). Antud töös kasutatakse samuti sõna „pesastumine“. Pesastumise korral interakteeruvad väheste ühenduslülidega spetsialistid rohkete lülidega generalistidega (Blüthgen *et al*., 2008). Kui mutualistlikud võrgustikud on pesastunud, viib see olukorrani, kus võrgustiku toimimine on koondunud ümber valitud liikide tuumiku (Bascompte, 2009) Võrgustike madal ja kõrge pesastumine on kujutatud joonistel (Joonis 6; Joonis 7). Sellistele tuumliikidele tugineb ülejäänud kooslus ning pesastunud võrgustike ühtsus tagab selle, et isegi kui mõni liik kaob võrgustikust, on ülejäänud liikide isoleerituks jäämise tõenäosus väiksem (Bascompte *et al*., 2003). Pesastumine on üks olulisematest TTV struktuurinäitajatest (Soares *et al*., 2017).



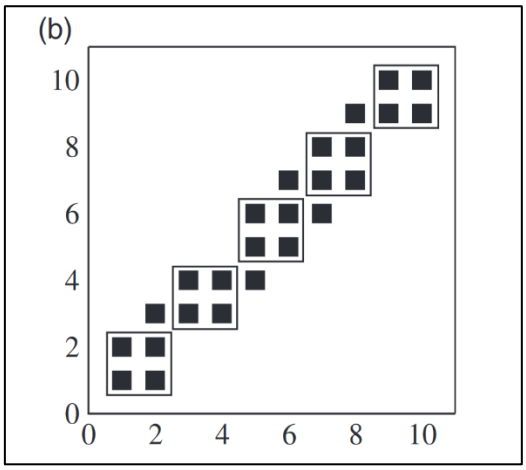
Joonis 6. Vasakul madala pesastumise ja paremal kõrge pesastumisega võrgustikud (Proesmans et al., 2021).



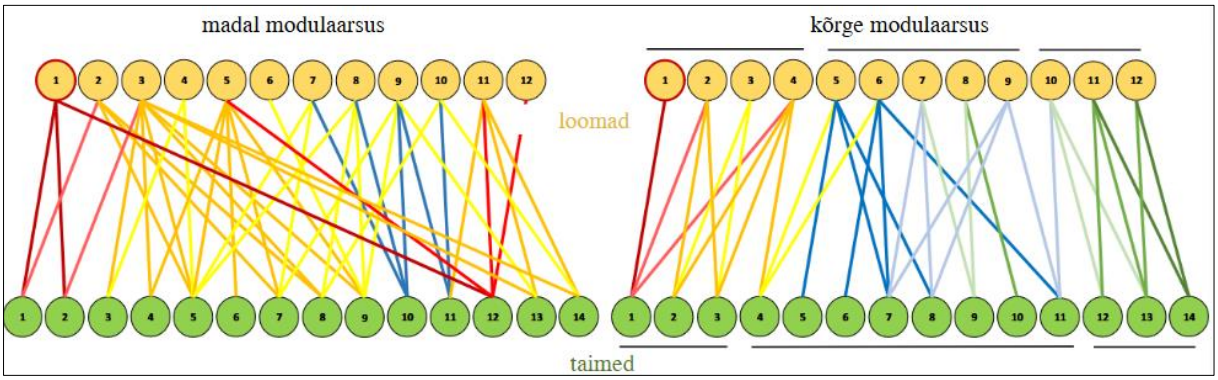
Joonis 7. Pesastunud võrgustik maatriksi kujul esitatuna, numbrid tähistavad liikide arvu, x-teljel üks grupp ja y-teljel teine grupp (Fortuna et al., 2010).

1.3.3. Modulaarsus

„Modulaarsus“ on eestindatud ingliskeelsest sõnast „*modularity*“. Modulaarsuse lühendina kasutatakse sümbolit Q (López-Vázquez *et al*., 2024). Moodulid on võrgustikusisesed n-ö alavõrgustikud ning mutualistlikes süsteemides on modulaarne ülesehitus üsnagi sage (Carstensen *et al*., 2016). Moodul koosneb peamiselt teineteisega mooduli sees interakteeruvatest liikidest, kus esineb väheseid mooduliväliseid kontakte (Bascompte, 2009) (Joonis 8; Joonis 9).



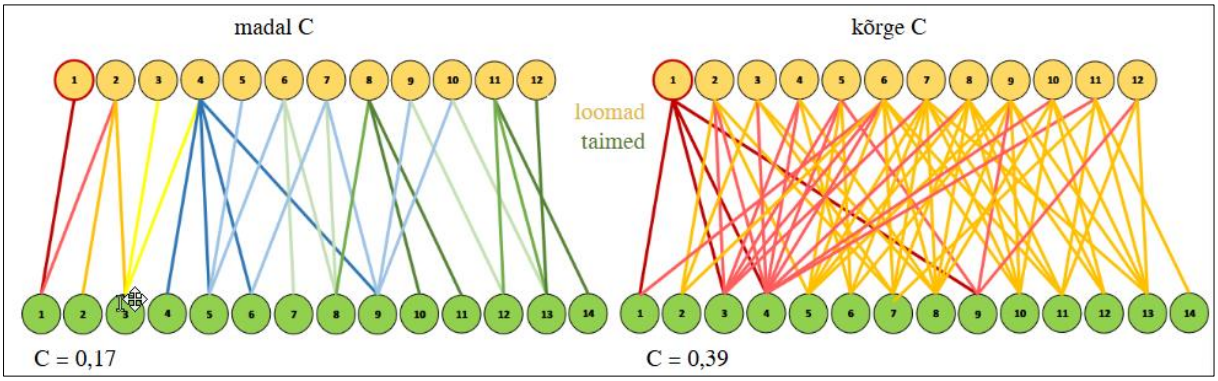
Joonis 8. Modulaarne võrgustik maatriksi kujul, numbrid tähistavad liikide arvu, x-teljel üks grupp ja y-teljel teine grupp (Fortuna et al., 2010).



Joonis 9. Madala ja kõrge modulaarsusega võrgustikud, skeemina. Joonis eestindatud Proesmans ja kolleegide (2021) joonise põhjal.

1.3.4. Ühendatus

Näitaja „*connectance*“ on varasemas ülevaateuuringus eestindatud kui „ühendatus“ (Ladva, 2023). Käesolevas töös on samuti tõlkena kasutuses „ühendatus“. Ühendatus on kõigi võimalike ühenduslülide realiseerunud osakaal (Traveset *et al*., 2016) (Joonis 10). Töös on ühendatuse lühendina kasutuses C, mis pärineb selle ingliskeelsest terminist. Ühendatuse määramiseks on taim-tolmeldajate interaktsioonide andmete kogumise intensiivsus oluline faktor, et kirjeldatud saaks võimalikult paljud interaktsioonid. Juhul, kui võrgustikus on kõik liigid generalistid ning interaktsioonid ei ole piiratud liikide omavaheliste tunnuste sobivuse poolest, oleks võrgustiku eeldatava ühendatuse väärtuseks üks (Blüthgen *et al*., 2008; Carstensen *et al*., 2016).



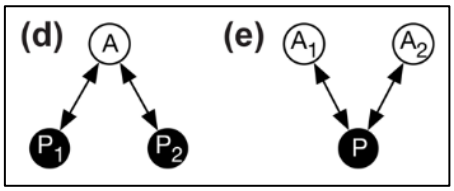
Joonis 10. Kahepoolsed TTV võrgustikud madala ja kõrge ühendatuse korral, eestindatud (Proesmans et al., 2021).

1.3.5. Haavatavus

Eestikeelne tõlge mõistest „*vulnerability*“ on „haavatavus“. Haavatavus on keskmine külastajaliikide arv taimeliigi kohta kaalutuna külastajaliigi kõigi interaktsioonide suhtes võrgustikus (Bascompte & Jordano, 2013). Haavatavuse kõrge väärtus võrgustikus tähendab, et uuritavaid taimeliike külastavad mitmesugustest liikidest tolmeldajad. Madala väärtuse korral külastavad taimeliike pigem samast liigist tolmeldajad (Alarcón, 2010). Haavatavus ja üldisus on analoogsed mõisted. Mõlemad tähistavad kaalutud keskmist interaktsioonipartnerite arvu, kuid haavatavus käib taime- ja üldisus loomaliikide kohta (Bascompte & Jordano, 2013). Seega on siin töös võrdsustatud terminid haavatavus (ingl *vulnerability*) ja taimede üldisus (ingl *generality of plants* või *plant generality*).

1.3.6. Motiivid

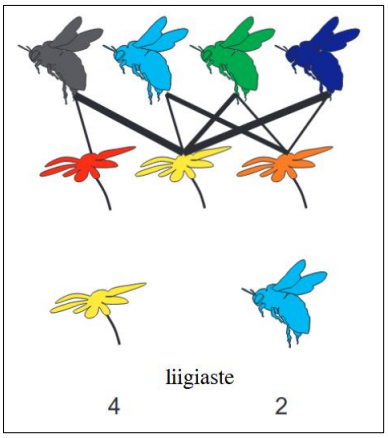
Mõiste „*motif*“ tõlkena on töös eestikeelse vastena kasutuses „motiiv“. Kahepoolsed motiivid on võrgustiku alajaotused, mis kujutavad vastastikmõju mustreid väikese arvu liikide korral (Simmons *et al*., 2019a) (Joonis 11) ja on keerukamate võrgustike korral määratletud kui juhuslikkusest tihedamini esinevad ühendatuse mustrid (Milo *et al*., 2002). Motiivides on vähemalt üks paar tolmeldajaid ja tolmeldatavat taime ehk motiivis esineb vähemalt kaks liiki (de Manincor *et al*., 2020). Mutualistikele võrgustikele on omane motiivide asümmeetriline spetsialiseerumine (ingl *specialisation*), kus spetsialistidel esineb vastastikmõju motiivi kõige suurema generalistiga (Pichon *et al*., 2024).



Joonis 11. Motiivid, nooltega tähistatud kahepoolsed interaktsioonid, P tähistab taimeliiki, A loomaliiki (Simmons et al., 2019a).

1.3.7. Liigiaste

Antud töös on ingliskeelse võrgustiku omadusi kirjeldava termini „*species degree*“ eestikeelse vastena kasutuses termin „liigiaste“, kuid varasemas kirjanduses on kasutatud ka mõiste eestikeelset vastet „liigi lülide arvu jaotus“ (Harend, 2013). Liigiastet on kirjeldatud kui vastastikmõju partnerite arvu (Cirtwill *et al*., 2024) (Joonis 12) ehk teisisõnu kui lülide arvu summat liigi kohta (Dormann *et al*., 2007).



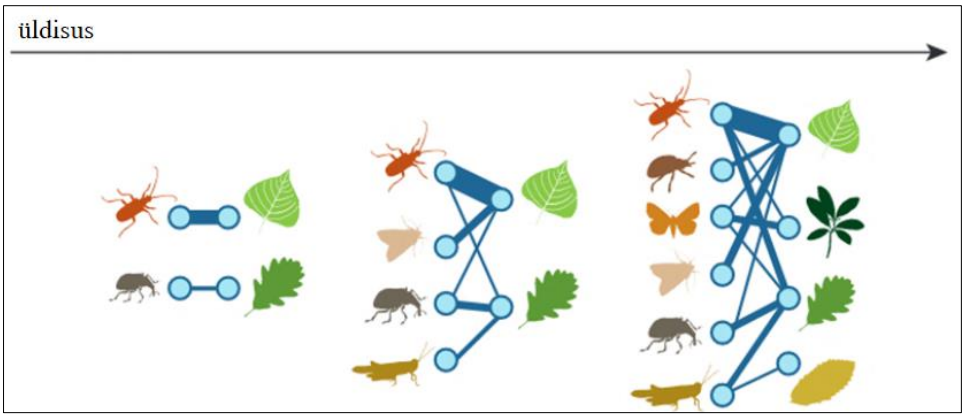
Joonis 12. Liigiaste näidisvõrgustikus, kus liigiaste väljendab vastastikmõjus olevate partnerite arvu, joonis eestindatud (Cirtwill et al., 2024).

1.3.8. Ühetaolisus

„*Evenness*“ eestindus on antud töös „ühetaolisus“. Tõlge pärineb EMÜ fütoplanktoniteemalisest bakalaureusetööst (Laarmaa, 2013). Vastastikmõju ühetaolisus (ingl *interaction evenness* ehk IE) iseloomustab interaktsioonide jaotuvust koosluse liikide vahel. Selle kõrgel väärtusel on vastastikmõjud ühtlaselt ning madalal väärtusel ebaühtlaselt jaotunud (Kaiser-Bunbury & Blüthgen, 2015) ehk homogeense jaotuse korral läheneb ühetaolisus ühele ja heterogeense jaotuse korral nullile (Blüthgen *et al*., 2008).

1.3.9. Üldisus

Ingliskeelse mõiste „*generality*“ eestikeelne vaste on „üldisus“ (EKI Sõnaveeb). Üldisus on lülide arvuline keskmine mutualismis osaleva looma kohta (Bascompte & Jordano, 2013) ehk keskmine taimeliikide arv, mida iga tolmeldajaliik külastab (Wang *et al*., 2022) (Joonis 13).



Joonis 13. Paremal on kõige suurema üldisusega võrgustik, vasakul kõige väiksema üldisusega võrgustik (Blüthgen & Staab, 2024).

1.4. Taim-tolmeldaja interaktsioonide uurimise meetodid

Taim-tolmeldaja interaktsioonide uurimiseks ning interaktsioonivõrgustike koostamiseks kasutatakse väga erinevaid meetodeid. Meetodi valikust tulenevalt võivad koostatud võrgustiku parameetrid olla ühes või teises suunas kaldu ning erinevate meetoditega loodud võrgustikud võivad seetõttu olla omavahel mittevõrreldavad. Isegi efektiivse vaatlustiheduse korral jääb osa interaktsioonilülidest alati paraku märkamata (Blüthgen & Staab, 2024). Samuti sõltuvad võrgustiku omadused lisaks meetoditele ka määramise taksonoomilisest tasemest ja täpsusest ning uurimisskaalast (Cirtwill *et al*., 2024). Liiga suure skaala korral jäävad väiksed erinevused tähelepanuta ning vastupidi (Carstensen *et al*., 2016; Simmons *et al*., 2019a). Valitud lähenemine sõltub ka uuringu fookusest: taimekesksed meetodid sobivad enam koosluse tasemel uuringuteks, loomakesksed meetodid maastiku skaala korral, põhjuseks tolmeldajate suurem liikuvus võrreldes taimedega (Souza *et al*., 2021). Arvesse tuleks võtta ka isendite liigisisest varieerumist, mille tõttu on riskantne teha üldistusi selle kohta, kuidas liik uuritavas võrgustikus interakteerub (Cirtwill *et al*., 2024). Olenevalt uuritavast võrgustikust erinevad harva ja tihti esinevad liigid, kusjuures harva vaadeldud liikide jaoks on enamus võrgustike näitajaid suurema tõenäosusega kallutatud ehk annavad mittetõepärase ülevaate (Blüthgen *et al*., 2008; Carstensen *et al*., 2016).

Võrgustike uurimisel tuleb silmas pidada uuritava piirkonna geograafilist asukohta. Rohealade killustumine Maldiivi saartel tõstis tolmeldajate liigirikkust ja langetas võrgustike ühendatust (Tommasi *et al*., 2023). Samas on saarte ökosüsteemid lihtsamad, populatsioonid väiksed ja ruumiliselt piiratud ning levinud on generalistid (Kaiser-Bunbury *et al*., 2010), mistõttu ei pruugi neid tulemusi saada mandrialadele laiendada. Olesen ja Jordano (2002) leidsid, et vahemereliste ja madalamate piirkondade võrgustike ühendatus (täpsemalt ingl *residual connectance*) on suurem kui mägismaa ja troopiliste alade korral. Ka taimeliikide spetsialiseerumise tase erines sõltuvalt uurimispiirkonna kõrgusest. Seega mõjutab asukoht taim-tolmeldaja vastasmõjusid ning sellest tulenevalt võrgustike struktuuri.

Taim-tolmeldaja vastastikmõjude kallutatud kujutamine võib olla tingitud liikide ja nende omavaheliste interaktsioonide ebavõrdsest tuvastamise tõenäosusest, vääratest esinemisjaotustest, paiknemisest, fenoloogiast, teatud taksonitele keskendumisest, kuid ka isendite morfoloogiast, füsioloogiast või käitumisest (Peralta *et al*., 2024). Peralta et ja kolleegid (2020) leidsid, et TTV põhiosa moodustasid suure tunnussobivusega (ingl *trait matching*) liigid, madalama tunnussobivusega liikide interaktsioonid viisid väiksema tõenäosusega tolmeldamiseni. Andmaks tõepärasemat ülevaadet organismide omavahelistest

vastastikmõjudest, tuleks läbi viia aegruumilisi korduskatseid, kuid ka vastastikmõjudes osalevate liikide omaduste hindamist. Olulisteks tunnusteks on näiteks õite lõhn, nektarirohkus, õietolmu toiteväärtus, õierohkus ning tolmeldajate sensoorsed ja kognitiivsed võimed (Peralta *et al*., 2024).

Uurimismeetodeid, mida kasutatakse taim-tolmeldaja võrgustike koostamiseks, võib jagada mitmeti. Käesolevas töös on meetodid klassifitseeritud järgnevalt: (1) füto- või (2) zootsentrilisted meetodid, (3) fütozootsentrilised ja (4) muud meetodid.

1.4.1. Fütotsentrilised meetodid

Fütotsentriline meetod on töös piiritletud kui meetod, mis keskendub ülevaate andmisele taimede interaktsioonidest tolmeldajatega. Taimekesksete meetoditena on töös liigitatud vaatluspõhised meetodid. Fütotsentrilised TTV-d on taimekesksed, tuginedes enamasti õiekülastajate vaatlusandmetele (Pornon *et al*., 2017).

Vaatluspõhised meetodid

Visuaalne vaatlusmeetod on üks enimkasutatavaid TTV uurimismeetodeid, mille käigus loetakse piiritletud alal kokku õitsvate taimede külastajad (Mohamadzade Namin *et al*., 2022). Vajadusel püütakse tolmeldajad kas kohapeal või siseruumides määramiseks kinni (Bell *et al*., 2017). Ajastatud vaatluste meetod tasub valida juhul, kui elupaigatüüp koosneb piiritletud eraldiseisvatest tükkidest, on heterogeenne või raskelt ligipääsetav maastik, tolmeldajad on kergesti häiritavad, aega ja ressursse on piisavalt või kui uurimisküsimused keskenduvad haruldastele liikidele (Gibson *et al*., 2011). Sõltuvalt liikidest ja uurimisküsimustest võib vaatlemise aeg ja vaadeldava piirkonna ulatus varieeruda. Näiteks viisid Bosch ja kolleegid (2009) vaatlusi läbi nii, et vaatluslaikudes vaadeldi õite loomkülastajaid 4 minuti vältel, kes püüti kinni edasisteks analüüsideks. Tolmeldaja kogumise ajal peatatakse stopper, et võtta arvesse putuka surmamiseks ja kaasavõtmiseks ettevalmistumisele kuluv lisaaeg. Seevastu Manrique-Garzón ja kolleegid (2025) vaatlesid igast uuritavast taimeliigist vähemalt 13 üksikut taime ning isendid olid üksteisest vähemalt 30 meetri kaugusel. Erinevaid taimeliike vaadeldi kokku üle kolme hooaja vähemalt 5 tundi ja pandi kirja kõik õisi külastavad tolmeldajad.

1.4.2. Zootsentrilised meetodid

Zootsentrilised meetodid on töös määratletud kui meetodid, mis annavad ülevaate tolmeldajate interaktsioonidest taimedega. Tolmeldajakesksete meetoditena on liigitatud transektmeetod, püünispesade meetod, mikroskoopia ja õietolmuveo meetod. Zootsentriliste võrgustike ruumiline ulatus varieerub vastavalt tolmeldajate liikumisvõimele (Souza *et al*., 2021).

