

**Tartu Ülikool**

**Loodus- ja täppisteaduste valdkond**

**Ökoloogia ja maateaduste instituut**

**Botaanika osakond**

**Maastike elurikkuse töörühm**

**Raffael Somelar**

**Hariliku nurmenuku (*Primula veris*) tolmeldajakooslused Lääne-Eesti  
põllumajandusmaastikus**

Bakalaureusetöö

12 EAP

Juhendajad: Tsipe Aavik

Epp Valdaru

**Tartu 2024**

## **Infoleht**

### **Hariliku nurmenuku (*Primula veris*) tolmeldajakooslused Lääne-Eesti põllumajandusmaastikus**

Käesoleva bakalaureusetöö eesmärgiks on uurida hariliku nurmenuku (*Primula veris*) tolmeldajakooslust Lääne-Eestis asuvatel pärandniitudel ning hinnata pärandniitude killustumise mõju tolmeldajakoosluse liigilisele koosseisule ja mitmekesisusele. Kirjanduslik osa annab ülevaate elupaikade killustumisest ning sellega kaasnevatest muutustest ja mõjust elurikkusele ning taim-tolmeldaja interaktsioonidele. Töö sisaldab ka uurimuslikku osa hariliku nurmenuku tolmeldajakooslustest kahes erineva struktuuriga põllumajandusmaastikus Lääne-Eestis. Analüüsitakse sidusas ja killustunud pärandniitude võrgustikes asuvate nurmenukupopulatsioonide tolmeldajate liigilist koosseisu ja mitmekesisust ning erinevusi kahe ala vahel.

Märksõnad: elupaikade killustumine, elurikkus, harilik nurmenukk, tolmeldajad, taim-tolmeldaja interaktsioonid, liigirikkus, pärandniidud

CERCS teaduseriala kood: B270 Taimeökoloogia

### **Pollinator communities of cowslips (*Primula veris*) in the agricultural landscapes of Western Estonia**

The aim of this thesis is to study the pollinator community of the cowslip (*Primula veris*) in the semi-natural grasslands of Western Estonia and to assess the effect of habitat fragmentation on the structure and diversity of cowslip pollinators. The literature review of the thesis gives an overview of the consequences of habitat fragmentation on biodiversity in general and its potential effects on plant-pollinator interactions as well as consequences for plant populations. The thesis also includes a study about the pollinator community structure of cowslips and its differences in a fragmented and connected network of semi-natural grasslands in two agricultural landscapes in Western Estonia. The study also discusses the potential effects of the changes in pollinator community structure on cowslip populations.

Keywords: biodiversity, cowslip, habitat fragmentation, pollinators, plant-pollinator interactions, species richness, semi-natural grasslands

CERCS research field code: B270 Plant ecology

## Sisukord

Infoleht.....	2
1. Sissejuhatus.....	4
1.1. Elupaikade killustumise mõju elurikkusele.....	5
1.2. Elupaikade killustumise mõju taim-tolmeldaja interaktsioonidele .....	6
1.3. Killustumise tagajärjel muutunud taim-tolmeldaja interaktsioonide mõju taimepopulatsioonidele.....	8
1.4. Töö eesmärgid .....	12
2. Metoodika .....	14
2.1 Uurimisliik .....	14
2.2 Andmete kogumine .....	15
2.4 Andmeanalüüs.....	16
3. Tulemused.....	18
4. Arutelu .....	24
4.1. Hariliku nurmenuku peamised tolmeldajad Lääne-Eesti pärandniitudel .....	24
4.2. Pärandniitude killustumise mõju hariliku nurmenuku tolmeldajakooslusele.....	25
4.3. Nurmenukupopulatsioonide suuruse mõju vaadeldud tolmeldajakooslusele .....	26
4.4. Tolmeldajakoosluse muutuste mõju nurmenukupopulatsioonidele .....	27
4.5. Järeldused .....	27
Kokkuvõte.....	29
Summary .....	30
Tänuavaldused .....	31
Kasutatud kirjandus .....	32

## 1. Sissejuhatus

Loomtolmlemine on üks olulisemaid taimede ja loomade vahelisi interaktsioone, millest sõltub paljude taimeliikide ja -populatsioonide püsijäämine (Kearns *et al.*, 1998). Hinnanguliselt 80% õistaimeliikidest sõltuvad edukaks paljunemiseks loomade vahendatud tolmeldamisest (Ollerton *jt*, 2011). Tolmeldajate arvukuse kõrval on sama oluline ka nende liigiline mitmekesisus, tagades efektiivsema tolmlenemise (Garibaldi *et al.*, 2013). Järjest intensiivsema inimtegevuse tagajärjel on looduslike ja poollooduslike elupaikade seisund halvenenud, millel on negatiivne mõju elurikkusele (Newbold *et al.*, 2015). Üheks inimtegevuse tagajärjeks on elupaikade pindala kahanemine ning killustumine, mis on kahandanud tolmeldajate liigirikkust ja arvukust (Potts *et al.*, 2010). Euroopa pärandniidud on liigirikastele taime- ja putukakooslustele oluliseks elupaigaks (Garibaldi *et al.*, 2011). Paraku on nende väärtuslike elupaikade pindala ja sidusus viimase sajandi jooksul märkimisväärselt kahanenud (Critchley *et al.*, 2004).

Killustumise tagajärjel muutunud tolmeldajakoosluste mitmekesisus ja liigiline koosseis avaldab suurt mõju eeskätt nendele taimeliikidele, kellel on evolutsiooni käigus välja kujunenud tugevad mutualistlikud suhted neid tolmeldavate putukatega ning kes ilma tolmeldajate abita ei vilju. Sageli on sellistele taimeliikidele omased ka putuktolmlemist soodustavad iseloomulikud morfoloogilised tunnused, üks selliseid liike on harilik nurmenukk (*Primula veris*), kes eelistab elupaigana just inimtegevuse tõttu märkimisväärselt pindala kaotanud pärandniite (Brys & Jacquemyn, 2009). Seetõttu on nurmenukk sobivaks mudelsüsteemiks, mille abil tolmeldajakoosluste muutuste mõju taimedele uurida. Seni pole Eestis hariliku nurmenuku tolmeldajakooslusi kirjeldatud, samuti pole teada hariliku nurmenuku tolmeldajate reageerimine elupaikade killustumisele ning selle võimalikud tagajärjed nurmenuku kohasusele.

Käesoleva töö eesmärk on kirjeldada hariliku nurmenuku (*Primula veris*) tolmeldajate liigilist koosseisu ja arvukust. Lisaks analüüsib töö pärandniitude killustumise võimalikku mõju seal kasvavate nurmenukupopulatsioonide tolmeldajakoosluse liigilisele koosseisule ja tolmeldajate arvukusele. Töös kasutatavad andmed on kogutud 2023. aasta alguses alanud rahvusvahelise projekti “FuncNet: Pärandniitude võrgustike funktsionaalse sidususe roll taim-tolmeldaja interaktsioonide tagajana” raames. Projekti mudelsüsteemiks on võetud poollooduslikud rohumaad ehk pärandniidud ning eesmärgiks on parandada arusaama põllumajandusmaastike ajalis-ruumilistest muutustest sealsetele taim-tolmeldaja võrgustikele

ning sellega kaasnevatest geneetilistest, populatsioonide, koosluste ja ökosüsteemi tasemel aset leidvatest elurikkuse muutustest.

### **1.1. Elupaikade killustumise mõju elurikkusele**

Viimase sajandi jooksul hoogustunud inimtegevusel on üldjuhul negatiivne mõju elurikkusele (Newbold *et al.* 2015). Ligikaudu 11% kogu planeet Maa pinnast kasutatakse kultuurtaimede kasvatamiseks ning ligikaudu kolmandikku loomakasvatuseks (Raven & Wagner, 2021). Inimtegevuse tõttu on paljud looduslikud elupaigad killustunud, oma kvaliteedi kaotanud ning hävinud, asendudes intensiivselt majandatavate põllu- ja karjamaadega (Kremen *et al.*, 2007; Foley *et al.*, 2005). Selle tagajärjel on täheldatud olulisel määral bioloogilise mitmekesisuse kahanemist (Newbold *et al.* 2015).

Elupaikade fragmenteerumine ehk killustumine on protsess, mille käigus looduslik elupaik jaotub väiksemateks, üksteisest isoleeritud aladeks, mille ümber on enamasti kujunenud organismidele sobimatu või nende levikut takistav maatriks (nt. intensiivselt majandatud põllu- ja karjamaad, asulad), killustumise jätkudes kahaneb pidevalt elupaigalaikude pindala ning kasvab kaugus üksteisest (Haddad *et al.*, 2015). Elupaikade killustumise tagajärjel kahanenud elupaikade pindala võib mitmel moel tõsta liikide väljasuremistõenäosust (Shaffer, 1981). Killustumisega väheneb elupaiga heterogeensus, mistõttu leidub seal vähem nišše erinevatele liikidele (Rigby & Lawton, 1981). Killustumisega võivad lisaks muutuda elupaigalaikude keskkonnatingimused, mis samuti mõjutavad elurikkust (Di Giulio *et al.*, 2001). Väiksemate alade puhul suureneb nende vahetus ümbruses olevate maastikuelementide mõju, s.t kasvab servaepekt (Tscharntke & Brandl, 2004). Väiksema pindalaga elupaigalaike asustavaid taimepopulatsioone võivad isendite arvukuse langemisel toetada läheduses asuvad parema kvaliteedi ja suurema pindalaga aladel kasvavad populatsioonid, kust pärit isendid võivad kahanevat populatsiooni rikastada (Ricketts, 2001). Siiski suureneb üldjuhul killustumise tagajärjel elupaiga servaala, millel on enamasti negatiivne mõju endises elupaigas elavatele liikidele (Tscharntke, 2002). Seega võib eeldada, et mida suuremale alale laieneb elupaikade killustumine, seda väiksemaks muutub ka elupaiga tasandil olev liigirikkus.

