

TARTU ÜLIKOOL

Loodus- ja täppisteaduste valdkond

Ökoloogia ja Maateaduste Instituut

Botaanika osakond

Tuuli Vassar

**PUTUKTOLMELDAMISE MÕJU EESTI LOODUSLIKELE  
ÕISTAIMEDELE**

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Juhendaja: PhD Triin Reitalu

Tartu 2024

## **Infoleht**

### **Putuktolmeldamise mõju Eesti looduslikele õistaimedele**

Käesoleva töö eesmärgiks on uurida putuktolmlemise vähenemise mõju looduslikele õistaimedele, eelkõige Eesti kontekstis. Töö kirjanduslik pool annab ülevaate erinevatest tolmlemisviisidest, putukate vähenemisest ning selle mõjust nii looduslikele taimedele kui ka põllukultuuridele. Töö hõlmab ka kahte uurimuslikku osa, millest esimeses analüüsitakse Eesti looduslike õistaimede tolmlemisviiside jaotust ning teises tolmeldamise puudumise mõju arujumika (*Centaurea jacea*) seemnete tootmisele.

**Märksõnad:** tolmeldamine, tolmeldajate vähenemine, tolmlemisviisid, tolmeldajatest sõltuvus, arujumikas

**CERCS:** B270 Taimeökoloogia

### **The effect of insect pollination on wild flowering plants in Estonia.**

The aim of this thesis is to study the effect of the decline in insect pollination on wild flowering plants, especially in the context of Estonia. The literature review of the thesis gives an overview of different ways of pollination, the reduction of insects and its effect on both natural plants and agricultural crops. The thesis also includes two research parts: the first part in which the distribution of pollination means of wild flowering plants in Estonia is analysed; and the second part in which the effect of pollination on brown knapweed (*Centaurea jacea*) seed production is analysed.

**Keywords:** pollination, pollinator decline, pollination methods, pollinator dependence, *Centaurea jacea*

**CERCS:** B270 Plant ecology

## Sisukord

Infoleht.....	2
1. Sissejuhatus .....	4
2. Tolmeldamise olulisus õistaimedele .....	5
2.1. Tolmlemisviisid .....	5
2.2. Paljunemine ilma tolmeldajateta .....	7
2.3. Tolmeldajate vähenemine ja selle mõju looduslikele õistaimedele .....	9
2.4. Tolmeldajate vähenemine ja põllukultuurid .....	12
3. Uurimuslik osa.....	14
3.1. Eesti taimeliikide tolmeldajatest sõltuvuse kvantifitseerimine .....	14
3.2. Arujumika tolmeldamisest sõltuvuse katse.....	15
4.1. Eesti taimede tolmeldajatest sõltuvus.....	18
5. Arutelu .....	21
5.1. Eesti taimede tolmeldajatest sõltuvus.....	21
5.2. Arujumika seemnete tootmine ilma tolmeldajateta .....	22
Kokkuvõte .....	23
Summary.....	25
Kasutatud kirjandus .....	27

## 1. Sissejuhatus

Tolmeldajatel on oluline osa ülemaailmse bioloogilise mitmekesisuse tagamisel (Potts jt, 2010). Nad pakuvad olulisi ökosüsteemiteenuseid nii põllukultuuridele (Klein jt, 2006) kui ka looduslikele taimedele (Ashman jt, 2004). Peamised tolmeldajad on putukad, kelle arv on viimastel aastatel vähenemas (Potts jt, 2010; Roger jt, 2021; Eisenhauer jt, 2019). Arvukuse vähenemist on dokumenteeritud erinevates putukate seltsides (Wagner 2020). Hinnanguliselt langeb putukate arvukus igal aastal 1-2% (Wagner jt, 2021). Saksamaa looduskaitsealadel vähenes aga lendavate putukate biomass 27 aastaga (1989-2016) lausa 75% (Hallmann jt, 2017). Sellised arvukuse langused avaldavad mõju kogu elurikkusele ning võivad oluliselt kiirendada kuuendat suurt massväljasuremist (Thomas jt, 2004; Aizen jt, 2009). Tolmeldajatel on oluline mõju ka inimeste heaolule, sest tolmeldamisteenustest sõltub inimeste toidulaud (Aizen jt, 2009; Klein jt, 2007) ja majanduslik tulu (Gallai jt, 2009). Lisaks on mitmekesisel loodusel oluline roll ka erinevate rahvaste kultuuris (Aizen t, 2009). Kuigi teadusuuringutes on dokumenteeritud nii mõnedki suure kaaluga tõendid putukate arvu vähenemise kohta, on teema globaalselt veel suhteliselt halvasti mõistetav (Dunn, 2005; IPBES, 2019; Wagner, 2020). Ka küsimus, kuidas putukate vähenemine täpselt taimi mõjutab, on veel kindla vastuseta. Seda eelkõige põhjusel, et paljud taimed suudavad toota seemneid ja paljuneda ka ilma tolmeldajateta (Roger jt, 2021).

Käesoleva töö eesmärk on anda kirjanduse põhjal ülevaade putuktolmlemise vähenemise mõjust looduslikele õistaimedele. Kasutades Eesti pärismaiste taimede nimestikku (Kukk jt. 2020) ja nende tolmlemisviiside andmeid olemasolevates andmebaasides (Tyler jt, 2021), antakse ülevaade tolmlemisviiside jaotusest Eesti õistaimede hulgas. Kirjanduse ülevaadet ja Eesti taimede tolmlemisviiside analüüsi täiendatakse empiirilise uuringuga tolmeldajate puudumise mõjust arujumika (*Centaurea jacea* L.) seemnete tootmisele. Töös analüüsitakse ja võrreldakse 2023. aastal Saaremaa ja Muhumaa erinevatel rohumaadel läbi viidud katse käigus kogutud arujumikate seemnete hulka. Seda olukorras, kus osad taimed jäeti ilma tolmeldajate poolt pakutatavatest hüvedest. Töö raames antakse kirjanduse põhjal ülevaade putuktolmlemise olulisusest õistaimedele ja otsitakse vastust küsimustele: (1) milline osa Eesti looduslikest õistaimedest sõltub putuktolmeldajatest, ning (2) mil määral sõltub putuktolmlemisest arujumikas.

## 2. Tolmeldamise olulisus õistaimedele

Tolmlemine on õietolmu ülekandumine katteseemnetaimede tolmukalt emakasuudmele või paljasseemnetaimede mikrosporangiumist mikropüüli (Merriam-Webster). Tolmlemise peamiseks eesmärgiks on õietolmu levik sama liigi erinevate isendite vahel, et saaks toimuda taimede suguline paljunemine (Pellmyr, 2002).

### 2.1. Tolmlemisviisid

Evolutsiooni käigus on taimedel kujunenud välja kohastumus kanda õietolmu laiali kasutades väliseid tegureid. Kuna taimedel endal puudub liikumisvõime, saavad nad oma õietolmu laiali kolmanda osapoole abil (Pellmyr, 2002). Sellist olukorda, kus õie emakasuudmele satub õietolmu teise taime õiest, nimetatakse võõr- ehk risttolmlemiseks (Martin jt, 1997). Üldjoontes on võõrtolmlemiseks kaks erinevat viisi: kasutades abiootilisi tegureid (vee- või õhuvoole) või biootilisi tegureid (loomi).

Abiootiline tolmlemine on juhuslik, kuna puuduvad mehhanismid, mis tagavad risttolmlemise. Tuul ja vesi liiguvad sihitult. Abiootilise tollemise miinus on, et õietolmu võib kanduda edasi kohtadesse, kus puuduvad antud liigi isendid. Mida kaugemale õietolmu levib, seda ebatõenäolisem on võimalus, et see jõuab õige vastuvõtjani. Selle juhuslikkuse tõttu peab abiootiliselt tolmlen taim investeerima piisavas hulgas õietolmu (Pacini, 2008). Nende õietolmuterad on väga väikesed, kuivad ja kerged, tänu millele hõljuvad need õhus ja vees kaua (Martin jt, 2002). Samas on abiootiline tollemine taimede jaoks odavam, kuna taim ei pea investeerima atraktiivsesse välimusse ning tasudesse, mida ootab loomtolmeldaja (Pacini, 2008). Abiootiliselt tolmlenivate taimede õied on väikesed, ilmetud, taandarenenud õiekattega ja lõhnatud (Martin jt, 1997).

Loomtolmlemine on ülekaalukalt levinuim tollemisviis. Parima praeguse hinnangu järgi on täielikult või osaliselt loomtolmlejad 87,5% kõigist praegu eksisteerivatest õistaimeliikidest (Ollerton jt, 2011), see on 308 006 liiki 352 000-st. Kõige rohkem leidub loomtolmlenivaid taimi troopikas (Ollerton jt, 2011). Tolmeldajateks on nii selgrootud kui ka selgroogsed loomad (Ollerton, 2021). Loomtolmlemine arenes välja abiootilistest tollemissüsteemidest. Loomade tolmeldamisteenuste kasutamine pakub taimedele erinevaid ökoloogilisi võimalusi. Näiteks

suurendab see võimalust, et ühelt taimelt korjatud õietolmutera jõuab teise sama liigi isendini. Seda ka tingimustes, kus taimed kasvavad üksteisest isoleerituna, üksteisest kaugel või keskkonnas, kus puuduvad abiootiliseks tolmlamiseks vajalikud tingimused. Läbi selle püsivad loomtolmlevad taimepopulatsioonid geneetiliselt mitmekesisemad ning suudavad olla elujõulisemad väiksema asustustiheduse juures, võrreldes abiootiliselt tolmlivate populatsioonidega. Tänu sellele, et loomad liiguvad sihilikult, peavad biootiliselt tolmlivad taimed kulutama vähem ressursse õietolmu tootmiseks kui abiootiliselt tolmlivad taimed (Pellmyr, 2002). Selleks, et loomtolmlivate taimede õietolm loomade külge kinni jääks ning efektiivselt leviks, on nende tolmutterad pealt karedad või kleepuvad (Martin jt, 1997). Biootiliselt tolmlivad liigid peavad aga investeerima välistesse omadustesse, mis meelitavad tolmeldajaid ligi (näiteks atraktiivne välimus ja lõhn) ning enamikel juhtudel ka tolmeldajatele pakutavatesse hüvedesse (Pellmyr, 2002).

