

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

CARMEN LADVA
MAASTIKUSTRUKTUURI MUUTUSTE MÕJU TAIMEDE JA
TOLMELDAJATE VAHELISTE INTERAKTSIOONIDE
VÕRGUSTIKELE

Bakalaureusetöö

Juhendajad: Virve Söber ja

Tsipe Aavik

TARTU 2023

Infoleht

Maastikustruktuuri muutuste mõju taimede ja tolmeldajate vaheliste interaktsioonide võrgustikele

Maastikustruktuuri muutus mõjutab looduslikku mitmekesisust, mille säilimiseks on oluline roll taimede ja loomade kasulikel vastastikusuhetel põhinevatel võrgustikel. Kõige arvukamad on taimede ja tolmeldajate vahelised võrgustikud. Elupaikade killustamisel väheneb maastiku terviklikkus, tõuseb maastikufragmentide vaheline isoleeritus ning äärealade mõju, ja kahaneb algse elupaiga kogupindala. Antud töö käigus loetud teadustööde põhjal anti ülevaade taimede ja putukatest tolmeldajate võrgustiku ülesehitusest ja parameetritest. Selgitati selle võrgustiku funktsioneerimist ja olulisust. Varasemate uurimuste põhjal arutleti maastikustruktuuri muutuste mõju võrgustiku eriosadele ja funktsioneerimisele üldiselt. Selgus, et reeglina mõjutavad maastikustruktuuri muutused taim-tolmeldajate võrgustikku negatiivselt, vähendades liigirohkust ja -rikkust, millest muutub ka võrgustiku struktuur. Muutustele kõige tundlikumad on kõrgelt spetsialiseerunud taimed, kuid olenevalt võrgustiku struktuurist võib nende vastupidavus erineda.

Märksõnad: maastikustruktuur, taim-tolmeldajate võrgustik, maastiku killustamine, spetsialistid ja generalistid.

Changes in landscape structure and the effect on plant-pollinator networks

The changes in landscape structure tend to alter biodiversity, and mutualistic networks are known to hold an important part in the preservation of it. The most abundant mutualistic networks are formed by plants and their pollinators. Landscape fragmentation increases isolation between fractions of habitats and the effect that landscape edge has on habitat, as well as decreases habitat size. The thesis gives an overview of a mutualistic networks between plants and their insect pollinators. Based on the published scientific literature read in this thesis, the impact of landscape modification on plant-pollinator networks was discussed. It was revealed that landscape fragmentation has a negative impact on the network: specifically, decrease in the species abundance and richness, that impacts the structure of the network. The most sensitive to landscape changes were highly specialised plants, although their persistence can vary based on the structure of a network.

Keywords: landscape structure, plant-pollinator network, habitat fragmentation, specialists and generalists.

SISUKORD

Infoleht	2
1. Sissejuhatus	4
2. Materjal ja meetodika.....	6
3. Taimede ja putuktolmeldajate võrgustikud	7
3.1 Üldine tutvustus.....	7
3.2 Generalistid ja spetsialistid.....	7
3.3 Pesastus ja modulaarsus	9
3.4 Metavõrgustikud.....	11
4. Maastikustruktuuri muutused	13
5. Maastikustruktuuri muutuste mõju taim-tolmeldajate võrgustikele	14
5.1 Võrgustiku muutuvad parameetrid	14
5.2 Mõju taimedele.....	14
5.3 Mõju tolmeldajatele.....	16
5.4 Mõju võrgustiku spetsialiseerunud ja generalistlikele liikidele.....	17
5.5 Mõju taim-tolmeldajate võrgustiku struktuurile.....	19
6. Kokkuvõtlikud järeldused	23
Kokkuvõte	25
Summary	26
Tänuavaldused.....	27
Kasutatud kirjandus	28

1. Sissejuhatus

Elurikkuse säilitamine on kaasaja üks suurimaid murekohti. Elurikkust ohustavatest teguritest on suurimad kliimasoojenemine (näiteks Shivanna, 2022; Urban, 2015), invasiivsete liikide sissetung (näiteks Doherty, 2016; Montero-Castaño ja Vilà, 2012) ja elupaikade pindala vähenemine (näiteks Hanski, 2011; Montero-Castaño ja Vilà, 2012). Elupaikade hävimine on sageli seotud maastikustruktuuri muutusega, millest tõenäoliselt kõige suurema mõjuga ja enim uuritud nähtus on maastiku killustamine (näiteks Xiao jt, 2016; Hagen, 2012). Oluline on teadvustada, et lisaks kliimamuutustele ohustab elupaikade mikrokliimat ka maastikustruktuuri muutus (Murcia, 1995).

Maastikustruktuuri muutuste mõju elurikkusele on põhjalikult uuritud (Hanski, 2011 jne), kuid valdav osa teadustöödest, mis annavad hinnangu hetkeolukorrale, on läbi viidud mingile kindlale organismirühmale ja elupaigale keskendudes. Viimaste aastate jooksul on aga asunud uurima komplekssemaid, mutualistlikel põhimõtetel töötavaid ökoloogilisi võrgustikke, mis võivad anda parema arusaama maastikustruktuuri muutuste mõjust loodusele kui tervikule (Hagen jt, 2012; Xiao jt, 2016; Boscolo jt, 2013; Weiner jt, 2014). Selliste süsteemide keskmeks on isendite vahelised interaktsioonid (Nielsen ja Bascompte, 2007; Bascompte ja Jordano, 2007), mistõttu jälgitakse maastikustruktuuri muutuse mõju interaktsiooni mõlemal osapoolel ja ka võrgustikus tervikuna (Hagen jt, 2012).

Mutualistlikes võrgustikes toimuvad interaktsioonid on mõlemale osapoolle kasulikud. Kõige liigirikkamad ning laiaulatuslikumad mutualistlikud võrgustikud on taim-loom interaktsioonidel põhinevad võrgustikud (Ollerton jt, 2011; Hagen jt, 2012; Bascompte ja Jordano, 2007). Näiteks toimub kasulik koostöö õistaimede ja putukatest tolmeldajate vahel (Bascompte ja Jordano, 2007) või frugivooride (loom, kelle peamiseks toiduks on puuviljad, seemned ja pähklid) ning taimede vahel (Li jt, 2022). Taim-furgivooride võrgustikus söövad loomad ära taime vilja koos seemnetega ning hiljem vabaneb taimeseeme väljaheitega (Traveset jt, 2014). Loom saab eluks vajalikku toitu ning taim saab võimaluse paljunemiseks (Hagen jt, 2012; Li jt, 2020; Bascompte ja Jordano, 2007).

Käesoleva bakalaureusetöö raames käsitletakse mainitud mutualistlikest võrgustikest esimest ehk taimede ja tolmeldajate võrgustikke. Nendes võrgustikes toimuvad interaktsioonid õitsvate taimede ja putukatest tolmeldajate vahel (Bascompte ja Jordano, 2013). Nii nagu taim-

furgivooride võrgustikus, on ka taim-tolmeldajate võrgustikus interaktsioonide osapooltel sarnased kasufaktorid. Taimed saavad paljuneda ning putukad saavad õienektari kujul vajalikku toitu (Bascompte ja Jordano, 2007).

Bakalaureusetöö eesmärk on anda ülevaade käsitletud üksikuuringute põhjal, mis on taim-tolmeldajate võrgustik. Kirjeldatakse selle struktuuri ja funktsioneerimise põhimõtteid ning selgitatakse, kuidas selle põhjalikum uurimine annab kasuliku informatsiooni elurikkuse hoidmiseks. Seejärel käsitletakse loetud uuringutele tuginedes ülevaade maastikstruktuuri muutuste mõjust taim-tolmeldajate võrgustikule. Maastikstruktuuri muutuste all käsitletakse eelkõige killustumise tagajärjel põhjustatud elupaikade pindala kahanemist ja üksteisest isoleerituse taset ning äärealade mõju. Töös keskendutakse looduslikele ja poollooduslikele kooslustele. Arutletakse, milline taim-tolmeldaja võrgustiku osapool, st taim-generalist või tolmeldaja-generalist ning taim-spetsialist või tolmeldaja-spetsialist, on kõige tundlikum maastikstruktuuri muutustele.

2. Materjal ja metoodika

Käesolevas töös koostati süstemaatiline ülevaade varem ilmunud teadusartiklite põhjal. Uurimistöö koostamisel kasutati teaduskirjanduse andmebaase *Google Scholar* ja *Web of Science* (webofknowledge.com). Otsingutulemused oli mõlemas andmebaasis sarnased, kuigi *Web of Science* andmebaas andis asjakohasemaid artikleid tänu täpsemale otsingumootorile. *Web of Science* andmebaasis moodustati otsing, kus kasutati järgmisi märksõnu:

- 1) taim-tolmeldajate võrgustik või taime-tolmeldajate interaktsioonid (*plant-pollinator network OR plant-pollinator interactions*);
- 2) maastik või elupaik (*landscape OR habitat*).

Erinevad sisendid liideti sõnaga *AND*. Otsingutulemuste hulgast tehti esmane teadusartiklite valik lühikirjelduste põhjal, mis vastasid enim bakalaureusetöö teemale. Lisaks kasutati teadusartikleid, millele oli viidatud põhiotsinguga leitud artiklites.