Transektmeetod

Transektmeetod on pigem zootsentriline, sest kogutakse andmeid tolmeldajate käitumise kohta maastikus ja seal paiknevate õistaimede suhtes. Transektmeetod, mis on üks peamistest TTV uurimismeetoditest, tasub valida juhul kui elupaigatüüp on sidus, tolmeldajad on vähem häiritavad putukad, aeg ja ressursid on piiratud, esineb vajadus korduskatseteks, on vaja tuvastada pesastunud võrgustiku struktuure või esinevad teoreetilised küsimused ökoloogiliste võrgustike kohta (Gibson *et al*., 2011). Transektmeetodi kasutamise puhul tuleb koguda infot ka õiterohkuse kohta, et arvestada maastikus arvukalt õitsevate taimeliikide ja haruldasemate liikide esinemissagedusega (Gibson *et al*., 2011). Transektmeetodi puhul kõnnitakse kindlaksmääratud pikkusega lõiku mööda aeglases tempos ja pannakse kirja kõik vaadeldud õisi külastavad tolmeldajad. Näiteks Gibsoni ja kolleegide (2011) metoodika kohaselt kõnniti igal külastusel mööda kuut 25 m pikkust transekti, püüdes samal ajal kinni kõik vaadeldud tolmeldajad, kes puudutasid õite paljunemisorganeid kuni 1 m kaugusel transektijoonest. Transekti läbimise kiirus on pigem aeglane, ühe näitena 12 sekundit meetri kohta (Gay *et al*., 2024).

Püünispesade meetod

Püünispesade meetod on liigitatud zootsentrilisena, sest annab ülevaate tolmeldajate interaktsioonidest õistaimedega, analüüsides tolmeldajate kogutud õietolmu. Püünispesade suurus sõltub uurijat huvitatavatest tolmeldajatest. Püünispesa (ingl *trap nest*) võib näiteks koosneda vaheldumisi paiknevatest 2 cm × 15 cm mõõtmetega puutükkidest, milles asub pikisuunas kulgev 5 mm või 8 mm suurune auk ning kus pesitsevad teatud liiki mesilased (Dorado *et al*., 2011) (Joonis 14). Püünispesade meetod võib lisandväärtust pakkuda sellega, et nendesse kogunenud õietolm annab infot mitme korjekorra kohta (Popic *et al*., 2013). Dorado ja kolleegid (2011) asendasid iganädalase ülevaatuse käigus munakambritega täitunud pesad tühjade pesadega. Iga pesa ühes kambris asuv õietolm määrati kohaliku õietolmu referentsandmebaasi alusel. Ülejäänud kambritest määrati täiskasvanud mesilase liik, pesaparasiidid ning nende arvukus.

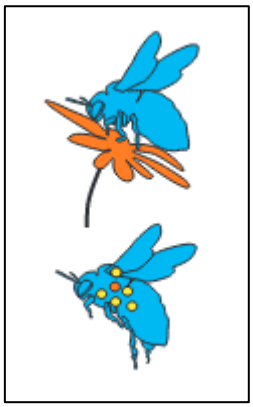
Joonis 14. Püünispesad (ingl trap nests), kinnised avaused on asustatud (Dorado et al., 2011).

Mikroskoopia

Mikroskoopia meetod on töös määratletud kui zootsentriline meetod, sest mikroskoopiat rakendatakse peamiselt tolmeldajatelt eraldatud õietolmu määramiseks või putukate määramiseks (nt stereomikroskoobiga). TTV-de üks traditsioonilisemaid meetodeid ongi mikroskoopia abil õietolmuveo määramine (Macgregor *et al*., 2019). Õietolmu määramiseks kasutatakse pigem valgusmikroskoopiat, õietolmu morfoloogiliseks võrdluseks ja taksonoomiaks skaneerivat elektronmikroskoopi (SEM-i) (Jones & Bryant, 2007).

Õietolmuveo meetod

Siinses töös on võrdsustatud mõisted õietolmuvedu ja õietolmulast, sest mõlemad hõlmavad tolmeldajate kehadel kantavat õietolmu tuvastamist. Õietolmuveo meetod on zootsentriline, sest uurib tolmeldajate kehadel paiknevat õietolmu (Joonis 15), andes ülevaate tolmeldajate interaktsioonidest õistaimedega. Erinevates uurimistöödes on õite külastajate või tolmeldajate kehalt õietolmu eemaldamise ja määramise protsess erinev. Näiteks Alarcón (2010) töös koostati õietolmuveo võrgustikud õietolmu kandvate isendite põhjal. Kogutud putukatelt eemaldati õietolm fuksiintarrendiga (ingl *fuchsin jelly*), vältides putukate õietolmu kogumiseks spetsialiseerunud kehaosi. Kogutud õietolm määrati valgusmikroskoopiaga. Õietolmukogu (ingl *pollen reference collection*) koostati uurimisalal õitsevate taimede õietolmu põhjal, mille eesmärgiks oli valgusmikroskoopias õietolmu määramise lihtsustamine (Librán-Embid *et al*., 2024). Indiviidipõhise õietolmuveo uurimine oleks efektiivne TTV uurimiseks, kuid selle piirang on suur ressursimaht (Alarcón, 2010).



Joonis 15. Õietolmulast on joonisel tähistatud värviliste ringidena tolmeldaja kehal, erinevad värvid tähistavad erinevate taimeliikide õietolmu (Cirtwill et al., 2024).

1.4.3. Fütozootsentrilised meetodid

Fütozootsentriliste meetodite alla on liigitatud meetodid, mida saab kasutada nii füto- kui zootsentriliselt või keskendutakse meetodis võrdselt nii taime kui tolmeldaja interaktsioonidele. Töös on fütozootsentriliste meetoditena toodud DNA põhised meetodid, fotomeetod ning külastajatepõhised meetodid.

DNA põhised meetodid

DNA põhised meetodid saavad olla nii füto- kui zootsentrilised. Fütotsentrilise meetodina on määratletud õitelt loomkülastajate DNA eraldamine. Thomsen ja Sigsgaard (2019) kasutasid õitelt kogutud keskkonna DNA-d õisi külastanud lülijalgsete määramiseks. See meetod põhineb eeldusel, et kõik õitega interakteeruvad lülijalgsed jätavad õitele maha enda DNA-d. Zootsentriliste meetoditena võib välja tuua putukate kehadelt õietolmu eraldamise ning määramise, mis annab ülevaate tolmeldajate interaktsioonidest taimedega (Pornon *et al*., 2017). Tolmeldajatelt kogutud õietolmu liigilist koosseisu määratakse DNA-triipkoodistamise meetodil (Sickel *et al*., 2023). DNA triipkoodistamine on liikide määramine kokkuleppeliste DNA järjestuste alusel (Cristescu, 2014). DNA metatriipkoodistamine sobib erineva päritoluga proovide, nt tolmeldajatel asuvate õietolmulastide määramiseks, aga laiemalt ka TTV-de uurimiseks (Mohamadzade Namin *et al*., 2022). Taimede õietolmu DNA triipkoodistamiseks kasutatavad peamised geenijärjestused on rbcL, matK, ITS2, trnL ja trnH-psbA (Bell *et al*., 2017).

Fotomeetod

Fotomeetod tähistab fotograafia abil TTV interaktsioonide uurimist. Selle alla kuulub nii pildistamine kui ka videote tegemine. Fotograafia on vahend, mille abil jäädvustatakse peamiselt külastajate ja õite vastastikmõjusid, seetõttu on fotomeetod liigitatud

fütotsentriliseks. Öiste, pelglike või raskesti märgatavate liikide vaatlemiseks sobib fototehnika eriti hästi. Samuti on TTV uurimiseks kasulikud kaameralõksud (ingl *camera traps*) (Manrique-Garzón *et al*., 2025). Lisaks on võimalik uurida ka juba olemasolevaid fotoandmebaase. Näiteks uurimaks sugukondadesse sipelgherilased (lad *Mutillidae*) ja *Myrmosidae* kuuluvate liikide TT interaktsioone kasutati pilte andmebaasidest *iNaturalist* ja *Biodiversidad Virtual ning* leiti 293 fototõendit interaktsioonidest õite külastamise ja õietolmu paiknemise kohta putukate kehadel (Parejo-Pulido *et al*., 2024).

Külastajatepõhised meetodid

Külastusvõrgustikud koosnevad õite loomkülastajate külastusmustritest (Alarcón, 2010). Õie külastust ei saa võrdsustada tolmeldamisega (Herrera & Pellmyr, 2002). Õie külastaja on tolmeldaja juhul, kui ta veab elujõulist õietolmu ühelt õielt teisele sama liiki sobiliku genotüübiga vastuvõtlikule emakasuudmele (Zhao *et al*., 2019). Külastus on füüsiline kontakt õie ja putuka vahel (Popic *et al*., 2013). Eristamaks külastust tolmeldamisest tuleb jälgida, et külastaja korjab üles õietolmu ning asetab õietolmu emakasuudmele. Samuti võib selle juurde kuuluda ka tolmeldamise tulemusel tekkiva seemnetoodangu hindamine (Herrera & Pellmyr, 2002). Õite külastajate vaatlusandmete koondamisel tekib külastusvõrgustik. Enamus TTV võrgustikest on tegelikkuses külastusvõrgustikud (Blüthgen & Staab, 2024). Kui vaatlusmeetod on põhjalik, on TT võrgustikust antav ülevaade sarnane õietolmulasti meetodiga saadule (de Manincor *et al*., 2020). Külastusmeetodi puhul on leitud, et aastaaeg, millal vaatlusi tehakse, mängib olulist rolli külastusvõrgustike koostamisel. Nimelt on näiteks Hispaanias märtsis ja aprillis õitsevate taimede külastustihedus oluliselt madalam kui hiljem õitsevatel liikidel (Bosch *et al*., 2009).

1.5. Võrgustike omaduste statistiliseks analüüsiks kasutatavad meetodid

Taim-tolmeldaja vastastikmõjude hindamisel on kasutuses üldistatud lineaarmudelid (ingl *generalised linear models*), mis kasutavad TT omadusi ja põhjuslikku tunnust (nt keskkonnaparameeter) ning sisaldavad ka interaktsioonisagedust (Peralta *et al*., 2024). Võrgustike mustrite analüüsil saadud tulemuste tõepärasust aitavad suurendada mitmed lisaetapid: hõrendamine (ingl *rarefaction*), nullmudelid ning kaalutud näitajad (ingl *weighted metrics*) (Blüthgen & Staab, 2024). Nullmudelid võimaldavad hinnata näitajate olulisust ja võrrelda aastamustreid, ilma nullmudelite kaasamiseta võib näitajatepõhine info anda võrgustikest valearusaama (Gibson *et al*., 2011). Nullmudeleid saab kasutada interaktsioonivõrgustike erinevuste hindamiseks, mille puhul interaktsioonid jaotatakse võrgustikus ümber, säilitades võrgustike olulised tunnused (Blüthgen & Staab, 2024).

Taim-tolmeldaja võrgustike uurimiseks soovitatakse rakendada lisaks empiiriliste andmete kogumisele ja analüüsile ka arvutisimulatsioone kasutavaid meetodeid (Gibson *et al*., 2011). TTV uurimiseks saab kasutada masinõppemudeleid (ingl *machine learning models*), mehhanistlikke (bioloogiliste protsesside alusel töötavaid) mudeleid ning fenomenoloogilisi (suurandmete alusel töötavaid) mudeleid (Peralta *et al*., 2024).

2. Materjal ja metoodika

Andmaks ülevaade erinevatest taim-tolmeldaja võrgustike kirjeldamiseks kasutatavatest meetoditest, nende kasutussagedusest ning võrdlemaks kasutatava meetodi mõju võrgustiku omadustele, teostati vastavasisulise kirjanduse otsing. Artikleid otsiti andmebaasist *Web of Science*. Andmebaas koondab üle 34 000 ajakirja (Clarivate, 2025) ning valiti selle usaldusväärsuse ja laiahaardelisuse tõttu. Samuti oli andmebaasi valikul oluline võimalusel erialade alusel otsingut kitsendada. Otsingu täpne kirjapilt on käesolevas tekstis jälgitavuse lihtsustamiseks piiratud kantsulgudega ja kursiivitatud vältimaks üleliigseid jutumärke, mis võivad sisalduda ka otsingus. Üldinfot otsiti ka muudest portaalidest, näiteks e-kataloogist ESTER, mis sisaldas TTV teemaliste raamatute veebiväljaandeid. Ladina- ja ingliskeelsed taksonid eestindati kasutades portaali eElurikkus.

Andmebaasi otsingureeglid võimaldasid koostada täpseid otsinguid. Otsing kasutab Boole'i loogikaoperaatoreid „*AND*“, „*OR*“ ja „*NOT*“ (Clarivate, 2023b). Otsimisel rakendatakse lemmatiseerimist ehk sõnajuure leidmist ja selle variatsioonide kaasamist. Jutumärkide kasutamine välistab lemmatiseerimise ja sünonüümide otsimise, olles kasulik juhul, kui on vaja otsida kindlat terminit või sõnakuju (Clarivate, 2023a). Asterisk (*) tähistab otsingus märkide gruppi, mille suurus on suurem või väiksem 0-st (Clarivate, 2023a). Sulgude eesmärk on esimesena viia läbi sulgudes sisalduv otsing. Juhul, kui otsing on näiteks [*(märksõna 1 OR märksõna 2) AND märksõna 3*], sisaldavad tulemused märksõna 3 koosesinemist märksõnaga 1 või 2 (Clarivate, 2023b).

Otsingu käigus tõdeti, et kuigi lemmatiseerumine on *Web of Science*'is automaatne, on osade sõnatüvede derivaadid otsingus vähe esindatud. Otsingu [*pollen*] 105 783 vastest vaid 6 323 ehk 0,06% sisaldas sõna „*pollinator*“. Otsing [*pollinator*] andis see-eest 17 179 vastet. *Web of Science*'i otsingureeglites peaks olema täpsustatud, mil määral sõnatüve variatsioonid otsingus esinevad. Seetõttu kasutati otsingus jutumärke ning kirjutati otsitavad sõnatüved välja. Tulevikus oleks vaja täpsustada ning uurida *Web of Science*'i otsingureegleid, et ebatäpsused ei kallutaks tulemusi.

2.1. Võrgustike uurimismetoodika ülevaate koostamine

Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike uurimismetoodikast anti ülevaade kasutades otsinguportaali *Web of Science*. Koostati otsinguid, mis sisaldasid ingliskeelseid mõisteid „*plant-pollinator*“, „*bipartite*“, „*network*“, „*method*“, „*pollination*“, „*pollen*“, „*plant*“ ning nende tuletisi. Peamiselt leiti metoodika kohta infot TTV näitajate kohta info kogumisel. Tutvuti ka leitud artiklite kasutatud allikate loeteluga. Osade uurimismeetodite kohta lisainfo kogumiseks koostati kitsamaid otsinguid, näiteks fotomeetodi otsing [*photo OR photograph* OR image* OR camera AND plant-pollinator AND network AND polli* OR polle**]. Erinevate TTV teemaliste otsingute seast sooritati märksõnaotsing ka viitehaldussüsteemis *Zotero*, mis võimaldab filtreerida kogutud allikatest välja otsitavat sõna sisaldavad artiklid. *Zotero*s otsitavad peamised sõnad või poolikud sõnakujud olid *observ, transect, trap, nest, microscop, DNA, barcod, pollen, load, transport, model*. Zotero otsing võimaldab otsida üksikuid termineid ning arvestab jutumärke, mille kaasamine otsingusse annab tulemusena täpselt selle kirjaviisi või sõnakoosluse, kuid ei tunnista asteriski, mistõttu olid otsingusõnad poolikud.

2.2. Võrgustike parameetrite kohta ülevaate koostamine

Taim-tolmeldaja võrgustike parameetrite kohta otsiti infot artiklite otsinguportaalist *Web of Science*. Parameetreid oli üheksa – **spetsialiseerumine** (ingl *specialisation*), **pesastumine** (ingl *nestedness*), **modulaarsus** (ingl *modularity*), **ühendatus** (ingl *connectance*), **haavatavus** (ingl *vulnerability*), **motiivid** (ingl *motifs*), **liigiaste** (ingl *species degree*), **ühetaolisus** (ingl *evenness*) ja **üldisus** (ingl *generality*). Näitajate esialgseks kaardistamiseks viidi läbi otsing üldkujul [*„näitaja“ AND bipartite AND network AND poll**]. Vajadusel kitsendati otsingut lisaterminitega (nt *interaction**), näiteks spetsialiseerumise vastete vähendamise eesmärgil. Otsing koostati *Web of Science*’i otsingureeglite alusel, kus jutumärke kasutatakse juhul, kui soovitakse otsida konkreetset sõnakuju. Loogikaoperaator „*AND*“ tagab, et otsing sisaldab kõiki otsingusõnu koos (Clarivate, 2023b). Samuti kasutati näitajate iseloomustamiseks ka TTV teooriaosas kogutud kirjandust ning artiklite kasutatud allikatest pärinevaid artikleid.

Täpsed parameetrite otsingud on:

1. Haavatavus (ingl *vulnerability*) – [*"vulnerability" AND network AND plant-pollinator*]
2. Modulaarsus (ingl *modularity*) – [*"modularity" AND network AND plant-pollinator*]
3. Motiivid (ingl *motifs*) – [*motif* AND plant-pollinator AND network**]
4. Liigiaste (ingl *species degree*) – [*"species degree" AND plant-pollinator AND network*], [*"species degree" OR "species' degree" AND plant-pollinator AND network*]

5. Pesastumine (ingl *nestedness*) – [*"nestedness" AND network AND plant-pollinator*]
6. Spetsialiseerumine (ingl *specialisation*) – [*"speciali*ation" AND network AND plant-pollinator AND interaction**]
7. Ühendatus (ingl *connectance*) – [*"connectance" AND network AND plant-pollinator*]
8. Ühetaolisus (ingl *evenness*) – [*"evenness" AND network AND plant-pollinator*]
9. Üldisus (ingl *generality*) – [*"generality" AND network AND plant-pollinator*]

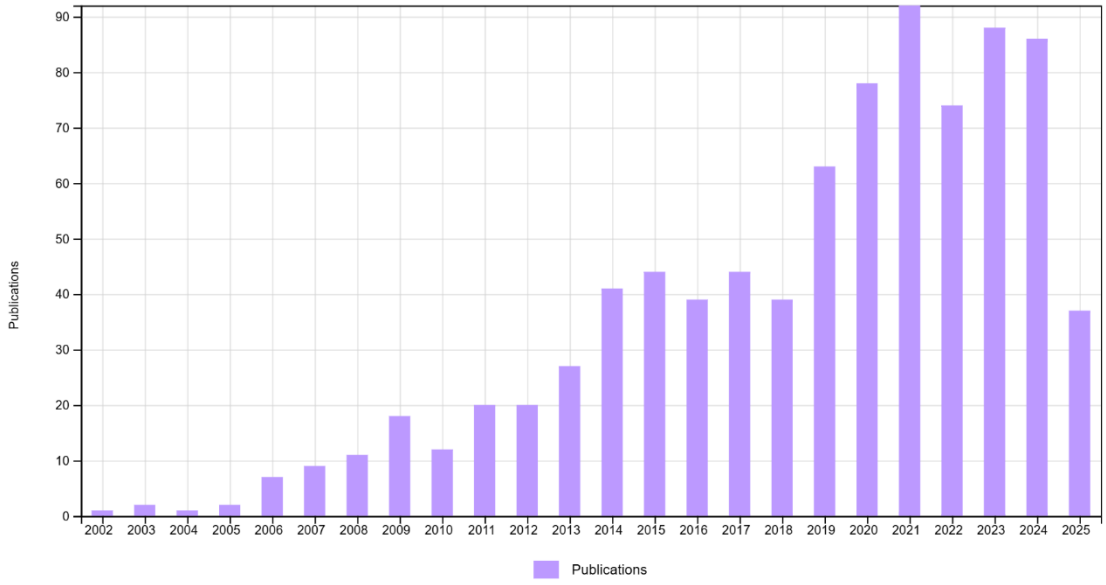
2.3. Võrgustike mõistete nimekirja koostamine

Töö raames koostati võrgustikualase eestikeelse terminoloogia ülevaade koos ingliskeelsete vastetega, et hõlbustada edaspidi võrgustikealaste mõistete ühtlustamist. Mõned terminid on eestindatud sugulaskeelte alusel, nt tuginedes olemasolevatele soomekeelsetele mõistetele. Samuti kasutati ingliskeelsete mõistete tõlkimiseks Eesti Keele Instituudi (EKI) vahendeid, näiteks portaali Sõnaveeb (EKI Sõnaveeb), väljaannet „Eesti õigekeelsussõnaraamat ÕS 2018“ (ÕS 2018), „Inglise-eesti masintõlkesõnastik“ (IES) ning „Sünonüümisõnastik“ (SYS). Mõistete nimekiri koostati üldise taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike kirjanduse põhjal. Üks olulisemaid ressursse oli Bascompte & Jordano 2013. aasta teos „*Mutualistic Networks*“, kus tutvustati enamkasutatavaid TTV mõisteid ja omadusi. Mõisted on jaotatud üldmõisteteks (peatükk „Tolmeldamise ja tolmeldamisvõrgustikega seotud mõisted“) ja metoodikat puudutavateks mõisteteks (peatükk „Metoodikaga seonduvad mõisted“) ning asuvad Lisas 1.