Peamised tolmeldajad on putukad: erinevad mesilased, herilased, kärbsed, mardikad, päeva- ja ööliblikad, sipelgad jt (Rader jt, 2016). Enamus juhtudel pakuvad taimed oma tolmeldajatele vastutasu ja sel juhul on tegemist mutualismiga. Peamisteks hüvedeks, mida tolmeldajad taimedelt saavad, on toitaineterikas nektar ja õietolm, harvematel juhtudel ka rasvarikkad õlid, diterpenoidvalgud, lõhnavad terpenoidid ja aromaatsed ained, toitaineterikas õiekude ning seemned (Pellmyr, 2002). Kuna enamik taimede ja loomade mutualistlike suhteid hõlmavad rohkem kui kahte liiki ning varieeruvad ruumis ja ajas (Pellmyr, 2002), on mitmekesine hulk tolmeldajaid enamus õistaimede paljunemiseks ülioluline (Ollerton jt, 2011). See, et looduses on taimede ja neid külastavate putukate vahel rohkelt mutualistlike suhteid, loob aga ka võimaluse kommensalistlike ja isegi antagonistlike tolmeldamissüsteemide esinemiseks. Kui kasu saavaks osapooleks on taim, on olukord tema jaoks optimaalne. Taim saab õietolmuvektori poolt tolmlusteenust ilma, et pakuks midagi vastu. Enamikel juhtudel leiab mittemutualistlik tolmlustamine aset siis, kui taim kasutab tolmeldajate ligi meelitamiseks mingisugust pettust või mimikrit. Sellised taimeliigid moodustavad kõigist katteseemnetaimedest olulise osa, kuid tavaliselt esinevad nad oma taimekooslustes väikesearvuliselt. Näiteks leidub mittetasuvad taimeliike rohkelt käpaliste (*Orchidaceae*) hulgas: kaunis kuldking (*Cypripedium calceolus*), kahkjaspunane sõrmkäpp (*Dactylorhiza incarnata*), kärbesõis (*Ophrys insectifera*) jt (Pellmyr, 2002).

## 2.2. Paljunemine ilma tolmeldajateta

Lisaks sugulisele (generatiivsele) paljunemisele võivad paljud õistaimed paljuneda ka vegetatiivselt. Vegetatiivne paljunemine leiab aset tänu taimede suurele taastumisvõimele. Vegetatiivse paljunemise korral arenevad uued taimed emataime kasvu- ehk vegetatiivsetest organitest – juurest, varrest või lehest. Iga taimeliik suudab vegetatiivselt paljuneda kasutades teatud kasvuorganit. Mitte kõigil taimeliikidel ei ole see sama. Sagedasemateks paljunemisorganiteks on veel ka võsundid ehk maapinnal roomavad varred, mis sõlmekohtades juurduvad, ja võsundite maa-alused muudendid nagu risoomid, mugulad ja sibulad (Martin jt, 1997). Vegetatiivselt paljunevad taimed oma emataimega geneetiliselt identsed. Vegetatiivset paljunemist kasutatakse ära sordiaretuses, aianduses ja põlluharimisel, kus on oluline, et kultuurid pärandaksid edasi oma sorditunnused. Sugulisel paljunemisel võivad minna nii mõnedki sorditunnused kaduma. Lisaks on vegetatiivselt paljunevate taimede areng kiirem kui suguliselt paljunevate taimede oma (Martin jt, 1997). Vegetatiivselt paljunevaid looduslikke taimi esineb näiteks perekondades ohakas (*Cirsium*) ja lepp (*Alnus*), kes paljunevad juurtega, perekondades murakas (*Rubus*) ja maran (*Potentilla*), kes paljunevad võsunditega, perekondades naat (*Aegopodium*) ja orashein (*Elymus*), kes paljunevad risoomidega, perekondades lauk (*Allium*) ja tulp (*Tulipa*), kes paljunevad sibulatega. Eesti looduslikest taimedest suudavad lehtedega paljuneda vaid üksikud. Üheks selliseks liigiks on näiteks aas-jürilill (*Cardamine pratensis*) (Martin jt, 1997).

Paljud õistaimeliigid, kes kasutavad üldjuhul tolmlemiseks loomi, saavad mõnda aega hakkama ka iseseisvalt (Ollerton jt, 2011). Seda tänu sellele, et nende õied on hermafrodiitsed ehk mõlemasugulised – õites esinevad korraga nii isas- kui ka emassuguorganid. Isetolmlemise (autogaamia) käigus satub õietolm õie tolmukatelt (isassuguorganid) sama õie emakasuudmele (emassuguorgan). Kuid isetolmlemine saab toimuda vaid mõne generatsiooni vältel, lühikest aega, et kindlustada reproduktsioon. Pika aja jooksul võib see viia inbriidinguni ja vähendada populatsioonide geneetilist mitmekesisust (Husband ja Schemske, 1996). Erandina leidub taimi, kellel ei esine probleeme inbriidinguga, kuid siiski on tavalisem olukord, kus õietolmu vahetavad erinevad liigikaaslased (Pacini, 2008). Lisaks on paljud taimeliigid iseendaga geneetiliselt kokkusobimatud või vajavad ka isetolmlemiseks tolmeldajaid, kes transpordivad õietolmu tolmukatelt emakasuudmele (Ollerton jt, 2011). Isetolmlemine on sage pioneerliikide, saareliste endeemide ja umbrohtude seas (Baker, 1955; Barrett, 1996).

Kui keskkonnatingimused on taimetele väga ebasoodsad, näiteks on keskkond liiga külm, liiga kuum või puuduvad taimetele vajalikud tolmeldajad, siis võib juhtuda, et kõik taimede õied ei avanegi. Sellise olukorra tarbeks on osadel taimedel evolutsiooni käigus kujunenud välja kleistogaamia, s.o isetolmlemine suletud õies (isetolmlemise alamliik). Kleistogaamsed õied on tavalistest õitest väiksemad ning tihti puuduvad neil nektaariumid (Pacini, 2008). Kleistogaamsed õied võivad esineda tavaliste (hasmogaamsete) õitega samal ajal, kuid ruumiliselt eraldatuna, või siis esinevad erinevad õietüübid õitsemisperioodil järjestikku, ajaliselt eraldatuna (Lloyd, 1984). Kleistogaamiat esineb 693 katteseemnetaimeliigil, 228 perekonnast ja 50 sugukonnast. Kleistogaamia on kõige sagedasem kõrreliste (*Poaceae*) hulgas. Seda on täheldatud 326 kõrreliseliigil. Rohkem kleistogaamseid liike leidub ka näiteks sugukondades kannikeselised (*Violaceae*, 80 liiki), liblikõielised (*Fabaceae*, 61), käpalised (*Orchidaceae*, 24) ja akantuselised ehk karusõralised (*Acanthaceae*, 19) (Culley jt, 2007).

Isetolmlemisest veidi vähem levinud mitteseksuaalne paljunemisviis taimedel on apomiksis, mille korral moodustuvad seemned ilma, et enne toimuksid viljastumine ja meiosis. Kirjeldatud on laias laastus kolme erinevat tüüpi apomiksist: (1) juhuslik embrüo, (2) sporofüütiline apomiksis ja (3) gametofüütiline apomiksis (Ozias-Akins, 2007). Apomiksise teel paljunevatel taimedel on hea koloniseerimisvõime tänu millele on neil sageli oluliselt laiem levikuulatus kui nende seksuaalselt paljunevatel sugulastel (Bierzychudek, 1985). Apomiksis on eriti iseloomulik liikidele, mis asustavad varem jäätunud olnud ja kõrgmäestikes paiknevaid alasid. Apomiktiliste taimede leviku edu võib peituda nende polüploidisuses, mis esineb peaaegu kõigis apomiktilistes taimedes (Bierzychudek, 1985). Apomiksis ja suguline paljunemine ei välista üksteist ning esinevad sageli taimel paralleelselt. Kahe paljunemisviisi koos esinemine viitab aga sellele, et apomiksisel on siiski omad puudused. Kuna apomiktilised embrüod moodustuvad ilma isataime poolse panuseta, on apomiksise teel paljunevad taimed, sarnaselt vegetatiivselt paljunevatele taimedele, emataime täielikud koopiad. Jällegi on selle näol tegemist sordiaretuses ja seemnekasvatuses väga väärtusliku tunnusega. On välja pakutud, et põllukultuuride geenmodifitseerimine, nii et need muutuksid apomiktilisteks, võiks aidata ära toita aina kasvavat rahvastikku (Asker ja Jerling, 1992). Asker ja Jerling (1992) kirjeldasid trendi, et apomiktiliste taimede rohkus väheneb liikudes väikestelt geograafilistelt laiustelt suuremate poole (lõunast põhja), kuid põhjapoolsetes piirkondades nende suhteline arvukus suureneb võrreldes üljäänud taimestikuga. Hiljem tõi Richard (1997) välja, et see trend kehtib vaid gametofüütilise apomiksise kohta. Apomiksist on kirjeldatud rohkem kui 400 õistaimeliigil (Carman, 2008), näiteks leidub neid



sugukondades: tulikalised (*Ranunculaceae*), kõrrelised (*Poaceae*) ja korvõielised (*Compositae*) (Asker ja Jerling, 1992).