3. Taimede ja putuktolmeldajate võrgustikud

3.1 Üldine tutvustus

Taimede ja putuktolmeldajate võrgustik (edaspidi: taim-tolmeldajate võrgustik) on struktuur, mis põhineb mutualistlikel (mõlema osapoole jaoks kasulikel) interaktsioonidel (Nielsen ja Bascompte, 2007). Võrgustikud moodustuvad ühte elupaika jagavate isendite vahel (Librán-Embíd jt 2021). Peale taimede ja putukatest tolmeldajate võrgustiku esineb teisigi taimede ja loomade vahelisi mutualistlikel interaktsioonidel põhinevaid võrgustikke. Olgu näiteks mainitud taimede ja lindude vaheline mutualistlike interaktsioonide võrgustik (Santos ja Ribeiro, 2023). Taimede ja putuktolmeldajate võrgustikus toimuvad lävimised õitsevate taimede ja putukatest tolmeldajate vahel (Bascompte ja Jordano, 2013). Putukad saavad taimedelt toiduks õienektarit ning taimed saavad putukate keha külge jäänud õietolmu abil levitada oma geneetilist materjali (Nicolson ja Wright, 2017). Üksikuuringutest leiab rohkelt tõestusi, kuidas võrgustikes interaktsioonis olevatel liikidel suureneb vastupidavus taluda äärmuslikke keskkonnatingimusi ning seepärast on selliste võrgustike säilimine äärmiselt oluline (Song jt, 2017).

3.2 Generalistid ja spetsialistid

Nii tolmeldatavad taimed kui ka tolmeldajad jagunevad oma käitumuselt generalistideks ja spetsialistideks (vt joonis 1, lk 9) (Landry, 2010). Näiteks putukas-generalist on liik, kes kasutab toiduks mitut erinevat liiki taimi; taim-generalist kasutab õietolmu levitamiseks suurel hulgal liike putukaid. Spetsialiseerunud putukad ja taimed kasutavad vastavalt toiduks ja paljunemiseks vaid mõnda üksikut liiki taimi või putukat, vahel ka kõigest ühte liiki (Waser jt, 1996). Valdavalt on taimede ja tolmeldajate võrgustikus rohkem generaliste kui spetsialiste (Waser jt, 1996). Spetsialiseerumine ja generaliseerumine võib muutuda elutingimuste muutustest tingituna. Nii taim kui ka tolmeldaja võivad oma käitumust muuta ning muutuda ühest teiseks ning seeläbi mõjutada terve võrgustiku struktuuri (Maldonado jt, 2013).

Näiteks leidsid Morales ja Traveset (2008), et taim võib eelistada spetsialistist tolmeldajat, kuna võimalus, et temalt satub taimele teise taimeliigi õietolmu, on palju väiksem kui generalistist tolmeldaja puhul. Teise taimeliigi õietolmu sattumine taimele võib põhjustada väiksemat

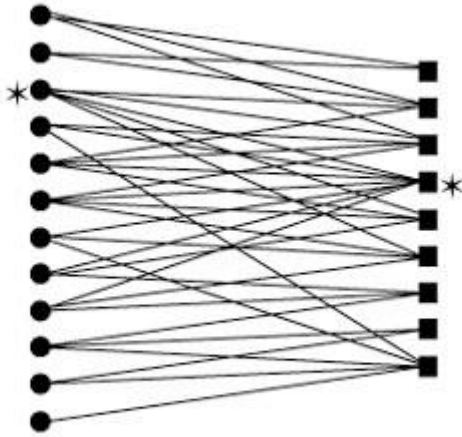
viljastumist (Streher jt, 2020; Morales ja Traveset, 2008). Seepärast on viljastumise õnnestumine taimel iga tolmeldaja külastuse korral spetsialiseerunud tolmeldajaga suurem (Morales ja Traveset, 2008). Samas leidsid Maldonado jt (2013) enda katses, et üldjuhul sõltub edukas tolmeldamine taimeliigist. See tähendab, et kõik taimed ei vaja neile spetsialiseerunud tolmeldajat, et paljunemine oleks efektiivne (Maldonado jt, 2013).

Samas võib generalistist tolmeldaja pakkuda taimetele paremat paljunemist kvantitatiivselt, sest putukate-generalistide liigid on enamasti tunduvalt suurearvulisemad kui spetsialistid (Waser jt, 1996). Tänu sellele kasvab oluliselt tõenäosus, et taime külastab suurem hulk tolmeldajaid (Morales ja Traveset, 2008). Seejuures võib tolmeldaja eelistada taime tema õietolmu hulga järgi või fenoloogiliste mustrite järgi (Xiao jt, 2016).

Librán-Embid jt (2021) on oma teadustöös rõhunud generalistide olulisusele. Taimede ja tolmeldajate võrgustiku püsijäämiseks on oluline, et säiliks nii-öelda kesksed ehk tsentraalsed liigid, kes interakteeruvad mitme liigiga korraga ning moodustavad ühiselt võrgustiku „sõlmkohad“. Tsentraalsed liigid on reeglina generalistid, kes osalevad mitmes erinevas interaktsioonis ning hoivad oma lävimistega võrgustikku ühtsena (Boscolo jt, 2013). Sellised liigid tagavad võrgustiku stabiilsuse ja tasakaalu (Librán-Embid jt, 2021). Tsentraalsed liigid on võrgustike kui tervikute püsima jäämiseks hädavajalikud, sest generalistide väljasuremisega on ohus kogu võrgustiku talitlus (Boscolo jt, 2013). Seega, mõne spetsialisti väljasuremine ei ohusta veel võrgustiku kui terviku püsimist, kuid generalistide ellujäämine on hädavajalik tervele võrgustikule (Bascompte ja Jordano, 2007).

Spetsialistide ja generalistide interaktsioonide iseloomust sõltub, kas taim-tolmeldajate võrgustik on asümmeetriline või sümmeetriline (Ashworth jt, 2004). On olemas nii asümmeetrilisi kui ka sümmeetrilisi võrgustikke, mis reageerivad maastikustruktuuri muutusele erinevalt (Ashworth jt, 2004). Asümmeetrilised võrgustikud moodustuvad taimgeneralistidest, kes kasutavad paljunemiseks nii spetsialiseerunud kui ka generalistidest putukate abi, asümmeetrilisse võrgustikku kuuluvad veel taimed spetsialistid, kes kasutavad paljunemiseks üksikuid generalistidest putukaid (Ashworth jt, 2004). Sümmeetrilised võrgustikud moodustuvad, kui generalistlik taim on interaktsioonis ainult paljude generalistlike tolmeldajatega ning spetsialiseerunud taim ainult spetsialiseerunud tolmeldajatega. Tüüpiliselt, mida rohkem on võrgustikus spetsialiste (ehk liigirikkam võrgustik), seda tugevamalt on see asümmeetriline (Spiesman ja Inouye, 2013). Bascompte jt (2003) uuringu põhjal võiks oletada, et asümmeetrilisi võrgustikke esineb looduses rohkem. Võrgustiku asümmeetrilisus võib

mõningate uuringute (näiteks Abramson jt, 2011) põhjal muuta spetsialiseerunud taimed vastupidavamaks maastikstruktuuri muutustele. Seda teemat puudutatakse peatükis „Maastikstruktuuri muutuste mõju taim-tolmeldajate võrgustikele“.



Joonis 1. Võrgustiku interaktsioonid (Landry, 2010). Ringidena on kujutatud tolmeldajaliike ning ruutudena taimeliike. Jooned sümboliseerivad liikide vahelist interaktsiooni. Tärnikesega tähistatud liigid on generalistid, kes omavad suurel hulgal partnereid interaktsiooniks.

3.3 Pesastus ja modulaarsus

Pesastumine (ingl. k. *nestedness*) on üks kahest enim uuritud võrgustiku struktuuri parameetrist (Bascompte ja Jordano, 2007). Võrgustiku pesad on võrgustikus toimuvate interaktsioonide sõlmkohad. Need moodustuvad seal, kus esineb tihedat läbikäimist nii taimedest kui ka putukatest generalistide vahel, samal ajal ja samas kohas suhtlevad spetsialistid liikidega, kes on olulised partnerid generalistidele (vt joonis 2, lk 11) (Boscolo jt, 2013; Bascompte ja Jordano, 2013). Pesastunud võrgustik on tugevalt asümmeetriline, sest spetsialistid on tihedalt interaktsioonis generalistidega. Väga tihedalt läbipõimunud võrgustik suurendab haruldaste liikide püsijäämist (Bascompte jt, 2003).

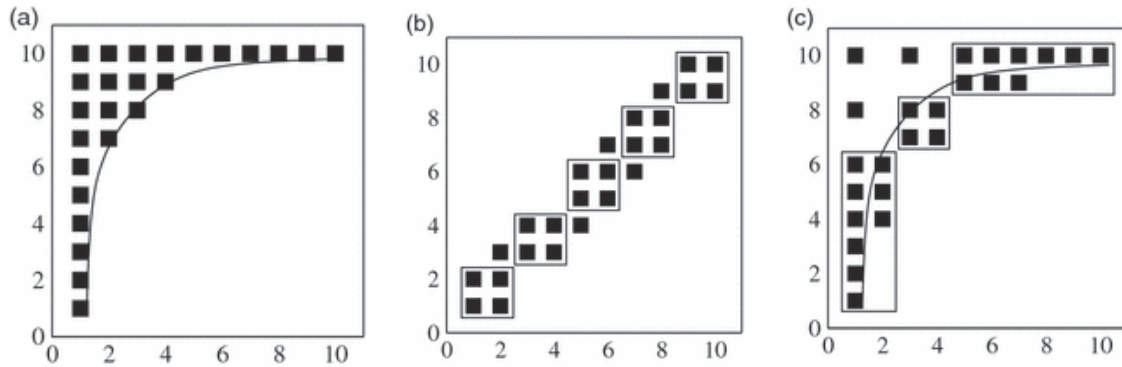
Võib isegi öelda, et pesad moodustavad võrgustiku siseselt omaette väikeseid võrgustikke. Nielsen ja Bascompte (2007) leidsid, et pesastumise tekke üheks oluliseks eelduseks on rohkete generalistide olemasolu, kes tihedalt omavahel lävivad, ja nende kõrval peavad olema spetsialistid, kes lävivad mõnede generalistidega. Reeglina, mida rohkem on võrgustikus

generaliste, kes integreeruvad tihedalt omavahel, seda suurem on ühe võrgustiku sisene pesastumine (Nielsen ja Bascompte, 2007).