Üks keskkonnamuutuste kontekstis olulisemaid tagajärgi on geneetilise mitmekesisuse kahanemine (Young *et al.*, 1996). Geneetilise mitmekesisuse kadu killustunud aladel võib toimuda näiteks läbi pudelikaela efekti, kui killustumise tagajärjel jääb alles vaid väike hulk endisest populatsioonist (Young *et al.*, 1996). Elupaikade vahelise ruumilise sidususe

väheneb kahandab ka populatsioonide geneetilist mitmekesisust (Gómez-Fernández *et al.*, 2016). Lisaks ruumilisele kaugusele võib selliseid muutusi killustunud maastikus veel võimendada geneetilise materjali vahetust pärssivate levikubarjääride teke levikut tõkestavate maastikuelementide näol (Van Rossum *et al.*, 2006). Geneetilise mitmekesisuse kadu muudab liike tundlikumaks muutuvate keskkonnatingimuste suhtes ning suurendab kahjulike mutatsioonide avaldumist, mis omakorda vähendab kohasust ja tõstab liikide väljasuremise tõenäosust (Keller & Waller, 2002; Washitani, 1996).

Lisaks liigirikkuse ja geneetilise mitmekesisuse kahanemisele põhjustab looduslike elupaikade sidususe vähenemine ka muid muutusi elurikkuses, sh elupaiku asustavate koosluste liigilises koosseisus ja organismide vahelistes interaktsioonides (taim-herbivoor, herbivoor-kiskja, taim-tolmeldaja (tolmeldamine)) (Steffan-Dewenter & Tschamntke, 1999). Nii liigirikkuse, geneetilise mitmekesisuse kui ka interaktsioonide vaesumine mõjutab ka ökosüsteemi poolt pakutavaid hüvesid (ökosüsteemiteenuseid) nii kohalikul kui globaalsel skaalal (Foley *et al.*, 2005; Heuertz *et al.* 2023; Prangel *et al.*, 2023). Ökosüsteemi hüved on inimühiskonnale kasu toovad tegurid, mille hulka kuuluvad näiteks puhas vesi ja õhk, viljakad mullad ning tolmeldamine (DeLoyde & Mabee, 2023).

## **1.2. Elupaikade killustumise mõju taim-tolmeldaja interaktsioonidele**

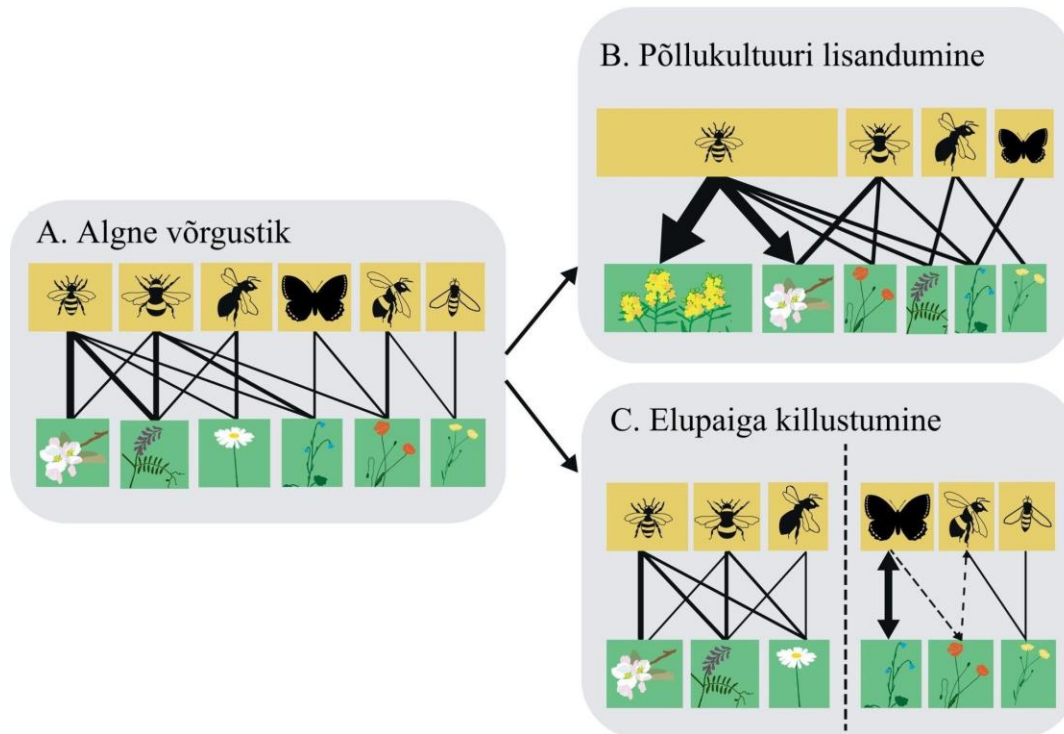
Tolmeldamine on interaktsioon, mille käigus loomad, külastades taimede õisi ressursside (nektar ja õietolm) otsingul, õietolmu taimede vahel edasi kannavad, mis võimaldab õistaimedel suguliselt paljuneda (Hadley & Betts, 2012). Ligikaudu 80% õistaimeliikidest sõltuvad putukate vahendatud tolmeldamisest, kusjuures hinnanguliselt vaid 12% sõltuvad tolmlamiseks abiootilistest teguritest (nt tuul) ning kõigest 6% selgroogsetest loomadest (Ollerton *et al.*, 2011). See teeb tolmeldamisest ühe olulisema interaktsiooni taimede ja loomade vahel, milleta paljud taimepopulatsioonid ei saaks eksisteerida (Kearns *et al.*, 1998).

Tolmeldamise edukust mõjutavad mitmed tegurid, sh taimepopulatsiooni suurus, taimede kaugus üksteisest, õite ja õietolmu hulk ning kvaliteet, tolmeldajate arvukus ja fenoloogia (Kremen *et al.*, 2007). Olulist rolli võib mängida tolmeldajate liigiline mitmekesisus, mis tagab parema tolmlamise ning on seega oluline ka tolmeldamisega seotud ökosüsteemihüve säilitamisel (Garibaldi *et al.*, 2013). Tähtsaimateks tolmeldajateks peetakse mesilasi (*Apidae*) (Klein *et al.*, 2006), kuid hiljuti on näidatud ka teiste putukaliikide olulisust taimede tolmeldamisel (Rader *et al.*, 2016). Meemesilase (*Apis mellifera*) kõrval on tolmeldajadena

tähtsal kohal vabalt elavad putukad nagu looduslikud mesilased, liblikad, mardikad, kärbsed jne, ja teised lennuvõimelised loomad nagu linnud ja nahkhiired, ning isegi limused (Kremen *et al.*, 2007). Kuna viimase kümnendi uuringud on kirjeldanud globaalset mesilaste liigrikkuse kadu (Zattara & Aizen, 2021), on hoogustumas teadustööd looduslike tolmeldajate mitmekesisuse rollist elurikkuse püsijäämises ning taim-tolmeldaja võrgustike muutuste kaardistamine (Knight *et al.* 2018). Tolmeldamine on oluline pikaajaliseks taimepopulatsioonide püsimiseks, mistõttu tuleb mõista killustumise mõju taim-tolmeldaja interaktsioonidele, et ennustada populatsioonide vastupidavust killustunud maastikes ja muutuvates keskkonnatingimustes (Rathcke & Jules, 1993).

Elupaikade killustumine ja maastiku heterogeensuse vähenemine on peamine taim-tolmeldaja vaheliste interaktsioonide vaesumise põhjuseid (Grass *et al.*, 2018). Elupaikade killustumine mõjutab liikidevahelisi interaktsioone (Joonis 1) isendi tasandist populatsiooni ja koosluse tasandini välja, avaldades sealjuures ka olulist mõju mõlema interakteeruva organismirühma liigrikkusele ning tunnustele (Kremen *et al.*, 2007; Newbold *et al.* 2015). On näidatud, et väiksemates elupaikades on tolmeldajate liigirikkus ja arvukus madalam (Rathcke & Jules, 1993). Kuna tolmeldajate liigirikkus tagab sageli edukama taimede tolmlenemise (Garibaldi *et al.*, 2013), on sellised muutused tolmeldajakoosluste struktuuris negatiivse mõjuga taimede paljunemisedukusele (Hadley & Betts, 2012). Sidusamas ja suurema looduslike elupaikade pindalaga maastikus on täheldatud lisaks liigirikkamatele interaktsioonide võrgustikele (Grass *et al.*, 2018) ka väiksema kehasuurusega putukaliikide arvukuse kasvu (Tschardt & Brandl, 2004). Suurema kehaga putukad on paremini kohastunud lendama pikemaid vahemaid, mis põhjendab nende paremat vastupidavust killustunud maastikes (Greenleaf *et al.*, 2007). Taim-tolmeldaja võrgustikes on kesksel kohal elupaigale spetsialiseerunud taimed ning suurekehalised putukad nagu kimalased ja liblikad (Librán-Embida *et al.*, 2021). Võrgustike püsimisel mängivad enamasti olulist rolli kindlad liigid, kelle kadumine võib viia taimepopulatsioonide väljasuremisteni ja võrgustike hävimiseni (Olesen *et al.*, 2007). Librán-Embida ja kolleegid (2021) näitasid, et taim-tolmeldajate võrgustike stabiilsuse seisukohast on suurema kehaga putukad nagu kimalased ja liblikad kesksel kohal kui väiksema kehaga putukad. Siiski avaldab suuremaskaalaline elupaiga killustumine ka neile negatiivset mõju (Bergman *et al.*, 2018), mistõttu on võrgustike pikaajalisema stabiilsuse säilitamisel oluline suurte ja sidusate elupaikade olemasolu (Librán-Embida *et al.*, 2021; Domínguez-García *et al.* 2024). On näidatud, et tolmeldajad mobiilsete organismidena reageerivad elupaikade killustumisele kiiremini, mis soodustab generalistidest tolmeldajaliikide osakaalu kiiremat

kasvu taim-tolmeldaja võrgustikes (Taki & Kevan, 2007). Võib aga eeldada, et tolmeldajakoosluste liigilise koosseisu muutus ja vaesumine viib pikema ajaperioodi vältel ka taimepopulatsioonide kohasuse kahanemise ning väljasuremiseni (Memmott *et al.*, 2004). Sealjuures on eriti tundlikud tolmeldajakoosluste muutustele kindlale tolmeldajate rühmale või -liigile spetsialiseerunud taimeliigid (Mathiasson & Rehan 2020).