Razanajatovo jt (2016) jõudsid järeldusele, et kõrge isepaljunemise võime võib aidata kaasa võõrtaimede naturalisatsioonile. Samas väidavad nad nagu Husband ja Schemske (1996) ja Pacinigi (2008), et isepaljunemine võib viia lähirstumiseni. Suurenenud lähirstumise määr toob endaga kaasa kahjulike retsessiivsete alleelide sageduse suurenemise ja suurenenud sugulusdepressiooni ulatuse, mis viivad isendite kohasuse vähenemiseni (Couvet ja Ronfort, 1995). Lähirstumise mõju ulatus ja esinemine on liigiti erinev (Husband ja Schemske, 1996, Razanajatovo jt, 2016).

### **2.3. Tolmeldajate vähenemine ja selle mõju looduslikele õistaimedele**

Tolmeldajatel on oluline osa ülemaailmse bioloogilise mitmekesisuse tagamisel. Nad pakuvad eluolulisi looduse hüvesid ehk ökosüsteemiteenuseid nii põllukultuuridele (Klein jt, 2007) kui ka looduslikele taimedele (Ashman jt, 2004). Seeläbi mõjutavad tolmeldamisteenused oluliselt kogu ökosüsteemi ning ka inimeste heaolu. Peamised tolmeldajad on putukad, kelle arv on viimastel aastatel vähenemas (Potts jt, 2010; Eisenhauer jt, 2019; Roger jt, 2021). Kuigi esinevad nii ajalised, ruumilised kui ka liigilised erinevused, langeb putukate arvukus liigikaudu 1-2% aastas (Wagner jt, 2021). Mil määral selline putukate arvukuse langus mõjutab ökosüsteemi funktsioneerimist, vajab veel täpsemat uurimist (Wagner jt, 2021). Tolmeldajate arvukuse vähenemisega käib kaasas ka taimede arvukuse vähenemine. Kumb on põhjus, kumb tagajärg kindlalt väita ei saa, kuid need kaks nähtust on omavahel tugevalt põimunud (Potts jt, 2003; Biesmeijer jt, 2006; Potts jt, 2010). Biesmeijer jt (2006) leidsid Suurbritannia ja Hollandi mesilaste ja sirelaste ning taimestiku andmetel, et tolmeldajate vähenemisega paralleelselt vähenes ka rangelt putuktolmlevate taimedeliikide arvukus. Samal ajal abiootiliselt tolmllevate liikide arvukus suurenes ja isetolmlevate liikide arvukuse muutus oli putuktolmlejate ja isetolmlejate vahepealne. Lisaks näitasid Biesmeijer jt (2006) põhjuslikku seost spetsialiseerunud tolmeldajate ja nende poolt tolmeldavate taimede arvukuse vahel, sest just nende liikide arvukus oli see, mis langes. Generalistlike taimeliikide arvukus suurenes. Seega on spetsialiseerunud liigid muutustele vastuvõtlikumad ja rohkem ohustatud kui generalistid. Fontaine jt (2005) viisid läbi eksperimendi, mille eesmärk oli uurida funktsionaalse mitmekesisuse mõju taim-tolmeldaja koosluste toimimisele ja püsivusele. Taimede ja tolmeldajate funktsionaalsed rühmad määratleti

morfoloogiliste tunnuste alusel. Taimede puhul võrreldi avatud õitega ja torujate õitega taimi, tolmeldajate puhul lühikeste suistega sirelaste sugukonna liike ja pikemate suistega kimalaste perekonna liike. Eksperimendi tulemusel selgus, et nii taimede kui ka tolmeldajate funktsionaalse mitmekesisuse suurendamine tõid endaga kaasa mitmekesisemad taimekooslused. Erinevus oli lausa nii suur, et kõige mitmekesisema tolmeldajate hulgaga taimekooslustes oli kahe aasta pärast ligi poole rohkem taimeliike kui vähem mitmekesise tolmeldajate hulgaga taimekooslustes. Leiti, et funktsionaalse mitmekesisuse positiivne mõju oli tingitud ka tolmeldajate ja taimede funktsionaalsete rühmade vastastikusest täiendavusest. Seega võib tolmeldajate mitmekesisus mõjutada oluliselt taimekoosluste püsimist ning seeläbi ka kõrgemaid troofilisi tasemeid ning ökosüsteemide jätkusuutlikkust. Albrecht jt (2012) leidsid, et tolmeldajate funktsionaalne mitmekesisus tõstis ka katseliigina kasutatud redise (*Raphanus sativus*) viljade ja seemnete hulka. Lisaks näitas nende analüüs, et oluline tegur, mis suurendas viljade hulka, oli sotsiaalsete mesilaste olemasolu. Seega on tolmeldajate funktsionaalne mitmekesisus oluline ka ühe liigi seisukohast.

Tolmeldajatena on olulised nii metsikud kui ka kodustatud tolmeldajate populatsioonid (Potts jt, 2010). Mõlemaid populatsioone mõjutab tugevalt inimtegevus, millega kaasnevad laialdased keskkonna muutused. Inimmõju on põhjustanud looduslike elupaikade killustumise, degradeerumise ja kadumise, kuid ka uute inimtekkeliste elupaikade tekkimise. Elurikkuse ja loodushüvede koostöökogu (IPBES) analüüsi kohaselt on inimtegevuse tulemusel oluliselt muutunud 75% maapinnast, kusjuures märgalade pindala on vähenenud üle 85% (IPBES, 2019). Muutuste ulatus on piirkonniti väga erinev. Kõige suuremas ohus on troopilised piirkonnad, kus näiteks aastatel 2010-2015 hävitati ligikaudu 32 miljonit hektarit metsa. Samal ajal on aga tänu inimeste pingutustele mõnes piirkonnas nii troopiliste, subtroopiliste, parasvöötme kui ka boreaalsete metsade ulatus suurenemas. Tõenäoliselt on tänaseks muutunud elupaikade protsent veelgi suurem (IPBES, 2019). Tolmeldajatele on ohuks ka kooslustesse toodud võõrliigid ja patogeenid. Suur mõju on põllumajandusel ning sellega kaasneval erinevate pestitsiidide kasutamisel (näiteks insektitsiidid ja herbitsiidid) (Johansen, 1977). Ohuks on üldine inimtegevusega kaasnev kliimamuutus, keskkonnareostus, valgusreostus, nitrifikatsioon ja linnastumine (Kremen jt, 2007, Potts jt, 2010; Wagner jt, 2021). Putukate vähenemine on kõige silmatorkavam kõrge inimtegevusega piirkondades, kus esinevad mitmed stressitegurid koos (Wagner jt, 2021). Mitmed läbi viidud uuringud näitavad, et putukate vähenemine algas koos „antropotseeniga“ 1950. aastatel, ning alates sellest ajast on jätkunud paljude taksonite kadu suures osas muutumatult (Wagner, 2020). Milline on erinevate stressorite suhteline tähtsus, intensiivsus

ja koostoime, ei ole senini täpselt teada (Wagner jt, 2021). Burkle jt (2013) uurisid, kuidas on muutunud taimede ja tolmeldajate võrgustik peale 120 aastat kestnud kliima- ja maastikumuutusi. Nad leidsid, et palju on muutunud nii taimede kui ka tolmeldajate fenoloogia, millel on nendevahelistele interaktsioonidele oluline mõju. Kuigi interaktsioonide võrgustik on olnud senini fenoloogilistele muutustele suhtes paindlik, on võrgustiku struktuur ja interaktsioonid hakanud ajaga nõrgenema ning tolmeldamise sagedus ja kvaliteet on vähenenud. See viitab, et kui fenoloogilised muutused kliimamuutuste tingimustes veelgi süvenevad ja populatsioonide suurused vähenevad, avaldab see tolmeldamisele olulisi negatiivseid tagajärgi.

Hallmann jt (2017) leidsid, et kuigi toitaineterikastel rohumaadel, äärealadel ja tühermaadel on lendavate putukate biomass 43% suurem kui toitainetevaestel, liivastel ja kuivadel aladel, on aastane putukate arvu langus neil aladel sarnane. Seega ohustab putukate arvu vähenemine ühtemoodi kõiki elupaigatüüpe. Putuktolmlemisest sõltub reproduktsioonil täielikult 60-80% maailma looduslikest taimedest, kuid positiivset mõju avaldab tolmeldamine palju suuremale hulgale (Husband ja Schemske, 1996; Ashman jt, 2004). Mil määral mõjutab tolmeldamine taimede kohasust ja populatsioonidünaamikat, on veel vähe uuritud (Kremen jt, 2007). Kuid on teada, et tolmeldamine tõstab nii mõnegi isetolmleva loodusliku taimeliigi viljakust ja populatsioonide elujõulisust (Husband ja Schemske, 1996; Kearns jt, 1998; Ashman jt, 2004) ning läbi selle on mõjutatud ka taimede seemnetest ja viljadest toituvad putukad, linnud, imetajad ja kalad (Kremen jt, 2007). Ka Roger jt (2021) kinnitavad, et tolmeldajate arv on globaalses mastaabis vähenemas. Nad toovad välja, et kuna paljud taimed suudavad toota seemneid ka ilma tolmeldajateta, siis pole täpselt teada, millist ohtu kujutab taimedele tolmeldajate vähenemine. Oma uurimuses hindasid nad varem koostatud tolmlenemise kirjeldavate andmekogumite põhjal tolmeldajate panust õistaimede seemnete tootmisesse. Uuringu tulemusel selgus, et ilma tolmeldajateta ei suudaks kolmandik õistaimedest üldse seemneid toota ning poolte viljakus väheneks vähemalt 80%. Tulemused viitavad sellele, et kui tolmeldajate vähenemine ei peatu, väheneb mingil määral enamiku taimeliikide paljunemine ning see suurendab populatsioonide vähenemise ohtu, mis omakorda võib viia liikide väljasuremiseni. Nad leidsid, et eriti tundlikud tolmeldajate puudumisele on puud, mitme paljunemiseepisoodiga taimed, spetsiifilisemate tolmeldamissüsteemidega taimed ja troopilise levikuga taimed. Ka Thomann jt (2013) toovad välja, et tolmeldajate vähenemine piirab õistaimede paljunemist ning võib viia mõned looduslikud populatsioonid väljasuremiseni. Samas oletavad nad, et võib toimuda taimepopulatsioonide lühiajaline kohanemine, mis leevendab tolmeldajate vähenemise mõju taimede

populatsioonidünaamikale. Nad leiavad, et kohanemine võib päästa taimepopulatsioonid hävimisest.