Samuti leidsid Bascompte ja Jordano (2013), et spetsialistid, kes lävivad vaid üksikute liikidega, peavad jääma seotuks ülejäänud võrgustikuga. Kui nad võrgustikust eralduvad, jäävad spetsialistid võrgustiku pesadest välja. Et seda ei juhtuks, peab spetsialist lävima liikidega, kes on võrdselt heades suhetes nii spetsialistide kui ka generalistidega. Sedasi on võrgustiku kõik liigid kui mitte otseselt, siis mõne kolmanda liigi kaudu ühendatud ning võrgustik on jagunenud väiksemateks alamhulkadeks (Bascompte ja Jordano, 2013).

Hiljutiste uuringute põhjal on jõutud arvamusele, et pesastumine toetab taim-tolmeldaja võrgustiku püsima jäämist (Saavedra jt, 2016; Song jt, 2017; Boscolo jt, 2012). Eelkõige on pesastumine kasulik rasketes ja ebapüsivates keskkonnatingimustes, kus tihe koostöö ja sidusus (mida sagedasem on võrgustiku kõikide isendite omavaheline lävimine, seda suurem on võrgustiku sidusus) muudab kogu võrgustiku kohanemisvõimelisemaks ja vastupidavamaks (Song jt, 2017). Tõenäoliselt just erinevate keskkonnatingimuste pärast, on mõned taim-tolmeldaja võrgustikud tugevamalt pesastunud kui teised (Song jt, 2017). Song jt jõudsid järeldusele, et pesastunud võrgustiku tuuma moodustuvad kõige tugevamad taimed generalistid ja tolmeldajad, kes moodustavad omavahel tugevalt põimunud keskme. Selle tuuma külge kinnitub ülejäänud võrgustik.

Peale pesastumise on teiseks levinud võrgustiku struktuuri mustriks modulaarsus (ingl. k. *modularity*) (Olesen jt, 2007). Kõrge modulaarsusega võrgustik on struktuurilt jaotunud alamgruppideks ehk mooduliteks (ingl. k. *modules*). Võrgustiku moodul on seesmiselt interaktsioonidega tihedalt seotud, kuid moodulid omavahel on seotud üksikute interaktsiooniga (Olesen jt, 2007). Senini ei ole jõutud ühtsele arusaamisele, kas modulaarsus toetab võrgustiku stabiilsust ja püsivust nagu seda on täheldatud pesastumisel (Saavedra jt, 2016; Song jt, 2017).

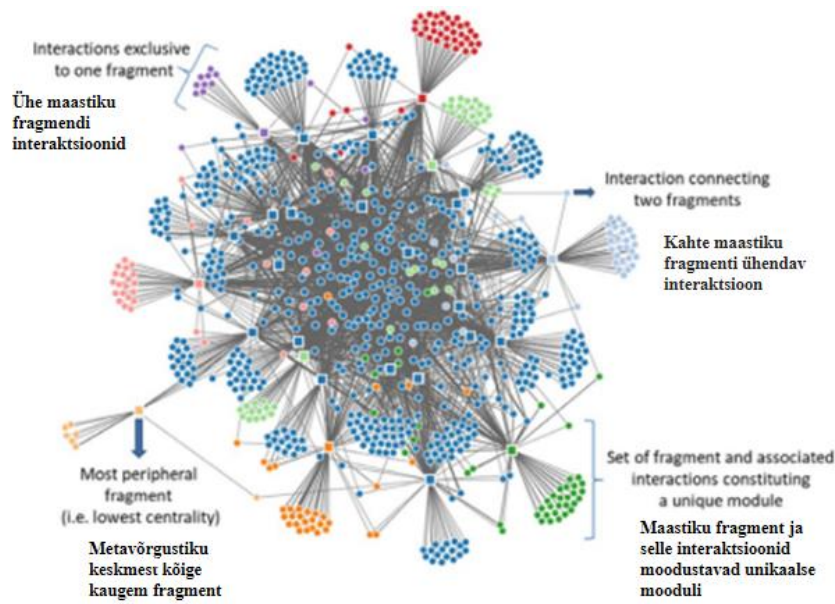


Joonis 2. Pesastunud (a), modulaarse (b) ning pesastunud ja modulaarse (c) võrgustiku maatriks (Fortuna jt, 2010). Iga must ruuduke kujutab võrgustiku ühte interaktsiooni. Vasakpoolne (a) maatriks kujutab pesastunud võrgustikku, kus interaktsioonid toimuvad järjest väiksemate alamgruppide vahel. Ehk spetsialiseerunud liigid on interaktsioonis generalistist liigi partnerite alamhulgaga. Keskmine (b) maatriks kujutab pesastunud võrgustikku, kus interaktsioonid moodustavad võrdsema suurusega alamgruppe (moduleid), mis on omavahel seotud üksikute interaktsioonidega. Parempoolne (c) maatriks kujutab mõlemat võrgustiku struktuuri korraga.

3.4 Metavõrgustikud

Mitu võrgustikku võivad omavahel luua veelgi suuremaid omavahel integreeruvaid süsteeme, mida kutsutakse metavõrgustikeks (vt joonis 3, lk 12). Metavõrgustike uurimine näitab maastikustruktuuri muutumise perspektiivist, kui tähtis on suuremate maa-alade ühtsena säilitamine ning annab informatsiooni ökoloogiliste struktuuride kaitsmiseks (Rather jt, 2023).

Metavõrgustikke ei ole uuritud kuigi palju ning seepärast ei ole nende funktsioneerimise kohta nii palju informatsiooni kui üksikute võrgustike kohta. Siiski saab üldise struktuuri seletamiseks välja tuua Librán-Embid jt (2021) läbi viidud uurimuse metavõrgustike ning maastiku killustatuse kohta, millest saab järeldada, et metavõrgustikud on üksikute võrgustikega võrreldes väiksema sidususega (Librán-Embid jt, 2021) ehk erinevatel elupaigafragmentidel moodustunud võrgustike vahel esineb interaktsioone märgatavalt vähem kui ühe võrgustiku siseselt. Lisaks sellele leidsid Librán-Embid jt (2021), et metavõrgustik oli tugevalt moduleeritud ning nõrgalt ühendatud.



Joonis 3. Metavõrgustiku skeem (Librán-Embíid jt, 2021). Ringikeste kimbud kujutavad ühe kindla võrgustiku interaktsioone ning iga ruuduke tähistab Librán-Embíid jt (2021) teadustöö käigus uuritud rohumaad, kus üksik taim-tolmeldaja võrgustikud moodustusid. Üksikud ringikesed, mis ühendavad ruudukesi ehk erinevaid rohumaaid, tähistavad interaktsioone erinevate võrgustike vahel, mille abil moodustub metavõrgustik.

4. Maastikustruktuuri muutused

Zarnetske jt (2017) on oma töös välja toonud viis kõige suurema mõjuga maastikustruktuuri muutust mutuaalistlikele võrgustikele. Need on elupaigafragmendi suurus, elupaigafragmentide vahelise isolatsiooni tase, elupaiga vastupidavus (kui kaua on elupaik püsiv ajas), elupaiga maastiku struktuurne eripära ning elupaiga sisesed takistused, mis võivad piirata liikide liikuvust.

Kõige rohkem on uuritud maastikustruktuuri muutuste mõju taim-tolmeldajate võrgustikule elupaiga killustumisel ning elupaiga pindala vähenemisel (Librán-Embid jt, 2021; Boscolo jt, 2013; Xiao jt, 2016; Hagen jt, 2012). Maastiku killustamist on kirjeldanud Wilcove jt (1986) järgmiselt: algselt terviklik maa-ala on killustatud väiksemateks fragmentideks, kusjuures algne kogupindala suurus väheneb ning võib esineda ka fragmentide omavahelist isoleeritust. Maastiku killustamisel tekib juurde palju servaalasid, mis on killustamise suurim tunnusjoon (Hagen jt, 2012). Servaalade lisandumisega esineb servaeft (ingl. k. *edge effect*). Servaalade suurenemise mõju võrgustikule oleneb palju sellest, kas sellel alal on rohkem generaliste või spetsialiste (Hagen jt, 2012). Teine suur maastikustruktuuri muutus killustamise tagajärjel on elupaiga suuruse vähenemine ning elupaikade isoleeritus teineteisest (Hagen jt, 2012). Isoleerituse juures on oluline, kuidas ja kui tihedalt on pärast maastiku killustamist üksikud fragmendid ruumiliselt seotud.