3. Tulemused

3.1. Ilmunud kirjanduse ülevaade

Otsing [*interaction* AND plant-pollinator AND network**] seisuga 18.05.2025 andis 855 vastet (Joonis 16). Otsingus kaasati üle 25 artikliga *Web of Science* distsipliini kategooriad (*Ecology, Plant Sciences, Biodiversity Conservation, Multidisciplinary Sciences, Evolutionary Biology, Entomology, Environmental Sciences, Biology, Zoology*). Otsingu tulemused näitavad selget tõusvat trendi taim-tolmeldaja võrgustike alase teaduskirjanduse mahus (Joonis 16). Enim TTV teemalisi artikleid ilmus aastal 2021 (92), kõige vähem aastatel 2002 ja 2004 (1).



Joonis 16. Otsing 1 [interaction AND plant-pollinator AND network*] publikatsioonide (lilla) arv vahemikus 2002-2025 (Web of Science 2025).*

Otsinguga leitud publikatsioonide pealkirju analüüsides sagedaste TTV ja töös esinevate märksõnade alusel selgus, et parameetritest esines enim spetsialiseerumise sõnavorm (*speciali*ation*), seejärel pesastumise vorm (*nested**), modulaarsus (*modularity*), ühendatus (*connectance*), motiivid (*motif**), haavatavus (*vulnerability*), ühetaolisus (*evenness*). Pealkirjades ei esinenud liigiastme ja üldisuse mõisteid. Metoodika mõistetest kõige enam esines külastus (*visit**), metatriipkoodistamine (*metabarcoding*), õietolmuvedu (*pollen transport*), vaatlus (*observ**), õietolmulast (*pollen load*), eDNA (*eDNA*), mudeldamine (*modelling*), foto (*photo*), kuid ei esinenud mikroskoobi (*microscope*) ja püünispesade (*trap nest**) mõistetega seotud sõnakujusid.

3.2. Võrgustike parameetrite otsingute ülevaade

Web of Science'is sooritatud otsingute vastete seast tehti valik asjakohasuse alusel. Otsinguga spetsialiseerumise kohta [*"speciali*ation" AND network AND plant-pollinator AND interaction**] saadi 400 vastet ja pesastumise [*"nestedness" AND network AND plant-pollinator*] kohta 246 vastet. Otsing modulaarsuse kohta [*"modularity" AND network AND plant-pollinator*] andis 165 vastet, ühendatuse kohta [*"connectance" AND network AND plant-pollinator*] 128 vastet. Otsing taime-tolmeldaja võrgustike haavatavuse kohta [*"vulnerability" AND network AND plant-pollinator*] andis 27 artiklit, kuid oli raskendatud mõiste „*vulnerability*" mitmetähenduslikkuse tõttu, samuti oli mitmetes töödes termini asemel kasutuses „*generality of plants*" või „*plant generality*". Seetõttu viidi läbi lisaotsing analoogsete terminitega [*"generality of plants" OR "plant generality" AND network AND plant-pollinator*], mis andis 4 asjakohast vastet. Motiivide kohta leiti otsinguga [*motif* AND plant-pollinator AND network**] 18 vastet. Liigiastme otsingutermin [*"species degree" AND plant-pollinator AND network*] andis 9 vastet. Mitmetes artiklites oli kirjapilt „*species' degree*", seega koostati teine otsing kujul [*"species degree" OR "species' degree" AND plant-pollinator AND network*], mis andis 112 vastet. Leiti võrdlemisi vähe artikleid, mis sisaldasid näitajat TTV kontekstis. *Web of Science*'i otsing ühetaolisuse [*"evenness" AND network AND plant-pollinator*] kohta andis 48 tulemust. Kirjandusotsing üldisuse kohta [*"generality" AND network AND plant-pollinator*] andis 23 vastet, mõiste „*generality*" puudus on mitmekasutuslikkus matemaatilises sõnavaras ja metoodikate kirjeldamisel.

3.3. Mõistete ülevaade ja eestindamine

Erialase kirjanduse alusel koostati ülevaatlik nimekiri taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikega seonduvatest mõistetest, nende eestindustest ja selgitustest. Mõistete ülevaade asub Lisas 1, koondades peatükke „Tolmeldamise ja tolmeldamisvõrgustikega seotud mõisted" ja „Metoodikaga seonduvad mõisted".

4. Arutelu

Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike alaste artiklite hulk on alates 2000. aastate algusest püsivalt tõusnud. Ilmunud kirjanduse rohkus tekitab vajaduse anda ülevaade TTV uurimismeetoditest ning hinnata artiklites kasutatavate meetodite eeliseid, puudusi ja kallutatust vältimaks võrgustikest mittetõepärase üldpildi andmist. TTV-d sõltuvad tugevalt keskkonnateguritest, mis on inimmõjude tõttu pidevas muutumises, muutuste mõjude mõistmiseks on vajalik viia uurimusi läbi täpselt ja efektiivselt. Erinevatel meetoditel on erinevad suunitlused, osad (nt zootsentrilised) on suurema ruumilise ulatusega ning teised (nt fütotsentrilised) annavad hea ülevaate just väiksema skaala ja haruldaste liikide korral.

4.1. Uurimismeetodite võrdlus

Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike uurimismeetodite eeliseid, puudusi, kallutatust (ingl *bias*), võrdlust ja lahendusi koondav ülevaatetabel asub lisas 2 (Tabel 1) (Lisa 2). Tabel 1 on koostatud tuginedes selles peatüki arutelule ning sisaldab ka töö autori kokkuvõtlikke järeldusi. TT võrgustiku koostamiseks valitav metoodika sõltub paljudest teguritest. Esiteks tuleb valimisel jälgida võimalike võrgustike ulatust ehk suurust (Souza *et al*., 2021). Vaatlusala planeerimisel on oluline arvestada ala pindalaga, kuna ala suurenedes kasvab tõenäosus, et mõned interaktsioonid jäävad märkamata. Lahenduseks oleks ressursside suurendamine vastavalt pindalale, lisatöötajate palkamine ning paralleelselt mitmete meetodite koosrakendamine. Külastusvaatluste ning õietolmuanalüüside kooskasutus õietolmuveo võrgustike koostamiseks sobib kõrgusgradiendi korral mägistes piirkondades (Zhao *et al*., 2019). Cirtwill ja kolleegid (2024) viisid läbi nii vaatlusi, kui analüüsisid ka tolmeldajatelt kogutud õietolmu. Külastuspõhise ja õietolmulasti võrgustike koostamiseks koguti proove samaaegselt ja võimalikult põhjalikult. Töö tulemusena selgus, et kui võrrelda saadud võrgustikke, siis enamuse liikide vaadeldud erinevused interaktsioonipartnerite osas ei ületanud erinevate meetodite puhul juhuslikku varieerumist, isegi kui mõnede liikide interaktsioonipartnerid erinesid palju. Seega annab külastuspõhise ja õietolmulasti meetodi kooskasutus sarnase ülevaate TTV moodustamises osalevatest interaktsioonipartneritest. Mida suurem on võrgustik, st mida enam esineb interaktsioone, seda vähem vaatlusi on ka võimaliku lüli kohta (Blüthgen *et al*., 2008).

Nii Gibson ja kolleegid (2011) kui ka Souza ja kolleegid (2021) on rõhutatud, et TTV koostamise metoodika valimisel tuleb arvesse võtta ajalisi ja majanduslikke kulusid ning logistikat. Sobiva meetodi valimine sõltub olemasolevatest ressurssidest ning on oluline tagada,

et ressursse jätkuks piisavalt uurimuse lõpuni. Majanduslike ja töötajatega seonduvad vahendid pole alati uurimuse läbiviijate kontrolli all, mõjutades valede otsuste ja metoodika valimisel katsetulemusi negatiivselt. Kaitsealade, maaomandi paiknemise ja haldamise muutumine on samuti üks teadlaste kontrolli alt väljas olev aspekt. Eriti just kordusvaatluste korral tuleks valida vaatlusala, mis on olnud kaua samas omandis või pikaaegne kaitseala. Uurimuse alustamise eel tuleks arvestada võimalusega, et uurimuse ajal võib toimuda olulisi muutusi.

Taim-tolmeldaja võrgustike uurimisel on oluline arvestada liikide eripäradega. Nii mõjutab näiteks haruldaste liikide osakaal TTV ülevaadet. Üksikute vaatluste eemaldamisel oli vähe mõju mudel- ning pärisvõrgustikele. Samuti ei kalluta tulemusi oluliselt kirjavead ega väärad määrangud (Dormann *et al*., 2009). TTV interaktsioone ja ülevaadet mõjutavad ka vaatlusalal esinevad keskkonnatingimused. Näiteks paljude tolmeldajarühmade vaatlusi võib mõjutada ajutiselt liiga madal õhutemperatuur, mis pärsib tolmeldajate liikumist ja tegevust, mille tõttu paljud tavapäraselt toimuvad interaktsioonid ei pruugi realiseeruda (Manrique-Garzón *et al*., 2025).

4.1.1. Fütotsentrilised meetodid

Enamus taim-tolmeldaja võrgustikest on kallutatud taimekeskse külastamisandmete lähemise tõttu (Gibson *et al*., 2011). Souza ja kolleegid (2021) leidsid, et taimekeskse meetodi loodud võrgustikus oli madalam modulaarsuse ja spetsialiseerumuse tase kui zoo- ja fütotsentriliste meetodite omavahelisel kombineerimisel koostatud võrgustikes. Fütotsentriliste meetodite ruumiline ulatus on piiratum kui zootsentrilistel, sest fütotsentriliste uuringute läbiviimine ja nende põhjal loodud võrgustikud on piiritletud vaatlusala servaga. Kuigi zootsentrilite meetodite ruumiline katvus on enamasti suurem, siis nende meetodite täiendamine vaatlusmeetodiga võib siiski interaktsioone võrgustikku juurde lisada, nii et vaatluspõhise fütotsentrilise meetodi teel avastatud interaktsioonid ei pruugi alati moodustada osa zootsentrilistel meetoditel hinnatud interatsioonidest (Bosch *et al*., 2009). Ka Pornon ja kolleegide (2016) uuringus tabati vaatlusmeetodiga 2 liiki, keda zootsentrilise õietolmu metatriipkoodistamise meetodiga ei märgatud. Ajastatud vaatluste meetodi eelisteks on kõrge unikaalsete interaktsioonide lahutusvõime vaatluse kohta, suurem haruldaste liikide vaatluste tõenäosus ning hea ülevaate andmine koosluse liigilisest koosseisust (Gibson *et al*., 2011). Meetodite (vaatlused ja külastajate õietolmu määramine) erinevused seisnevad pigem liigi tasemes, kuid TT võrgustiku üldine struktuur on üldjuhul sarnane (de Manincor *et al*., 2020). Siiski ei saa pelgalt vaatlusmeetodiga hinnata loomkülastajate tolmeldamiskäitumist ning on vaja lisapanust tõepäraste TTV-de koostamisse (Zhao *et al*., 2019).

Vaatluspõhiseid meetodeid on kritiseeritud taimeisendi keskse lähenemise tõttu tõttu (Cirtwill *et al*., 2024). Vaatlusmeetodi miinusena on välja toodud ka madal efektiivsus ning vaadeldud interaktsioonide kesine arv (Bell *et al*., 2017). Lisaks on puuduseks madal lahutusvõime (kordumatute interaktsioonide vaatluste arv) ajaühiku kohta, kuid tulemusi saab parandada kombineerides teabe õiterohkuse andmetega (ingl *floral abundance data*) (Gibson *et al*., 2011). Vaatluste arv mõjutab ja kallutab selliseid TTV näitajaid, nagu ühendatus, pesastumine ning ühetaolisus (Blüthgen *et al*., 2008). Meetod on ressursimahukas ning võib jätta mitmeid olulisi vaatlusalaväliseid interaktsioone märkamata (de Aguiar *et al*., 2019). Vaatlusmeetodiga leitud interaktsioonide arv putukaisendi kohta oli oluliselt madalam kui õietolmulasti meetodiga saadud interaktsioonide hulk (Cirtwill *et al*., 2024).

Üks vaatluspõhiseid lähenemisi hõlmab fotograafilist uurimismeetodit, mida tehnika arenedes ja andmemahtude salvestamisvõimaluste kasvades üha enam kasutatakse. Kaameravõrgustike koostamise meetodiga saab jälgida koolibride interaktsioone õitega, pildistamine toimub korra sekundis ning selle eeliseks on suur valim ja vaatlusefektiivsus. Puuduseks on kaamerate üles sättimise ressursirohkus puuvõrade tasandil (Leimberger *et al*., 2023). Kaamerate kasutamine annab uusi võimalusi ka öise tolmeldamistegevuse kaardistamiseks, mis senini üpris väheuurituks on jäänud (Høye *et al*., 2025).

4.1.2. Zootsentrilised ja fütozootsentrilised meetodid

Suur osa senistest TTV uuringutest on tehtud n-ö külastuspõhiste vaatlusmeetodite abil eeldades, et kõik külastajad on tolmeldajad, isegi kui loomade tegelik eesmärk on nektarit röövida, toituda õitest või pidada õiel jahti (Popic *et al*., 2013). Õite külastajate tolmeldamise efektiivsus ja õietolmu kandmisvõime on aga erinevad. Suur osa TTV uuringutest tuginevad tõendamata tolmeldamisefektiivsusega külastusandmetele, mis sisaldavad ka tulemusi kallutavate „petjate“ (ingl *cheaters*) vaatlusi (Alarcón, 2010). Seega annavad külastusvõrgustikud pigem teavet loomkülastajate ressursikasutusest (Zhao *et al*., 2019).

Transektmeetodi, mis on üks zootsentrilisi külastuspõhiseid uurimismeetodeid, lahutusvõime (kordumatute interaktsioonide vaatluste arv) ajaühiku kohta on kõrge, kuid selle üks puudustest on vähene tundlikkus haruldaste taimede suhtes ning väiksem kordumatute vastastikmõjude arv võrreldes ajastatud vaatlustega (Gibson *et al*., 2011). Transektvaatluste meetodid on erinevates uuringutes üsnagi varieeruvad, nii et kindlat standardit pole. Fang ja kolleegide (2024) uuringus kasutatud transektid olid 3 m laiad, samas kui tavapärane transekti laius on pigem 2 m (Gibson *et al*., 2011; Zhao *et al*., 2019). Samuti võivad märkimisväärselt erinesda transektide pikkused, olles 25 m (Gibson *et al*., 2011), 50 m (Gay *et al*., 2024), 100 m (Maianne *et al*., 2022), 150 m

(Zhao *et al*., 2019), 200 m (Maianne *et al*., 2022) või 1000 m (Fang *et al*., 2024) pikad. Transektide pikkuse määramiseks ei tundu olevat ühtset metoodikat. Meetodite erinevused võivad aga kallutada tulemusi ning nende võrgustike võrdlemine võib olla raskendatud või võimatu. Transekti vaatleja vaatluspiirkond võib olla ka kolmemõõtmeline: 2,5 m vaatleja ees, paremal ja vasakul ja 1 m vaatleja pea kohal (Gay *et al*., 2024). Erinevate vaatlejate pikkus aga erineb, mistõttu võib ühe vaatleja vaatluspiirkond olla oluliselt suurem teise omast. Seetõttu tuleks analüüsides arvestada ka vaatleja mõjuga.

Külastajatelt õietolmu määramise meetod on oluliselt suurema ajaulatusega kui vaatlused, mistõttu suureneb märgatud interaktsioonide hulk ning väheneb sel moel koostatud TTV kallutatus (de Manincor *et al*., 2020). Õietolmuveo meetodiga koostatud võrgustikud tabasid palju selliseid haruldasi vastastikmõjusid, mida külastusmeetodiga ei märgatud (Librán-Embid *et al*., 2024). Meetod sobib haruldaste või vähekülastatavate liikide interaktsioonide uurimiseks (Bosch *et al*., 2009). Õietolmulasti meetod annab põhjalikuma ülevaate TTV-de interaktsioonidest kui külastus-, transekt- või vaatlusmeetod (Fang *et al*., 2024).

Õietolmu kogumisel tolmeldajate pealt oleks oluline teada, millisest mesilase kehaosalt õietolm pärineb, sest valest kohast kogutud õietolm võib anda valearusaama tegelikust tolmeldamisvõrgustikust. Näiteks meemesilaste suirakorvikestes (ingl *corbiculae*) leiduvat õietolmu ei peaks määramiseks eraldama, sest selle abil ei toimu reeglina tolmeldamine (Horskins & Turner, 1999). Tolmeldajate erinevatel funktsionaalsetel gruppidel on ka väga erinev liikumisulatus, seega tuleb meetodi valimisel arvestada, milliseid taksoneid uuritakse (Souza *et al*., 2021). Isenditelt eraldatud õietolmu hulka võib vähendada õietolmu eemaldumine või vähene korjeaeg (Popic *et al*., 2013). Probleemide vastu aitaks ettevaatlikkus transportimisel ning pikema korjeaja tagamine. Õietolmuanalüüsi puuduseks on „petjate“ kaasamine võrgustikku, sest õietolmuterade esinemine ja õietolmuvedu putuka poolt ei taga edukat tolmeldamist (Zhao *et al*., 2019).

Üks viise tolmeldajatelt tolmuterade kogumiseks on püünispesade meetod. Vaatlustel põhineva külalisvõrgustiku ning püünispesade meetodil saadud võrgustiku struktuur võivad omaduste poolest oluliselt erineda. Vaatlusandmetel põhinevas võrgustikus esines positiivne seos liigiastme ja külastuste vaatlussageduse vahel, see-eest püünispesade andmete korral sellist seost ei esinenud (Dorado *et al*., 2011). Üldiselt kajastuvad püünispesade meetodiga interaktsioonid, mida külastusvõrgustikes ei vaadeldud, kuid esineb ka erandeid, nimelt Dorado ja kolleegide (2011) töös esinesid külastusvõrgustikus ühe mesilaseliigi vastastikmõjud kahe sellise taimeliigiga, mida püünispesade meetodiga ei täheldatud üldse.