Potts jt (2010) soovivad välja, et kõige enam tõendeid tolmeldajate vähenemise kohta on pärit Euroopast ja Põhja- Ameerikast, kus see on kõige paremini uuritud. Selleks, et mõista olukorda globaalselt paremini, on oluline, et uurimustöid viidaks läbi ka teistes maailmajagudes. Nii kohalikul, riiklikul, kontinentaalsel kui ka globaalsel tasandil on oluline parandada ühiskonna arusaamist tolmeldamisteenuste vähenemise olemusest, põhjustest ja tagajärgedest. Arvestades tolmeldajate vähenemise ja sellega kaasnevate riskide tõsisust, on jätkusuutlike tolmeldamisteenuste tagamiseks hädavajalik investeerida erinevate leevendusmeetmete väljatöötamisse (Potts jt, 2010).

#### **2.4. Tolmeldajate vähenemine ja põllukultuurid**

Ligikaudu 75% peamistest põllukultuuridest on kas osaliselt või täielikult loomtolmlejad. Loomtolmlemisest sõltub täielikult 5% (arenenud riikides) kuni 8% (arenguriikides) põllukultuuride toodangust (Aizen jt, 2009). Ligi 60% ulatuses kasvatatakse ja tarbitakse neid põllukultuure, mis ei vaja otseselt tolmeldajate hüvesid (Klein jt, 2006). Siinkohal on oluline märkida, et põllukultuurid on oma toiteväärtustelt erinevad ning ilma tolmeldajateta jääks inimeste toidulaud ilma nii mõnestki olulisest makro- ja mikrotoitainest, mis aitavad kaasa tervislikule toitumisele (Dewenter jt, 2005; Klein jt, 2006). Lisaks on erineva kaaluga ka põllukultuuride majanduslikud väärtused, mida tootmishulgad üksi hästi ei esinda (Aizen jt, 2009). Eesti põllukultuuridest sõltuvad tolmeldajatest oluliselt näiteks kõrvitsad, kabatsõkid, tatar, kurk, redis, vaarikad, murakad, ploomid, kirsid, õunad, pirnid, mustikad ja jõhvikad. Tolmeldajatest ei sõltu näiteks erinevad teraviljad (nisu, rukis, oder, hirss, mais), kaunviljad (herned, läätsed), spinat, lehtsalat, tomat, paprikad ja viinamarjad (Karron jt, 1990; Klein jt, 2006; Aizen jt, 2009). Paljudel juhtudel parandavad tolmeldajad ka hermafrodiitsete ja iseviljastuvate põllukultuuride saagikust. Euroopa põllukultuuride puhul on hinnatud, et tolmeldamine tõstab 264-st Euroopas kasvatatavast põllukultuurist 85% saagikust ja saagi kvaliteeti (Williams, 1994). Üheks selliseks põllukultuuriks Eestis on näiteks maasikas. Abrol jt (2019) leidsid, et putukate poolt tolmeldatud maasikataimede saagikus oli suurem kui tolmeldamisteenusest ilma jäetud taimedel. Lisaks esines tolmeldatud taimede viljadel vähem väärarenguid, need olid suuremad ning kvaliteetsemad. Sarnased

tulemused said Greenleaf ja Kremen (2006) tomatiga. Kuigi tomat on isetolmleja ja ei sõltu tolmeldajatest, suurendas risttolmlemine tomatitaimede viljade suurust ning saagikust.

Kuna looduslikud mesilased ei jõua põllumajandusaladele piisavalt, võetakse üha enam kasutusele majandatavaid mesilaspopulatsioone (eelkõige peetakse meemesilast, *Apis mellifera*). Mesilased on domineeriv ja majanduslikult kõige olulisem tolmeldajat rühm enamikes geograafilistes piirkondades (Kremen jt, 2007). Meemesilaste pidamine on odav, mugav ja mitmekülgne ning tänu nendele võib putuktolmlevate kultuurtaimede saagikus suurened kuni 96% (Klein jt, 2006). Samas ei ole meemesilased efektiivsed tolmeldajad kõigi põllukultuuride puhul (Klein jt, 2006). Viimase poole sajandi jooksul on majandatavate mesilasperede arvukus kasvanud globaalselt ligi 45% (Aizen ja Harder, 2009). Regionaalsel tasemel näitavad aga hiljutised andmed majandatavate mesilaspopulatsioonide arvukuse langust nii Põhja-Ameerikas (BIP, 2024) kui ka paljudes Euroopa riikides (COLOSS, 2024). Samal ajal on suurenenud nõudlus mesilaste poolt tolmeldatavate põllukultuuride järele enam kui 300% (Aizen ja Harder, 2009). Aina kasvava rahvastiku toidunõudluste rahuldamisega kaasneb põllumajanduse intensiivistumine ning pestitsiidide kasutuse suurenemine, mis on suureks ohuks nii looduslikele mesilaspopulatsioonidele kui ka mesinike poolt peetavatele meemesilastele (Johansen, 1977). Mesilaste vähenemine võib aga omakorda mõjutada nii mõnegi põllukultuuri tootmist. Mõju on eriti suur selliste põllukultuuride, mis on spetsialiseerunud vähestele tolmeldajaliikidele (Klein jt, 2006). Rader jt (2016) leidsid, et teiste looduslike putukate roll põllukultuuride tolmeldajatena on sama oluline kui mesilaste oma. Mesilased on küll kõige efektiivsemad tolmeldajad, kuid teised liigid külastavad sama aja jooksul rohkem taimi ja tänu sellele pakuvad kokkuvõttes isegi rohkem tolmeldamisteenuseid. Nad leidsid, et looduslike mesilaste ja mitte-mesilaste sagedasem taimede külastatavus suurendab erinevate põllukultuuride saagikust rohkem kui meemesilaste suurenenud külastatavus. Lisaks näitasid nad oma töös, et mitte-mesilased on antropogeensete maakasutuse muutuse ja intensiivistumise suhtes leplikumad kui mesilased. Põllukultuuride tolmeldamise bioloogilise mitmekesisuse ja tolmeldamise majandusliku väärtuse hindamiseks on oluline arvestada uuringutes ka mitte-mesilaste rolli.

### 3. Uurimuslik osa

Antud töö raames kvantifitseerin Eesti taimeliikide tolmeldajatest sõltuvust. Selleks kasutasin Eesti pärismaiste taimede nimestikku (Kukk jt, 2020) ja Rootsi taimeliikide ökoloogiliste indikaatorväärtuste uuringut (Tyler jt, 2021). Lisaks viisin läbi katse arujumikaga (*Centaurea jacea*), et saada teada, kas ja kui palju suudab arujumikas toota seemneid ilma tolmeldajateta. Katse on osa rahvusvahelisest koostööprojektist InterRest, mille kohta saab täpsemalt lugeda aadressilt (<https://www.biodiversa.eu/2022/10/25/interest/>). Arujumikas valiti InterRest projektis katsetaimeks, kuna tolmeldajate välitööde käigus oli liigil ohtralt interaktsioone erinevate mesilastega. Katse on osa laiemast uurimusest, kus arujumika seemnetoodang 32 rohumaal seostatakse tolmeldajate rohkuse, rohumaa majandamise ja ümbritseva maastiku struktuuriga.