**Joonis 1.** Pikaajalised taim-tolmeldaja võrgustike algse struktuuri (A) muutused maakasutuse (B) ja maastiku struktuuri (C) muutumisel (kohaldatud artikli Pontarp *et al.* (2024) põhjal). Jooned tähistavad interaktsiooni olemasolu liikide vahel ning joone paksus tähistab interaktsiooni sagedust. Nooled tähistavad valikusurvet generalistlike tunnuste suunas ning kastis C tähistab kaheotsaline nool tugevamat koevolutiooni.

### 1.3. Killustumise tagajärjel muutunud taim-tolmeldaja interaktsioonide mõju taimepopulatsioonidele

Igasugune elurikkuse kadu mõjutab ökosüsteeme ja nendega seotud hüvesid negatiivselt, kuid taimi tolmeldavate putukate kaole omistatakse eriti suurt tähtsust nende asendamatu rolli tõttu suguliselt paljunevate putuktolmlevate taimede elutsükklis (Biesmeijer *et al.*, 2006). Enamus taimi vajab interaktsioone putukatega, et edukalt paljunemiseks seemneid toota (Rodger *et al.*, 2021; Joonis 2), sealjuures sõltuvad paljud taimepopulatsioonid just looduslikest tolmeldajatest (Biesmeijer *et al.*, 2006). Tolmeldajate kadu neile oluliste nišside hävimisel seab piirangud



õietolmu levikule taimede ja taimepopulatsioonide vahel, millel on taimepopulatsioonidele mitmesugused tagajärjed. Esiteks, tolmeldajate kadu viib madalama seemnetoodanguni (Steffan-Dewenter & Tschardt, 1999). Teiseks, tolmeldajate kadumine kahandab putuktolmlevate taimepopulatsioonide geneetilist mitmekesisust (Young *et al.*, 1996). Kolmandaks, kasvab loodusliku valiku surve taimedele evolutsioneeruda kas tolmeldajatest sõltumatuks või tolmeldajate ligimeelitamiseks veelgi atraktiivsemaks (Pontarp *et al.*, 2024; Hederström *et al.*, 2023). Alljärgnevad lõigud annavad mainitud tagajärgedest täpsema ülevaate.

Kuigi ligi 80 % õistaimeliikide seemnetoodang sõltub tolmeldajatest, on erinevad taimeliigid tolmeldajate liikide ja arvukuse kahanemise suhtes erineva tundlikkusega (Ollerton *et al.* 2011; Rodger *et al.* 2021). Taimeliigid, kes on kohastunud tolmeldamiseks kindlate putukaliikidega, on elupaikade killustumisest põhjustatud tolmeldajakoosluste muutuste suhtes oluliselt tundlikumad, kuna nad ei pruugi suuta kompenseerida varasemaid, elupaiga muutuste tõttu kadunud tolmeldajaid teistega (Bond, 1994). See võib paljud populatsioonid ja taimeliigid viia väljasuremisohu (Xiao *et al.*, 2016). Killustumisest tingitud tolmeldajate kaole on kõige tundlikumad sellised lühiealised, üheaastased taimed, kellel on välja kujunenud tugevamad mutualistlikud suhted tolmeldajatega (Rodger *et al.*, 2021; Joonis 2). Taimi, kes on pea täielikult sõltuvad tolmeldajatest, on ligikaudu vaid 2 % (Rodger *et al.*, 2021). Putuktolmlevad taimed, kellel on rohkem võimalusi enda elutsükliks paljunemiseks, on tavaliselt vastupidavamad, kuid siiski võivad ka nende puhul toimuda tolmeldajakoosluste vaesumisest tingitud negatiivsed muutused populatsioonide suuruses ajalise nihkega (Rodger *et al.*, 2021). Tolmeldajate kadu ei mõjuta tuultolmlevaid taimi, mis moodustavad soontaimedest ligikaudu 12 % (Ollerton *et al.*, 2011; Rodger *et al.*, 2021).

Erikaelsus ehk heterostüülia on tunnus, mille puhul leidub taimepopulatsioonis eri tüüpi õitega ehk erineva paljunemistunnuste morfoloogiaga isendeid. Vastavalt erinevate õietüüpide arvule võib eristada distüülseid (S- ja L-tüüpi õitega) ning tristüülseid (kolme tüüpi õitega) taimeliike, edukaks viljastumiseks peab ühelt õietüübilt pärit õietolm sattuma teise õietüübi emakale (Van Rossum *et al.*, 2006; Scharman & Lenhard, 2024). Distüülsete taimeliikide L-tüüpi isendite õites paikneb emakas kõrgemal kui tolmukad, S-tüüpi isenditel on paljunemisorganite paiknemine vastupidine: emakas on madal ning asub sügavamal õiepõhjas, tolmukad on aga kõrged (Scharman & Lenhard, 2024). Erikaelsuse kui ühe huvitava paljunemistunnuse uurimise mudelsüsteemiks on kujunenud perekond *Primula*, kus erikaelsust väga sageli ette tuleb, ja sagedaseks uurimisliigiks harilik nurmenukk (Brys & Jacquemyn, 2015; Kaldra *et al.*,

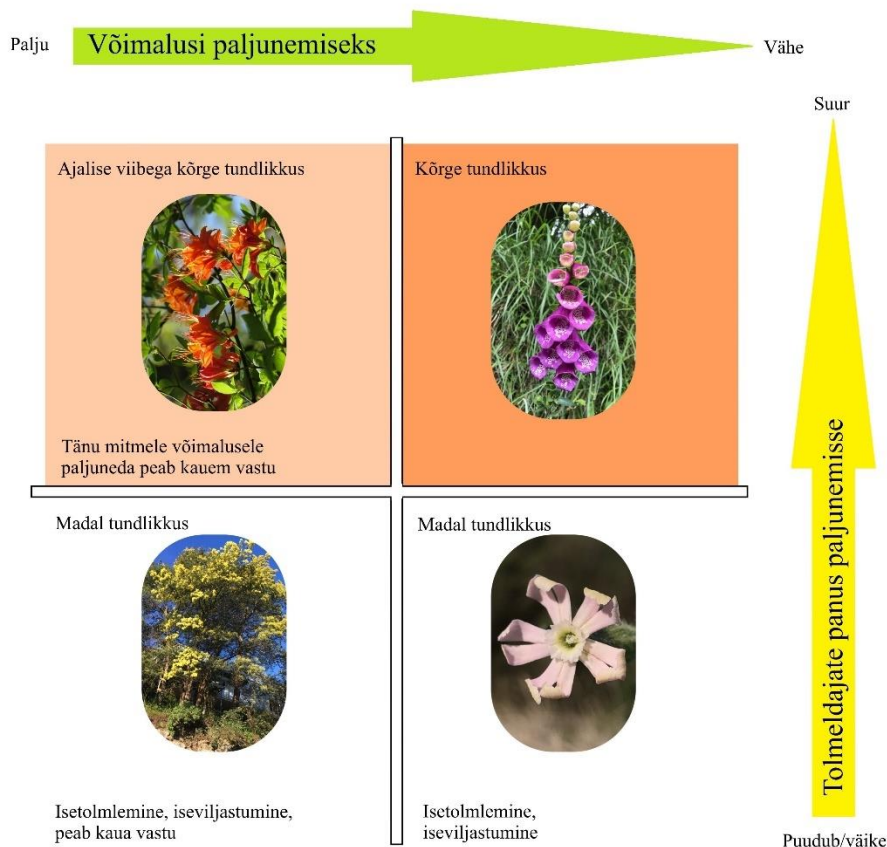
2023). Hariliku nurmenuku ja paljude teiste erikaelsete isesobimatute taimeliikide eduka paljunemise tagamisel mängivad tolmeldajad asendamatu rolli. Väga oluline lisaks tolmeldajate olemasolule ja arvukusele on ka tolmeldajakoosluste mitmekesisus, sealjuures mõjutab tolmeldamise edukust tolmeldajate suise pikkuse varieeruvus (Deschepper *et al.* 2018). On näidatud, et pikema suisega putukad on edukamad S-tüüpi õite tolmeldamisel ning lühema suisega L-tüüpi õite tolmeldamisel (Deschepper *et al.* 2018). Seega võib maastiku killustumine, mis soosib tolmeldajakoosluste üheülbastumist, sh pikemasuiseliste tolmeldajate osakaalu kahanemist (Goulson *et al.* 2005), avaldada märkimisväärset mõju nurmenukupopulatsioonide paljunemisedukusele.