Püünispesadest või taimekooslustest kogutud tolmeldajatelt õietolmulasti eraldamiseks ja taksonoomiliseks määramiseks on mitu lähenemist. Enne molekulaarsete meetodite laiemat rakendamist kasutati õietolmu määramiseks mikroskoopiat. Õietolmu määramisele eelneb õietolmuatlase koostamine. Selleks kogutakse õitsevate õite tolmukaid, eraldades sealt õietolm, mis määratakse mikroskoopiliselt ning jäädvustatakse fotograafiliselt (de Manincor *et al*., 2020). Alternatiivina kasutatakse võimalusel skaneerivat elektronmikroskoopi (SEM), mille eelisteks on valgusmikroskoopiaga sarnase ajakulu juures määratud taksonite suurem hulk, parem lahutusvõime, võimalus koostada digitaalne fotokogu ning fototöötluse võimalikkus (Jones & Bryant, 2007). SEM-i puudustena on välja toodud tehnika maksumus, kättesaadavus ning suur andmemaht (Jones & Bryant, 2007). Zhao ja kolleegid (2019) koostasid õietolmulasti (ingl *pollen load*) andmebaasi kasutades selleks skaneerivat elektronmikroskoopi, kuid meetodil esines probleeme seoses lähedaste liikide eristamisega. Samuti on mikroskoopias kasutatav meetod, kus kleepuva geeliga eemaldatakse tolmeldajatelt õietolm, vähem efektiivne võrreldes metatriipkoodistamisel eralduspuhvris õietolmu raputamise meetodiga (Macgregor *et al*., 2019). Mikroskoopia on võrreldes metatriipkoodistamise meetodiga vähemefektiivne lähisuguluses olevate taimeliikide eristamisel (Macgregor *et al*., 2019).

Erinevate taksonite õietolmuveo määr võib oluliselt erineda. Zhao ja kolleegide (2019) katsetes kandsid kõige rohkem külastatud taimede õietolmu mesilased, seejärel selts mardikalised (lad *Coleoptera*), selts kiletiivalised (lad *Hymenoptera*), selts kahetiivalised (lad *Diptera*) ning kõige vähem selts liblikalised (lad *Lepidoptera*). Mesilaste õietolmuveo määr erineb ka sugukonniti (Popic *et al*., 2013). Kimalaste interaktsioonide tõenäosus õietolmuveo võrgustikes on suurem kui teistel mesilastel (Librán-Embid *et al*., 2024). Vähe õietolmu avastati vähekarvastelt liikidelt (nt sipelgad) ning mõnelt suurema kehaehitusega tolmeldajatelt, kes tabati suure õiekrooni avatusega õitelt (Bosch *et al*., 2009). Seega mõjutab ka õie ehitus tolmeldamisefektiivsust ning külastajate õietolmu hulka.

Librán-Embid ja kolleegid (2024) võrdlesid omavahel külastuspõhiseid ja õietolmuveo põhiseid võrgustikke ning leidsid, et kogu võrgustike interaktsioonidest 36,8% esinesid mõlemat tüüpi võrgustikes. Õietolmuanalüüsi meetodi kooskasutus vaatlusmeetodiga võib vähendada spetsialistide osakaalu võrgustikes (Bosch *et al*., 2009). de Manincor ja kolleegid (2020) leidsid võrreldes vaatluste- ja õietolmupõhist katset, et tolmeldajatelt õietolmu eraldamise meetodil koostatud võrgustikes esines enam ühenduslülisid, võrgustikud olid suurema ühendatusega ning enamus erinevustest esines liigilisel tasandil. Siiski jäi mõlema meetodiga võrgustiku topoloogia sarnaseks. Samuti on leitud, et samaliigilise õietolmuveo võrgustik korreleerub tolmeldajate külastusmustritega, esinevad sarnasused (Alarcón, 2010).

Õietolmuanalüüsiga tabatakse oluline osa vaatlusmeetodiga vaatlemata jäänud interaktsioonidest, kuid väike osa vaatlusmeetodiga leitud interaktsioonidest ei kajastu õietolmuanalüüsis (Bosch *et al*., 2009). Külastuspõhised ja õietolmulasti meetodi võrgustikud on seega üldjoontes võrdlemisi sarnased, kuid külastusvõrgustik on suurema tõenäosusega õietolmulasti alavõrgustik ja õietolmulasti meetodiga märgatakse enam interaktsioone (Fang *et al*., 2024).

Üks uudseid TTV koostamise võimalusi on avanenud eDNA metoodika üha laialdasema kasutamise tõttu. Selle meetodi puhul eraldatakse ja määratakse õielt kogutud proovidest lülijalgsete DNA, mille järjestuste määramisel saab tuvastada, millised putukad on õit külastanud. Sellise meetodiga märgatakse sagedamini haruldasi või väheesindatud taksoneid. Õitel esineva lülijalgsete eDNA uuringus suurima taksonoomilise mitmekesisusega olid esindatud seltsid liblikalised (lad *Lepidoptera*) ja kahetiivalised (lad *Diptera*), lisaks leiti ka väheuuritud tolmeldajate sugukondi, nt päriskärblased (lad *Muscidae*), õiekärblased (lad *Anthomyiidae*), viljakärblased (lad *Chloropidae*), vaksiklased (lad *Geometridae*) ja mähkurlased (lad *Tortricidae*) (Thomsen & Sigsgaard, 2019). Lülijalgete kooslused võivad olla osaliselt taimeliikide suhtes n-ö klasterdunud, mille korral erinevad lülijalgsete rühmad paiknevad grupiti erinevatel taimeliikidel (Thomsen & Sigsgaard, 2019), mida tuleb tulemuste tõlgendamisel silmas pidada. Oleks vaja rohkem sellealaseid uuringuid mõistmaks, kas lülijalgsete klasterdumine taimeliigiti on tõepärane tulemus või on pigem tingitud metoodika kallutatusest. Lülijalgsed võivad õitele kanda ka teiste lülijalgsete eDNA-d, samuti võivad enne eDNA proovide võtmist jääda õitesse mittetolmeldavad putukad või nende DNA (Thomsen & Sigsgaard, 2019). Selle meetodiga tabatud lülijalgsete mitmekesisus sõltub ka geenijärjestusest, mida määramiseks on kasutatud. Thomsen ja Sigsgaard (2019) kasutasid lülijalgsete eDNA määramiseks 16S ja COI (ingl *cytochrome c oxidase subunit I*) geenijärjestusi ning leidsid, et COI geenijärjestus tagas kõrgema mitmekesisuse. Kõige parema tulemuseni viis järjestuste kooskasutus (Thomsen & Sigsgaard, 2019).

Keskkonna DNA meetodi kasutamisel on teisigi metoodilisi puudusi ja lünki senistes teadmistes. Saadud järjestused võivad olla puudulikult sekveneeritud. Tulemuste kvaliteeti mõjutab lülijalgsete geneetiliste andmebaaside puudulikkus (Thomsen & Sigsgaard, 2019). Tolmeldajate triipkoodistamiseks mõeldud 16S andmebaasid on võrreldes COI omadega poolikud ning esineb madal liikidevaheline varieerumine. Samas saab sugukond mesilaste esindajaid eristada vaid 16S järjestusega (Thomsen & Sigsgaard, 2019). Juhul, kui on teada, et uuritavas koosluses moodustavad mesilaste poolt läbi viidud interaktsioonid suure osa

võrgustikust, tuleks kindlasti tähelepanu pöörata geenijärjestusele, millega triipkoodistamine toimub, et võrgustikust ei tekiks valearusaama.

Keskkonna DNA eraldamiseks on vaja teada õistaime taksonoomilist kuuluvust valimaks proovide võtmiseks sobilik õie osa. Kogutud õie osa, millelt määratakse keskkonna DNA-d, on senistes töödes sugukonniti erinenud, korvõielistel eraldatakse *flower head* (lad *capitulum*), mõnedel sarikalistel terved sarikad (ingl *umbels*) ning valitud *Boraginaceae* sugukonda kuuluvatel liikidel õis (Thomsen & Sigsgaard, 2019). Tulevastes uuringutes on vaja uurida ka putukate sugukondade suhtelist panust tolmeldamisesse, eDNA lagunemist õitel, sesoonseid ja päevaseid muutusi, erinevate putukaliikide eDNA kogust õitel, külastusaja mõju, sooritada korduskatseid eri keskkondades ning täiendada liikide vaatlusandmeid. Oluliselt rohkem oleks vaja mõista, kas putukad kannavad teiste putukate eDNA-d, andes viimaste külastuse kohta valepositiivse tulemuse (Thomsen & Sigsgaard, 2019). Seega aitaks eDNA meetodi testimisele ja arendamisele kaasa vaatlusala liikide täieliku nimekirja koostamine või olemasoleva nimekirja üle kontrollimine, mille tulemusel saab teada, kas eDNA-ga vaadeldud liikide osakaal kõigist ala liikidest suureneb. Edasistes õitelt kogutud eDNA uuringutes tuleb tähelepanu pöörata paljudele seni vastamata jäänud küsimustele. Ilma nende vastusteta ei saa eDNA põhjal koostatud võrgustikke tõepäralähedasteks pidada. Erinevused külastus- ja õietolmupõhiste võrgustike vahel tulenevad õietolmumeetodiga leitud liikide ja interaktsioonide uudsusest ja rohkusest (de Manincor *et al*., 2020).

4.1.3. Taim-tolmeldaja võrgustiku parameetreid mõjutavad tegurid

Taim-tolmeldaja võrgustike analüüsimise üks olulisi eesmärke lisaks organismivaheliste suhete mõistmisele on hinnata, mil määral erinevad keskkonnategurid, sh ka inimtegevuse poolt põhjustatud keskkonnamuutused, elupaikade kadumine ja killustumine ning kliimategurid võrgustike omadusi ja n-ö säilenõtkust mõjutavad. Võrgustike ahenemine ja märkimisväärne struktuurimuutus võib eelneda olulisemale liikide kadumisele. Eelmises arutelu peatükis toodut silmas pidades on oluline TTV tulemuste interpreteerimisel arvestada võimalikke kõrvalekaldeid võrgustiku omadustes, mis pole põhjustatud mitte keskkonna või võrgustiku osalevate liikide bioloogiliste iseärasuste poolt, vaid on tingitud võrgustiku loomiseks kasutatud metoodikast põhjustatud kallutatusest. Järgnevad lõigud annavad nendest erinevatest mõjuteguritest kirjandusel tugineva ülevaate. Info on koondatud tabelisse 2 (Lisa 3; Tabel 2).

Spetsialiseerumine kui üks TTV olulisemaid parameetreid peegeldab reeglina liikide omadusi (Blüthgen & Staab, 2024), kuid elupaikade häirimine võib liikide ja võrgustike tasemel spetsialiseerumist märkmisväärselt mõjutada (Villalobos *et al*., 2019). Nii võivad näiteks põllumajandus ja killustumine suurendada TTV-de spetsialiseerumist (López-Vázquez *et al*., 2024). Vastastikmõjus osalejate spetsialiseerumine võib suurendada interaktsioonide ajalist stabiilsust ning tunnussobivust (Peralta *et al*., 2020). Tulevikus on vaja külastusvõrgustike spetsialiseerumise taseme kallutatust hinnata eri maastikes (Ballantyne *et al*., 2015). Näiteks kõrguse suurenedes maapinnast võib võrgustiku spetsialiseerumise näitaja väheneda lineaarselt või mittelineaarselt (Aguirre & Junker, 2024). See tähendab, et spetsialiseerumise taset võib mõjutada uurijate kohavalik. Kõrge vastastikune spetsialiseerumine tekib bioloogiliste tõkete, nagu õiesümmeetria, tolmeldaja suuruse ja sotsiaalsuse korral (Villalobos *et al*., 2019).

Võrgustiku suhtelist spetsialiseeritust mõjutab lisaks bioloogilistele ja maastikulistele teguritele ka valitud uurimismeetod, uuringu disain ning tulemuste läbi mõtlemata tõlgendamine. Külastusvõrgustikud võivad taim-tolmeldaja interaktsioonide spetsialiseerumise taset alahinnata (Zhao *et al*., 2019). Madal ühendatus tõlgendatakse tihti kui kõrge spetsialiseerumine ning pesastumine kui spetsialiseerumise asümmeetria (Blüthgen & Staab, 2024). Spetsialiseerumise ja pesastumise vahel on negatiivne seos (Yahaya *et al*., 2024). Spetsialiseerumine võidakse ajada segi liigi haruldusega (Blüthgen & Staab, 2024). Ühe vaatlusega liigid liigitatakse spetsialistidena, näidates selle tõttu kõrgemana võrgustiku spetsialiseerumist ja pesastumise esinemist ning väiksemana ühendatust (Blüthgen *et al*., 2008), kuigi spetsialistiks liigitatud liik tegelikkuses ei vasta sellisele rollile võrgustikus ja nii on spetsialiseerumise määr kallutatud (Carstensen *et al*., 2016). Spetsialiseerituse taset võib

mõjutada negatiivselt harvaesinevaid külastajaid alavalituks jättev külastusmeetod ning proovide võtmisel tekkivad väärtõlgendused (Dorado *et al*., 2011). Võrgustiku spetsialiseerumise tase väheneb taksonoomilise lahutusvõime vähenedes ehk liikide grupeerimisel kõrgema taksonoomilise tasemega funktsionaalgruppidesse väheneb spetsialiseerumine (Rahimi & Jung, 2025). Samuti võib „petjate“ eemaldamine külastusvõrgustikest suurendada spetsialiseerumise väärtust (Zhao *et al*., 2019).

Cirtwill ja kolleegid (2024) leidsid, et liikide spetsialiseerumise näitaja sarnaneb õietolmulasti võrgustike ja külastusvõrgustike puhul, kuid võrgustiku ja liigi tasemel oli spetsialiseerumine kõrgem õietolmuveo võrgustikes võrreldes külastusvõrgustikega (Zhao *et al*., 2019; Alarcón, 2010; Popic *et al*., 2013; Librán-Embid *et al*., 2024). Seega võivad külastusvõrgustikud alahinnata taimede ja tolmeldajate spetsialiseerumise taset (Ballantyne *et al*., 2015).

Kaameravõrgustikega saadud võrgustiku spetsialiseerumise tase oli ligi kolm korda kõrgem kui õietolmulastil põhinevatel võrgustikel (Leimberger *et al*., 2023). Spetsialiseerumise taset võivad mõjutada metatriipkoodistamise ja valgusmikroskoopiaga saadud madalam taksonoomiline lahutusvõime võrreldes vaatlustega, kuid seda saab lahendada resolutsiooni ühtlustamise teel, nt võrdsustades probleemsed taksonid meetoditi (Librán-Embid *et al*., 2024). Vaatamata sellele, et püünispesasid kasutab väike hulk putukaid, annab meetod väärtuslikku teavet haruldaste liikide spetsialiseerumise kohta, külastusandmete hinnang on kallutatud spetsialiseerumise suhtes võrdlusandmete puuduse tõttu püünispesade meetodiga (Dorado *et al*., 2011). Seega tuleb tulemusi interpreteerida nii kasutatavast meetodist kui uurimisküsimusest lähtuvalt.

Pesastumine on üks võrgustike parameetreid, mis võib mõjutada võrgustike stabiilsust maastikumuutuste suhtes (Ferreira *et al*., 2013). Uued ühenduslülid tekivad tihedalt ühendatud sõlmkohtadega, mille tõttu suureneb ka pesastumise määr (Bosch *et al*., 2009). Pesastumise näitaja suurenemine võib viia võrgustiku lihtsustumiseni, mille käigus kaovad spetsialistidevahelised vastastikmõjud. Keskkonnatingimuste halvenemisel jäi pesastumine samaks neljas ning vähenes viies uuringus kümnest (Soares *et al*., 2017). Pesastumine ja modulaarsus korreleeruvad taim-tolmeldaja kooslustes (Fortuna *et al*., 2010), pesastumine korreleerus negatiivselt spetsialiseerumisega (-0,48) ja modulaarsus korreleerub negatiivselt pesastumisega (Yahaya *et al*., 2024).

Madal vaatlussagedus ja vaatluste kallutatud jaotus annavad võrgustikust näiliselt pesastunud ja halvasti ühendatud mulje (Carstensen *et al*., 2016). Pesastumise mustrite tuvastamisele madala proovivõtmise intensiivsuse ja väikeste võrgustike korral aitab kaasa transektmeetod

(Gibson *et al*., 2011). Pesastumise määra mõjutab proovivõtmise kestus ja võrgustiku suurus, kusjuures pesastunud võrgustikud võivad olla suuremad kui mittepesastunud. Kõige suurema pesastumisega võivad olla võrgustikud, mille proovivõtmisintensiivus on suur (Gibson *et al*., 2011). Ruumiline ja ajaline skaala on olulised uurimiskohtade valikul, näiteks mõjutab kõrgus maapinnast pesastumise määra (Traveset *et al*., 2016): TTV pesastumine suureneb reeglina kõrguse kasvades (Chesshire *et al*., 2021). „Petjate“ eemaldamine külastusvõrgustikest vähendab aga pesastumise määra (Zhao *et al*., 2019).

Külastusvõrgustike pesastumine võib olla kõrgem kui õietolmuveovõrgustikes (Zhao *et al*., 2019). Kvalitatiivse pesastumise väärtused olid külastusvõrgustikes oluliselt kõrgemad kui õietolmuveovõrgustikes, kuid kvantitatiivse pesastumise väärtused ei erinenud erinevate metoodikate vahel oluliselt (Zhao *et al*., 2019; Alarcón, 2010). Modulaarsus on ökoloogiliste võrgustike üks olulisi struktuurinäitajaid, mis kirjeldab koosluste dünaamikat ja interakteeruvate liikide gruppide suhtelisi tugevusi (Watts *et al*., 2016). Moodulite vahel interaktsioone loovate liikide eemaldamine süsteemist mõjutab märkimisväärselt võrgustiku ülesehitust ja struktuuri (Bascompte, 2009). Võrgustiku modulaarsusega on positiivselt seotud liigirikkus, kitsamalt taimede ja loomade liigirikkuse omavaheline suhe ning negatiivselt loomade asustustihedus ja õieressursside küllasus (Yahaya *et al*., 2024). Pesastumine ja modulaarsus korreleeruvad taim-tolmeldaja kooslustes negatiivselt (Fortuna *et al*., 2010). Ühendatus ja modulaarsus reageerivad elupaikade killustumisele ja põllumajanduslikule maakasutuse intensiivistumisele sarnaselt (López-Vázquez *et al*., 2024). Modulaarsus ja üldisus vähenevad kooslustes koos lineaarselt (Russo *et al*., 2014). Modulaarsus oli positiivses korrelatsioonis spetsialiseerumisega (0,25) ning negatiivses pesastumisega (-0,2) (Yahaya *et al*., 2024).

Elupaigatüüp ei mõjuta reeglina modulaarsust (Prendergast & Ollerton, 2021). Samuti ei mõjuta põllumajandus ja killustumine oluliselt modulaarsust, kuid killustatud aladel on interaktsioonivõrgustike ülesehitus pigem modulaarsem (López-Vázquez *et al*., 2024).

Taim-tolmeldaja võrgustike tulemuste tõlgendamisel on vaja arvestada võrgustiku suuruse mõju modulaarsusele (López-Vázquez *et al*., 2024): modulaarsuse mustrid ei pruugi avalduda väikestes TT võrgustikes (Chesshire *et al*., 2021). Nii õietolmuveovõrgustikud kui külastusvõrgustikud on modulaarse ülesehitusega ning moodulite arv on enamasti sarnane, kuid külastusvõrgustike modulaarsus on madalam. „Petjate“ eemaldamine külastusvõrgustikest suurendab modulaarsuse väärtust (Zhao *et al*., 2019). Ühendatus on seotud üldisuse ning haavatavusega (Blüthgen *et al*., 2008). Madala ühendatuse korral on suure pesastumise määraga võrgustikud kõrge modulaarsusega ja kõrge ühendatuse korral esineb vastupidine efekt

(Fortuna *et al*., 2010). Sarnaselt mitmetele teistele võrgustiku parameetritele mõjutab ka ühendatuse väärtust võrgustiku suhteline suurus (Popic *et al*., 2013). Võrgustik on seda suurem, mida enam esineb vastastikmõjusid. Võrgustike tajutud suurust võivad mõjutada vaatlussagedus ja -efektiivsus. Simuleerides interaktsiooniteabe suurendamise mõjusid parameetritele, suurenes ühendatuse näitaja 60% (Dorado *et al*., 2011). Liikide esinemistihedus ja andmete kogumise intensiivsus mõjutavad ühendatust (Carstensen *et al*., 2016). Ühendatus võib varieeruda ka ajaliselt (Gibson *et al*., 2011). On leitud, et võrgustike ühendatus reageerib geograafilisele paiknemisele, kuid ühendatus pole oluliselt mõjutatud põllumajandusest ja elupaikade killustumisest (López-Vázquez *et al*., 2024). Ookeanisaarte ühendatus on suurem kui maismaasaarte võrgustike puhul (Wang *et al*., 2025). Jääkühendatus (ühendatusest on maha arvestatud liigirikkusega seotud ühendatus) on madalam mägismaa ja troopilistes võrgustikes ning kõrgem madalmaa ja vahemerelistes võrgustikes (Olesen & Jordano, 2002). Vaatlusalade valimisel tuleb seega silmas pidada vaatlusala omadusi.