#### 3.1. Eesti taimeliikide tolmeldajatest sõltuvuse kvantifitseerimine

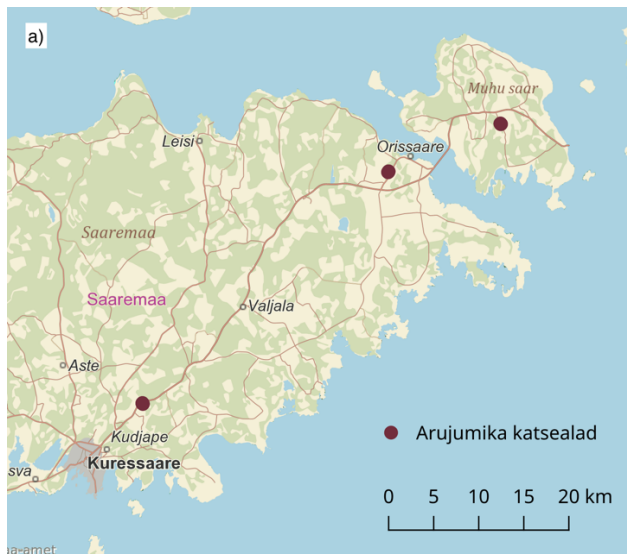
Tyler jt. (2021) nimestikus on lisaks taimeliikide keskkonnanõudluse indikaatorväärtustele ära toodud ka eri liikide tolmeldajatest sõltuvus. Taimeliigid on jagatud kolme gruppi: (0) tolmeldajatest sõltumatud taimed; (1) taimed, kes paljuneva ka muul viisil, aga putuktolmeldamine soodustab paljunemist ja (2) taimed, kelle paljunemine sõltub täielikult tolmeldajatest. Need kolm rühma on omakorda jagatud alamgruppidesse: 0a = tolmeldajatest sõltumatu, paljuneb peamiselt või ainult vegetatiivselt, 0b = tolmeldajatest sõltumatu, paljuneb peamiselt või ainult abiootilise tegurite abil (tuul ja vesi) (siia alla kuuluvad ka sõnajalgtaimed, mis ei ole otseselt vesitolmlejad, kuid vajavad viljastumiseks vett), 0c = tolmeldajatest sõltumatu, paljuneb peamiselt või ainult isetolmlemise teel, 0d = tolmeldajatest sõltumatu, toodavad seemneid peamiselt või ainult apomiksise teel, 1/2a = tolmeldajateks on eranditult kiletiivalised (Hymenoptera) (mesilased ja kimalased), 1/2b = tolmeldajateks on eranditult liblikalised (Lepidoptera) (päevaliblikad ja ööliblikad), 1/2ab = tolmeldajateks on eranditult kiletiivalised ja liblikalised, 1/2 = tolmeldajateks on peamiselt muud putukad peale kiletiivaliste ja liblikaliste (nt kahetiivalised (Diptera) või mardikalised (Coleoptera)). Eesti taimede tolmeldajatest sõltuvuse ülevaateks ühtlustasin kahe taimenimestiku süstemaatika kasutades R paketti U. Taxonstand (Zhang ja Qian, 2023). 1483 liigist Eesti pärismaiste taimede nimestikus oli teave tolmeldajatest sõltuvuse kohta olemas 1012 liigil. Valdav osa liikidest, mille kohta teave puudus, olid perekondadest võilill (*Taraxacum*),

hundertubakas (*Hieracium*) ja karutubakas (*Pilosella*). Tulemustena toon ära protsentuaalselt, kui palju Eesti taimeliikidest kuulub erinevatesse tolmlemisrühmadesse.

### 3.2. Arujumika tolmeldamisest sõltuvuse katse

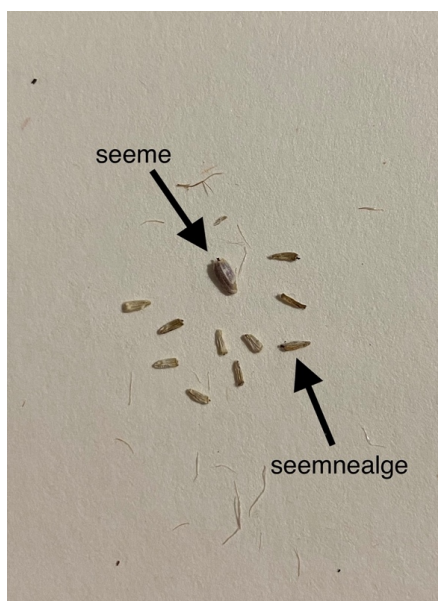
Arujumikas (*Centaurea jacea*) on mitmeaastane korvõieline rohttaim, mis on laialt levinud kogu Eestis (Kukk, 2022). Liigi looduslik levikuareaal on Euroopa, harvem võib teda leida ka Lääne-Siberist ja Kesk-Aasiast. Tulnukliigina on levinud ka Põhja-Ameerikas ning Argentiinas (Lundevall jt, 2007). Taim kasvukohtadeks on päris-, loo- ja puisniidud. Arujumikas õitseb Eestis tavaliselt juunist oktoobrini. Värvuselt on õied tavaliselt punakaslillad, harvem roosad kuni valged (Kukk, 2022). Tänu pikale õitsemisperioodile on arujumikas tolmeldajate poolt väga armastatud taim (Hirsch jt, 2003; Urbanowicz jt, 2020). Arujumikal esinevad rikkalikult harunenud risoomid, kuid neil puudub võime paljuneda vegetatiivselt (Lundevall jt, 2007). Taim paljuneb seemnetega ning on kirjanduse järgi eranditult putuktolmleja. Arujumika tolmeldajateks on kiletiivalised (*Hymenoptera*) ja liblikalised (*Lepidoptera*) (Tyler jt, 2021). Ökosüsteemis on arujumika peamine roll pakkuda tolmeldavatele putukatele nektarit, tegemist on levinud meetaimena (Hirsch jt, 2003; Urbanowicz jt, 2020).

Välitööd arujumika seemnete kogumiseks viidi läbi 2023. aasta suvel. Töös kasutatud seemned koguti Saaremaa ja Muhumaa kolmelt erinevalt kuivalt lubjarikkalt rohumaalt (Joonis 1a). Enne arujumika õitsemisperioodi, juuni lõpus, valiti igal alal välja kümme erinevat arujumika isendit, mis kaeti võrgust kottidega, nii et tolmeldajad neile ligi ei pääseks (Joonis 1b). Kui arujumika õitsemisperiood oli lõppenud, septembri alguses, koguti katseks välja valitud taimedelt seemnised. Kontrolliks koguti seemniseid ka ilma katteta taimedelt samadel aladel. Esialgne plaan oli koguda igast populatsioonist 15 + 15 äraõitsenud õisikut kaetud ja kontrolltaimedelt, aga kuna taimede kasv ja keskkonnatingimused olid erinevad, siis päris nii ei läinud. Põhiliseks probleemiks osutusid metsloomad, kes olid taimedelt kotid pealt ära ajanud, ning seetõttu tuli piisava valimi saamiseks koguda allesjäänud kotistatud taimedelt nii palju seemniseid kui võimalik. Kokku sai analüüsitud seemned kogutud kümnelt kotiga kaetud katsetaimelt (39 õisikut) ning 83-lt võrdlustaimelt (137 õisikut).



Joonis 1. Proovialade asukohad Saaremaal ja Muhumaal (a); kotiga kaetud arjumikas (b).

Taimede seemnete lugemisel ilmnes, et seemned olid selgelt kahesugused: nõ seemnealged, silmaga nähtavalt mitte lõpuni välja arenenud seemned ja nõ päris seemned (Joonis 2).



Joonis 2. Seeme ja seemnealgmed.

Et testida, kas kotiga kaetud ja katmata taimede seemnete arv on statistiliselt erinev, kasutati üldistatud lineaarseid segamudeleid (Generalized Linear Mixed Model, GLMM) Poisson jaotusega. Mudelis on seemnete arv uuritav tunnus, uurimisala ja katsetaim on juhuslikud

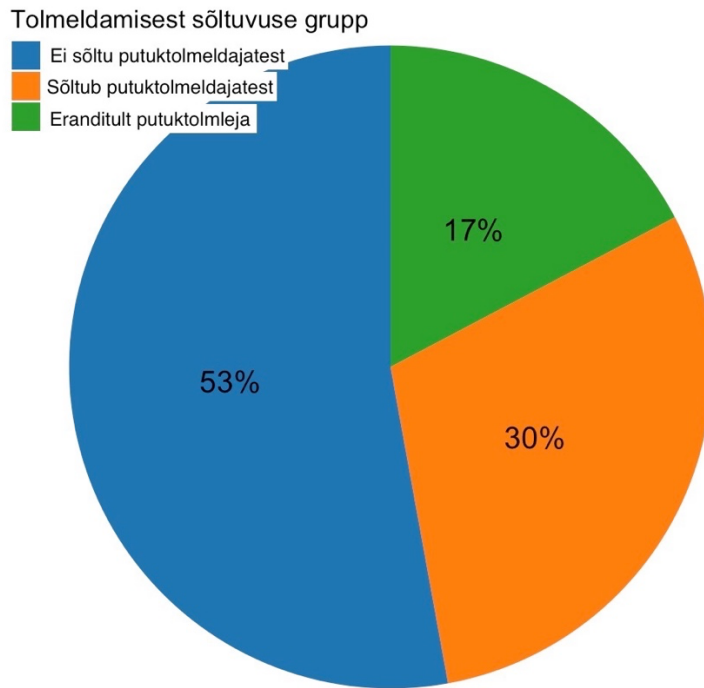


muutujad ja kotiga vs katmata on fikseeritud muutuja (kirjeldav tunnus). Analüüsiks kasutati statistikaprogrammi R (R Core Team, 2024) ja käsku `glmer()`, pakettis “lme4” (Bates jt, 2015).