Elupaikade killustumine ning sellega kaasnev madalam tolmeldajate arvukus ja mitmekesisus võib põhjustada putuktolmlevate taimede geneetilise mitmekesisuse langust (González *et al.*, 2020). Üksteisest kaugemal asuvate populatsioonide vahel toimub vähem tolmeldamist, mis koosmõjus kahaneva tolmeldajate ohtrusega tingib populatsioonidevahelise geenivoolu vähenemist või lausa katkemist. Selle tulemusena suureneb tõenäosus vahetada õietolmu populatsioonisiselt lähedasemas suguluses olevate taimede vahel, mis võib viia inbriidingu ehk lähiristumiskoefitsiendi suurenemiseni (Van Rossum *et al.*, 2006; Honnay & Jacquemyn, 2007). Viimane on omakorda seotud kõrgema väljasuremisriskiga (Washitani, 1996). Vähenenud geneetiline mitmekesisus tõstab taimepopulatsioonide tundlikkust muutuvate keskkonnatingimuste suhtes, kuna populatsioonide kahanev adaptiivne potentsiaal ei võimalda keskkonnamuutustele vastata. Ka see tegur võib tulevikus viia paljud taimepopulatsioonid väljasuremiseni (Keller & Waller, 2002; Washitani, 1996).

Tolmeldajate hulga ja liigirikkuse kao tingimustes soosib looduslik valik tolmeldamisega seotud funktsionaalsete tunnuste muutusi suunas, mis võimaldaks taimedel paljuneda tolmeldajatest sõltumatult (Hederström *et al.*, 2023). Taim-tolmeldaja interaktsioonide seisukohast on mitmed olulisemad funktsionaalsed tunnused seotud õie suuruse ja kujuga. Näiteks sõltub edukas nektari kättesaamine ning sealjuures ka õietolmuni jõudmine putukate keha suurusest ja suise pikkusest: lühema suisega putukad ei suuda tolmeldada sügavama õiepõhjana õisi või on nende õite tolmeldamisel ebaefektiivsemad (Corbet, 2000). Õite suurus killustumise tagajärjel enamasti kahaneb, kuna tolmeldajate ligimeelitamiseks kujunenud suuremate õite ülalpidamine on ressursimahukas (Brys & Jacquemyn, 2012). Siiski on täheldatud ka õite suurenemist, et teiste taimedega tolmeldamisteenuse pärast konkureerides tolmeldajaid veelgi efektiivsemalt ligi meelitada (Jacquemin *et al.*, 2012). Erikaelsete liikide populatsioonid võivad püsiva tolmeldajate puuduse tingimustes evolutsioneeruda

samakaelseks ehk homostüülseks (Zeng *et al.* 2022). Sealjuures muutuvad taimed isesobivaks, et paljunemisedukus ka tolmeldajate abita tagada.

Elupaikade kao poolt põhjustatud tolmeldajakoosluste koosseisu ja mitmekesisuse mõju taimepopulatsioonidele võivad intensiivistada kliimamuutused. Kliimamuutuste tagajärjel võib tolmeldajate maksimaalne korjeaeg ja taimede õitsemisaeg üksteise suhtes ajaliselt nihkuda, mille tulemusel tekib n-ö fenoloogiline sobimatus (*phenological mismatch*) (Hindle *et al.*, 2015). Samuti võivad killustumise tagajärjel kaduda olulised mikroelupaigad tolmeldajate vastsete jaoks, nihutades taimede jaoks oluliste tolmeldajate ajalis-ruumilist levikut (Hindle *et al.*, 2015; Pontarp *et al.*, 2024). Selle lisandumine killustumise mõjule võib veelgi rohkem tõsta nii tolmeldaja- kui taimepopulatsioonide hävimise tõenäosust.



**Joonis 2.** Erinevate paljunemisstrateegiatega taimede tundlikkus tolmeldajate kaole (Rodger *et al.*, 2021). Uurimistöö mudelliik harilik nurmenukk (*Primula veris*) jääb antud joonisel üleval vasakul olevasse ruutu.

## 1.4. Töö eesmärgid

Bakalaureusetöö uurimissüsteem on poollooduslikud rohumaad ehk pärandniidud, mis on valdavalt kujunenud rohumaad pikaajalise ja madala intensiivsusega majandamise käigus, näiteks karjatamise ja niitmise teel (Paal, 1998). Pärandniidud on ühed liigirikkamatest kooslustest Euroopas (Eriksson *et al.*, 2002). Suur liigirikkus tuleneb nende erilisest majandamisest - regulaarsest mõõdukast niitmise ja karjatamisest, mis ühtlustab taimedevahelist valguskonkurentsi (Eskelinen *et al.*, 2022). Pärandniitude majandamise hülgamine viib sageli niidukoosluste kinnikasvamiseni puude ja põõsastega ning haruldaste ja kaitsealuste liikide osakaalu vähenemiseni (Villoslada Peciña *et al.*, 2019). Pärandniitudel on oluline roll ökosüsteemi hüvede pakkumisel, näiteks tolmeldamise tagamisel, mis on enamasti positiivses korrelatsioonis nende liigirikkusega (Villoslada Peciña *et al.*, 2019; Prangel *et al.* 2023). Eestis on ökosüsteemi hüvede tulipunktid paigutunud peamiselt Põhja- ja Lääne-Eestisse, mis on seotud suurema pärandniitude osakaaluga nendes maastikes võrreldes muude Eesti piirkondadega (Villoslada Peciña *et al.*, 2019). Paraku on nende pindala ja sidusus vähenenud märkimisväärselt alates 20. sajandi teisest poolest nii Euroopas (Critchley *et al.*, 2004) kui ka Eestis (Helm ja Toussaint 2020). Seetõttu sobivad need kooslused hästi kasvukohtade killustumise ja elurikkuse muutuste vaheliste seoste uurimiseks.

Uurimistöö fookusliik on pärandniitudele iseloomulik harilik nurmenukk (*Primula veris*). Selle liigi paljunemine sõltub tolmeldavate putukate tegevusest. Samuti on harilik nurmenukk heterostüülne ehk erikaalne ning vajab efektiivseks tolmeldamiseks mitmekesisemat tolmeldajakooslust (Brys & Jacquemyn, 2009; Deschepper *et al.*, 2018), mistõttu on selle liigi näitel hea uurida tolmeldajakoosluste muutuste lühi- ja pikaajalisi mõjusid putuktolmlevatele taimepopulatsioonidele. Teadmised hariliku nurmenuku tolmeldajatest on võrdlemisi napid ning Eestis pole varasemalt nurmenukke tolmeldavaid putukaid üldse uuritud. Kuna tolmeldamine on peamine hariliku nurmenuku geenivoolu mõjutav tegur, siis on teadmine nurmenukke tolmeldavatest putukatest väga oluline taustainfo killustunud pärandniitudel kasvavate hariliku nurmenuku populatsioonide geneetilise mitmekesisuse uuringute tulemuste tõlgendamisel (Reinula *et al.* 2021; Kaldra *et al.* 2023; Reinula *et al.* 2024).

Uurimistöö peamised küsimused on järgnevad:

- Kes on hariliku nurmenuku olulisemad tolmeldajad Eesti pärandniitudel?
- Kas ja millisel määral erinevad killustunud ja sidusa maastiku nurmenukupopulatsioonide tolmeldajakoosluste mitmekesisus, tolmeldajate ohtrus ja funktsionaalne koosseis?

- Milline on nurmenuku populatsiooni suuruse mõju vaadeldud tolmeldajakoosluste liigirikkusele ja ohtrusele?
- Millised on potentsiaalsed tolmeldajakoosluste muutuse mõjud nurmenukupopulatsioonidele?

Töö on osa rahvusvahelisest projektist “FuncNet: Pärandniitude võrgustike funktsionaalse sidususe roll taim-tolmeldaja interaktsioonide tagajana”, mille raames hinnatakse elupaikade killustumise mõju taim-tolmeldaja interaktsioonidele ning putuktolmlevate taimeliikide populatsioonidele Euroopa põllumajandusmaastikes. Projektis kogutakse ka nurmenukkude geneetilise mitmekesisuse ja geenivoolu andmeid, mida saab antud töö tulemustega siduda. Projekti tulemuste põhjal antakse maakasutajatele soovitusi loodussõbralike ja elurikkust säilitavate maakasutusviiside kasutusele võtmiseks.

## 2. Metoodika

### 2.1. Uurimisliik

Harilik nurmenukk (*Primula veris*) on mitmeaastane rosetjas rohttaim, kes eelistab kasvada avatud rohumaadel ning on iseloomulikuks liigiks loopealsetele ning teistele aluselise mullaga pärandkooslustele (Brys & Jacquemyn, 2009). Tema õitsemisperiood jääb kevadesse, Eestis õitseb liik peamiselt maikuu (Reinula *et al.*, 2021). Liik on hea kuivataluvusega ning valgusnõudlik (Brys ja Jacquemyn, 2009). Õietolm levib taimest enamasti vaid mõne meetri kaugusele ning seemned levivad mõne sentimeetri kaugusele, kuna ei oma lendamise soodustamiseks mingeid morfoloogilisi struktuure (Brys ja Jacquemyn, 2009).