Haruldaste ehk ühe vaatlusega mesilaste eemaldamine andmestikust tõstab ühendatust (Popic *et al*., 2013). Seega mõjutab ühendatuse määra ka hilisem andmetöötlus, mille käigus võidakse eemaldada osad vaatlused, mis on ebatäpsed või kordumatud. Ühendatuse väärtused on sarnased õietolmuveo- ja külastusvõrgustikes (Alarcón, 2010; Librán-Embid *et al*., 2024). Õietolmuanalüüsi kooskasutus vaatlusmeetodiga suurendab ühendatuse näitajat 1,43 korda (Bosch *et al*., 2009). Chesshire ja kolleegid (2021) leidsid, et ühendatuse väärtus võib olla mittetõepärane väikese valimi tõttu. Ühendatuse uurimiseks on kasu proovide võtmise efektiivsuse ja ajakulu suurendamisest vaatlusmeetodis (Bosch *et al*., 2009). Transekti ja ajastatud vaatluste meetodid ei mõjuta vastastikmõju ühendatust (Gibson *et al*., 2011).

Parameetrid üldisus ja haavatavus on analoogsed – mõlemad tähistavad ühenduslülide keskmist liigi kohta (Bascompte & Jordano, 2013). Külastusmeetodiga hinnatud võrgustike haavatavuse näitaja on madalam (Novella-Fernandez *et al*., 2019). Metatriipkoodistamise võrgustiku haavatavus (ingl *generality of plants*) on valgusmikroskoopia teel saadud näitajast madalam (Macgregor *et al*., 2019). Kohtumine on külastusest laiem mõiste. Üks kohtumine hõlmab ühe tolmeldajaisendi kokkupuudet taimeisendiga ning üht või mitut külastust. Kohtumismeetod on töös võrdsustatud külastusmeetodiga. Kohtumismeetodiga saadud haavatavus on kõrgem kui üldisus, külastusmeetodiga on haavatavuse ja üldisuse näitajad sarnased. Haavatavus langeb külastusmeetodiga (Novella-Fernandez *et al*., 2019).

Kahepoolsed motiivid on kasulikud võrgustiku struktuuri hindamiseks, aga enne uurimist tuleb paika panna, mitme liigiga motiive uuritakse (Simmons *et al*., 2019a). Motiive saab kasutada hindamaks, kas tegemist on mutualistliku või antagonistliku võrgustikuga (Pichon *et al*., 2024).

Motiivid edastavad teavet võrgustiku interaktsiooniahela kohta ning liik saab paikneda motiivis erinevatel positsioonidel (Simmons *et al*., 2019a). Motiivilugemid (ingl *motif counts*) võimaldavad võrrelda erinevaid võrgustikke. Motiive saab kasutada uurimaks keskkonnamõjude toimet liikidevaheliste vastastikmõjude ülesehitusele (Fisogni *et al*., 2022). Kliimamuutuste tulemusel tekkiv spetsialistide kadu võrgustikest muudab stabiilsete motiivide esinemise haruldasemaks ja võrgustik võib muutuda ebastabiilsemaks (Cirtwill *et al*., 2018). Motiivid on vähekasutatud ja -uuritud TTV uurimistöödes ning on ebaselge, kuidas eristuvate liikide ökoloogia mõjutab motiive. Samuti on üleesindatud loomkülastajate generalistlikud võrgustiku motiivid (Lanuza *et al*., 2023). Motiivide kasutamise puuduseks võrgustike uurimisel on suur andme- ja töömaht. Üle 6 liigiga motiivide katsetamise puudused võivad seisneda suures andmemahus, arvutusvõimekuses ja liigses detailsuses (Simmons *et al*., 2019a), mistõttu on suurte motiivide analüüs ja tõlgendamine on raskendatud (Dritz *et al*., 2023). Motiivid sobivad pigem võrgustike võrdlemiseks, kuna on vastupidavad meetodite vahetumisele (Simmons *et al*., 2019b).

Püünispesade meetodiga saadakse suurem ning tõepärasem liigiastme väärtus kui külastusvõrgustikuga ja mida suuremad on mõlema meetodi vaatlussagedused, seda sarnasemad on nende liigiastme väärtused (Dorado *et al*., 2011). Mitmete liikide jaoks ei tulene õietolmulasti- ja külastusmeetodi võrgustike erinevused liigiastmes suuremast vaatlusefektiivsusest õietolmulasti andmestikus. Liigiastmed on õietolmulasti võrgustikus oluliselt kõrgemad kui külastusvõrgustikus (Cirtwill *et al*., 2024). Mida haruldasem on liik, seda kallutatum on külastusandmete meetod liigiastme määramisel. Haruldaste liikide puhul jääb osa esinemistest vaatlemata ning näitaja väärtus on seetõttu madal (Dorado *et al*., 2011).

Võrgustiku ühetaolisust võivad mõjutada mitmed erinevad tegurid. Madalam ühetaolisuse väärtus võib tuleneda invasiivsete liikide levikust piirkonda ning elupaikade kaost, mille korral muutuvad osad liigid ning nendega seotud vastastikmõjud valdavaks. Kõrge ühetaolisus esineb haruldaste liikide kadumisel (Kaiser-Bunbury & Blüthgen, 2015). Interaktsiooni ühetaolisus tõuseb kergelt looduskaitselise tegevuste (erakmesilaste kunstpesade, looduslike taimepopulatsioonide ja kimalaskolooniate lisamine) tulemusena (Fisogni *et al*., 2021). Linnastumise kasvuga väheneb interaktsiooni ühetaolisus (Udy *et al*., 2020). Vastupidiselt eelnevale uuringule leidsid Geslin ja kolleegid (2013), et linnamaastikes oli interaktsiooni ühetaolisus kõrgem.

Ajastatud vaatluste puhul oli ühetaolisus kõrgem kui transektmeetodiga, kuid metoodika ei mõjutanud oluliselt Alatalo ja Shannoni mitmekesisuse indeksitel põhinevaid ühetaolisuse näitajaid (Gibson *et al*., 2011). Ühetaolisus langes külastuspõhise meetodi kasutamisel

(Novella-Fernandez *et al*., 2019). Õietolmuveo võrgustiku madalam ühetaolisuse näitaja võib olla põhjustatud sellest, et üks isend veab suurt kogust õietolmu (Popic *et al*., 2013). Transekti ja ajastatud vaatluste meetodid ei mõjuta vastastikmõju ühetaolisust (Gibson *et al*., 2011).

Tolmeldamisvõrgustikus on üldisus seotud ühendatusega. Selle madala määra korral esineb ka madal ühendatuse määr (Gong *et al*., 2022). Üldisus korreleerub lisaks ühendatusele ka pesastumise määraga (Russo *et al*., 2019). Õietolmulasti meetodit kasutades ilmneb suurem üldisuse määr, mille põhjuseks võib olla isendi poolt edastatava teabe suurem hulk või tolmeldajatepõhise meetodi lisamõju vaadeldud vastastikmõjudele (Cirtwill *et al*., 2024). Üldisus oli sealjuures kõrgem triipkoodistamise võrgustikus võrreldes valgusmikroskoopia teel saadud võrgustikuga (Macgregor *et al*., 2019). Kui õietolmulasti ja külastusmeetodit kooskasutada õitsemise hooajal, võivad mõlemad anda sarnase ülevaate üldisusest. Selle põhjuseks võib olla osade putukate pikk aktiivsusperiood (Cirtwill *et al*., 2024). Kohtumispõhise meetodiga saadud üldisuse tase oli madalam kui haavatavus (Novella-Fernandez *et al*., 2019). Üldisus oli seda kõrgem, mida lähemal olid poollooduslikud rohumaad, kuid linnarohumaadel näitaja langes (Pardee *et al*., 2023). Fosfor- ja lämmastikväetise kasutamine langetab üldisust (Wang *et al*., 2022). Vaatlusala valikul tuleb seetõttu arvesse võtta uuritava piirkonna omadusi ja ajalugu teadmaks, kuidas võib uurimisala kontekst mõjutada võrgustiku üldisuse näitajat.

5. Järeldused

Bakalaureusetöö raames tehtud erinevate taim-tolmeldaja võrgustiku hindamise meetodite võrdlus ning kasutatava meetodi mõju hindamine võrgustiku parameetritele näitab, et meetodit tuleb sõltuvalt uuritavast piirkonnast ja uurimisküsimusest väga põhjalikult valida. Järgnevad lõigud annavad kokkuvõtlikult soovitusi, mida meetodit valides silmas pidada ning kuidas ühe või teise meetodi puudusi arvesse võtta.

Fütotsentriliste uurimismeetodite (vaatluspõhised meetodid) peamised eelised olid uuringute rohkus, kõrge kordumatute vastastikmõjude lahutusvõime, suur haruldaste liikide vaatlustõenäosus ning ülevaate andmine liigilisest koosseisust. Zootsentriliste meetodite (transektmeetod, püünispesade meetod, mikroskoopia ja õietolmuveo meetod) eelised on tundlikkus putukate taksonoomiale, suur ruumiline ulatus, kõrge lahutusvõime ajaühiku kohta, meetodite kooskasutuse võimalus, õietolmuatlase koostamine, kulutõhusus, kättesaadavus, fototöötlus ning sobilikkus taksonitele liblikalised ja mesilased uurimiseks. Fütozootsentriliste meetodite (DNA põhised meetodid, fotomeetod ning külastajatepõhised meetodid) eelised on eDNA mitteinvasiivsus, efektiivsus liigilise koosseisu määramisel, sobivus haruldastele liikidele, DNA metatriipkoodistamise efektiivne õietolmu taksonoomiline lahutusvõime, praimerite tõhusus tolmeldajate liigini määramisel, sobivus putukaseltsidele (*Lepidoptera*, *Diptera*), putukate sugukondadele (*Muscidae*, *Anthomyiidae*, *Chloropidae*, *Geometridae*, *Tortricidae*) ja koolibridele, suur valim, vaatlusefektiivsus, tõepärase ülevaate andmine TTV-dest, tolmeldaja perspektiivi edastamine ning mittetolmeldajate mõju hindamine. Muude meetodite (arvutisimulatsioone kasutavad meetodid) eeliseks on suur valim.

Fütotsentriliste uurimismeetodite (vaatluspõhised meetodid) peamised puudused olid väike ruumiline ulatus, isendi tasemel vaatlused, madal interaktsioonide arv ajaühikus ja putuka kohta, külastajate tolmeldamiskäitumise mittehindamine ja ressursirohkus. FT meetodite puudusi vähendaks õierohkuse teabe kaasamine, meetodite kooskasutus, suurema ruumilise ulatusega uuringud ja kallutatuse analüüsimine.

Zootsentriliste meetodite (transektmeetod, püünispesade meetod, mikroskoopia ja õietolmuveo meetod) puudused on tundlikkus putukate taksonoomiale (määramistõenäosused pole võrdsed), õietolmu asukoht putukate kehal mõjutab tulemusi, vähetundlikkus haruldaste taimede suhtes, standardiseerimata metoodika, interaktsioonide mitte märkamine, õietolmu kogumise meetodi väheefektiivsus, SEM kallidus ning lähiliikide õietolmu määramine. Meetodite puudusi vähendaks putukate taksonoomilise mõju määramine, ettevaatlikkus transpordil, metoodika standardiseerimine ning meetodite kooskasutus.

Fütozootsentriliste meetodite (DNA põhised meetodid, fotomeetod ning külastajatepõhised meetodid) puudused on valede kehaosade pildistamine, kaamerate ülessättimine, kallutatus harulduste suhtes, markeritevahelised erinevused, referentsjärjestuste puudumine, taksonoomiline lahutusvõime, praimerite universaalsus, DNA päritolu kindlaks tegemine, tolmeldajate klasterdumine, sõltuvus taimekooslusest, DNA metatriipkoodistamine tundlikkus saaste-DNA-le, eDNA ebatäielik sekveneerimine, PCR replikaadid, interaktsiooni tüübi ja tugevuse mittesisaldamine, külastajate tolmeldamisefektiivsuse erinevused, kallutatus anda ülevaade kimalaste taksoni kohta, taimede info vähesus või rohkus ning „petjate“ vaatluse sisaldamine. Lahendusena on välja toodud külastajate tolmeldamisefektiivsuse hindamine, „petjate“ välistamine, kallutatuse hindamine, interkatsioonitüübi info sisaldamine, referentsandmebaaside täiendamine, markerite kooskasutus, negatiivse kontrolli kasutus ja sekveneerimine, klasterdumise põhjuste uurimine, tolmeldamispanuse kindlaks tegemine, eDNA tolmeldajatega liikumise uuringud, DNA eraldamise metoodika kooskasutus, standardmeetodite kohandamine väiksele proovimahule, DNA hulga ja PCR tsüklite arvu suurendamine ning laiema fotokogu kasutus.

Muude meetodite (arvutisimulatsioone kasutavad meetodid) puudusteks on suur andmemaht, vajadus suurandmete järgi, suur kulu, TTV omaduste ja näitajate kaalu võrdsustamine, liigisisese variatsiooniga mitte arvestamine, võrdlusandmete puudumine ning proovisageduse ja arvukusega mittearvestamine. Lahenduseks on pakutud võrdlusandmete kasutamist, omaduste erinevat kaalu, ühiseid andmebaase, sobivate näitajate valimist, standardiseerimist, mudelite võrdlemist ning kallutatud proovide eemaldamist.

5.1. Meetodite valik ja tulevikusuunised

Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike uurimiseks tuleb esmalt kindlaks teha, milliseid võrgustike parameetreid hinnatakse, sest erinevad uurimismeetodid annavad näitajatele erinevaid hinnanguid. On raske öelda, kas mõned meetodid on vähem kallutatud või on nende kohta ilmunud vähem võrdlevaid uuringuid. Meetodi rohke kasutamise tõttu tekib rohkem uuringuid ning sarnase metoodika võrdlemisel ilmneb enam kitsaskohti. Metoodika valimisel tuleb olla tuttav uurimisobjektidega, sest osad meetodid on sobivamad osadele taksonitele, näiteks on õietolmuveo meetodiga kimalaste interaktsioonide tõenäosus kõrgem kui mesilaste oma. Samuti on oluline silmas pidada, milliselt putuka kehaosalt on õietolm eraldatud, see on eriti oluline meemesilaste puhul, kellel tasub vältida suirakorvikestest eraldamist, sest seal paikneb tolmeldamiseks mittekasutatav õietolm. Ka taime taksonoomiline kuuluvus on oluline teave, sest erinevatel õistaimedel võetakse proove erinevatest õie või õisiku osadest. TTV

valikul tuleb arvestada ressursside tüüpi ja hulka, on oluline tagada majanduslike ja tööjõu ressursside kestvust uuringu lõpuni. Suur vaatlusala vajab enam ressursse.

Määramisel on vajalik tagada sobiv taksonoomiline lahutusvõime vältimaks kallutatust, lahutusvõimet parandaks meetodite kooskasutus ja DNA andmebaaside täiendamine. DNA põhistel meetoditel on oluline referentsandmebaaside olemasolu ning põhjalikkus, sest markerite andmebaasid erinevad täpsusastme poolest, määrangud on raskendatud ebatäieliku andmebaasi alusel. DNA põhised meetodid on kiiresti arenevad ning referentsandmebaaside täiendamine peaks olema prioriteetne.

Esineb vajadus kordusuuringuteks erinevates keskkondades hindamaks keskkonnategurite mõju võrgustikest ülevaate andmisele. Samuti oleks taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike uurimisel oluline meetodite standardiseeritus, mis lihtsustaks võrgustike ja uurimistulemuste võrdlemist. Siiski tuleb standardiseerimisega olla ettevaatlik, sest liigne üldistamine kaotab vajalikud detailid ning võib mõjuda kahjulikult väikeste erinevuste märkamisele võrgustikes. Tuleb arvestada vaatlusala ja -objektide eripäradega nii, et see ei kallutaks suurel määral uurimistulemusi. Kasu oleks sellest, kui artiklites oleks meetodite valik põhjendatud, see lihtsustaks tulevaste uuringute meetodivaliku protsessi. Edasised uuringud kallutatuse teemal on vajalikud tegemaks vahet, kas uurimistulemused edastavad infot kallutatusest või päriselt eksisteerivatest mustritest taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikes.

Kokkuvõte

Töös käsitletakse taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike (TTV) uurimismeetodeid ning antakse ülevaade nende eelistest ja puudustest. Samuti analüüsitakse meetodi ja keskkonnategurite mõju peamistele võrgustiku kirjeldamiseks kasutatavatele parameetritele (spetsialiseerumine, pesastumine, modulaarsus, ühendatus, haavatavus, motiivid, liigiaste, ühetaolisus ja üldisus), kuna taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike uurimismeetod mõjutab võrgustike tajutud parameetreid ehk meetodid rõhutavad erinevaid võrgustike omadusi. Töös selgitatakse ja eestindatakse levinuimaid TTV mõisteid. Taimede ja tolmeldajate vaheliste interaktsioonide võrgustike teemaliste publikatsioonide ülevaade koostati andmebaasis *Web of Science*, mis näitas et selleteemalise kirjanduse arv on ajas kasvav, mistõttu vajadus mõista erinevate meetodite eeliseid ja puudusi on suur vältimaks tulemusest saadud väärtõlgendusi.

Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikke uuritakse fütotsentriliselt (vaatluspõhised meetodid), zootsentriliselt (transektmeetod, püünispesade meetod, mikroskoopia ja õietolmuveo meetod), fütozootsentriliselt (DNA põhised meetodid, fotomeetod ning külastajatepõhised meetodid) või muude meetoditega (arvutisimulatsioone kasutavad meetodid). Enimkasutatavad meetodid on fütotsentrilised meetodid, täpsemalt vaatlusmeetodid. TTV-dest tõepärase ülevaate andmist lihtsustab meetodite kooskasutus.

Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike uurimisel on enimkasutatud taimekeskne ehk fütotsentriline lähenemine, mis annab ülevaate taimede interaktsioonidest tolmeldajatega. Aktuaalne ja palju potentsiaali omav TTV uurimismeetod on DNA-põhine meetod, mille alla kuuluvad DNA metatriipkoodistamine ja keskkonna DNA meetod.

Fütotsentriliste uurimismeetodite peamised eelised olid uuringute rohkus, kõrge kordumatute vastastikmõjude lahutusvõime, suur haruldaste liikide vaatlustõenäosus ja ülevaate andmine liigilisest koosseisust ning peamisteks puudusteks väike ruumiline ulatus, isendi tasemel uuringud, madal interaktsioonide arv ajaühikus ja putuka kohta ja ressursirohkus. Zootsentriliste meetodite peamised eelised on suur ruumiline ulatus ja kõrge lahutusvõime ajaühiku kohta ning peamised puudused on taksonite määramistõenäosuste ebavõrdsus ning standardiseerimata metoodika. Fütozootsentriliste meetodite peamised eelised on mitteinvasiivsus, sobivus haruldastele liikidele, kõrge taksonoomiline lahutusvõime, suur valim ning tõepärase ülevaate andmine taim-tolmeldaja interaktsioonidest. Meetodite peamised puudused on kallutatus haruldaste liikide suhtes, referentsandmebaaside puudulikkus ning külastajate tolmeldamisefektiivsuse erinevused. Muude meetodite eeliseks on suur valim ning

peamisteks puudusteks suur andmemaht, võrdlusandmete puudumine ja näitajate kaalu võrdsustamine.