Elupaiga pindala vähenemine on tõenäoliselt kõige uuritum maastikustruktuuri muutuse mõju nii taim-tolmeldajate võrgustikule kui ka liigirikkusele üldiselt (Spiesman ja Inouye, 2013; Fortuna ja Bascompte, 2006). Sealjuures peab arvesse võtma ka elupaika ümbritseva maastiku olukorda või uuritava elupaiga läheduses esinevat üldist elupaiga kadu (Hagen jt, 2012). Veel on uuritud maastikustruktuuri muutuste mõju võrgustikele maastiku heterogeensuse muutuste kaudu (Hagen jt, 2012; Zarnetske jt, 2017), mis mõne liigi puhul on olulisem kui elupaiga enda suuruse vähenemine (Kivinen jt, 2006).

5. Maastikustruktuuri muutuste mõju taim-tolmeldajate võrgustikele

5.1 Võrgustiku muutuvad parameetrid

Maastikustruktuuri muutuste mõju taim-tolmeldajate võrgustikule on uuritud mitme erineva parameetri kaudu. Enim uuritud on maastiku muutuste mõju võrgustike liigirohkusele ning liigirikkusele, liikide sigimisedukusele ja jälgitud interaktsioonipartnerite vahetusele (Xiao jt, 2016). Üksikuid uurimusi leiab ka taimede fenoloogiliste mustrite muutumise kohta (näiteks Jules ja Rathcke, 1999; Bradley jt, 1999), kuid suurem osa neist vaatleb muutusi kliimasoojenemise perspektiivist (temperatuuri tõus). Samas on täheldatud, et ühe lokaalse elupaiga mikrokliima muutus võib olla põhjustatud otseselt maastikustruktuuri muutusest (Murcia, 1995), seega saame rääkida kui mitte otsestest, siis kaudsetest mõjudest taimede fenoloogiale. Maastiku killustamisel suureneb elupaiga äärealade mõju võrgustikule, mille tekkimist on seostatud taimede fenoloogiliste mustrite muutusega (Xiao jt, 2016). Fenoloogiliste mustrite muutuseid on uuritud üksikutel taimeliikidel, kus iseloomustatud on toodetud õietolmu kogust, õitsemise kestust ning õidepuhkemise aega (Xiao jt, 2016). Kõigi eelnevalt mainitud parameetrite mõjutamine, mõjutab kogu võrgustiku ülesehitust nagu pesastumine, modulaarsus ja võrgustiku ühendatus (interaktsioonide koguhulka võrgustikus nimetatakse võrgustiku ühendatuseks (ingl. k. *connectance*)). (Spiesman ja Inouye, 2013). Veel saab võrrelda maastiku muutuste mõju generalistel ja spetsialistel eraldi ning seejuures tuleb tähele panna, kuidas erineb mõju sõltuvalt sellest, kas tegemist on taimega või tolmeldajaga (näiteks Peralta jt, 2023; Xiao jt, 2016).

5.2 Mõju taimedele

Kolb ja Diekmann (2005) leidsid, et taimed, kes vajavad putuktolmeldamist, on maastiku killustamisest pigem negatiivselt mõjutatud, kui taimed, kes ei vaja tolmlamiseks abi putukatelt. Elupaiga killustamisel suureneb isoleeritus (Wager jt, 2012), mis võib põhjustada partnerluse katkemist taime ja tolmeldaja vahel (Kolb ja Diekmann 2005). See võib tuleneda tolmeldamiseks vajaliku vahemaa suurenemise tõttu (Librán-Embíd, 2021; Grass jt, 2018).

Elupaiga fragmentide isoleeritus ei ole ainuke mõjutegur, mis võib viia taim-tolmeldaja interaktsiooni katkemiseni.

Taimede fenoloogilised muutused võivad samuti põhjustada partneri kaotust (Xiao jt, 2021). Maastiku killustamisel võib algselt elupaiga keskmes kasvanud liik sattuda servaalale, kus on teistsugused keskkonnatingimused. Näiteks metsade raiega tõuseb järsult valgushulk, mis võib olenevalt taimeliigist pärssida või toetada nende kasvu (Murcia, 1995). Näiteks leidsid Ison and Wagenius (2014), et korvõieliste (Asteraceae) sugukonda kuuluv *Echinacea angustifolia* õitsemise kestus killustatud alal varieerus märgatavalt. Taimede õitsemise kestus oli tavaliselt seda lühem, mida äärepoolsemal alal ta paiknes. Teise muutusena täheldasid Ison ja Wagenius (2014) varieeruvust sama sugukonna liikide õitsema puhkemise ajas, mis äärealadel toimus pigem tavalisest hiljem. Muutused õidepuhkemise ajas võivad põhjustada negatiivset mõju taime paljunemisele, mis tuleneb interaktsioonist tolmeldajatega (Elzinga jt, 2007; Xiao jt, 2016). Liiga hilise õidepuhkemise puhul võib tolmeldaja olla interaktsioonis juba teiste liikidega ning ebatavaliselt varajase õitsemise probleemiks võib kujuneda vähene tolmeldajate arv (Elzinga jt, 2007). Samas leidsid Kehrberger ja Holzschuh (2019), et tavalisest varasemal ajal õitsema puhkenud taimede paljunemise võimalus pärssis kõige tugevamalt konkurents teiste samal ajal õitsevate taimedega tolmeldajate pärast, mitte tolmeldajate endi vähene arv. Kui ühe elupaiga taimede õitsemise aeg muutub suurel hulgal taimedel, põhjustades korraga paljude liikide intensiivset õitsemist, võib see pikemas perspektiivis põhjustada tolmeldamise puudust (Gomez, 1993). Õitsemise kestus võib oleneda ka elupaiga suuruselt (Xiao jt, 2016). Freire jt (2013) teadustöös uuriti kookospalmi (*Syagrus romanzoffiana*) õitsemise perioodi. Selgus, et mida väiksem oli elupaik, seda pikemalt taim õitses. Taim võib õitsemise pikendamiseks üritada suurendada tolmeldamiseks võimalikku aega (Elzinga jt, 2007). Lisaks on leitud, et taimed, mis kasvavad killustatud aladel ja on seega algsest populatsioonist eraldatud, toodavad suuremal hulgal õietolmu kui liigikaaslased, kes kasvavad endiselt suuremas populatsioonis (Xiao jt, 2016).

Sellistest võimalikest taimede fenoloogiliste mustrite muutustest tulenevalt ei jää puutumata ka taim-tolmeldajate interaktsioonid. Näiteks kui taime õitsema puhkemine toimub tavalisest hiljem, ei pääse tolmeldajad taime õietolmule ligi ja peavad sellisel juhul leidma endale alternatiivse toiduallika (Xiao jt, 2016).

5.3 Mõju tolmeldajatele

On täheldatud otseselt negatiivset seost maastiku killustamise ja tolmeldajate liigirikkuse vahel (Ferreira jt, 2013). Tolmeldajate liigirikkus vähenes eelkõige soeses taimede liigirikkuse vähenemisega (Ferreira jt, 2013). Lisaks on leitud (Ewers ja Didham, 2006), et fragmenteerunud aladel muutuvad tolmeldajate kogukonnad ning seeläbi ka taim-tolmeldajate võrgustikud tervikuna homogeensemaks. Montero-Castaño ja Vilà (2012) viisid läbi katse, kus uuriti eraldi maastikustruktuuri muutuse mõju ning seejärel invasiivse liigi mõju tolmeldajatele. Maastikustruktuuri mõju tolmeldajatele oli erinev olenevalt ökosüsteemi tüübist. Võrreldi rohumaid ning metsi, kusjuures tolmeldajate liigirikkus rohumaaal vähenes, kuid metsas elavate tolmeldajate liigirikkuses ei märgatud erilisi muutusi. Vastupidine mõju esines tolmeldajate arvukuses – metsas see vähenes ning rohumaaal jäi samaks. Taimede külastused vähenesid nii metsas kui rohumaaal. Huvitav on siinkohal, et külastused vähenesid eelkõige elupaika ümbritseva maastiku muutuste tõttu, mitte konkreetse elupaiga pindala vähenemise pärast.

Tolmeldaja võib lõpetada partnerluse taimega elupaigalaikude vahelise vahemaa suurenemise tõttu (Waser jt, 1996). Oluline faktor võrgustike jätkusuutlikkuses on liikide mobiilsus ehk kui palju on nad võimelised rändama, et hoida partnerlust (Grass jt, 2018). Tolmeldajate keha suurus on positiivses korrelatsioonis tolmeldaja mobiilsusega (Grass jt, 2018). Librán-Embid jt (2021) metavõrgustikke uurinud töös selgus, et kõrge mobiilsusega ja suure kehaga tolmeldajad suutsid ka väikestel fragmentidel pesitsedes ellu jääda, olles interaktsioonis teiste võrgustike taimedega. Ka Grass jt (2018) leidsid, et killustatud aladel on eelis suurema kehaga tolmeldajatel, kes suudavad ka elupaikade vahelise kauguse pikenemise korral võrgustikke säilitada. Võrgustike vaheliste interaktsioonide põhiosa moodustasid suure kehaga tolmeldajad ning generalistidest taimed (Librán-Embid jt, 2021).

Sellest tulenevalt võib järeldada, et tolmeldajate liigirikkus killustamata aladel on suurem just väikese kehaga tolmeldajate arvukuse pärast, sest seal ei ole tolmeldamiseks vaja rännata kaugemale. Fragmenteeritud aladel ei suuda väiksemad tolmeldajad interaktsioone hoida ning hukuvad (Grass jt, 2018). Lisaks toovad Grass jt (2018) välja, et killustamata maastikul võib esineda üldine tolmeldajate kehasuuruse kahanemine võrgustikus, sest suur keha "ei tasu ennast ära".