Harilik nurmenukk on heterostüülne ehk erikaelne risttolmlev taim ning sõltub edukaks tolmlamiseks ja paljunemiseks teda tolmeldavatest putukatest (Joonis 3). Heterostüülia tähendab sõltuvalt taimeliigist kahe (distüülia) või kolme (tristüülia) õietüübi olemasolu (nurmenukkudel S- ja L-tüübid). Ühel taimeisendil esinevad vaid ühte tüüpi õied ning edukaks paljunemiseks peab õietolm sattuma teise õietüübiga taimele (Van Rossum *et al.*, 2006). Varasemad tööd on näidanud, et nurmenukku tolmeldavate putukate arvukus on suhteliselt madal, kuid liigiline mitmekesisus märgatav (Deschepper *et al.*, 2018). Üheks madala arvukuse põhjuseks võib olla üldine lendavate putukate madal osakaal ajal, kui nurmenukk õitseb (Deschepper *et al.*, 2018). Hariliku nurmenuku sagedasemad tolmeldajad on Kesk- ja Lääne-Euroopas tehtud tööde põhjal kiletiivalised (*Hymenoptera*), näiteks mesilased (*Apidae*) (Brys ja Jacquemyn, 2009). Täheldatud on ka mardikaliste (*Coleoptera*) ja liblikate (*Lepidoptera*) liike nurmenuku tolmeldajatena (Brys ja Jacquemyn, 2009).



**Joonis 3.** Harilik nurmenukk (*Primula veris*) vajab edukaks paljunemiseks mitmekesist tolmeldajakooslust.

## 2.2. Andmete kogumine

Töös on kasutatud kahelt Lääne-Eestis asuvalt erineva struktuuriga maastikult kogutud nurmenukupopulatsioone tolmeldavate putukate andmeid. Alade peamine erinevus seisneb eeskätt poollooduslike rohumaade ehk pärandniitude osakaalus ja sidususes ning pärandniite ümbritseva maatriksi maakasutuses (Joonis 4). Kummagi ala suurus on 3x3 kilomeetrit. Ühel maastikul (mida edaspidi nimetan “killustunud” alaks) on seni veel säilinud pärandniidud väiksemad ning võrdlemisi isoleeritud. Domineeriv maakasutus sellel alal on intensiivne põlluharimine, kus peamisteks kultuurideks on teravili ning kultuurheinad. Teise maastiku (edaspidi “sidus” ala) maakasutuses domineerivad puiskarjamaad ja loopealsed, millest suur osa on kinnikasvanud. Vähemal määral leidub ka selles maastikus intensiivsemalt majandatud põlde. Osa endisi pärandniite on taastatud ning karjamaana kasutusele võetud. Ala kuulub osaliselt Poanse maastikukaitsealasse. Metsakooslused on mõlemal alal teiseks valdavaks maastikuelemendiks. Haritava maa osakaal killustunud alal on ligikaudu 75 % ning loodusliku maastiku osakaal 25 %, sidusal alal on see vastavalt 46 % ja 54 %. Välitööde käigus kaardistati kõik alal asuvad nurmenukupopulatsioonid ning valiti edasisteks uuringuteks välja 15 nurmenukupopulatsiooni killustunud alalt ning 16 populatsiooni sidusalt alalt.

Andmete kogumisega ei tegelenud töö autor, vaid eelneval aastal alanud projekti välitööde raames teised maastike elurikkuse töörühma liikmed. Andmed koguti 2023. aasta maikuu

kolme vaatlusringi jooksul nurmenukkude õitsemise ajal. Esimest vaatlusringi alustati 3. mail, teist vaatlusringi 9. mail ning kolmandat vaatlusringi 18. mail.

Minimaalseks vaadeldava nurmenukupopulatsiooni suuruseks oli 20 õitsvat isendit. Vaatlusringide tegemise eelduseks oli päikesepaisteline ilm, temperatuur vahemikus 5-30 °C (mõõdetud varjus) ning tugeva tuule puudumine. Vaatlused toimusid ajavahemikus 08:00-18:00. Vaatlusi ei tehtud varjus. Iga vaatlusringi kestuseks oli 20 minutit, mille jooksul pidi vaatleja aeglaselt kõndima läbi nurmenukupopulatsiooni, määrama ning kirja panema iga nurmenukuõit külastava putuka. Putukaid, kes leiti taime muudelt osadelt (lehed, varred), jäid kirja panemata. Igat individuaalset putukat pandi kirja vaid ühe korra, isegi kui ta külastas mitut õit. Tolmeldajad, keda ei suudetud määrata, püüti kinni hilisemaks laboris määramiseks. Liblikad pandi etüülatsetaadiga tuubi ning kõik teised putukad etanooli. Igas populatsioonis määrati ka umbkaudne õitsvate nurmenukuisendite arv (< 25, < 50, < 100, < 500, < 1000, < 5000, > 5000).

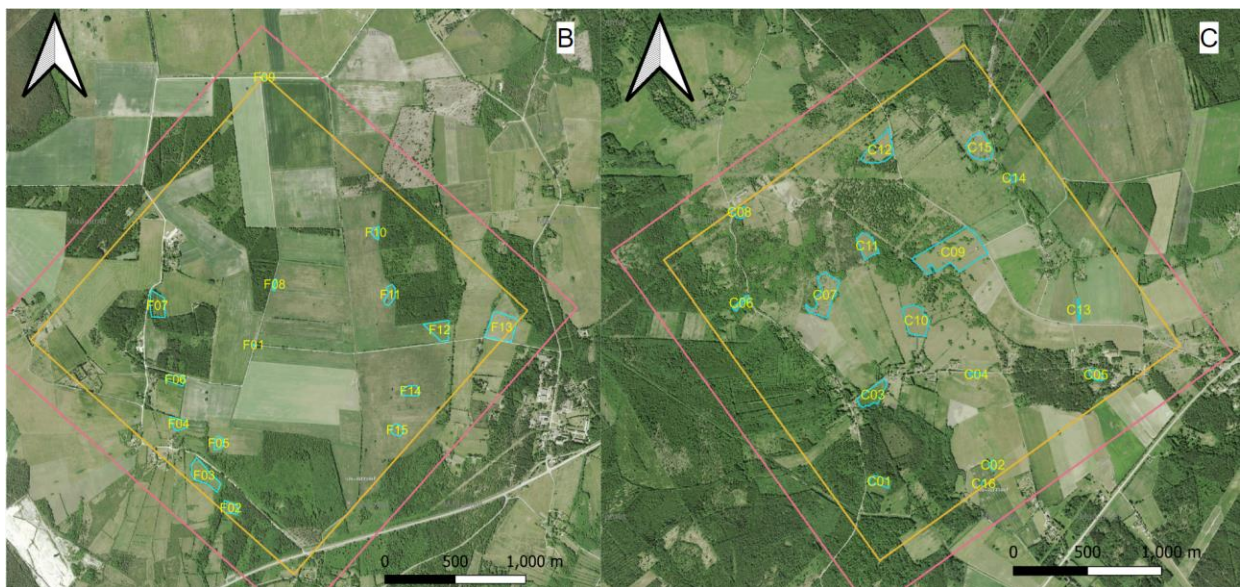
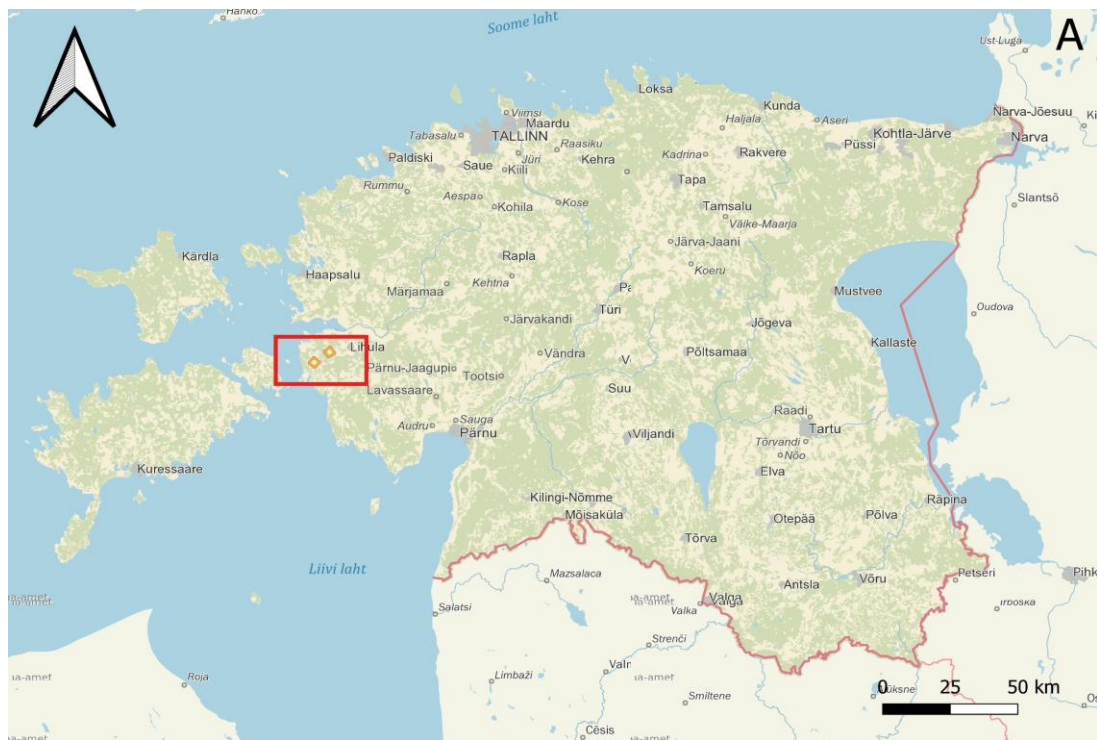
Iga ringi igas populatsioonis kirja pandud parameetrid olid järgmised: riik, kuupäev, populatsiooni ID ja suurus, temperatuur, tuulekiirus, pilvisuse aste ning tolmeldaja taksonoomilised andmed. Lisaks pandi kirja ka nurmenukuga kaasõitsejad kas liigi või perekonna tasemel.