Võrgustiku koostamiseks valitud meetod mõjutab taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike ülesehitust ja parameetreid. Kõik töös käsitletud üheksa parameetrit olid mõjutatud meetodist, erinevad meetodid näitasid parameetri väärtust kõrgema või madalamana tegelikust väärtusest või ei mõjutanud näitajat üldse. Meetodid mõjutasid võrgustikke erineva vaatlustiheduse, taksonoomilise lahutusvõime, haruldaste liikide käsitlemise, mittetolmeldavate „petjate“ sisaldamise, tolmeldaja- või taimepõhisuse kaudu.

Meetodite kooskasutus võimaldab kontrollida tulemuste tõepära ja meetodite efektiivsust. Meetodi valimisel tuleb esmalt määratleda uurimisobjekt, vaatlusala ning uuritavad võrgustiku näitajad, vältides nende korral kallutatud meetodeid. Uurimisobjekti alusel valitakse füto-, zoo- ja fütozootsentrilised meetodid või muud meetodid.

Summary

The main aim of the bachelor thesis is to give an overview of different research methods of studying plant-pollinator interaction network (PPN) and to present their advantages and disadvantages. In addition, the influence of methods and environmental factors on the main PPN parameters (specialisation, nestedness, modularity, connectance, vulnerability, motifs, species degree, evenness and generality) is explored, because the study method can affect how the parameters are perceived. In particular, different methods can emphasise or decrease the role and parameter values of different network characteristics. Common PPN concepts are translated and explained into Estonian language. The overview of PPN publications was compiled using Web of Science literature database, which showed that the amount of literature on this topic is increasing with time. Thus, there is a need to understand advantages and disadvantages of methods to avoid misinterpretation.

Plant-pollinator interaction networks are being studied using phytocentric (observational methods), zoocentric (transect method, trap nest method, microscopy and pollen transport method), phytozoocentric (DNA based methods, photomethod and visitation methods) or other methods (methods of computer simulations). The most used approaches are phytocentric observational methods.The combined use of methods helps to give a truthful overview of PPNs. Currently popular DNA based approaches for studying plant-pollinator interactions have a lot of potential. These include DNA metabarcoding and environmental DNA methods.

The main advantages of phytocentric methods are the high number of studies, high resolution of unique interactions, increased observation probability of rare species, giving an overview of species composition.The disadvantages of this approach is small spatial scale, focusing on individual plants, low number of interactions per unit of time and per insect, and the high amount of resources needed. The advantages of zoocentric methods are large spatial scale and high resolution per unit of time. The disadvantages of this approach are the taxonomical differences in detection probabilities and unstandardised methods. The advantages of phytozoocentric method are noninvasiveness, overall suitability for rare species, high taxonomical resolution, large sample size and a more truthful overview of PPNs, while the disadvantages are the bias towards rare species, lack of thorough reference databases and the difference of pollination effectivity of insects.

The method used to construct plant-pollinator network influences their structure and parameters. Each one of the nine network parameters are influenced by the method, different methods give higher or lower estimations of real parameter value or do not influence it at all. Methods influenced networks through the difference in observation density, taxonomical resolution, phyto- or zoocentric approach and inclusion of rare species or non-pollinating "cheaters".

The combined use of methods allows to verify results and the effectiveness of methods. The correct method has to be chosen according to the research object, area of interest and network parameters, avoiding or taking into account possible biases in the methods.

Kasutatud allikad

Aguirre, L. A., & Junker, R. R. (2024). Floral and pollinator functional diversity mediate network structure along an elevational gradient. *ALPINE BOTANY*, *134*(2), 193–206. https://doi.org/10.1007/s00035-024-00308-w

Alarcón, R. (2010). Congruence between visitation and pollen-transport networks in a California plant–pollinator community. Oikos, 119(1), 35–44. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17694.x

Ashworth, L., Aguilar, R., Galetto, L., & Aizen, M. A. (2004). Why do pollination generalist and specialist plant species show similar reproductive susceptibility to habitat fragmentation? *Journal of Ecology*, *92*(4), 717–719. https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00910.x

Ballantyne, G., Baldock, K. C. R., & Willmer, P. G. (2015). Constructing more informative plant-pollinator networks: Visitation and pollen deposition networks in a heathland plant community. *Proceedings. Biological Sciences*, *282*(1814), 20151130. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1130

Bane, M. S., Pocock, M. J. O., & James, R. (2018). Effects of model choice, network structure, and interaction strengths on knockout extinction models of ecological robustness. *Ecology and Evolution*, *8*(22), 10794–10804. https://doi.org/10.1002/ece3.4529

Bascompte, J. (2009). Mutualistic networks. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *7*(8), 429–436. https://doi.org/10.1890/080026

Bascompte, J., & Jordano, P. (2013). *Mutualistic Networks*. Princeton University Press. http://ebookcentral.proquest.com/lib/nlibee-ebooks/detail.action?docID=1383485

Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *100*(16), 9383–9387. https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100

Bell, K. L., Fowler, J., Burgess, K. S., Dobbs, E. K., Gruenewald, D., Lawley, B., Morozumi, C., & Brosi, B. J. (2017). Applying pollen DNA metabarcoding to the study of plant–pollinator interactions. *Applications in Plant Sciences*, *5*(6), 1600124. https://doi.org/10.3732/apps.1600124

Blüthgen, N., & Staab, M. (2024). *A Critical Evaluation of Network Approaches for Studying Species Interactions*. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102722-021904

Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D. P., & Menzel, F. (2008). What Do Interaction Network Metrics Tell Us About Specialization and Biological Traits. *Ecology*, *89*(12), 3387–3399. https://doi.org/10.1890/07-2121.1

Bosch, J., Martín González, A. M., Rodrigo, A., & Navarro, D. (2009). Plant–pollinator networks: Adding the pollinator's perspective. *Ecology Letters*, *12*(5), 409–419. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01296.x

Buldas, A., Laud, P., & Villemson, J. (2003). *Graafid*. Tartu Ülikool.

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

Carstensen, D. W., Sabatino, M., & Morellato, L. P. C. (2016). Modularity, pollination systems, and interaction turnover in plant-pollinator networks across space. *Ecology*, *97*(5), 1298–1306. https://doi.org/10.1890/15-0830.1

Chesshire, P. R., McCabe, L. M., & Cobb, N. S. (2021). Variation in Plant–Pollinator Network Structure along the Elevational Gradient of the San Francisco Peaks, Arizona. *Insects*, *12*(12), Article 12. https://doi.org/10.3390/insects12121060

Cirtwill, A. R., Roslin, T., Rasmussen, C., Olesen, J. M., & Stouffer, D. B. (2018). Between-year changes in community composition shape species' roles in an Arctic plant–pollinator network. *Oikos*, *127*(8), 1163–1176. https://doi.org/10.1111/oik.05074

Cirtwill, A. R., Wirta, H., Kaartinen, R., Ballantyne, G., Stone, G. N., Cunnold, H., Tiusanen, M., & Roslin, T. (2024). Flower-visitor and pollen-load data provide complementary insight into species and individual network roles. *Oikos*, *2024*(4), e10301. https://doi.org/10.1111/oik.10301

Clarivate. (2023a). *Search Rules*. https://webofscience.help.clarivate.com/en-us/Content/search-rules.htm

Clarivate. (2023b). *Search Operators*. https://webofscience.help.clarivate.com/en-us/Content/search-operators.html

Clarivate. (2025). *Web of Science platform*. Web of Science Platform. https://clarivate.com/academia-government/scientific-and-academic-research/research-discovery-and-referencing/web-of-science/

Creer, S., Deiner, K., Frey, S., Porazinska, D., Taberlet, P., Thomas, W. K., Potter, C., & Bik, H. M. (2016). The ecologist's field guide to sequence-based identification of biodiversity. *Methods in Ecology and Evolution*, *7*(9), 1008–1018. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12574

Cristescu, M. E. (2014). From barcoding single individuals to metabarcoding biological communities: Towards an integrative approach to the study of global biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, *29*(10), 566–571. https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.08.001

de Aguiar, M. A. M., Newman, E. A., Pires, M. M., Yeake, J. D., Boettiger, C., Burkle, L. A., Gravel, D., Guimaraes Jr, P. R., O'Donnell, J. L., Poisot, T., Fortin, M.-J., & Hembry, D. H. (2019). Revealing biases in the sampling of ecological interaction networks. *PeerJ*, *7*, e7566. https://doi.org/10.7717/peerj.7566

de Manincor, N., Hautekèete, N., Mazoyer, C., Moreau, P., Piquot, Y., Schatz, B., Schmitt, E., Zélazny, M., & Massol, F. (2020). How biased is our perception of plant-pollinator networks? A comparison of visit- and pollen-based representations of the same networks. *Acta Oecologica*, *105*, 103551. https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103551

Dorado, J., Vázquez, D., Stevani, E., & Chacoff, N. (2011). Rareness and specialization in plant-pollinator networks. *Ecology*, *92*, 19–25. https://doi.org/10.1890/10-0794.1

Dormann, C. F., Fruend, J., & Gruber, B. (2007). *bipartite: Visualising Bipartite Networks and Calculating Some (Ecological) Indices* (p. 2.20) [Dataset]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.bipartite

Dormann, C., Frund, J., Bluthgen, N., & Gruber, B. (2009). Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *Open Journal of Ecology*, *2*, 7–24. https://doi.org/10.2174/1874213000902010007

Dritz, S., Nelson, R. A., & Valdovinos, F. S. (2023). The role of intra-guild indirect interactions in assembling plant-pollinator networks. *Nature Communications*, *14*(1), 5797. https://doi.org/10.1038/s41467-023-41508-y

Eesti Keele Instituut. (2018). *Eesti õigekeelsussõnaraamat: ÕS 2018* (M. Raadik, T. Erelt, T. Leemets, S. Mäearu, M. Raadik, P. Päll, Ü. Viks, A. Rõhu, & Eesti Keele Instituut, Eds.). Eesti Keele Sihtasutus.

Eesti Keele Instituut. (2025). *[IES] Inglise-eesti masintõlkesõnastik*. https://arhiiv.eki.ee/dict/ies/index.cgi

Eesti Keele Instituut. (2025). *Sõnaveeb*. https://sonaveeb.ee/search/unif

Fang, Q., Wu, J., Zhang, T., Ba, S., Zhao, C., & Dai, P. (2024). Flower visits and pollinator pollen load networks reveal the effects of pollinator sharing on heterospecific pollen transfer in a subalpine plant community. *Ecology and Evolution*, *14*(4), e11244. https://doi.org/10.1002/ece3.11244

Ferreira, P. A., Boscolo, D., & Viana, B. F. (2013). What do we know about the effects of landscape changes on plant–pollinator interaction networks? *Ecological Indicators*, *31*, 35–40. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.07.025

Fisogni, A., Hautekèete, N., Piquot, Y., Brun, M., Vanappelghem, C., Ohlmann, M., Franchomme, M., Hinnewinkel, C., & Massol, F. (2022). Seasonal trajectories of plant-pollinator interaction networks differ following phenological mismatches along an urbanization gradient. *Landscape and Urban Planning*, *226*, 104512. https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2022.104512

Fisogni, A., Massol, F., de Manincor, N., Quaranta, M., Bogo, G., Bortolotti, L., & Galloni, M. (2021). Network analysis highlights increased generalisation and evenness of plant-pollinator interactions after conservation measures. *Acta Oecologica*, *110*, 103689. https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103689

Fortuna, M. A., Stouffer, D. B., Olesen, J. M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B. R., Poulin, R., & Bascompte, J. (2010). Nestedness versus modularity in ecological networks: Two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology*, *79*(4), 811–817. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01688.x

Gay, C., Gaba, S., & Bretagnolle, V. (2024). The structure of plant–pollinator networks is affected by crop type in a highly intensive agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *359*, 108759. https://doi.org/10.1016/j.agee.2023.108759

Geslin, B., Gauzens, B., Thébault, E., & Dajoz, I. (2013). Plant Pollinator Networks along a Gradient of Urbanisation. *PLOS ONE*, *8*(5), e63421. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063421

Gibson, R. H., Knott, B., Eberlein, T., & Memmott, J. (2011). Sampling method influences the structure of plant—Pollinator networks. *Oikos*, *120*(6), 822–831.

Gong, Y., Yu, L., & Zhao, L. (2022). Ecological Networks in Agroecosystems: Approaches and Applications. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, *9*(4), Article 4. https://doi.org/10.15302/J-FASE-2022466

Harend, H. (2013). *Ülevaade ökoloogiliste võrgustike analüüsist* [Bakalaureusetöö]. Tartu Ülikool.

Herrera, C. M., & Pellmyr, O. (2002). *Plant Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell Science Ltd.

Horskins, K., & Turner, V. B. (1999). Resource use and foraging patterns of honeybees, Apis mellifera, and native insects on flowers of Eucalyptus costata. *Australian Journal of Ecology*, *24*(3), 221–227. https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.1999.00965.x

Høye, T. T., Montagna, M., Oteman, B., & Roy, D. B. (2025). Emerging technologies for pollinator monitoring. *Current Opinion in Insect Science*, *69*, 101367. https://doi.org/10.1016/j.cois.2025.101367

Jones, G., & Bryant, V. (2007). A comparison of pollen counts: Light versus scanning electron microscopy. *Grana*, *46*, 20–33. https://doi.org/10.1080/00173130601173897

Kaiser-Bunbury, C. N., & Blüthgen, N. (2015). Integrating network ecology with applied conservation: A synthesis and guide to implementation. *AoB PLANTS*, *7*, plv076. https://doi.org/10.1093/aobpla/plv076

Kaiser-Bunbury, C. N., Traveset, A., & Hansen, D. M. (2010). Conservation and restoration of plant–animal mutualisms on oceanic islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *12*(2), 131–143. https://doi.org/10.1016/j.ppees.2009.10.002

Kallaste, K.-C. (2023). *Ülikoolist väljalangemise ennustamine masinõppe mudelite abil* [Bakalaureusetöö, Tartu Ülikool]. https://hdl.handle.net/10062/93760

Laarmaa, R. (2013). *Fütoplanktoni klassifikatsiooni täiustamine järvede ökoloogilise seisundi hindamisel* [Bakalaureusetöö, Eesti Maaülikool]. https://www.researchgate.net/publication/256086691_FUTOPLANKTONI_KLASSIFIKATSIOONI_TAIUSTAMINE_JARVEDE_OKOLOOGILISE_SEISUNDI_HINDAMISEL_Improvement_of_phytoplankton_classification_to_assess_ecological_quality_of_lakes

Ladva, C. (2023). *Maastikustruktuuri muutuste mõju taimede ja tolmeldajate vaheliste interaktsioonide võrgustikele* [Bakalaureusetöö]. Tartu Ülikool.

Lanier, K. A., Petrov, A. S., & Williams, L. D. (2017). The Central Symbiosis of Molecular Biology: Molecules in Mutualism. *Journal of Molecular Evolution*, *85*(1), 8–13. https://doi.org/10.1007/s00239-017-9804-x

Lanuza, J. B., Allen-Perkins, A., & Bartomeus, I. (2023). The non-random assembly of network motifs in plant–pollinator networks. *Journal of Animal Ecology*, *92*(3), 760–773. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13889

Leimberger, K. G., Hadley, A. S., & Betts, M. G. (2023). Plant–hummingbird pollination networks exhibit limited rewiring after experimental removal of a locally abundant plant species. *Journal of Animal Ecology*, *92*(9), 1680–1694. https://doi.org/10.1111/1365-2656.13935

Leimu, R., Vergeer, P., Angeloni, F., & Ouborg, N. J. (2010). Habitat fragmentation, climate change, and inbreeding in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences*, *1195*(1), 84–98. https://doi.org/10.1111/j.1749-6632.2010.05450.x

Librán-Embid, F., Grass, I., Emer, C., Alarcón-Segura, V., Behling, H., Biagioni, S., Ganuza, C., Herrera-Krings, C., Setyaningsih, C. A., & Tscharntke, T. (2024). Flower–bee versus pollen–bee metanetworks in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *291*(2023), 20232604. https://doi.org/10.1098/rspb.2023.2604

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

Lucas, A., Bodger, O., Brosi, B. J., Ford, C. R., Forman, D. W., Greig, C., Hegarty, M., Neyland, P. J., & de Vere, N. (2018). Generalisation and specialisation in hoverfly (Syrphidae) grassland pollen transport networks revealed by DNA metabarcoding. *The Journal of Animal Ecology*, *87*(4), 1008–1021. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12828

Macgregor, C. J., Kitson, J. J. N., Fox, R., Hahn, C., Lunt, D. H., Pocock, M. J. O., & Evans, D. M. (2019). Construction, validation, and application of nocturnal pollen transport networks in an agro-ecosystem: A comparison using light microscopy and DNA metabarcoding. *Ecological Entomology*, *44*(1), 17–29. https://doi.org/10.1111/een.12674

Maianne, M., Fieker, C. Z., Dias, M. M., & Reis, M. G. D. (2022). Hummingbird-plant networks in rupestrian fields and riparian forests in altitudinal areas of the Serra da Canastra National Park, Minas Gerais, Brazil. *Biota Neotropica*, *22*(2), e20211284. https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2021-1284

Manrique-Garzón, L. M., Ashman, T.-L., Realpe, E., & Lasso, E. (2025). A study of páramo plant-pollinator interactions on the sky islands of Colombia: Specialization, modularity, and species roles. Alpine Botany, 1–15. https://doi.org/10.1007/s00035-024-00324-w

Masing, V. (1992). *Ökoloogialeksikon*. Eesti Entsüklopeediakirjastus.

Milo, R., Shen-Orr, S., Itzkovitz, S., Kashtan, N., Chklovskii, D., & Alon, U. (2002). Network Motifs: Simple Building Blocks of Complex Networks. *Science*, *298*(5594), 824–827. https://doi.org/10.1126/science.298.5594.824

Mohamadzade Namin, S., Son, M., & Jung, C. (2022). Current methodologies in construction of plant-pollinator network with emphasize on the application of DNA metabarcoding approach. *Journal of Ecology and Environment*, *46*. https://doi.org/10.5141/jee.22.003

National Research Council (U.S.), National Academies Press (U.S.), & ProQuest (Firm) (Eds.). (2007). *Status of pollinators in North America* [Võrguteavik]. National Academies Press.

Novella-Fernandez, R., Rodrigo, A., Arnan, X., & Bosch, J. (2019). Interaction strength in plant-pollinator networks: Are we using the right measure? *PLOS ONE*, *14*(12), e0225930. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225930

Olesen, J. M., & Jordano, P. (2002). Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *ECOLOGY*, *83*(9), 2416–2424. https://doi.org/10.2307/3071803

Ollerton, J. (2017). Pollinator Diversity: Distribution, Ecological Function, and Conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *48*(Volume 48, 2017), 353–376. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022919

Ollerton, J. (2021). *Pollinators & pollination: Nature and society*. Pelagic.

Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, *120*(3), 321–326. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x

Pardee, G., Ballare, K., Neff, J., Do, L., Ojeda, D., Bienenstock, E., Brosi, B., Grubesic, T., Miller, J., Tong, D., & Jha, S. (2023). Local and Landscape Factors Influence Plant-Pollinator Networks and Bee Foraging Behavior across an Urban Corridor. *Land*, *12*, 362. https://doi.org/10.3390/land12020362

Parejo-Pulido, D., Díaz-Calafat, J., & Robla, J. (2024). Shedding light on overlooked pollinators: Global insights into floral interactions of velvet ants (Hymenoptera: Mutillidae and Myrmosidae). *Journal of Applied Entomology*, *n/a*(n/a). https://doi.org/10.1111/jen.13306

Peralta, G., CaraDonna, P. J., Rakosy, D., Fründ, J., Tudanca, M. P. 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

Peralta, G., Vázquez, D. P., Chacoff, N. P., Lomáscolo, S. B., Perry, G. L. W., & Tylianakis, J. M. (2020). Trait matching and phenological overlap increase the spatio-temporal stability and functionality of plant–pollinator interactions. *Ecology Letters*, *23*(7), 1107–1116. https://doi.org/10.1111/ele.13510

Petanidou, T., Kallimanis, A. S., Lazarina, M., Tscheulin, T., Devalez, J., Stefanaki, A., Hanlidou, E., Vujić, A., Kaloveloni, A., & Sgardelis, S. P. (2018). Climate drives plant–pollinator interactions even along small-scale climate gradients: The case of the Aegean. *Plant Biology*, *20*(S1), 176–183. https://doi.org/10.1111/plb.12593

Pichon, B., Le Goff, R., Morlon, H., & Perez-Lamarque, B. (2024). Telling mutualistic and antagonistic ecological networks apart by learning their multiscale structure. *Methods in Ecology and Evolution*, *15*(6), 1113–1128. https://doi.org/10.1111/2041-210X.14328

Popic, T. J., Wardle, G. M., & Davila, Y. C. (2013). Flower-visitor networks only partially predict the function of pollen transport by bees. *Austral Ecology*, *38*(1), 76–86. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2012.02377.x

Pornon, A., Andalo, C., Burrus, M., & Escaravage, N. (2017). DNA metabarcoding data unveils invisible pollination networks. *Scientific Reports*, *7*(1), 16828. https://doi.org/10.1038/s41598-017-16785-5

Pornon, A., Escaravage, N., Burrus, M., Holota, H., Khimoun, A., Mariette, J., Pellizzari, C., Iribar, A., Etienne, R., Taberlet, P., Vidal, M., Winterton, P., Zinger, L., & Andalo, C. (2016). Using metabarcoding to reveal and quantify plant-pollinator interactions. *Scientific Reports*, *6*(1), 27282. https://doi.org/10.1038/srep27282

Prendergast, K. S., & Ollerton, J. (2021). Plant-pollinator networks in Australian urban bushland remnants are not structurally equivalent to those in residential gardens. *Urban Ecosystems*, *24*(5), 973–987. https://doi.org/10.1007/s11252-020-01089-w

Proesmans, W., Albrecht, M., Gajda, A., Neumann, P., Paxton, R., Pioz, M., Polzin, C., Schweiger, O., Settele, J., Szentgyörgyi, H., Thulke, H.-H., & Vanbergen, A. (2021). Pathways for Novel Epidemiology: Plant-Pollinator-Pathogen Networks and Global Change. *Trends in Ecology & Evolution*, *36*, 623–636. https://doi.org/10.1016/j.tree.2021.03.006

Rahimi, E., & Jung, C. (2025). Impact of Taxonomic and Functional Grouping on Specialization in Plant–Pollinator Networks. *Entomological Research*, *55*(5), e70036. https://doi.org/10.1111/1748-5967.70036

Raskin, N. D., Vuturro, P. T., & ProQuest (Firm) (Eds.). (2012). *Pollination: Mechanisms, ecology and agricultural advances* [Võrguteavik]. Nova Science Publishers.

Razanajatovo, M., Schurr, F. M., Muhthassim, N., Troesch, S., & Knop, E. (2024). Pollen load, pollen species diversity and conspecific pollen carried by pollinators across 24-hour cycles. *Basic and Applied Ecology*, *78*, 23–27. https://doi.org/10.1016/j.baae.2024.04.008

Rivera-Hutinel, A., Bustamante, R. O., Marín, V. H., & Medel, R. (2012). Effects of sampling completeness on the structure of plant–pollinator networks. *Ecology*, *93*(7), 1593–1603. https://doi.org/10.1890/11-1803.1

Russo, L., Albert, R., Campbell, C., & Shea, K. (2019). Experimental species introduction shapes network interactions in a plant-pollinator community. *Biological Invasions*, *21*(12), 3505–3519. https://doi.org/10.1007/s10530-019-02064-z

Russo, L., Memmott, J., Montoya, D., Shea, K., & Buckley, Y. M. (2014). Patterns of introduced species interactions affect multiple aspects of network structure in plant–pollinator communities. *Ecology*, *95*(10), 2953–2963. https://doi.org/10.1890/13-2229.1

Sheppard, C., Burns, B., & Stanley, M. (2016). Future-proofing weed management for the effects of climate change: Is New Zealand underestimating the risk of increased plant invasions? *New Zealand Journal of Ecology*, *40*(3), 398–405. https://doi.org/10.20417/nzjecol.40.45

Sickel, W., Kulow, J., Krüger, L., & Dieker, P. (2023). BEE-quest of the nest: A novel method for eDNA-based, nonlethal detection of cavity-nesting hymenopterans and other arthropods. *Environmental DNA*, *5*(6), 1163–1176. https://doi.org/10.1002/edn3.490

Simmons, B. I., Cirtwill, A. R., Baker, N. J., Wauchope, H. S., Dicks, L. V., Stouffer, D. B., & Sutherland, W. J. (2019a). Motifs in bipartite ecological networks: Uncovering indirect interactions. *Oikos*, *128*(2), 154–170. https://doi.org/10.1111/oik.05670

Simmons, B., Sweering, M., Schillinger, M., Dicks, L., Sutherland, W., & Di Clemente, R. (2019b). bmotif: A package for motif analyses of bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution*, *2019*, 1–7. https://doi.org/10.1111/2041-210x.13149

Soares, R. G. S., Ferreira, P. A., & Lopes, L. E. (2017). Can plant-pollinator network metrics indicate environmental quality? *Ecological Indicators*, *78*, 361–370. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.03.037

Souza, C. S., Maruyama, P. K., Santos, K. C. B. S., Varassin, I. G., Gross, C. L., & Araujo, A. C. (2021). Plant-centred sampling estimates higher beta diversity of interactions than pollinator-based sampling across habitats. *New Phytologist*, *230*(6), 2501–2512. https://doi.org/10.1111/nph.17334

Zhang, M., & He, F. (2021). Plant breeding systems influence the seasonal dynamics of plant-pollinator networks in a subtropical forest. *Oecologia*, *195*(3), 751–758. https://doi.org/10.1007/s00442-021-04863-5

Zhao, Y.-H., Lázaro, A., Ren, Z.-X., Zhou, W., Li, H.-D., Tao, Z.-B., Xu, K., Wu, Z.-K., Wolfe, L. M., Li, D.-Z., & Wang, H. (2019). The topological differences between visitation and pollen transport networks: A comparison in species rich communities of the Himalaya–Hengduan Mountains. *Oikos*, *128*(4), 551–562. https://doi.org/10.1111/oik.05262

Taberlet, P., Coissac, E., Hajibabaei, M., & Rieseberg, L. H. (2012). Environmental DNA. *Molecular Ecology*, *21*(8), 1789–1793. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05542.x

Thomsen, P. F., & Sigsgaard, E. E. (2019). Environmental DNA metabarcoding of wild flowers reveals diverse communities of terrestrial arthropods. *Ecology and Evolution*, *9*(4), 1665–1679. https://doi.org/10.1002/ece3.4809

Tolmeldamisökoloogia töörühm. (2025). *Pärandniitude võrgustike funktsionaalse sidususe roll taim-tolmeldaja interaktsioonide tagajana (FuncNet)*. https://pollination.ut.ee/project/parandniitude-vorgustike-funktsionaalse-sidususe-roll-taim-tolmeldaja-interaktsioonide-tagajana-funcnet/

Tommasi, N., Biella, P., Maggioni, D., Fallati, L., Agostinetto, G., Labra, M., Galli, P., & Galimberti, A. (2023). DNA metabarcoding unveils the effects of habitat fragmentation on pollinator diversity, plant-pollinator interactions, and pollination efficiency in Maldive islands. *Molecular Ecology*, *32*(23), 6394–6404. https://doi.org/10.1111/mec.16537

Traveset, A., Tur, C., Trøjelsgaard, K., Heleno, R., Castro-Urgal, R., & Olesen, J. M. (2016). Global patterns of mainland and insular pollination networks. *Global Ecology and Biogeography*, *25*(7), 880–890. https://doi.org/10.1111/geb.12362

Udy, K. L., Reininghaus, H., Scherber, C., & Tscharntke, T. (2020). Plant–pollinator interactions along an urbanization gradient from cities and villages to farmland landscapes. *Ecosphere*, *11*(2), e03020. https://doi.org/10.1002/ecs2.3020

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

Villalobos, S., Sevenello-Montagner, J. M., & Vamosi, J. C. (2019). Specialization in plant–pollinator networks: Insights from local-scale interactions in Glenbow Ranch Provincial Park in Alberta, Canada. *BMC Ecology*, *19*(1), 34. https://doi.org/10.1186/s12898-019-0250-z

Wang, J., Yang, R., Wang, J., & Cao, J. (2024). Threshold dynamics scenario of a plants-pollinators cooperative system with impulsive effect on a periodically evolving domain. *European Journal of Applied Mathematics*, *35*, 1–26. https://doi.org/10.1017/S0956792524000135

Wang, L.-L., Ren, F., Zhang, C., Huang, X.-J., Zhang, Z.-H., He, J.-S., Yang, Y.-P., & Duan, Y.-W. (2022). The effects of changes in flowering plant composition caused by nitrogen and phosphorus enrichment on plant–pollinator interactions in a Tibetan alpine grassland. *Frontiers in Plant Science*, *13*. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.964109

Wang, X.-P., Tong, M.-Y., Zhang, Y., Zhao, Z.-T., Li, S.-J., Shi, M.-M., & Tu, T.-Y. (2025). Differences in Plant–Pollinator Network Structure and Pollinator Importance Between a Continental and an Oceanic Island Community. *Biotropica*, *57*(2), e70027. https://doi.org/10.1111/btp.70027

Watts, S., Dormann, C. F., Martín González, A. M., & Ollerton, J. (2016). The influence of floral traits on specialization and modularity of plant–pollinator networks in a biodiversity hotspot in the Peruvian Andes. *Annals of Botany*, *118*(3), 415–429. https://doi.org/10.1093/aob/mcw114

Westphal, C., Bommarco, R., Carré, G., Lamborn, E., Morison, N., Petanidou, T., Potts, S., Roberts, S., Rgyi, H., Tscheulin, T., Vaissi, B., Woyciechowski, M., Biesmeijer, J., Kunin, W., Settele, J., & Ingolf, A. (2008). Measuring bee diversity in different European habitats and biogeographical regions. *Ecological Monographs*, *78*, 653–671. https://doi.org/10.1890/07-1292.1

Willmer, P. (2011). *Pollination and floral ecology*. Princeton University Press. http://ebookcentral.proquest.com/lib/nlibee-ebooks/detail.action?docID=793219

Õim, A. (2007). *[SYS] Sünonüümisõnastik*. https://arhiiv.eki.ee/dict/sys/

Yahaya, M. M., Rodger, J. G., Landi, P., & Hui, C. (2024). Emergence of structure in plant–pollinator networks: Low floral resource constrains network specialisation. *Oikos*, *2024*(9), e10533. https://doi.org/10.1111/oik.10533

Lisa 1. Mõistete selgitused ja tõlked

Lisas 1 on koondatud olulisemad taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustikega seonduvad mõisted, mis on käesoleva töö jälgimiseks olulised. Mõistete selgituste sõnastus võib osaliselt kattuda peatükkidega, mis kirjeldavad mõisteid täpsemalt. Terminite selgitused on koostatud tuginedes peamiselt TT võrgustike kohta läbi viidud artiklitele, kuid üldisemate mõistete sõnastamiseks on kasutatud laialdasemat loodusteaduslikku kirjandust. Paljud TTV-ga seonduvad mõisted on ingliskeelsed ning leidub vähe eestikeelset erialakirjandust, kus neid mõisteid on eestindatud. Töös on proovitud koondada TTV mõisteid ning vajadusel on neid tõlgitud koostöös asjatundjatega Tartu Ülikooli (edaspidi TÜ) tolmeldamisökoloogia töörühmast. Mõistete eestindamisel ja koondamisel on kasutatud EKI väljaandeid, nagu „Sünonüümisõnastik“ (SYS), „Inglise-eesti masintõlkesõnastik“ (IES), „Eesti õigekeelsussõnaraamat“ (ÕS 2018), kuid ka Viktor Masingu teost „Ökoloogialeksikon“ ning teemakohaseid Eesti ülikoolides (peamiselt Tartu Ülikoolis ja Eesti Maaülikoolis) kaitstud lõputöid.

Tolmeldamise ja tolmeldamisvõrgustikega seotud mõisted

Mõisted on järjestatud tähestiku alusel, alustades A-st, lõpetades Z-tähega.

1. **Bipartiitne ehk kahepoolne või kaheosaline võrgustik** (ingl *bipartite network*) – võrgustikud, mis koosnevad kahe grupi omavahelistest sõlmkohtadest (ingl *nodes*), mille vahel toimuvad interaktsionid, kuid ühe grupi sõlmede vahel interaktsioonid puuduvad (Bascompte & Jordano, 2013).
2. **Entomopalünoloogia** (ingl *entomopalynology*) – teadusharu, mis uurib putukatel leiduvat õietolmu (Jones & Bryant, 2007).
3. **Generalistid** (ingl *generalists*) – laia ökoloogilise amplituudiga liigid (Masing, 1992).
4. **Haavatavus** (ingl *vulnerability*) – keskmine külastajaliikide arv taimeliigi kohta kaalutuna külastajaliigi kõigi interaktsioonide suhtes võrgustikus (Bascompte & Jordano, 2013).
5. **Interaktsioon** (ingl *interaction*) – vaatluste arv lüli kohta (Dormann *et al*., 2009).
6. **Interaktsioonivõrgustik** (ingl *interaction network*) – võrgustik, mis koosneb koosesinevatest liikidest, kelle vahel esineb vastastikmõju piiritletud aegruumis (Blüthgen & Staab, 2024).
7. **Külastaja** (ingl *visitor*) – siin töös defineeritud kui õit külastav loom.
8. **Külastus** (ingl *visitation*) – füüsiline kontakt õie ja putuka vahel (Popic *et al*., 2013).

9. **Külastusvõrgustik** (ingl *visitation network*) – tekib õi(t)e külastusinfo koondamisel ühtsesse süsteemi.
10. **Liigiaste** (ingl *species degree*) – vastastikmõju partnerite arv (Cirtwill *et al*., 2024). Teisisõnu defineeritud lülide arvu summana liigi kohta (Dormann *et al*., 2007).
11. **Loomtolmlemine** (ingl *insect pollination*) – loomtolmlemine toimub kui õit külastav loom veab õietolmu ühe õie tolmukapeadelt (ingl *anthers*) sama liiki taimede (ingl *conspecifics*) õite emakasuudmetele (ingl *stigmas*) (Ballantyne *et al*., 2015)
12. **Lüli** (ingl *link*) – üks või rohkem interaktsiooni liikide paari vahel, kellest üks on madalamal ning teine kõrgemal troofilisel tasemel (Dormann *et al*., 2009).
13. **Lüli tugevus** (ingl *link strength*) – vastastikmõjude sagedus (Blüthgen & Staab, 2024).
14. **Modulaarsus** (ingl *modularity*) – võrgustiku omadus koonduda moodulitesse ehk kogumikesse, mille liikmed interakteeruvad pigem moodulisiseselt kui -väliselt (Bascompte & Jordano, 2013).
15. **Moodul** (ingl *module*) – alavõrgustik, kus moodulisisesed interaktsioonid on levinumad kui -välised (Carstensen *et al*., 2016).
16. **Motiivid** (ingl *motifs*) – võrgustiku alajaotused, milles on vähemalt üks paar tolmeldajat ja tolmeldatavat taime ehk alajaotuses esineb vähemalt 2 liiki (de Manincor *et al*., 2020).
17. **Mutualism** (ingl *mutualism*) – vastastikune püsiv kasutoov interaktsioon kahe isendi vahel (Lanier *et al*., 2017).
18. **Palünoloogia** (ingl *palynology*) – teadusharu, mis tegeleb õietolmuterade (ja eoste) ehituse, leviku ja õietolmu alusel ajalooliste maastike tuvastamisega (Masing, 1992).
19. **Pesastumine** (ingl *nestedness*) – piiritletud kui spetsialiseerumise asümmeetria (ingl *specialisation asymmetry*), kus spetsialistidel on vastastikmõjud generalistidega (Blüthgen *et al*., 2008). Täielikult pesastunud maatriksis interakteeruks iga liik ainult gruppidega, millel esineb vastastikmõju generalistidega (Bascompte *et al*., 2003).
20. **Spetsialiseerumine** (ingl *specialisation*) – näitab liikide üldist spetsialiseerumise taset ning selle arvuline väärtus on vahemikus null kuni üks, kus üks on täielik spetsialiseerumine ning null täielik üldisus (Lucas *et al*., 2018).
21. **Spetsialistid** (ingl *specialists*) – kitsa ökoamplituudiga liigid (Masing, 1992). Spetsialistidel esineb vastastikmõju ühe liigiga (Simmons *et al*., 2019a).
22. **Taim-tolmeldaja interaktsioon ehk vastastikmõju** (töös ka TT interaktsioon ehk vastastikmõju, ingl *plant*(-)*pollinator interaction*) – siinses töös defineeritud kui mutualistlik vastasmõju tolmeldatava ja tolmeldaja vahel. Vastastikmõju esineb õie paljunemisorganite ja loomkülastaja vahel (Peralta *et al*., 2024).

23. **Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustik** (töös ka TT võrgustik, ingl *plant-pollinator interaction network*) (TTV) – töös defineeritud kui võrgustik, mis on kujunenud taim-tolmeldaja vastastikmõjude koondamisel ühtsesse süsteemi. Defineeritud ka kui üldjuhul mutualistlike vastastikmõjude võrgustik taimeliikide grupi ja tolmeldajate grupi vahel (Peralta *et al*., 2024).
24. **Tolmeldaja** (ingl *pollinator*) – siin töös defineeritud kui õie külastaja, kes kannab õietolmu sama liiki taime õie emakasuudmele (Ballantyne *et al*., 2015). Õie külastaja on tolmeldaja juhul, kui ta veab elujõulist õietolmu ühelt õielt teisele sama liiki sobiliku genotüübiga vastuvõtlikule emakasuudmele (Zhao *et al*., 2019). Tolmeldajad on kõik õite külastajad, kellel on kokkupuude taimede paljunemisorganitega (Carstensen *et al*., 2016).
25. **Võrgustiku keerukus** – sõnastatud lülide mitmekesisuse hulga alusel (Blüthgen & Staab, 2024).
26. **Õietolmulast** (ingl *pollen load*) – tolmeldaja poolt kantud õietolmuterade arv (Razanajatovo *et al*., 2024).
27. **Õietolmuvedu** (ingl *pollen transport*) – õie külastamise järgselt õietolmu vedamine tolmeldaja poolt (Popic *et al*., 2013).
28. **Õietolmuveo võrgustik** (ingl *pollen transport network*) – tekib õietolmu kandumise ehk veo alase vaatlusinfo koondamisel ühtsesse süsteemi.
29. **Ühendatus** (ingl *connectance*) – vaadeldud ühenduslülide osakaal kõikide potentsiaalsete lülide kohta (Blüthgen & Staab, 2024) ehk võimalike ühenduslülide tegelikkuses realiseeritud osakaal (Traveset *et al*., 2016).
30. **Ühenduslüli** (ingl *link*) – defineeritud kui kordumatu vastastikmõju taimeliigi ja tema külastajaliigi vahel (Zhao *et al*., 2019).
31. **Ühetaolisus**, täpsemalt **vastastikmõju ühetaolisus** (ingl *interaction evenness* ehk IE) – iseloomustab interaktsioonide jaotuvuse ühtlust koosluse liikide vahel. Kõrge väärtuse korral on vastastikmõjud jaotunud koosluse liikide vahel ühtlaselt ning madalal väärtusel ebaühtlaselt (Kaiser-Bunbury & Blüthgen, 2015).
32. **Üldisus** (ingl *generality*) – keskmine külastatud taimeliikide arv looma kohta kaalutuna taimeliigi kõigi interaktsioonide suhtes võrgustikus (Bascompte & Jordano, 2013).