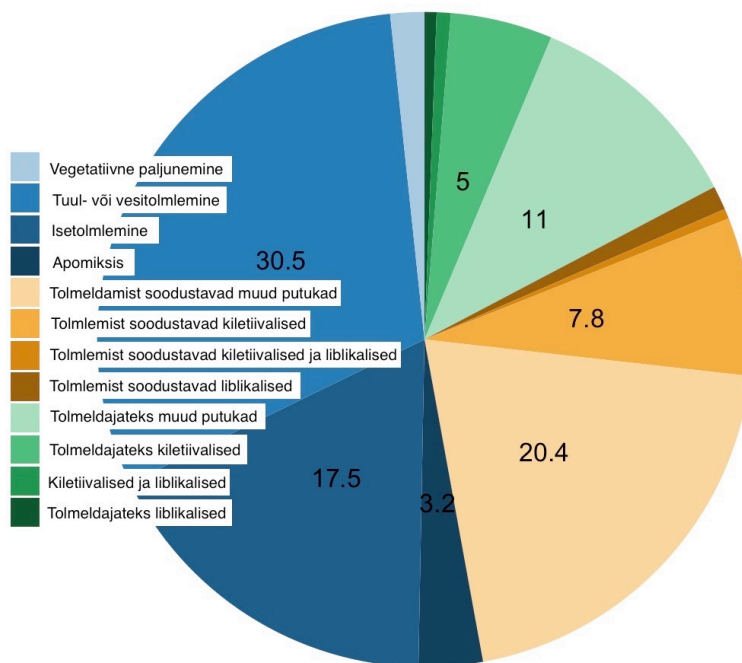
## 4. Tulemused

### 4.1. Eesti taimede tolmeldajatest sõltuvus

Veidi üle poole, 53% Eesti pärismaistest taimedest ei sõltu tolmlemisel putukatest. 30% taimede puhul soodustavad putukad tolmlemist ning 17% taimedest on eranditult putuktolmlejad (Joonis 3). 30.5% analüüsitud taimedest kasutavad õietolmu laiali kandmiseks abiootilisi tegureid, kusjuures on tuultolmlemine sagedasem kui vesitolmlemine (U.S. Forest Service). 17.5% taimedest on isetolmlejad ning 3.2% toodavad seemneid apomiksise teel. Vegetatiivselt paljunevate õistaimede osakaal on väike. Veel väiksem osakaal on aga taimedel, kelle tolmeldajateks on peamiselt kas ainult liblikalised või siis liblikalised ja kiletiivalised koos. Sama kehtib ka taimede kohta, kelle puhul on putukad tolmlemist soodustavaks teguriks. 5% taimede ainsateks tolmeldajateks on kiletiivalised ning 11% taimede tolmeldajateks on putukad, kes ei kuulu kiletiivaliste või liblikaliste seltsi. 7.8% taimede puhul soodustavad kiletiivalised tolmlemist, 20.4% taimede puhul muud putukad, peale kiletiivaliste ja liblikaliste (Joonis 4).



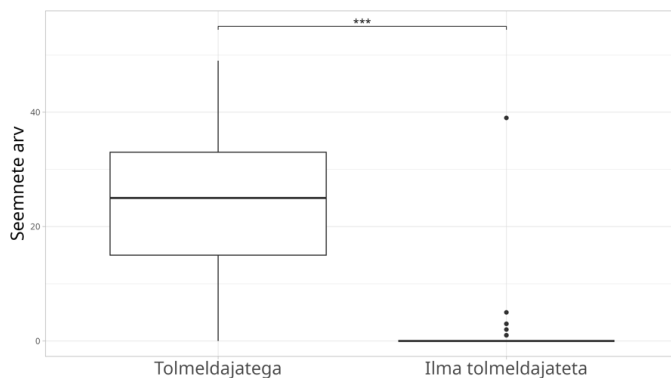
Joonis 3. Eesti taimede tolmeldamisest sõltuvuse grupid.



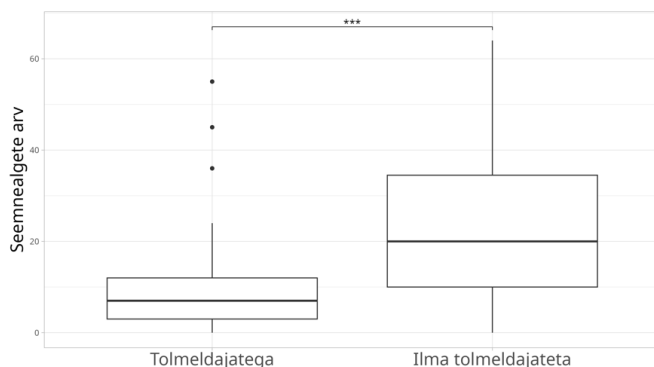
Joonis 4. Eesti taimede tolmeldamisest sõltuvuse gruppide detailsem jaotus.

## 4.2. Arujumika seemnete tootmine ilma tolmeldajateta

Kuigi arujumikas on kirjanduse andmetel rangelt putuktolmleja, selgus seemnete kokkulugemise tulemusel, et mõne seemne suutsid katsetaimed siiski toota ka ilma tolmeldajateta (Joonis 5). Üks taim kümnest suutis toota ühe seemne, üks taim neli seemet ning üks viis seemet. Üks taim suutis aga toota lausa 45 seemet, millest 39 valmisid ühes õisikus. Kuus taim ilma tolmeldajateta seemneid toota ei suutnud. Kotistamata võrdlustaimede keskmine seemnete hulk taime kohta oli 35 ning vaid neli taim 83-st ei tootnud ühtegi küpset seemet (Joonis 5). Seemnealgmeid tootsid kotistatud katsetaimed rohkem, keskmiselt 84 seemet taime kohta. Võrdlustaimede keskmine seemnealgmete hulk taime kohta oli 16 (Joonis 6). Mõlemal juhul näitas GLMM mudel, et kotiga kaetud ja katmata taimede seemnete arvu erinevus on statistiliselt oluline ( $p < 0.001$ ).



Joonis 5. Seemnete arv kotiga katmata (tolmeldajatega) ja kotiga kaetud (ilma tolmeldajateta) arujumikatel.



Joonis 6. Seemnealgmete arv kotiga katmata (tolmeldajatega) ja kotiga kaetud (ilma tolmeldajateta) arujumikatel.

## 5. Arutelu

### 5.1. Eesti taimede tolmeldajatest sõltuvus

Putuktolmelevaid taimi on troopikas rohkem kui suurematel laiuskraadidel (Regal, 1987). Nagu ka antud töö raames läbi viidud kvantitatiivne analüüs näitas, on parasvöötme piirkonnas, sh Eestis, kõige suurem osakaal tuultolmlevatel liikidel (Regal, 1987). See võib tuleneda mingil määral sellest, et suurematel laiuskraadidel on rohkem tuult ja vähem tihedat metsakatet ning niiskust, mis võivad õietolmu levimist takistada. Samas tõi aga Regal (1987) välja, et tolmeldajate tähtsuse erinevuse põhjused on siiski keerulisemad. Analüüsist jäi välja 31,76% Eesti pärismaistest liikidest, millest enamus on pärit perekondadest võilill, hunditubakas ja karutubakas. Kuna suurem osa nende perekondade liikidest paljunevad apomiksise teel (Tas ja van Dijk, 1999; Tucker jt, 2003; Tyler jt, 2021), siis võiks nende kaasamine mingil määral jaotust muuta – suureneks osaliselt tolmeldajatest sõltuvate taimede osakaal. Samas on valdavalt tegu mikroliikidega, mille süstemaatika on segane. Analüüsi tulemusel saab öelda, et tolmeldajatest sõltub täielikult 17% ning osaliselt 30% Eesti pärismaistest õistaimedest. Lisaks võivad ka liigid, mis üldjuhul paljunevad apomiksise teel või on isetolmlejad, vajada mingil perioodil inbriidingu vältimiseks risttolmlemist. Putukate arvukuse vähenemist ei ole Eestis eriti dokumenteeritud. Kimalaste seire aastatel 2009-2022 näitab, et arvukus on olnud üsna stabiilne, kuigi esineb piirkondlikke erinevusi (METK, 2023). Kuid kuna mujal Euroopas ja teistes maailmajagudes leidub putukate vähenemise kohta üha rohkem tõendeid, on tõenäoline, et ka Eestis on putukate üldine arvukus vähenemas. Seega mõjutab putukate arvukuse vähenemine pea pooli (47%) meie õistaimeliikidest. Kui tolmeldajate arvukuse langus ei peatu või kui taimed ei kohane uute tingimustega, võime kaotada suure osa oma flora mitmekesisusest. See omakorda vähendaks märgatavalt meie looduslikku mitmekesisust ka kõrgemate troofiliste tasemete näol. Eriti olulised on Eesti õistaimedele muud putukad peale kiletiivaliste ja liblikaliste. Seega, nagu väitsid Ollerton jt (2011), on mitmekesine hulk tolmeldajaid enamus õistaimede paljunemiseks ja püsima jäämiseks ülioluline. Looduslike õistaimede mitmekesisuse tagamiseks ei piisa ainult majandatavate meemesilaste arvukuse tõstmisest. Tähelepanu tuleb pöörata kõigi erinevate putukate arvukuse püsimisele. Tolmeldajate vähenemist tuleb eelkõige ennetada, kuid abi oleks ka erinevatest tolmeldajate arvukuse taastamisprogrammidest.

## 5.2. Arujumika seemnete tootmine ilma tolmeldajateta

Kuigi katse tulemusena näidati, et mõni võrkkotiga kaetud arujumika taim oli siiski suutnud toota mõne seemne, ei saa selle põhjal lükata ümber väidet, et arujumikas on rangelt putuktolmleja. Võis juhtuda, et mõni tolmeldaja oli siiski kuidagi sattunud võrkkoti sisse. See tundub tõenäoline eriti just katsetaime puhul, kes tootis 45 seemet. Lisaks ei ole ka kindel, kas kotiga kaetud taimede poolt toodetud seemned lähevad idanema. Selle kindlaks tegemiseks oleks vaja läbi viia idanemiskatse, mille jaoks antud töö raames aega ei olnud. Kontrolltaimede puhul olid mõned õisikud ja nendes valminud seemned ära söödud. Mingil määral oli see põhjuseks, miks kontrolltaimedel esines vähem seemnealgmeid ning miks oli mõni taim seemneteta. Kotiga kaetud taimede puhul õisikute ära söömist ei täheldatud. Kuna katsetaimed tootsid palju seemnealgmeid, saab katse tulemusena öelda seda, et seemnete tootmise protsessi alustab arujumikas vaatamata sellele, kas ta on tolmeldatud või mitte. Seemned lihtsalt ei arene välja. Tänu sellele, et võrdlustaimed suutsid toota seemneid hulgaliselt rohkem ning neil esines seemnealgmeid vähem, saab välistada ajalise mõju, et äkki ei jõudnud kotiga kaetud taimede seemned lihtsalt katse jooksul küpseks saada. Järgmisel korral, kui sarnane katse läbi viia, tuleks mõelda sellele, kuidas vähendada metsloomade mõju katsele. Kotistatud katsetaimi ja läbi selle andmeid võiks olla katses rohkem, kui antud katse puhul suudeti saavutada. Katse tulemuste põhjal saab öelda, et arujumikas sõltub suurel määral tolmeldajatest ja liigi paigutamine rangelt putuktolmlejate kategooriasse (Tyler jt. 2019) on õigustatud. Isegi, kui taimed suutsid toota mõne seemne ilma tolmeldajateta, oli nende seemnete arv oluliselt väiksem kui tolmeldatud taimedel ning praeguse katse põhjal ei saa teha kindlaks, kas toodetud seemned lähevad idanema või mitte.