### **2.3. Andmeanalüüs**

Töö andmete analüüsiks kasutati andmeanalüüsiprogrammi R versiooni 4.3.1 (R Core Team 2023). Et võrrelda kahe uurimisala tolmeldajakoosluste liigilist koosseisu, viidi läbi ordinatsioon (mittemeetriline mitmemõõtmeline skaleerimine; *non-metric multidimensional scaling NMDS*). Selleks kasutati “vegan” paketti (Oksanen *et al.*, 2024). NMDS võimaldab visualiseerida kooslustevahelisi sarnasusi kasutades Jaccardi indkesit. Jaccardi indeksi arvutamisel võeti aluseks tolmeldajaliikide esinemine või puudumine (mitte arvukus). Nurmenukupopulatsiooni suuruse mõju tolmeldajate liigirikkusele ja ohtrusele analüüsiti kasutades lineaarset mudelit. Kuna nurmenukupopulatsiooni suurus võis kolme vaatlusperioodi jooksul varieeruda, arvestati analüüsis populatsioonisuurusena kolme vaatlusperioodi keskmist. Tolmeldajate liigirikkus ning ohtrushinnangud summeeriti kolme vaatlusperioodi peale kokku. Populatsiooni keskmine suurus oli killustunud maastikus 1835 ( $\pm$  1678; standardhälve siin ja edaspidi) ja sidusas maastikus 2576 ( $\pm$  2026). Algselt plaaniti analüüs viia läbi iga vaatlusperioodi kohta eraldi, kuid tavatult külma kevade tõttu ei nähtud



mitmetes populatsioonides külmemal perioodil ühtegi tolmeldajat, mistõttu polnud võimalik sellist analüüsi teostada.



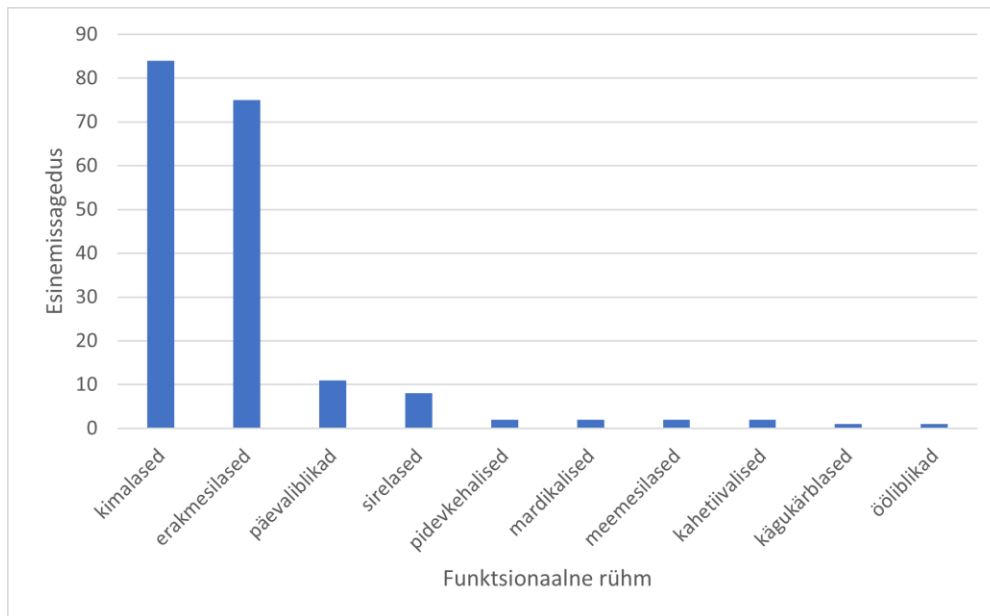
**Joonis 4.** Uurimisalad Lääne-Eestis. Joonisel A on punase kastiga tähistatud piirkond, kus uurimisalad asuvad. Joonisel B on killustunud ala ning joonisel C sidus uurimisala. Kumbki ala suurusega 3x3 km on piiritletud roosa joonega ning hõlmab ka puhvertsooni, kus vaatlusi ei tehta. Kollane kast tähistab ala, mille sisse uuritav pärandniitude võrgustik ning nurmenukupopulatsioonid jäävad. Sinise joonega on piiritletud uuritud nurmenukupopulatsioonid, mille peal on vastavat populatsiooni tähistav kood (F01-F15; C01-C16)

### 3. Tulemused

Kokku vaadeldi 31-s nurmenukupopulatsioonis 3 vaatlusperioodi jooksul 188 tolmeldajat. Vaadeldud tolmeldajad kuulusid 4 erinevasse seltsi (tähistatud loendis tähega) ja 10 erinevasse funktsionaalsesse rühma (tähistatud numbriga): (A) kiletiivalised (*Hymenoptera*), sh (1) meemesilased (*Apidae*), (2) kimalased (*Bombus*), (3) pidevkehalised (*Symphyta*) ja (4) erinevad erakmesilased, (B) liblikalised (*Lepidoptera*), sh (5) päevaliblikad (*Rhopalocera*) ja (6) ööliblikad (*Heterocera*), (C) (7) kahetiivalised (*Diptera*), sh (8) sirelased (*Syrphidae*) ja (9) kägukärblased (*Bombyliidae*) ning (D) (10) mardikalised (*Coleoptera*). Kõige arvukam funktsionaalne rühm olid kimalased, keda vaadeldi kokku 84 korda (Joonis 5). Kimalastele järgnesid arvukuse poolest erakmesilased (75) ja päevaliblikad (11). Sirelasi esines kaheksal korral, pidevkehalisi, kahetiivalisi, meemesilasi ja mardikalisi kahel korral. Kõige vähem esines kägukärblasi ja ööliblikaid, keda mõlemat nähti vaid ühel korral. Kokku määrati liigini 33 tolmeldajat. Tolmeldajad, keda ei suudetud määrata liigini, leiti 45-l korral 188-st. Määramata liigid määrati perekonnatasemeni ning kokku jaotusid nad 11 perekonna vahel, kellest suurem osa jäi erakmesilaste hulka.

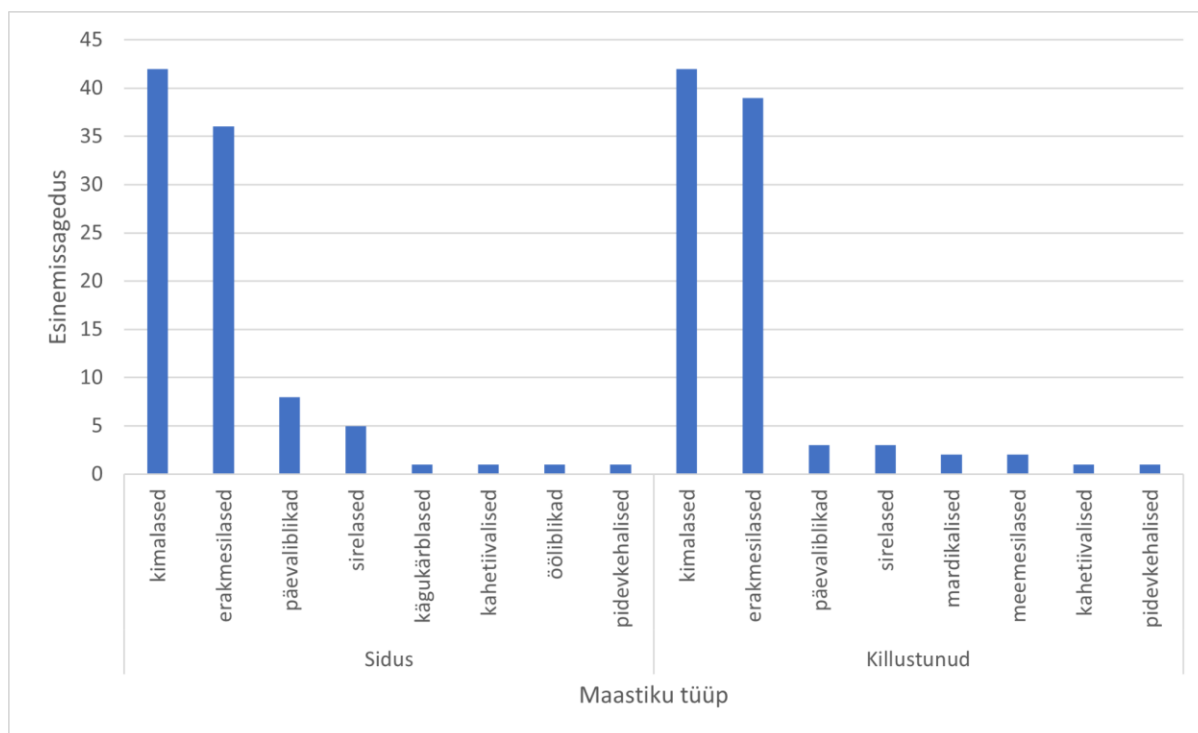
Keskmiselt nähti ühe populatsiooni kohta 5,2 ( $\pm 2,5$ ; standardhälve siin ja edaspidi) liiki tolmeldajat. Killustunud maastiku populatsioonides leiti keskmiselt 5,3 ( $\pm 2,7$ ) liiki tolmeldajat ning sidusas maastikus keskmiselt 5,1 ( $\pm 2,3$ ). Killustunud maastiku populatsioonide tolmeldajate ohtrus oli keskmiselt 8,5 ( $\pm 5,5$ ) ning sidusas maastikus 8 ( $\pm 4,4$ ). Funktsionaalsete rühmade esinemise keskmine killustunud maastikus oli 2,5 ( $\pm 1$ ) ja sidusas maastikus 2,6 ( $\pm 0,7$ ). Killustunud maastikus populatsioonis nr 14 ei vaadeldud ühtegi tolmeldajat. Kõige suurem määratud liikide arv populatsiooni kohta oli 11, mis esines sidusa maastikuga alal populatsioonis C07 (Joonis 4). Kõrgeim tolmeldajate arvukus populatsiooni kohta oli 21, mis esines killustunud maastikuga alal populatsioonis F02.