5.4 Mõju võrgustiku spetsialiseerunud ja generalistlikele liikidele

Võrgustiku struktuur oleneb selle koosseisust – sellest, kui palju on generaliste ja spetsialiste, ning nende vahelistest interaktsioonidest (Hagen jt, 2012). Sellest tulenevalt mõjutab igat generalisti ja spetsialisti või nende vahelisi interaktsioone mõjutav tegur ka võrgustikku kui tervikut. Eriti oluline on rääkida maastikustruktuuri muutuste mõjust generalistidele kui võrgustiku tsentraalsetele liikidele, kes on võrgustike püsima jäämiseks esmatähtsad (Boscolo jt, 2013). Maastikustruktuuri muutuste mõjud generalistidele võivad halvimal juhul eskaleeruda ja päädida võrgustike hävinemisega (Boscolo jt, 2013; Bascompte ja Jordano, 2007), mõjud spetsialist liikidele väljenduvad see-eest pigem võrgustike struktuuri muutuste kaudu.

Kuna spetsialistid ja generalistid reageerivad maastikustruktuuri muutustele erinevalt (Xiao jt, 2016), on ka tervet võrgustikku mõjutavad muutused erisugused. Tavaliselt on spetsialiseerunud liigid elupaiga killustamise suhtes tundlikumad kui generalistid (Xiao jt, 2016; Bascompte jt, 2003; Miller jt, 2015). Killustamise tagajärjena võib spetsialist välja surra või muutuda olude sunnil generalistik. Viimase tulemusel võib toimuda võrgustiku üldine generaliseerumine (Maldonado jt, 2013), kusjuures on täheldatud, et eeskätt toimub võrgustiku generaliseerumine maastiku fragmenteerudes (Matthews jt, 2014). Maastiku killustamisel generalistide arv võrgustikus suureneb ja seda spetsialistide arvelt (Matthews jt, 2014). Selline liikide käitumine tagab võrgustiku stabiilsuse, luues hävinenud interaktsiooni asenduseks uusi (Matthews jt, 2014).

Tuleb ära mainida, et generalistik muutumist esineb pigem spetsialistidest tolmeldajatel kui spetsialistidest taimedel. Tolmeldajad muutuvad pigem generalistideks eeskätt õietolmu vähenemise tõttu – kui kindel taim, kelle õietolmust tolmeldaja spetsialiseerunud toitust, sureb välja, on tolmeldajal vaja leida teine toiduallikas (Xiao jt, 2016). Spetsialiseerunud liikide väljasuremise põhjus seisneb asjolu, et neil pole kaotatud partnerit kellegagi asendada, kuna nad pole uutele partneritele nii avatud kui generalistid (Hagen jt, 2012). Äärmisel juhul võib maastiku killustatuse mõju lõppeda liigi lokaalse väljasuremisega (Xiao jt, 2016). Generalistidel on mutualistlike partnereid aga palju ning mõne kaotamine ei sea liigi ellujäämist veel ohtu ning seeläbi ka võrgustiku püsijäämist (Xiao jt, 2016).

Samas toovad Ashworth jt (2004) välja, et võrgustike struktuuri säilimist võib toetada võrgustiku asümmeetrilisus. Ashworth jt (2004) leidsid, et spetsialiseerunud taimede väljasuremist võib võrgustiku asümmeetrilisus vähendada. Maastikustruktuuri muutuse puhul

on sümmeetrilise võrgustiku spetsialiseerunud taimed haavatavamad, sest nad on interaktsioonis mõne üksiku spetsialiseerunud tolmeldajaga. Spetsialiseerunud tolmeldajate väljasuremise puhul ei ole neil teisi alternatiivseid partnereid nagu asümmeetrilise võrgustike spetsialiseerunud taimedel, kes on interaktsioonis ka paari generaliseerunud tolmeldajaga (Ashworth jt, 2004). Abramson jt (2011) uuringu tulemus toetab Ashworth jt (2004) hüpoteesi. Spetsialiseerunud taimede interaktsioonide kadu oli märgatavalt suurem sümmeetrilises võrgustikus kui asümmeetrilises (Abramson jt, 2011). See võib seletada, miks maastikustruktuuri muutus mõjutab sarnaselt nii generaliseerunud taimi kui ka spetsialiseerunud taimi (Ashworth jt, 2004). Tõenäoliselt saab just Ashworth jt (2004) hüpoteesiga seletada spetsialiseerunud taime ellujäämist fragmenteeritud elupaigas ilma generalistiks muutumata (Xiao jt, 2016).

Miller jt (2015) leidsid, et maastiku killustamine ei mõjutanud generaliseerunud taimede liigirikkust ega rohkust mitte kuidagi. Generalistid asuvad uutesse interaktsioonidesse kergemini ning on seepärast tavaliselt aktiivsemad ka oma elupaika ümbritseval maastikul. See rõhutab taaskord generalistide vastupidavuse olulisust terve võrgustiku püsima jäämiseks. Miller jt (2015) leiavad, et on olemas variant, kus generalistid on võimelised kasutama korraga mitut, eluks eri aspektides ebasobivat fragmenti, mis kokku pakuvad neile eluks vajaliku. Seepärast ei mõjuta elupaiga fragmentide suurus ega elupaiga fragmentide isoleeritus generalistide funktsioneerimist nii tugevalt kui spetsialiste (Miller jt, 2015). Lisaks leidsid Miller jt (2015), et kui maastikustruktuuri muutused mõjutavad rohkem spetsialiste, siis generalistid võivad tundlikumad olla keskkonna muutustele.

Servaalade suurenemise mõju võrgustikule oleneb suuresti sellest, kas servaalal on rohkem generaliste või spetsialiste. Tõenäosus, et võrgustik lained äärealadelt uutele elupaikadele, on suurem, kui äärealal on rohkesti generaliste, spetsialistid ei ole vastupidiselt generalistidele avatud uutele interaktsioonidele (Hagen jt, 2012). Veel leiavad Hagen jt (2012), et mida väiksem on elupaiga suurus, seda suuremat rolli mängib taim-tolmeldajate võrgustikus servaeft.

5.5 Mõju taim-tolmeldajate võrgustiku struktuurile

Kaiser-Bunbury jt (2010) uurisid simuleeritud mudelite abil, milline on liikide kadumise mõju taim-tolmeldajate võrgustikule. Eemaldades võrgustikust tolmeldajad generalistid ehk kõige suurema hulga interaktsioonidega tolmeldajad, esines taimede külastustes järsk langus ning võrgustikud lagunesid (Kaiser-Bunbury jt, 2010). Kui võrgustikust eemaldati juhuslikud liigid, stabiliseeris võrgustik end kiirelt, moodustades uusi interaktsioone (Kaiser-Bunbury jt, 2010). Xiao jt (2016) tõid välja, et taim-tolmeldajate võrgustik muutub tervikuna ühtsemaks (võrgustik on seda ühtsem, mida suurem on selle võrgustiku sidusus), mida suurem on liigirikkuse kadu maastiku killustamisel. Liikide kadu sunnib allesjäänud liike leidma endale uusi partnereid, mille käigus muututakse generalistideks. Xiao jt (2016) täheldasid, et generalistiks muutumine käib reeglina tolmeldajate, mitte taimede kohta.

Mida väiksem on võrgustik, seda tihedamalt (liikide vahelised interaktsioonid on sagedased) on võrgustiku iga liik omavahel seotud (Olesen ja Jordano, 2002). Seda tulemust toetab ka Librán-Embid jt (2021) metavõrgustike teadustöö, mille käigus selgus, et killustatud elupaigalaikudega maa-alal esineb erinevate võrgustike vahelisi interaktsioone vähem kui ühe võrgustiku siseseid, ehk mida suurem on võrgustik, seda väiksem on ta sidusus ning mida suurem on maastike fragmentide isolatsioon üksteisest, seda nõrgem on võrgustike vaheline sidusus. Grass jt (2018) leidsid, et interaktsioonide vähenemisel 50-75% võrra on tõenäoline, et võrgustik ei suuda ennast enam uute interaktsioonide loomisega stabiliseerida ning laguneb.

Võrgustiku interaktsioonide struktuuri muutis korrapäratumaks (pesastumine/modulaarsus oli nõrk või ei täheldatud üldse) madal interaktsioonide sagedus ning kõrge spetsialiseerumise tase interaktsiooni partnerite vahel (Aizen jt, 2012). Lisaks leidsid Aizen jt (2012) seose generalistide vaheliste interaktsioonide ning elupaiga suuruse vahel. Suurematel aladel leidis generalist-generalist interaktsioone võrgustikus läbivalt, kuid tugevama killustamise korral kaotasid generalistid oma keskse koha võrgustikes (Aizen jt, 2012). See ühtib ka Boscolo jt (2013) teadustööga, kus leiti positiivne korrelatsioon intensiivse killustamise ning tsentraalsete liikide esmatähtsuse vähenemise vahel.