## Kokkuvõte

Tolmeldajad, kelleks on peamiselt putukad, mängivad olulist rolli ülemaailmse bioloogilise mitmekesisuse tagamisel. Nad pakuvad olulisi ökosüsteemiteenuseid nii looduslikele taimedele kui ka põllukultuuridele. Parima praeguse hinnangu järgi on 87,5% kõigist maailma taimeliikidest, kas täielikult või osaliselt, loomtolmlejad. Tolmeldajatest sõltub ligikaudu 75% peamistest põllukultuuridest. Viimastel aastatel on putukate arvukus aga märkimisväärselt vähenenud ning see on ohuks nii meie planeedi elurikkusele kui ka inimeste heaolule. Kuigi teadusuuringutes on dokumenteeritud erinevaid suure kaaluga tõendeid putukate vähenemise kohta, on selle põhjused ja tagajärjed veel suhteliselt halvasti mõistetavad. Kindlalt ei ole ka teada, kuidas mõjutab tolmeldajate arvukuse vähenemine taimi, kuna paljud taimed suudavad toota seemneid ja paljuneda ka ilma tolmeldajateta.

Loom- ehk biotiline tolmlamine on ülekaalukalt kõige levinum tolmlamisviis. Kuna erinevalt tuulest ja veest liiguvad loomad sihilikult, on biotiline tolmlamine efektiivsem ja taimede jaoks kasulikum kui abiotiline tolmlamine. Biotiliselt tolmlavad taimed peavad aga investeerima tolmeldajaid ligikutsuvasse välimusse ning neile pakutavatesse hüvedesse. Osadel taimeliikidel on kujunenud välja kohastumused mittesuguliseks paljunemiseks. Mittesugulised paljunemisviisid on näiteks isetolmlamine, apomiksis ja vegetatiivne paljunemine. Kuid pika aja jooksul võivad mittesugulised paljunemisviisid viia inbriidinguni ja vähendada populatsioonide geneetilist mitmekesisust.

Käesoleva töö eesmärgiks oli uurida ja anda ülevaade sellest, kuidas mõjutab tolmeldajate vähenemine looduslike õistaimi, eelkõige Eesti kontekstis. Töös läbi viidud analüüsi tulemusel selgus, et 17% Eesti pärismaistest taimedest sõltuvad täielikult tolmeldajatest, kusjuures peamisteks tolmeldajateks on muud putukad peale mesilaste ja liblikaliste. Veidi üle poole, 53% Eesti pärismaistest taimedest ei sõltu tolmlamisel putukatest ning 30% taimede puhul putukad soodustavad tolmlamist. Seega mõjutab tolmeldajate arvukuse vähenemine vähemalt 47% Eesti looduslikest taimeliikidest ning oluline on ka tolmeldajate mitmekesisus.

Töö raames uuriti ka, kuidas mõjutab putuktolmlemise puudumine arujumika (*Centaurea jacea*) seemnete tootmist. Kuigi katsetaimed suutsid toota mõne seemne, saab katse põhjal öelda, et arujumikas sõltub suurel määral tolmeldajatest.

Tolmeldajate mitmekesisus mõjutab oluliselt paljude taimekoosluste püsimist ning seeläbi ka kõrgemaid troofilisi tasemeid. Putukate arvukuse langus on ohuks kõigile ökosüsteemidele ja seetõttu on väga oluline välja selgitada, mis seda langust põhjustab ning kuidas olukorda parandada. Oluline on parandada kogu ühiskonna arusaamist tolmeldamisteenuste vähenemise olemusest, põhjustest ja tagajärgedest.



## Summary

Pollinators, primarily insects, play a crucial role in maintaining global biodiversity. They provide essential ecosystem services to both wild plants and crops. The best current estimate is that 87.5% of all plant species worldwide are either fully or partially animal-pollinated. Among major crops, 75% depend on pollinators. However, in recent years, insect populations have significantly declined, posing a threat to both our planet's biodiversity and human well-being. Although various studies have documented substantial evidence of insect declines, the causes and consequences remain relatively poorly understood. It is also unclear how the decline in pollinator populations will affect plants, because many plants can reproduce without pollinators.

Animal or biotic pollination is by far the most common form of pollination. Unlike wind and water, animals move intentionally, making biotic pollination more efficient and beneficial for plants compared to abiotic pollination. However, biotically pollinated plants must invest in attracting pollinators through their appearance and rewards that they provide. Some plant species have developed adaptations for asexual reproduction, such as self-pollination, apomixis, and vegetative reproduction. Over time, however, asexual reproduction can lead to inbreeding and reduce the genetic diversity of plant populations.

This study aimed to investigate and provide an overview of how the decrease in pollinators affects wild flowering plants, particularly in the Estonian context. The analysis revealed that 17% of Estonia's native plants are entirely dependent on pollinators, with the main pollinators being insects other than bees and butterflies. Just over half, 53%, of Estonia's native plants do not rely on insect pollination, while 30% of plants benefit from insect pollination. Therefore, the decline in pollinator populations affects at least 47% of Estonia's wild plant species, and the diversity of pollinators is also crucial.

The study also examined how the absence of insect pollination affects seed production in brown knapweed (*Centaurea jacea*). Although the test plants could produce some seeds, the experiment indicated that brown knapweed largely depends on pollinators.

The diversity of pollinators significantly impacts the survival of many plant communities and, thereby, higher trophic levels. The decline in insect populations threatens the entire ecosystem, making it essential to identify the causes of this decline and find ways how to improve the situation. It is important to help society to understand the essence, causes, and consequences of the decline in pollination services.

## Kasutatud kirjandus

Abrol, D. P., Gorke, A. K., Ansari, M. J., Al-Ghamdi, A., Al-Kahtani, S. (2019). Impact of insect pollinators on yield and fruit quality of strawberry. *Saudi journal of biological sciences*, 26 (3): 524-530, doi: 10.1016/j.sjbs.2017.08.003

Aizen, M.A., Harder, L.D., (2009). The Global Stock of Domesticated Honey Bees Is Growing Slower Than Agricultural Demand for Pollination. *Current biology*, 19 (11): 915-918, doi: 10.1016/j.cub.2009.03.071

Aizen, M. A., Garibaldi, L. A., Cunningham, S. A., Klein, A. M. (2009). How much does agriculture depend on pollinators? Lessons from long-term trends in crop production. *Annals of botany*, 103 (9): 1579-1588, doi: 10.1093/aob/mcp076

Albrecht, M., Schmid, B., Hautier, Y., Müller, C. B. (2012). Diverse pollinator communities enhance plant reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279 (1748): 4845-4852, doi: 10.1098/rspb.2012.1621

Ashman, T. L., Knight, T. M., Steets, J. A., Amarasekare, P., Burd, M., Campbell, D. R., Dudash, M. R., Johnston, M. O., Mazer, S. J., Mitchell, R. J., Morgan, M. T., Wilson, W. G. (2004). Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology*, 85 (9): 2408-2421, doi: 10.1890/03-8024

Asker, S., Jerling, L. (1992). *Apomixis in plants*. Boca Raton: CRC Press.

Baker, H. G. (1955). Self-compatibility and establishment after 'long-distance' dispersal. *Evolution*, 9 (3): 347-349, doi: 10.2307/2405656

Barrett, S. C. H. (1996). The reproductive biology and genetics of island plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 351 (1341): 725-733, doi: 10.1098/rstb.1996.0067

Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67 (1), 1- 48, doi: 10.18637/jss.v067.i01

Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P., Reemer, M., Ohlemuller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A. P., Potts, S. G., Kleukers, R., Thomas, C. D., Settele, J., Kunin, W. E. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313 (5785): 351-354, doi: 10.1126/science.1127863

BIP - Bee Informed Partnership. *Honey bee colony losses in the United States: preliminary results*. URL: <https://beeinformed.org/wp-content/uploads/2023/06/BIP-2022-23-Loss-Abstract.pdf>. Vaadatud: 19.05.2024.

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., doi: 10.1126/science.1232728

Bierzychudek, P. (1985). Patterns in plant parthenogenesis. *Experientia*, 41: 1255-1264, doi: 10.1007/BF01952068

Carman, J. G. (1997). Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony. *Biological Journal of the Linnean Society*, 61 (1): 51-94, doi: 10.1111/j.1095-8312.1997.tb01778.x

COLOSS - Prevention of honey bee COlonyLOSSes (2024) *Colony losses monitoring*. URL: <https://coloss.org/core-projects/colony-losses-monitoring>. Vaadatud: 19.05.2024.