Kimalastest esines liikidest kõige rohkem kivi-kägukimalast (*Bombus rupestris*), erakmesilastest müürimesilast *Osmia bicolor* ning päevaliblikatest lapsuliblikat (*Gonepteryx rhamni*). Sidusast maastikust leiti ka nurmenukule spetsialiseerunud nurmenukuliblikat (*Hamearis lucina*). Erakmesilastest leiti sagedamini kuldmesilast *Seladonia tumulorum* ja ahasmesilast *Lasioglossum leucopus*. Kimalastest järgnesid ohtruselt kivi-kägukimalasele põldkimalane (*Bombus pascuorum*) ja aed-kägukimalane (*Bombus barbutellus*).



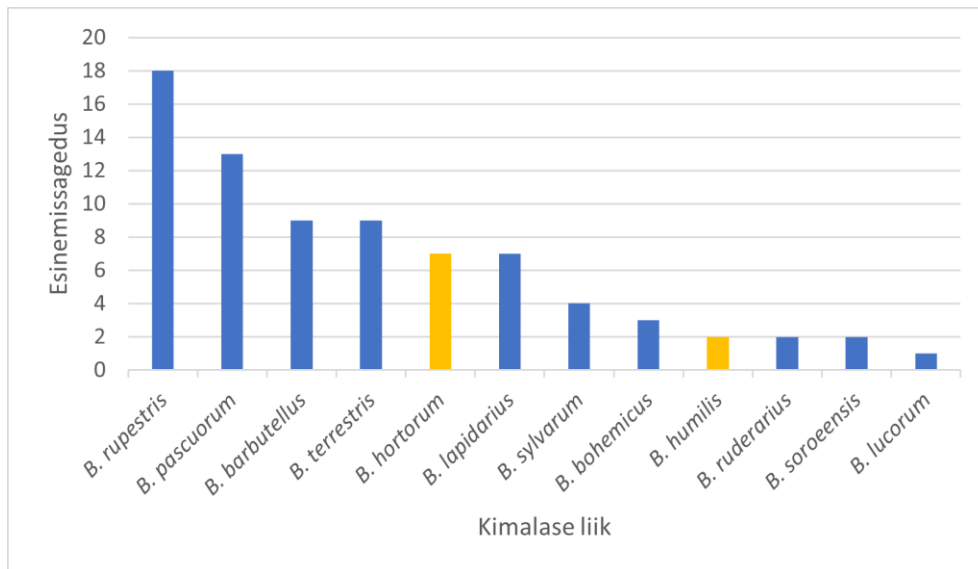
**Joonis 5.** Hariliku nurmenuku populatsioonides vaadeldud tolmeldajate funktsionaalsete rühmade esinemissagedus kahel Lääne-Eesti uurimisalal.

Sidusas maastikus nähti kokku 95 tolmeldajat, killustunud maastikus 93 tolmeldajat (Joonis 6). Mõlemas maastikus olid peamisteks tolmeldajateks kimalased ja erakmesilased ning kolmandana päevaliblikad, keda leiti sidusast maastikus natuke rohkem (8) võrreldes killustunud uurimisalaga (5). Sirelasi leiti samuti sidusast maastikust rohkem (5) kui killustunud (3). Kimalasi leiti mõlemast maastikus sama palju (42), erakmesilasi aga killustunud maastikust rohkem (39) kui sidusast (36). Funktsionaalsetest rühmadest esines valdav osa mõlemas maastikus, kuid tulid esile ka mõningad erinevused. Ööliblikas (*Tortricidae* sp) ja kägukärblane (*Bombylius* sp) esinesid vaid sidusal alal ning meemesilane ja mardikalised killustunud alal. Kokku leiti ööliblikaid, päevaliblikaid, kägukärblasi, sirelasi, meemesilasi ja mardikaid siiski märkimisväärselt vähem, kui domineerivaid funktsionaalseid rühmi - kimalasi ja erakmesilasi.

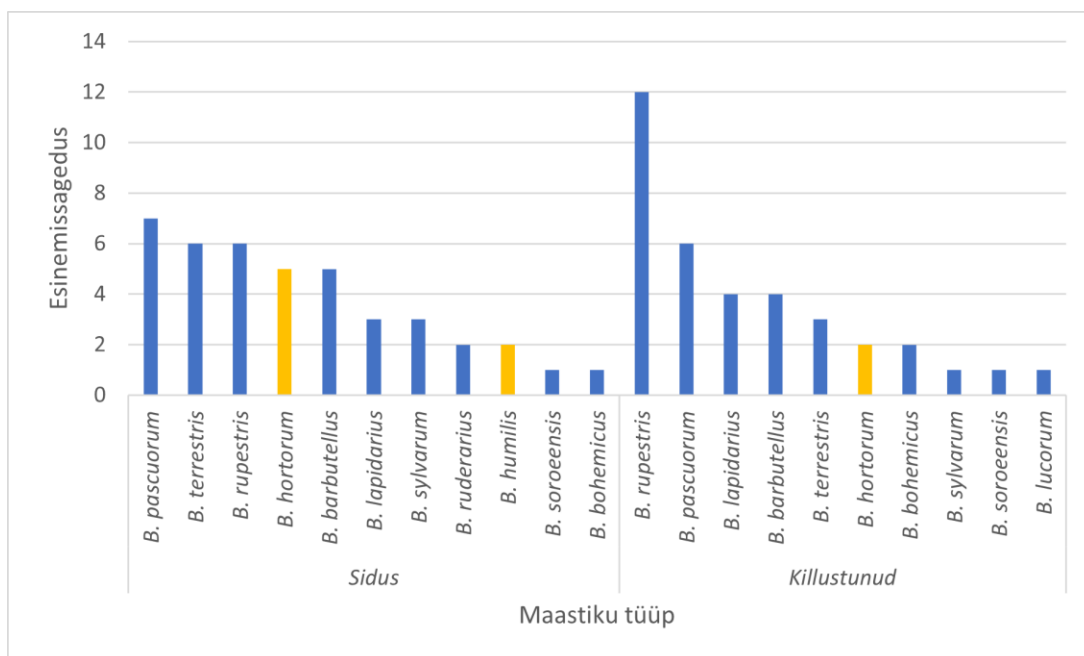


**Joonis 6.** Sidusa ja killustunud uurimisala nurmenukupopulatsioonide tolmeldajate sagedus funktsionaalsete rühmade kaupa.

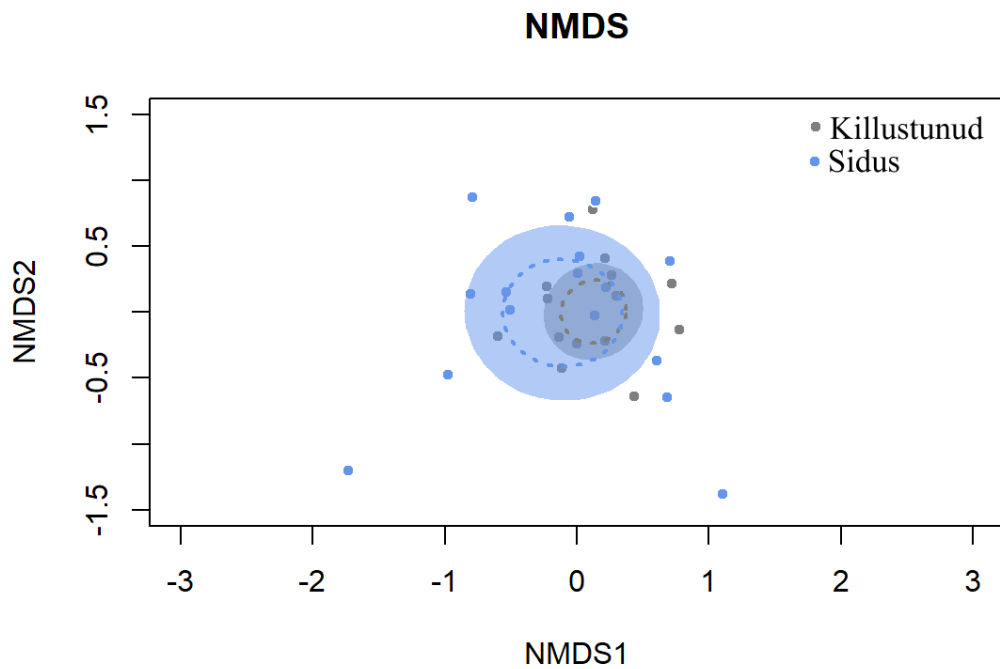
Kimalasi kui domineerivaid tolmeldajaid leiti kokku 84-l korral (Joonis 5). Vaadeldud kimalased kuulusid 12-sse liiki. Peamisteks nurmenukku tolmeldavateks kimalasteks olid kivi-kägukimalane (*Bombus rupestris*) ja põldkimalane (*Bombus pascuorum*) (Joonis 7). Palju esines ka aed-kägukimalast (*Bombus barbutellus*), karukimalast (*Bombus terrestris*), aedkimalast (*Bombus hortorum*) ja kivikimalast (*Bombus lapidarius*). Vähemal määral leiti metsakimalast (*Bombus sylvarum*), maa-kägukimalast (*Bombus bohemicus*), jaanikimalast (*Bombus humilis*), tumekimalast (*Bombus ruderarius*), sorokimalast (*Bombus soroeensis*) ja maakimalast (*Bombus lucorum*). Pikasuiselistest kimalastest esines vaid kaks liiki: aedkimalane ja jaanikimalane. Vaadeldud kimalaste sagedus sidusa ja killustunud maastiku nurmenukupopulatsioonides oli võrdne. Siiski erines esinemissagedus liigiti ja mõnda liiki ei leitud killustunud maastikust ning vastupidi (Joonis 8). Kõige sagedasem liik, kivi-kägukimalane, domineeris märkimisväärselt killustunud maastikus. Sidusas maastikus oli domineerivaks liigiks põldkimalane. Killustunud maastikust ei leitud tumekimalast ja jaanikimalast, sidusast maastikust aga maakimalast. Killustunud maastikus esines ka veidi vähem pikasuiselisi kimalaseliike.