Metoodikaga seonduvad mõisted

1. **Alavalitud** (ingl *undersampled*) – pärineb TÜ lõputööst (Kallaste, 2023). Käesolevas töös viitab see väiksele või ebatõhusale proovivõtmisele, mille tõttu jääb välja oluline TTV teave.
2. **DNA metatriipkoodistamine** (ingl *metabarcoding*) – DNA alusel mitmete liikide määramine proovist, kasutatakse eDNA-d või kogutud eksemplare (Cristescu, 2014). Kombinatsioon DNA triipkoodistamisest ja järgmise põlvkonna sekveneerimisest (Mohamadzade Namin *et al*., 2022).
3. **DNA triipkood** (ingl DNA barcode) – väike genoomijärjestus, mis esineb liikidel laialdaselt ning mille spetsiifilise järjestuse varieeruvuse alusel saab taksoneid eristada (Cristescu, 2014).
4. **Fütotsentriline ehk taimekeskne uurimismeetod** (ingl *plant-centred* ehk *phytocentric*) – õite vaatlemisele keskenduv metoodika (Souza *et al*., 2021).
5. **Keskkonna DNA** ehk **eDNA** (ingl *environmental* DNA, eDNA) – DNA, mis eraldatakse keskkonnaproovidest (Taberlet *et al*., 2012).
6. **Masinõppemudel** (ingl *machine learing model*) – algoritm, mille treenimiseks kasutatud andmekogu põhjal loob algoritm kujutusviisi (Peralta *et al*., 2024).
7. **Mehhanistlik mudel** (ingl *mechanistic model*) – muutujate suhete matemaatiline esitus, millel on bioloogiliste protsesside parameetrid (Peralta *et al*., 2024).
8. **Pannpüünis** (ingl *pan trap*) – püünised, mis koosnevad kausjast anumast, milles asub vesi ja tilk detergenti, mille eesmärgiks on ligi meelitada ja püüda putukaid (Westphal *et al*., 2008).
9. **PCR ehk polümeraasi ahelreaktsioon** (ingl *polymerase chain reaction*) – protsess, mille käigus kordistatakse (sün amplifitseeritakse) sihtmärgistatud DNA osa (Creer *et al*., 2016).
10. **Püsivad punktvaatlusalad** (ingl *fixed-point observation plots*) – ringikujulised õiterohked vaatlusalad, millel on fikseeritud raadius ning milles vaadeldakse õite ja tolmeldajate interaktsioone (Librán-Embid *et al*., 2024).
11. **Püünispesa** (ingl *trap nest*) – koosneb vaheldumisi paiknevatest puutükkidest, milles asub pikisuunas kulgev 5 mm või 8 mm auk ning kus pesitsevad mesilased (Dorado *et al*., 2011).
12. **Zootsentriline ehk loomakeskne uurimismeetod** (ingl *zoocentric* ehk *pollinator-centred*) – metoodika, mille uurimisobjektiks on tolmeldajad ning nende interaktsioonid

13. **Transektmeetod** (ingl *transect method*) – hõlmab samade transektide läbimist igal vaatluskorral. Transekti läbimisel pannakse kirja kõik vaadeldud tolmeldajad, keda nähakse õisi külastamas kuni 1 m kaugusel transekti joonest (Gibson *et al*., 2011; Zhao *et al*., 2019). Vastavalt protokollile võib vaatluse täpsus varieeruda (pannakse kirja kõik õisi külastavad tolmeldajad või täheldatakse üles vaid need, kelle puhul täheldatakse kontakti taimede paljunemisorganitega).
14. **Tunnussobivus** (ingl *trait matching*) – liikide morfoloogiliste, füsioloogiliste või käitumuslike tunnuste sobivus (Peralta *et al*., 2024).
15. **Varieeruva transekti meetod** (ingl *variable transect method*) – fikseeritud transekti asemel kasutatav meetod, kus vaatlejad valivad transekti ressursside järgi 1 hektari suuruse ala sees, läbivad seda aeglaselt kõndides 30 minuti jooksul, kogudes samal ajal tolmeldajaid (Westphal *et al*., 2008).
16. **Õietolmuanalüüs** (ingl *pollen analysis*) – palünoloogiline uurimismeetod õietolmuterade taksonoomilise kuuluvuse määratamiseks.

Lisa 2. Ülevaatetabel võrgustike meetoditest

1. Vaatluspõhised meetodid – VM
2. Fotomeetod – FM
3. Transektmeetod – TM
4. Püünispesade meetod – PM
5. Mikroskoopia – MI
6. valgusmikroskoopia – LM
7. skaneeriv elektronmikroskoop – SEM
8. DNA põhised meetodid – DNA
9. Külastajapõhised meetodid – KM
10. Külastusvõrgustik – KV
11. Õietolmuveo meetod – ÕM
12. Arvutisimulatsioonide meetodid – AM
13. Fütotsentrilised meetodid – FTM
14. zootsentrilised meetodid – ZTM
15. fütozootsentrilised meetodid – FZTM
16. int = interaktsioon
17. bot = botaaniline
18. DNA mtk – DNA metatriipkood(istamine)
19. taks = taksonoomiline
20. res = lahutusvõime
21. sekv = sekveneerimine
22. pos = positiivne
23. neg = negatiivne
24. met = metoodika
25. vs = võrdlus
26. + = kooskasutus

Tabel 1. Ülevaatetabel TTV meetoditest.

Meetod	Peamised eelised	Peamised puudused, kallutatus	Meetodite võrdlus	Lahendused ja tulevik
fütotsentrilised meetodid **FTM**	palju uuringuid	väike ruumiline ulatus peamine TTV uurimismeetod	kooskasutus efektiivne	meetodite kooskasutus, kallutatuse analüüsimine suurema ruumilise ulatusega uuringud
Vaatluspõhised meetodid **VM**	kõrge unikaalsete int.res., suur harulduste vaatlustõenäosus, ülevaade liigilisest koosseisust	Meetodite kooskasutus vajalik, isendi tasemel, madal efektiivsus, int.arv, res. ajaühikus, ressursimahukus, välistab alavälised int. int arv putuka kohta madal ei hinda külastajate tolmeldamiskäitumist Vaatluse aja ja int arvu sõltuvus	VM+ÕM = spetsialistide osakaalu vähenemine	õierohkuse teabe kaasamine
zootsentrilised meetodid **ZTM**	tundlikkus putukate taksonoomiale suur ruumiline ulatus	õietolmu paiknemise mõjud suured tundlikkus putukate taksonoomiale	kooskasutus efektiivne	putukate taksonoomilise mõju määramine ettevaatlikkus transpordil
Transektmeetod **TM**	res ajaühikus kõrge	vähetundlik haruldaste taimede suhtes, metoodika standardiseerimata		metoodika standardiseerimine ja võrdlus meetodite kooskasutus
Püünispesade meetod **PM**	mesilaste määramine, met kooskasutuse võimalus	üksikud int vaatlemata võrreldes KM	PM ei esine seost liigiastme ja vaatlussageduse vahel, PM-s KM vaatlemata int (vs KM)	

Meetod	Peamised eelised	Peamised puudused, kallutatus	Meetodite võrdlus	Lahendused ja tulevik
Mikroskoopia MI	õietolmuatlas, kulutõhus, kättesaadav (LM), suur res (SEM), fototöötlus (SEM), sobilik seltsile *Lepidoptera*	MI geel väheefektiivne õietolmu kogumiseks, SEM kallis, lähiliikide õietolmu määramine raske		meetodite kooskasutus, tehnika laenamine, tehisaru kasutamine fototöötluseks
valgusmikroskoopia LM	Väike maksumus, kättesaadavus hea filmi res (vs SEM) sarnane ajakulu (vs SEM)	vähem määratud taksoneid (vs SEM) Väiksem res (vs SEM)		Meetodite kooskasutus määramise lihtsustamiseks
skaneeriv elektronmikroskoop SEM	sarnane ajakulu võrreldes LM-ga, määratud taksoneid enam kui LM, parem lahutusvõime, digitaalse fotokogu loomine, fototöötluse võimalikkus, sobivus selts liblikalised uurimiseks	tehnika suur maksumus, kättesaadavus, resolutsioon võrreldes filmiga, lähiliikide õietolmu määramine probleemne		tehnika laenamine, kooskasutus (SEM) meetodite kooskasutus lähiliikide õietolmu eristamiseks

Meetod	Peamised eelised	Peamised puudused, kallutatus	Meetodite võrdlus	Lahendused ja tulevik
Õietolmuveo meetod **ÕM**	suur ajaulatus haruldaste int märkamine võrreldes KM, tõelise õietolmu leviku kvantitatiivse ülevaate andmine kooslustes, hindab külastajate panust kohasusse, suur info hulk väikese aja kohta avastati vaatlemata jäänud int, sobivus haruldustele põhjalik ülevaade TTV-st	suur ajakulu, sobimatus maastikuuuringuteks, õietolmu eraldamise koht putuka kehal on määrav, õietolmu hulka vähendab õietolmu eemaldumine ja vähene korjeaeg, „petjate“ kaasamine võrgustikku, putukataksonite õietolmu kandmise võime erineb, ei sobi vähekarvastele liikidele, ei sobi osade suure kehaehitusega tolmeldajate uurimiseks, ajamahukas määramine kimalaste int tõenäosus mesilastest kõrgem, DNA eraldusmeetodid ei mõjuta koosluste ülesehitust palju	VM+ÕM = spetsialistide osakaalu vähenemine ÕM + KM = sobilik mägistes piirkondades, palju ühiseid interaktsioone VM + ÕM vajalik ÕV enam int, liigilise koosseisu erinevused (vs VM) Oluline osa vaatlemata jäänud int (vs VM) liikide, int rohkus, unikaalsus (vs KM) väiksem kallutatus (vs VM)	ettevaatlikus proovide (putukate) transportimisel, pikem korjeaeg putukatele, õietolmu määramist lihtsustaksid DNA triipkoodistamine ja bot andmebaaside lisamine
fütozootsentrilised meetodid **FZTM**			FZTM kõrgem modulaarsus, spetsialiseerumine kui FTM	

Meetod	Peamised eelised	Peamised puudused, kallutatus	Meetodite võrdlus	Lahendused ja tulevik
DNA põhised meetodid **DNA**	eDNA: mitteinvasiivsus, efektiivsus liigilise koosseisu määramisel, sobiv haruldustele DNA mtk: efektiivne õietolmu taks.res. DNA: praimerid efektiivsed tolmeldajate liigini määramisel sobivus seltside Lepidoptera, Diptera ja sugukondade (lad Muscidae, Anthomyiidae, Chloropidae,Geometridae ning Tortricidae uurimiseks	kallutatus harulduste suhtes markeritega rbcL ja ITS2 erinevused liigilises koosseisus, COI ja 16S eri efektiivsus referentsjärjestuste puudus, taks.res. praimerite universaalsus DNA päritolu raske hinnata tolmeldajate klasterdumine sõltuvus taimekooslusest geneetiliste andmebaaside puudulikkus DNA mtk: tundlikkus saaste-DNA-le, valepos tulemused eDNA: ebatäielik sekv., PCR replikaadid	DNA: täpsem ja kiirem õietolmu taks.res. (vs MI) DNA mtk: enam taimeliike ja int (vs KM) DNA mtk: tugineb ÕM-le (kallutatuse üle kandumine) DNA mtk: üldisus kõrgem (vs LM)	DNA eraldamine keemilise lüüsiga standardmeetodite kohandamine väiksele proovimahule, DNA hulga ja PCR tsüklite arvu suurendamine negatiivne kontroll, selle sekv. mitmelookuseline mtk Lülijalgsete klasterdumise uuringud referentsandmebaasid 16S andmebaasid putukataksonite tolmeldamispanuse uurimine, eDNA lagunemine õiel, ajalised muutused, putukataksonite eDNA kogust õitel, eDNA kaasaskandmine, vaatlusala liiginimekirja koostamine COI+16S markeri valimine ja eDNA eraldamine uurimisobjekti taksoni alusel
Fotomeetod **FM**	sobilik koolibridele, suur valim, vaatlusefektiivsus	Pildid dorsaalsed, kaamerate ülessättimine		laiema pildikogu kasutus (kus ka ventraalseid pilte) droonidega paigaldamine, seire

Meetod	Peamised eelised	Peamised puudused, kallutatus	Meetodite võrdlus	Lahendused ja tulevik
Külastajapõhised meetodid **KM**	ei anna kallutatud ülevaadet TTV-dest esialgne ülevaade TTV-st tolmeldaja perspektiiv mittetolmeldajate mõju hindamine	ei sisalda int tüüpi ja tugevust külastajad ei pruugi tolmeldajad olla külastajate tolmeldamisefektiivsus erineb vähe infot taimede kohta enamus TTV-d KM koostatud kimalaste int tõenäosus kõrgem „petjate“ vaatlused ülevaade taimede int-st	KM mesilased spetsialistid (vs PM), ÕM + KM = tõepärasemad TTV-d mägistes piirkondades KM, ÕM on suurem spetsialiseerunud taimede int tõenäosus ÕM-s liikide, int rohkus, unikaalsus (vs KM) KM on ÕM alavõrgustik	int tüübi ja tugevuse info sisaldamine külastajate tolmeldamisefektiivsuse hindamine „petjate“ välistamine uurida, kas meetod on kallutatud taimede või loomade poole
Muud meetodid				
Arvutisimulatsioonide meetodid **AM**	valim on suur	suur andmemaht, vajadus suurandmete järgi suur vaatluste ja proovide maht, sellest tulenevalt suurem kulu eeldused, et TTV omadused/nätajad sama kaaluga ei arvesta liigisisese variatsiooniga võrdlusandmete puudumine enamus mudelitest ei arvesta proovisageduse ja arvukusega	AM korreleeritud VM-ga KM-l põhinevad AM-d	võrdlusandmete kasutamine, omadustele erineva kaalu andmine, mudelite üldisuse hindamine ühised andmebaasid,erinevate andmekogude kasutamine vaja valida sobivad näitajad, standardiseerida, võrrelda mudeleid kallutatuse vältimiseks eemaldada kallutatud proovid

Lisa 3. Ülevaatetabel parameetritest, metoodika ja muude tegurite mõju parameetritele

Tabelites kasutatavad lühendid:

1. Vaatluspõhised meetodid – VM
2. Fotomeetod – FM
3. Transektmeetod – TM
4. Püünispesade meetod – PM
5. Mikroskoopia – MI
6. valgusmikroskoopia – LM
7. skaneeriv elektronmikroskoop – SEM
8. DNA põhised meetodid – DNA
9. Külastajapõhised meetodid – KM
10. Külastusvõrgustik – KV
11. Õietolmuveo meetod – ÕM
12. Arvutisimulatsioonide meetodid – AM
13. Fütotsentrilised meetodid – FTM
14. zootsentrilised meetodid – ZTM
15. fütozootsentrilised meetodid – FZTM
16. int = interaktsioon
17. bot = botaaniline
18. DNA mtk – DNA metatriipkood(istamine)
19. taks = taksonoomiline
20. res = lahutusvõime
21. sekv = sekveneerimine
22. pos = positiivne
23. neg = negatiivne
24. met = metoodika
25. vs = võrdlus
26. + = kooskasutus

Tabel 2. Parameetreid mõjutavad tegurid ja meetodid.

parameeter	suurendab näitajat/pos korrelatsioon	vähendab näitajat/neg korrelatsioon	ei mõjuta näitajat	võrdlus	muud mõjutegurid ja kallutatus
spetsialiseerumine	modulaarsus, põllumajandus, killustumine, ühe vaatlusega liikide spetsialistideks määramine, „petjate“ eemaldamine, ÕM, FM, suur taks.res.,	kõrguse suurenemine, KM alahindab, taksonoomilise res vähenemine, proovide võtmise artefaktid, pesastumine		ÕM=KM ÕM>KM (taimed, mesilased, võrgustiku, liigi tasemel, kohalik tase) FM>ÕM (3 korda kõrgem) KM kallutatud (vs PM) FZTM>FTM	modulaarsus pos korrelatsioonis spetsialiseerumisega, elupaikade häirimine mõjutab, madala ühendatuse võrdsustamine spetsialiseerumisega väheste vaatlusega liikide spetsialistideks määramine, KM alahindab
pesastumine	madalal vaatlussagedusel pesastunud, suured võrgustikud, kõrguse suurenemine, enam int (AV), modulaarsus, ühe vaatlusega liikide spetsialistideks määramine	„petjate“ eemaldamine KM-st, spetsialiseerumine, modulaarsus	TM, VM	KM>/=ÕM VM vaatluste arv kallutab AM mudelid mõjutavad näitajat	modulaarsus neg korrelatsioonis pesastumisega TM madala proovivõtmisintensiivsuse ja väiksuse korral efektiivne madal vaatlussagedus võrgustiku suurus
modulaarsus	liigirikkus, madal meemesilase arvukus, „petjate“ eemaldamine	loomade tihedus, õieressursside rohkus	elupaigatüüp	kohtumismeetodiga haavatavus>üldisus KM<ÕM FZTM>FTM AM mudelid mõjutavad	ühendatus ja modulaarsus korreleeruvad modulaarsus ja üldisus vähenevad koos lineaarselt modulaarsus pos korrelatsioonis spetsialiseerumisega, modulaarsus neg korrelatsioonis pesastumisega võrgustiku väiksus, valim kallutab meetodeid

ühendatus	interaktsiooniteabe lisandumine (AM), ühe vaatlusega mesilaste eemaldamine TTV-st, andmetöötlus, ÕM+VM	ühe vaatlusega liikide spetsialistideks määramine	TM, VM	AM>TM, VM KM=ÕM VM vaatluste arv kallutab ÕM>VM	liikide esinemistihedus, andmete kogumise intensiivsus, aastakäik, võrgustiku suurus, ajakulu andmete kogumisel üldisuse, haavatavusega seotud, geograafiline paiknemine, elukooslus väike valim
haavatavus	„petjate“ kaasamine	võrgustike häiritus, KM		DNA mtk<LM	„petjate“ kaasamine kallutab
motiivid	-	-	-	KM, AM motiivide alusel ülesehitus sarnane	motiivide kasutamisel suur töömaht vähelinnastunud aladel ajaline varieeruvus kõrgem
liigiaste		KM kui haruldased liigid		ÕM ja KM eri hinnang PM>KM PM=KM (kui suur vaatlussagedus) ÕM>KM (43% taime-, 36% tolmeldajaliigid) PM ei esine seost liigiastme ja vaatlussageduse vahel, KM pos seos liigiastme ja vaatlussageduse vahel	kõrguse suurenedes liigiaste läheneb juhuslikkusele, KM haruldaste liikide korral kallutatud
ühetaolisus	haruldaste liikide kadu, looduskaitselised tegevused, linnamaastikud	invasiivsete liikide levik, elupaikade kadu, linnastumise kasv, KM, üks isend kannab palju õietolmu	TM, VM	VM>TM VM vaatluste arv kallutab	Keskkonnamuutuste mõjud, nt võõrliikide levik ja elupaikade kadu ja linnastumine, looduskaitselised tegevused
üldisus	ÕM, tolmeldajatepõhine meetod, pesastumine, ühendatus	ühendatuse madal näitaja		kohtumismeetodiga haavatavus>üldisus, DNA mtk>MI KM+ÕM (sarnane ülevaade)	KM-ga haavatavuse ja üldisuse näitajad sarnased haavatavus ja üldisus analoogsed, seotud modulaarsus ja üldisus vähenevad koos lineaarselt

Lihtlitsents

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Hanna-Triinu Järvine ,
(autori nimi)

annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose

„Taim-tolmeldaja interaktsioonivõrgustike uurimismeetodite ülevaade ja võrdlus“ ,
(lõputöö pealkiri)

mille juhendajad on Tsipe Aavik ja Epp Valdaru ,
(juhendajate nimed)

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada Tartu Ülikooli digitaalarhiivi kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;

annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi 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.

Hanna-Triinu Järvine

22.05.2025