Olesen jt (2007) leidsid, et võrgustiku liigiline mitmekesisus mõjutab modulaarsuse teket. Mida rohkem erinevaid liike, seda kindlamalt oli näha moodulite moodustumist. Samas, liikide arvult kõige väiksemates taim-tolmeldajate võrgustikes ei tekkinud üldse moduleid (Olesen jt, 2007). Oma varasemas teadustöös leidsid Olesen ja Jordano (2002), et põhjuseks võib olla võrgustiku

sidusus. Võrgustiku sidusus on pöördvõrelises seoses võrgustiku suurusega. Ehk mida väiksem on võrgustik, seda suurem peaks olema terve võrgustiku vaheline lävimine. „Kui võrgustiku ühendatus suureneb, siis suureneb ka generalistide vaheliste interaktsioonide tuum ja see võib vähendada moodulite teket,“ seletavad Olesen ja Jordano võrgustiku sidususe seost moodulitega (Olesen ja Jordano, 2002, 19894).

Hagen jt (2012) leidsid vastupidiseid tõendeid sagedasele arvamusele, justkui ei saa modulatsioon ja pesastumine võrgustikus üheaegselt esineda (Lewinsohn jt, 2005). Hagen jt (2012) toovad välja Olesen jt (2008) teadustöö, kus seletatakse kahe struktuuri koos eksisteerimise võimalust. Pesastumise ja moodulite samaaegseks tekkeks oluline faktor on interaktsioonide tugevus ning sagedus. Kui kontaktid on lühikesed ning nõrgad, siis on moodulite ja pesade teke teoreetiliselt võimalik (Olesen jt, 2008). Sellist hüpoteesi toetab ka Fortuna jt (2010) uurimus, millest selgus, et mida väiksem oli võrgustike sidusus, seda suurem oli positiivne korrelatsioon pesastumise ja modulaarsuse vahel.

Kuigi kõrgelt spetsialiseerunud interaktsioonide kadumine ei ole ohtlik tervele võrgustikule, on nende püsimine oluline liikide jaoks, kellele ei leidu alternatiivset partnerit (Aizen jt, 2012). Liigirikkuse kadumine võib järsult vähendada interaktsioonide sagedust, mis Aizen jt (2012) uuringu põhjal suurendab kõrgelt spetsialiseerunud interaktsioonide haavatavust. Spiesman ja Inouye (2013) leidsid, et sobiva elupaiga vähenemise tõttu vähenes võrgustiku pesastus ja suurenes modulaarsus, kusjuures uuritud elupaiga võrgustikku mõjutas negatiivselt ka seda ümbritseva maastiku elupaikade hävimine. Spiesman ja Inouye (2013) järeldasid siiski, et tugevamalt mõjutas võrgustikke nende enda elupaiga kadu, mitte elupaika ümbritseva maastiku struktuuriline muutus. Spiesman ja Inouye (2013) uuritud võrgustiku parameetrite muutustest mõjutas võrgustiku struktuuri kõige rohkem liigirikkuse kahanemine.

Tolmeldaja keha suurus ja liigiline mitmekesisus määrasid taim-tolmeldajate võrgustiku struktuuri. Võrgustik, kus leidis palju suure kehaga tolmeldajaid, olid tugevamalt pesastunud ja modulaarsed ning tolmeldajate kõrge liigirikkus tõstis võrgustiku modulaarsust (Grass jt, 2018). Grass jt (2018) tulemuste põhjal peaks fragmenteeritud maastike võrgustikud olema tugevamalt pesastunud, sest tõenäosus, et neis leidub rohkem suurema kehaga tolmeldajaid, on suurem. Mittekillustatud aladel võib esineda üldine tolmeldajate keha suuruse kahanemine, sest suur keha on energiakulukas ning häiringuteta elupaigas ebavajalik (Grass jt, 2018).

Maastiku killustamist seostatakse otseselt liigirikkuse vähenemisega (Haddad jt, 2015), mis omakorda mõjutab võrgustike stabiilsust (Hagen jt, 2013) ning võrgustike stabiilsus suurendab

liikide vastupidavust maastikustruktuuri muutuste suhtes (Bascompte ja Jordano, 2007). Xiao jt (2016) leiavad, et elupaika asustavate liikide populatsioonide suurus ja liigiline koosseis on otseselt seotud elupaiga suurusega. Reeglina, mida suurem on elupaiga pindala kadu, seda suurem on ka populatsiooni arvukuse ja liigirikkuse kahanemine (Xiao jt, 2016), mis omakorda mõjutab võrgustiku struktuuri (Kaiser-Bunbury jt, 2010). Samas tõdesid Spiesman ja Inouye (2013) oma uuringus, et kuigi reeglina põhjustab elupaiga kadu liigirikkuse kahanemist, näiteks sugukondade korvõielised (*Asteraceae*) ja liblikõielised (*Fabaceae*) liigirikkus vähenes märgatavalt, siis ülejäänud jälgitud liikide puhul ei esinenud väljasuremist.

Varasemas peatükis mainiti/mainisin võrgustiku tsentraalsete liikide tähtsust. Selleks, et võrgustik suudaks eksisteerida, on vajalik võrgustiku tsentraalsete liikide jätkusuutlikkus (Boscolo jt, 2013). Librán-Embida jt (2021) leidsid, et mida killustatum on elupaik, seda olulisem on tsentraalsete liikide ellujäämine, mis tugevdab taim-tolmeldajate võrgustiku funktsioneerimist. Pärast elupaiga intensiivset/tugevat killustamist, kui algse elupaiga pindala kahanes märkimisväärselt, kaotavad võrgustiku tsentraalsed liigid oma esmatähtsuse ning kõigi liikide ellujäämine muutub võrgustiku püsima jäämiseks võrdselt tähtsaks (Boscolo jt, 2013). Boscolo jt (2013) toovad välja, et võrgustike hävimine võib juhtuda siis, kui algsest elupaigast on kaotatud 50-60%.

Ewers ja Didham (2006) toovad välja teadustöodes korduvalt esineva mustri, kus on märgata võrgustiku liigirikkuse tõusu seost servaalade kasvuga. Tavaliselt, mida servapoolsem on elupaiga ala, seda liigirikkam see on (Magura, 2002). Magura (2002) uuris jooksiklaste (*Carabidae*) liigirikkust metsas ning metsa äärealal. Äärealadel tõusis liigirikkus märgatavalt. Kõige loogilisem seletus sellele võib seisneda äärealadel elavate liikide segunemises (Magura, 2002). Samas võib liigirikkuse suurenemine äärealadel lõhkuda seni eksisteerinud interaktsioone ning tekitada uusi (Hagen jt, 2012). Uue liigi mõju võrgustikule on Emer jt (2016) uuringu alusel võimalik prognoosida tema algse elupaiga võrgustiku rolli hinnates. Emer jt (2016) uurisid uute liikide käitumist võrgustikes. Nad leidsid, et liigid ei muutnud oma rolli uues võrgustikus. Oma algse elupaigas tsentraalse liigi rolli täitnud liigid omasid ka uues võrgustikus palju interaktsioone ning hõivasid võrgustikus keskse koha. Uutest liikidest domineerivam liik võib seega kohaliku liigi välja tõrjuda ning üle võtta kontaktid väljatõrjutud liigi partneritega (Hagen jt, 2012).

Mutualistlike võrgustike funktsioneerimise jaoks on oluline, et maastiku fragmendid on omavahel ruumiliselt ühendatud (Hagen jt, 2012). On leitud (Damchen jt, 2006), et taim-

tolmeldaja interaktsioonide jätkumiseks ning liigirikkuse säilitamiseks aitab fragmentide vaheliste koridoride olemasolu, mis leevendab võimalikke killustamisega tekitatud kahjusid. Koridorid võivad eksisteerida fragmentide vahel looduslikult, kuid neid saab ka luua tehislikult (Damchen jt, 2006).

6. Kokkuvõtlikud järeldused

Seniavaldatud teadustööde põhjal saab järeldada, et elupaiga killustamise ning selle põhjustatud maastikstruktuuri muutuste mõju tugevus taim-tolmeldajate võrgustikule oleneb nii uuritavatest ökosüsteemi(de)st (Castaño ja Vilà, 2012), liigilisest koosseisust (Spiesman ja Inouye, 2013) kui ka konkreetse(te)st maastikstruktuuri muutustest. Analüüsitud uuringutest jäi selgusetuks, millistes võrgustikes on modulaarsuse tekkimine enim eelistatud. Teadustöödest selgus, et modulaarsus esineb eelkõike nõrgemate ja väikeste interaktsioonide sagedusega võrgustikes (Fortuna jt, 2010; Olesen jt, 2008; Aizen jt, 2012) ning suurema liigirikkusega võrgustikes (Grass jt, 2018), millest võiks järeldada, et modulaarsus esineb pigem suuremate mõõtmetega võrgustikes. Samas leidus positiivne korrelatsioon modulaarsuse ja suure kehaga tolmeldajate esinemise vahel (Grass jt, 2018), viimaseid leidub rohkem aga väikestes ning tihedalt sidusates võrgustikes, mitte suurtes võrgustikes, ning positiivne korrelatsioon modulaarsuse ja kõrgelt spetsialiseeritud interaktsioonide vahel, mis välistaks nõrgemate interaktsioonide hüpoteesi (Aizen jt, 2012).

Võrgustike pesastumine esineb reeglina kõrge interaktsiooni sageduse ning üldise sidususe juures (Nielsen ja Bascompte, 2007; Boscolo jt, 2013; Song jt, 2017), kusjuures, mida rohkem on võrgustikes generaliste, seda suurem on pesastumine. Aizen jt, 2012 täheldus, mis leiab, et kõrgelt spetsialiseerunud interaktsioonid ei soodusta pesastumist, võib selgitada sellega, et pesade tekkeks on vajalik suurel hulgal generalistide interaktsioone, mis ei ole kõrgelt spetsialiseerunud.