Couvet, D., Ronfort, J. (1996). Relationship between inbreeding depression and selfing: the case of intrafamily selection. *Heredity*, 76 (6): 561–568, doi: 10.1038/hdy.1996.81

Culley, T. M., Klooster, M. R. (2007). The cleistogamous breeding system: a review of its frequency, evolution, and ecology in angiosperms. *The Botanical Review*, 73 (1): 1-30, doi: 10.1663/0006-8101(2007)73[1:TCBSAR]2.0.CO;2

- Dunn, R. R. (2005). Modern insect extinctions, the neglected majority. *Conservation biology*, 19 (4): 1030-1036, doi: 10.1111/j.1523-1739.2005.00078.x
- Eisenhauer, N., Bonn, A., Guerra, C. A. (2019). Recognizing the quiet extinction of invertebrates. *Nature communications*, 10 (50): 1-3, doi: 10.1038/s41467-018-07916-1
- Fontaine, C., Dajoz, I., Meriguet, J., Loreau, M. (2006). Functional diversity of plant–pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS biology*, 4 (1), e1: 129-135, doi: 10.1371/journal.pbio.0040001
- Gallai, N., Salles, J. M., Settele, J., Vaissière, B. E. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological economics*, 68 (3): 810-821, doi: 10.1016/j.ecolecon.2008.06.014
- Greenleaf, S. S., & Kremen, C. (2006). Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biological conservation*, 133 (1): 81-87, doi: 10.1016/j.biocon.2006.05.025
- Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., De Kroon, H. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PloS one*, 12 (10): 1-21, doi: 10.1371/journal.pone.0185809
- Hirsch, M., Pfaff, S., Wolters, V. (2003). The influence of matrix type on flower visitors of *Centaurea jacea* L. *Agriculture, ecosystems & environment*, 98 (1-3): 331-337, doi: 10.1016/S0167-8809(03)00093-8
- Hoekstra, J. M., Boucher, T. M., Ricketts, T. H., Roberts, C. (2005). Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology letters*, 8 (1): 23-29, doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00686.x
- Husband, B. C., Schemske, D. W. (1996). Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution*, 50 (1), 54-70, doi: 10.1111/j.1558-5646.1996.tb04472.x

IPBES. (2019). *Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services (summary for policy makers)*. IPBES Plenary at its seventh session (IPBES 7, Paris, 2019). Zenodo. doi: 10.5281/zenodo.3553579

Johansen, C. A. (1977). Pesticides and pollinators. *Annual review of entomology*, 22 (1), 177-192, doi: 10.1146/annurev.en.22.010177.001141

Karron, J. D., Marshall, D. L., Oliveras, D. M. (1990). Numbers of sporophytic self-incompatibility alleles in populations of wild radish. *Theoretical and Applied Genetics*, 79: 457-460, doi: 10.1007/BF00226152

Kearns, C. A., Inouye, D. W., Waser, N. M. (1998). Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual review of ecology and systematics*, 29 (1): 83-112, doi: 10.1146/annurev.ecolsys.29.1.83

Klein, A.-M., Vaissière, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Tscharntke, T., (2006). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 274 (1608): 303-313, doi: 10.1098/rspb.2006.3721

Kukk, T. (2022). *Eesti taimede kukeaabits*. Tallinn: Varrak.

Kukk, T., Kull, T., Luuk, O., Mesipuu, M., Saar, P. (2020). *Eesti taimede levikuatlas 2020*. Pärändkoosluste kaitse ühing.

Lloyd, D. G. (1984). Variation strategies of plants in heterogeneous environments. *Biological Journal of the Linnean Society*, 21 (4): 357-385, doi: 10.1111/j.1095-8312.1984.tb01600.x

Lundevall, C.-F., Björkman, G. (2007). *Vilda växter i Norden*. Stockholm: ICA bokförlag.

METK. (2023). *Kimalaste mitmekesisuse ja arvukuse uuring 2009-2022. aasta kohta*. URL: <https://metk.agri.ee/media/2935/download>

Martin, M., Kokassaar, U., Toom, M. (1997). *Bioloogia 7. klassile*. Tallinn: Avita.

Merriam-Webster. Pollination. Merriam-Webster. URL: <https://www.merriam-webster.com/dictionary/pollination>. Vaadatud: 22.03.2024.

Ollerton, J. (2021). *Pollinators & Pollination*. Exeter: Pelagic Publishing.

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

Pacini, E. (2008). Pollination. S. E. Jørgensen ja B. D. Fath (toim), *Encyclopedia of ecology* (lk 2857-2861). Elsevier.

Pellmyr, O. (2002). Pollination by animals. C. M. Herrera (toim), *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach* (lk 157-184). Oxford: Blackwell Science Ltd.

Potts, S. G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G., Willmer, P. (2003). Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities?. *Ecology*, 84 (10): 2628-2642, doi: 10.1890/02-0136

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

Rader, R., Bartomeus, I., Garibaldi, L. A., Garratt, M. P., Howlett, B. G., Winfree, R., Cunningham, S. A., Mayfield, M. M., Arthur, A. D., Andersson, G. K. S., Bommarco, R., Brittain, C., Carvalho, L. G., Chacoff, N., P., Entling, M. H., Foully, B., Freitas, B. M., Gemmill-Herren, B., Ghazoul, J., Griffin, S. R., Gross, C. L., Herbertsson, L., Herzog, F., Hipólito, J., Jaggard, S., Jauker, F., Klein, A.-M., Kleijn, D., Krishnan, S., Lemos, C. Q., Lindström, S. A. M., Mandelik, Y., Monteiro, V. M., Nelson, W., Nilsson, L., Pattemore, D. E., Pereira, N. de O., Pisanty, G., Potts, S.

G., Reemer, M., Rundlöf, M., Sheffield, C. S., Scheper, J., Schüepp, C., Smith, H. G., Stanley, D. A., Stout, J. C., Szentgyörgyi, H., Taki, H., Vergara, C. H., Viana, B. F., Woyciechowski, M. (2016). Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113 (1): 146-151.

Razanajatovo, M., Maurel, N., Dawson, W., Essl, F., Kreft, H., Pergl, J., Pyšek, P., Weigelt, P., Winter, M., Van Kleunen, M. (2016). Plants capable of selfing are more likely to become naturalized. *Nature communications*, 7 (1): 1–9, doi: 10.1038/ncomms13313

R Core Team. (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. URL: <https://www.R-project.org/>. Vaadatud: 16.04.2024.

Regal, P. J. (1982). Pollination by wind and animals: ecology of geographic patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13 (1): 497-524, doi: 10.1146/annurev.es.13.110182.002433

Rodger, J., Bennett, J., Razanajatovo, M., Knight, T., van Kleunen, M., Ashman, T., Steets, J., Hui, C., Arceo-Gómez, G., Burd, M., Burkle, L., Burns, J., Durka, W., Freitas, L., Kemp, J., Li, J., Pauw, A., Vamosi, J., Wolowski, M., Xia, J., Ellis, A. (2021). Widespread vulnerability of flowering plant seed production to pollinator declines. *Science Advances*, 7 (42): 1–10, doi: 10.1126/sciadv.abd3524

Zhang, J., Qian, H. (2023). U. Taxonstand: An R package for standardizing scientific names of plants and animals. *Plant Diversity*, 45 (1): 1-5, doi: 10.1016/j.pld.2022.09.001

Tas, I. C. Q., Van Dijk, P. J. (1999). Crosses between sexual and apomictic dandelions (*Taraxacum*). I. The inheritance of apomixis. *Heredity*, 83 (6): 707-714, doi: 10.1046/j.1365-2540.1999.00619.x

Thomann, M., Imbert, E., Devaux, C., Cheptou, P. (2013). Flowering plants under global pollinator decline. *Trends in Plant Science*, 18 (7): 353–359, doi: 10.1016/j.tplants.2013.04.002



Thomas, J. A., Telfer, M. G., Roy, D. B., Preston, C. D., Greenwood, J. J. D., Asher, J., Fox, R., Clarke, R. T., Lawton, J. H. (2004). Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science*, 303 (5665): 1879-1881, doi: 10.1126/science.1095046

Tucker, M. R., Araujo, A. C. G., Paech, N. A., Hecht, V., Schmidt, E. D., Rossell, J. B., ... & Koltunow, A. M. (2003). Sexual and apomictic reproduction in Hieracium subgenus Pilosella are closely interrelated developmental pathways. *The Plant Cell*, 15 (7): 1524-1537, doi: 10.1105/tpc.011742

Tyler, T., Herbertsson, L., Olofsson, J., Olsson, P.A. (2021). Ecological indicator and traits values for Swedish vascular plants. *Ecological Indicators*, 120: 1-13, doi: 10.1016/j.ecolind.2020.106923

Urbanowicz, C., Muñiz, P. A., & McArt, S. H. (2020). Honey bees and wild pollinators differ in their preference for and use of introduced floral resources. *Ecology and evolution*, 10 (13): 6741-6751, doi: 10.1002/ece3.6417

U.S. Forest Service. *Wind and Water Pollination*. U.S. Department of Agriculture. URL: <https://www.fs.usda.gov/wildflowers/pollinators/wind.shtml>. Vaadatud: 20.05.2024.

Wagner, D. L. (2020). Insect declines in the Anthropocene. *Annual review of entomology*, 65: 457-480, doi: 10.1146/annurev-ento-011019-025151

Wagner, D. L., Grames, E. M., Forister, M. L., Berenbaum, M. R., Stopak, D. (2021). Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts. *PNAS*, 118 (2): 1-10, doi: 10.1073/pnas.2023989118

Williams, I. H. (1994). The dependence of crop production within the European Union on pollination by honey bees. *Agricultural Science Reviews*, 6: 229-257.

## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Tuuli Vassar,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose

„Putuktolmeldamise mõju Eesti looduslikele õistaimedele”, mille juhendaja on Triin Reitalu,

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.

Tuuli Vassar

22.05.2024