Elupaiga fragmentide isoleerituse suurenemine põhjustab interaktsioonide katkemist (Kolb ja Diekmann, 2005), mis omakorda võib põhjustada võrgustiku liigirikkuse langust ning tõsta generalistide hulka (Kaiser-Bunbury jt, 2010; Xiao jt, 2016). Algse elupaiga üldpindala vähenemise puhul on samuti täheldatud interaktsioonide katkemist. Kui elupaiga fragmentide isoleerituse suurenemisel on see põhjustatud interaktsiooni partnerite vahelise vahemaa suurenemisest, siis elupaiga üldpindala vähenemisel on interaktsioonide katkemine tingitud pigem taimeliigi väljasuremisest (Xiao jt, 2016).

Spetsialiseerunud liikide vähenemine võrgustikus tuleneb nende väljasuremisest (Xiao jt, 2016) või liikide generaliseerumisest (Matthews jt, 2014), et muuta võrgustik sidusamaks ja säilitada selle stabiilsus (Olesen ja Jordano, 2002). Täheldati, et üldine arvamus, et spetsialiseerunud taimed on elupaiga fragmenteerumise suhtes tundlikumad kui generaliseerunud taimed, ei pea

alati paika (Ashworth jt, 2014). Järjest suuremal hulgal uurimusi näitab, et looduses esineb reeglina asümmeetrilisi võrgustikke, kui sümmeetrilisi, ning asümmeetriliste võrgustike puhul ei ole täheldatud erinevust generaliseerunud taimede ja spetsialiseerunud taimede vastupanus fragmenteeritud aladel (Ashworth jt, 2014). Lisaks leiti, et liikide roll erinevate elupaikade võrgustikes ei muutu (Emer jt, 2016). See on oluline liigirikkuse hoidmise perspektiivist, sest sedasi saab uue liigi mõju taim-tolmeldjate võrgustikule hinnata liigi käitumise kaudu teistes võrgustikes (Emer jt, 2016). Äärealade lisandumine võib muuta elupaiga liigirikkamaks (Ewers ja Didham, 2006; Magura 2002), sest julgustab generaliste haarama võrgustikku uusi partnereid. Samas võivad need samad võrgustikku haaratud uued liigid välja tõrjuda mõne algupärase liigi, põhjustades seeläbi ka interaktsiooni katkemist (Hagen jt, 2012).

Maastikustruktuuri muutuste mõju võrgustikele on viimastel aastatel palju uuritud, kuid tulevastes teadustöodes oleks vaja rohkem keskenduda ka metavõrgustike uurimisele. Metavõrgustike uurimine võimaldaks maastikustruktuuri mõjude laiahaardelisemat hindamist ökosüsteemidele ning uuringute võimalikke tulemusi saaks rakendada elurikkuse säilitamisel, sest ühe elupaiga maastikustruktuuri muutmine võib mõjutada ka selle läheduses asuvaid elupaikasid.

Kokkuvõte

Taim-tolmeldajate võrgustikud on keerulised mutualistlikel interaktsioonidel põhinevad süsteemid, mis suurendavad liikide vastupidavust keskkonnatingimuste muutustele. Seetõttu on mutualistlike võrgustike põhjalikum edasi uurimine liigirikkuse kaitsmise vaatenurgast oluline. Maastikustruktuuri muutused mõjutavad taim-tolmeldajate võrgustikke erinevalt, olenevalt ökosüsteemist, liigilisest koosseisust ning maastikustruktuuri muutuse parameetrist.

Antud töös anti ülevaade taim-tolmeldajate võrgustike põhiomadustest ning ülesehitusest. Seejärel uuriti varasemate uuringute põhjal taim-tolmeldajate võrgustike ning maastikustruktuuri muutuste vahelisi seoseid. Töös selgus, et laialdaselt levinud arvamus, et kindlale tolmeldajale spetsialiseerunud taimeliikide tundlikkusest maastikustruktuuri muutustele, ei pea alati paika. Üldiselt mõjuvad maastikustruktuuri muutused taimedele sarnaselt, olenemata käitumuslikust tüübist. Tolmeldajad on otsestest maastikustruktuuri muutustest vähem mõjutatud, tõenäoliselt tänu oma mobiilsusele. Võrgustike struktuursed muutused on enim mõjutatud nende liigilise koosseisu muutusest või liigirikkuse ja liigirohkuse vähenemisest.

Summary

Plant-pollinator networks are complicated systems formed by mutualistic interactions, that contribute to the preservation of biodiversity. For this reason, mutualistic networks need to be studied even further to enhance species conservation. Changes in landscape structure affect plant-pollinator networks differently, depending on the ecosystem type, species composition, and the character of landscape modification in habitats.

In this thesis an overview of the main characteristics and structure of plant-pollinator networks was given. The scientific studies reviewed/discussed in this work showed that the level of sensitivity to landscape changes of specialist plants can differ based on the structure of the network. In most published cases, both generalist and specialist plants showed same effect to the landscape changes. Pollinators are not as affected by the changes as plant species, probably because of their mobility. The structural changes of plant-pollinator networks is mainly caused by a change in the species composition or decline in species richness and abundance

Tänuavaldused

Soovin tänada oma juhendajaid Tsipe Aavikut ja Virve Sõpra.

Kasutatud kirjandus

Viitamisel ja kirjanduse loetelu vormistamisel on lähtutud APA nõuetest.

Abramson, G., Trejo, Soto, C. A., Oña, L. (2011). The Role of Asymmetric Interactions on the Effect of Habitat Destruction in Mutualistic Networks. *PLOS ONE*, 6 (6), e21028, doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021028>

Aizen, M. A., Sabatino, M., Tylianakis, J. M. (2012). Specialization and rarity predict nonrandom loss of interactions from mutualist networks. *Science*, 335, 1486–1489, doi: 10.1126/science.121532

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, 717–719, doi: <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00910.x>

Bascompte, J., Jordano, P. (2007). Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 567–93, doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>

Bascompte, J., Jordano, P. (2013). *Mutualistic networks*. Princeton: Princeton University Press.

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, doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>

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

Bradley, N. L., Leopold, A. C., Ross, J., Huffaker, W. (1999) Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Biological Sciences*, 96 (17), 9701–9704, doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.96.17.9701>

- 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, doi: <https://doi.org/10.1890/15-0830.1>
- Damschen, E. I., Haddad, N. M., Orrock, J. L., Tewksbury, J. J., Levey, D. J., (2006). Corridors increase plant species richness at large scales. *Science*, 313 (5791), 1284-1286, doi: 10.1126/science.1130098. PMID: 16946070
- Doherty, T. S., Glen, A. S., Nimmo, D. G., Ritchie, E. G., Dickman, C. R. (2016). Invasive predators and global biodiversity loss. *National Academy of Sciences*, 113 (40), 1261–1126, doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.1602480113>
- Elzinga, J. M., Atlan, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A. E., Bernasconi, G. (2007). Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 8, doi: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.05.006>
- Emer, C., Memmott, J., Vaughan, I.P., Montoya, D., Tylianakis, J.M. (2016). Species roles in plant–pollinator communities are conserved across native and alien ranges. *Diversity and Distributions*, 22, 841-852, doi: <https://doi.org/10.1111/ddi.12458>
- Ewers, R. M., Didham, R. K. (2006). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81(1), 117–142, doi: <https://doi.org/10.1017/S1464793105006949>
- Fortuna, M. A., Bascompte, J. (2006). Habitat loss and the structure of plant–animal mutualistic networks. *Ecology Letters*, 9 (3), 281-286, doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00868.x>
- 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, doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01688.x>
- Gomez, J. M. (1993). Phenotypic Selection on Flowering Synchrony in a High Mountain Plant, *Hormathophylla Spinosa* (Cruciferae). *Journal of Ecology*, 81(4), 605–613, doi: <https://doi.org/10.2307/2261659>
- Grass, I., Jauker, B., Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T., Jauker, J. (2018). Past and potential future effects of habitat fragmentation on structure and stability of plant–pollinator and host–

parasitoid networks. *Nature Ecology and Evolution*, 2, 1408–1417, doi: <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0631-2>

Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., Melbourne, B. A., ... Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science advances*, 1 (2), e1500052, doi: <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>

Hagen, M., Kissling, W. D., Rasmussen, C., De Aguiar, M., Brown, L., Carstensen, D., Alves-dos-Santos, I., Dupont, Y., Edwards, F., Genini, J., Guimarães, P., Jenkins, G., Jordano, P., Kaiser-Bunbury, C., Ledger, M., Maia, K., Marquitti, F., Mclaughlin, O., Patricia, L. (2012). Biodiversity, Species Interactions and Ecological Networks in a Fragmented World. *Advances in Ecological Research*, 46, doi: 10.1016/B978-0-12-396992-7.00002-2

Hanski, I. (2011). Habitat Loss, the Dynamics of Biodiversity, and a Perspective on Conservation. *Ambio*, 40 (3), 248-255. Vaadatud 27.04.2023 <https://www.jstor.org/stable/41417275>

Ison, J. L., Wagenius, S. (2014). Both flowering time and distance to conspecific plants affect reproduction in *Echinacea angustifolia*, a common prairie perennial. *Journal of Ecology*, 102 (4), 920–929, doi: 10.1111/1365-2745.12262

Jules, E. S., Rathcke, B. J. (1999). Mechanisms of Reduced Trillium Recruitment along Edges of Old-Growth Forest Fragments. *Conservation Biology*, 13 (4), 784-793, doi: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1999.97435.x>

Kaiser-Bunbury, C.N., Muff, S., Memmott, J., Müller, C.B. and Caflisch, A. (2010). The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology Letters*, 13, 442-452, doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01437.x>

Kehrberger, S., Holzschuh, A. (2019). How does timing of flowering affect competition for pollinators, flower visitation and seed set in an early spring grassland plant? *Scientific Reports*, 9, 15593, doi: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-51916-0>

Kivinen, S., Luoto, M., Kuussaari, M., Helenius, J. (2006). Multi-species richness of boreal agricultural landscapes: effects of climate, biotope, soil and geographical location. *Journal of Biogeography*, 33, 862–875, doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01433.x>

- Landry, C. (2010) Mighty Mutualisms: The Nature of Plant-pollinator Interactions. *Nature Education Knowledge*, 3(10), 37. <https://www.nature.com/scitable/knowledge/library/mighty-mutualisms-the-nature-of-plant-pollinator-13235427/>
- Lázaro, A., Fuster, F., Alomar, D., Totland, Ø. (2020). Disentangling direct and indirect effects of habitat fragmentation on wild plants' pollinator visits and seed production. *Ecological Applications*, 30(5), 1-13. Vaadatud 06.05.2023 <https://www.jstor.org/stable/26932455>
- Lewinsohn, T.M., Novotny, V., Basset, Y. (2005). Insects on plants: diversity of herbivore assemblages revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 597–620, doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.36.091704.175520>
- Li, W., Zhu, C., Grass, I., Vázquez, D. P., Wang, D., Zhao, Y., Zeng, D., Kang, Y., Ding, P., Si, X. (2022). Plant-frugivore network simplification under habitat fragmentation leaves a small core of interacting generalists. *Communications Biology*, 5, 1214, doi: <https://doi.org/10.1038/s42003-022-04198-8>
- Librán-Embíd, F., Grass, I., Emer, C., Ganuza, C., Tschardtke, T. (2021). A plant–pollinator metanetwork along a habitat fragmentation gradient. *Ecology Letters*, 24(12), 2700-2712.
- Magura, T. (2002). Carabids and forest edge: spatial pattern and edge effect. *Forest Ecology and Management*, 157 (1-3), 23–37, doi: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00654-X](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00654-X)
- Maldonado, M. B., Lomáscolo, S. B., Vázquez, D. P. (2013). The Importance of Pollinator Generalization and Abundance for the Reproductive Success of a Generalist Plant. *PLoS ONE* 8(10), e75482, doi: 10.1371/journal.pone.0075482
- Mariani, M. S., Ren, Z., Bascompte, J., Tessone, Claudio. (2019). Nestedness in complex networks: Observation, emergence, and implications. *Physics Reports*, 813, 1-90, doi: <https://doi.org/10.1016/j.physrep.2019.04.001>
- Matthews, T. J., Cottee-Jones, H. E., Whittaker, R. J. (2014). Habitat fragmentation and the species–area relationship: a focus on total species richness obscures the impact of habitat loss on habitat specialists. *Diversity and Distributions*, 20, 1136-1146, doi: <https://doi.org/10.1111/ddi.12227>

- Miller, J. E. D., Damschen, E. I., Harrison, S. P., Grace, J. B. (2015). Landscape structure affects specialists but not generalists in naturally fragmented grasslands. *Ecology*, 96(12), 3323–3331, doi: <http://www.jstor.org/stable/24702589>
- Montero-Castaño, A., Vilà, M. (2012). Impact of landscape alteration and invasions on pollinators: a meta-analysis. *Journal of Ecology*, 100, 884–893, doi: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.01968.x>
- Morales, C. L., Traveset, A. (2008). Interspecific Pollen Transfer: Magnitude, Prevalence and Consequences for Plant Fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 27 (4), 221–238, doi: 10.1080/07352680802205631
- Morreale, S. J., Sullivan, K. L. (2010). Community-level enhancements of biodiversity and ecosystem services. *Frontiers of Earth Science in China*, 4 (81), 14–21. <https://doi.org/10.1007/s11707-010-0015-7>
- Murcia, C. (1995). Edge Effects in Fragmented Forests: Implications for Conservation. *Trends in ecology & evolution*, 10, 58–62, doi: 10.1016/S0169-5347(00)88977-6
- Nicolson, S. W., Wright, G. A. (2017). Plant–pollinator interactions and threats to pollination: perspectives from the flower to the landscape. *British Ecological Society*, 31 (1), 22–25, doi: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12810>
- Nielsen, A., Bascompte, J. (2007). Ecological networks, nestedness and sampling effort. *Journal of Ecology*, 95(5), 1134–1141, doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01271.x <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2745.2007.01271.x>
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Biological Sciences*, 104 (50), 19891–19896, doi: <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Olesen, J.M., Jordano, P. (2002). Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. *Ecology*, 83: 2416–2424, doi: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2416:GPIPPM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2416:GPIPPM]2.0.CO;2)
- Ollerton, J., Winfree, R., Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120, 321–326, doi: <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Pawar, S. (2014). Why are plant-pollinator networks nested? *Science*, 345 (6195), doi: 10.1126/science.1256466 <https://www.science.org/doi/pdf/10.1126/science.1256466>

- Peralta, G., Webber, C.J., Perry, G.L.W., Stouffer, D.B., Vázquez, D.P., Tylianakis, J.M. (2023). Scale-dependent effects of landscape structure on pollinator traits, species interactions and pollination success. *Ecography*, 2023, e06453, doi: <https://doi.org/10.1111/ecog.06453>
- Petanidou, T., Kallimanis, A.S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S.P., Pantis, J.D. (2008). Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecological Letters*, 11 (6), 564–575, doi: <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01170.x>
- Rather, Z. A., Ollerton, J., Parey, S. H., Ara, S., Watts, S., Paray, M. A., Khuroo A. A. (2023). Plant-pollinator meta-network of the Kashmir Himalaya: Structure, modularity, integration of alien species and extinction simulation. *Flora*, 298 (1), 152197, doi: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152197>
- Ries, L., Fletcher, R. J., Battin, J., & Sisk, T. D. (2004). Ecological Responses to Habitat Edges: Mechanisms, Models, and Variability Explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35, 491–522. <http://www.jstor.org/stable/30034125>
- Santos, T, D., Ribeiro, A, S. (2023). Mutualistic interaction network structure between bird and plant species in a semi-arid Neotropical environment. *Acta Oecologica*, 118, doi: 10.1016/j.actao.2023.103897 <https://doi.org/10.1016/j.actao.2023.103897>
- Shivanna, K. R. (2022). Climate change and its impact on biodiversity and human welfare. *Indian National Science Academy*, 88 (2), 160–71, doi: 10.1007/s43538-022-00073-6
- Song, C., Rohr, R. P., Saavedra, S. (2017). Why are some plant–pollinator networks more nested than others? *Journal of Animal Ecology*, 86 (6), 1417–1424, doi: <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12749>
- Spiesman, B. J., Inouye, B. D. (2013). Habitat loss alters the architecture of plant–pollinator interaction networks. *Ecology*, 94(12), 2688–2696, doi: <https://doi.org/10.1890/13-0977.1>
- Streher, N.S., Bergamo, P. J., Ashman, T., Wolowski, M., Sazima, M. (2020). Effect of heterospecific pollen deposition on pollen tube growth depends on the phylogenetic relatedness between donor and recipient. *AoB PLANTS*, 12 (4), plaa016, doi: <https://doi.org/10.1093/aobpla/plaa016>

- Zarnetske, P., Baiser, B., Strecker, A., Record, S., Belmaker, J., Tuanmu, M. (2017). The Interplay Between Landscape Structure and Biotic Interactions. *Current Landscape Ecology Reports*, 2, 12-29, doi: 10.1007/s40823-017-0021-5.
- Traveset, A., Heleno, R., Nogales, M. (2014). *The ecology of seed dispersal*. CAB International, 62-82, doi: 10.1079/978117880641836.0062
- Urban, M. C. (2015). Accelerating extinction risk from climate change. *Science*, 348 (6234), 571-573, doi: 10.1126/science.aaa4984
- Waser, N., Chittka, L., Price, M., Williams, N., Ollerton, F. (1996). Generalization in Pollination Systems, and Why it Matters. *Ecology*, 77(4), 1043-1060, doi: <https://doi.org/10.2307/2265575>
- Vázquez, D. P., Simberloff, D. (2002). Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. *The American naturalist*, 159(6), 606–623, doi: <https://doi.org/10.1086/339991>
- Weiner, C., Werner, M., Linsenmair, K. E., Nico, B. (2014). Land-use impacts on plant-pollinator networks: Interaction strength and specialization predict pollinator declines. *Ecology*, 95, 466-74, doi: 10.1890/13-0436.1
- Xiao, Y., Li, x., Cao, Y., Dong, M. (2016). The diverse effects of habitat fragmentation on plant– pollinator interactions. *Plant Ecology*, 217, 857–868, doi: 10.1007/s11258-016-0608-7.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Carmen Ladva,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose Maastikustruktuuri muutuste mõju taimede ja tolmeldajate vaheliste interaktsioonide võrgustikele, mille juhendajad on Virve Sõber ja Tsipe Aavik, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i 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.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Carmen Ladva

21.05.2023