**Joonis 7.** Kimalaseliikide (*Bombus*) esinemine mõlema uurimisala nurmenukupopulatsioonides Lääne-Eestis. Horisontaalteljel on kirjas liigiepiteedid. Kollase värviga on markeritud pikasuiselised liigid.



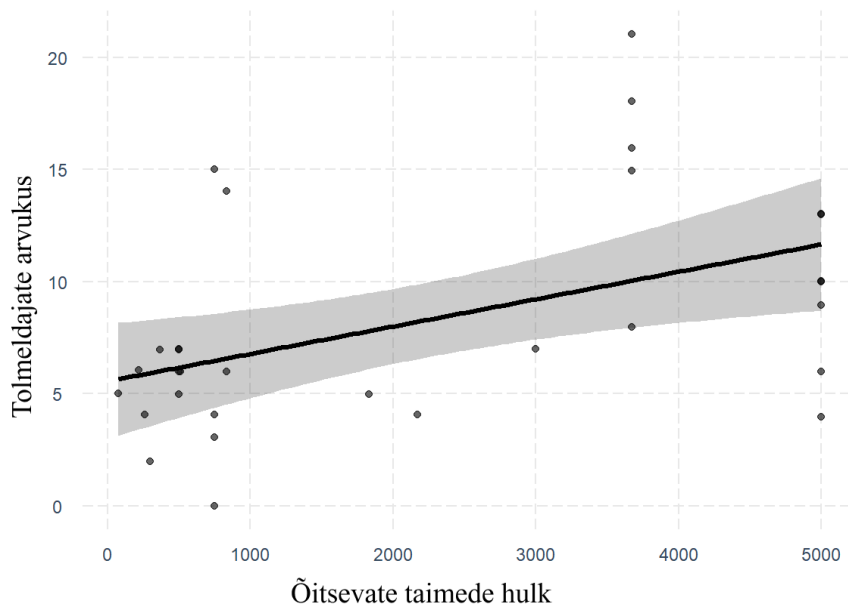
**Joonis 8.** Kimalaste (*Bombus*) liikide esinemine sidusa ja killustunud maastiku nurmenukupopulatsioonides Lääne-Eestis. Kollase värviga on markeritud pikasuiselised liigid.



**Joonis 9.** Mittemeetrilise mitmemõõtmelise skaleerimise (NMDS) analüüsi tulemus killustunud ja sidusal uurimisalal leidunud nurmenukupopulatsioonide tolmeldajate liigilise koosseisu kohta. Iga punkt joonisel tähistab ühel nurmenukupopulatsioonil (kokku 31) kirjeldatud tolmeldajakooslust. Ellipsid tähistavad variatsiooni ulatust. Joonis väljendab tolmeldajaliikide kattuvust kahe ala ja populatsioonide vahel. Mida kaugemal üksteisest paiknevad kooslust tähistavad punktid, seda erinevam on koosluste liigiline koosseis.

Mittemeetrilise mitmemõõtmelise skaleerimise (NMDS) analüüsi tulemus ei näidanud märkimisväärset erinevust killustunud ja sidusa maastiku populatsioonide tolmeldajakoosluste liigilises koosseisus (Joonis 9), kuid sidusa uurimisalal nurmenukupopulatsioonide tolmeldajakooslused on mõnevõrra varieeruvamad, s.t. üksteisest erinevamad kui killustunud ala tolmeldajakooslused.

Suuremates hariliku nurmenuku populatsioonides vaadeldi rohkem tolmeldajaliike ( $p=0,05$ ). Samuti oli suuremates populatsioonides tolmeldajate arvukus kõrgem kui väiksemates ( $p=0,01$ ; Joonis 10). Funktsionaalsete rühmade arvukust populatsiooni suurus ei mõjutanud.



**Joonis 10.** Hariliku nurmenuku populatsiooni suuruse mõju toimeldajate arvukusele Lääne-Eesti uurimisaladel. Joonega on tähistatud regressioonijoon ning halli alaga usalduspiirid.

## 4. Arutelu

Kokku vaadeldi nurmenukupopulatsioonides 188 tolmeldajat neljast erinevast seltsist ja 10-st erinevast funktsionaalsest rühmast. Kõige arvukamaks rühmaks kujunesid mesilased, kes olid nii sidusas kui killustunud maastikus domineerivateks tolmeldajateks. Sidusamal ja killustunud pärandniitude võrgustikuga alade nurmenukupopulatsioonides kirjeldatud tolmeldajakoosluste arvukus ja mitmekesisus oli sarnane, kuid esines erinevusi kahe ala liigilise koosseisu varieerumises. Hariliku nurmenuku populatsiooni suurus mõjutas tolmeldajate arvukust ja vähemal määral ka mitmekesisust positiivselt.

### 4.1. Hariliku nurmenuku peamised tolmeldajad Lääne-Eesti pärandniitudel

Varasemad uuringud on näidanud mesilaste olulist rolli tolmeldamises (Klein *et al.*, 2006). See kajastus ka käesoleva töö tulemustes, mille kohaselt oli kõige arvukam nurmenuku populatsioonides vaadeldud tolmeldajate rühm mesilased. Mesilastest tolmeldasid nurmenukke peamiselt kimalased ja erakmesilased. Arvukuselt järgmine rühm oli liblikalised peamiselt päevaliblikate näol. Praeguste tulemuste põhjal võib järeldada, et kägukärblaste, mardikaliste, sirelaste, pidevkehaliste ja meemesilaste roll nurmenukkude tolmeldamises on väike, kuna nende esinemine oli harv nii sidusa kui ka killustunud maastiku populatsioonides. Ööliblikate vähesust võis ka põhjustada töö andmete kogumine päevasel ajal, mistõttu nende rolli hetkel väikseks ei saa lugeda, kuna see vajaks lisauuringuid.

Ka varasemates nurmenuku tolmeldajate uuringutes on näidatud looduslike mesilaste olulist rolli nurmenuku tolmeldajatena (Brys & Jaquemyn, 2009). Deschepper ja kolleegid (2018) leidsid Edela-Belgias läbiviidud uuringus, et hariliku nurmenuku tolmeldajakooslustes domineeris karusmesilane *Anthophora plumipes*. Kimalastest leiti selles uuringus karukimalast, kivikimalast ja põldkimalast. Käesolevas töös esines samuti eelnevalt mainitud kolme kimalaseliiki, kuid karusmesilast uurimisaladelt ei leitud. Karusmesilane *Anthophora plumipes* on Eestis oma leviku põhjapiiril (GBIF Backbone Taxonomy, 2023), mis võib selgitada tema esinemise puudumist. Deschepper ja kolleegid (2018) aga ei tuvastanud enda töös Lääne-Eestis domineerivaks nurmenukutolmeldajaks olevat kivi-kägukimalast, kuid leidsid käesoleva töö sidusas maastikus domineerinud kivikimalast. Samuti ei leitud (erinevalt Lääne-Eestist) Belgia uuringus nurmenukuliblikat (*Hamearis lucina*), kes on Kesk- ja Lääne-Euroopas maastikumuutuste ning liigi vastsete peamise toidutaime, hariliku nurmenuku, kadumisega seoses väga haruldaseks muutunud (Turner *et al.* 2009).



Nurmenukule kui erikaelsele taimel on oluline tolmeldajate suiste pikkuse varieeruvus (Deschepper *et al.*, 2018). Hiljutine ülevaateuuring näitas, et erikaelsus on reeglina kujunenud adaptatsioonina tolmeldamiseks pikasuiseliste tolmeldajate abil (Simón-Porcar *et al.* 2024). Vaadeldud kimalastest esinesid pikad suised ainult kahel liigil 12-st. Kusjuures nende kahe liigi (aedkimalane ja jaanikimalane) esinemissagedus ega ka arvukus polnud märkimisväärselt suur. Pikasuiselisi kimalasi on üldiselt vähem, kuna nad on toidutaimede osas rohkem spetsialiseerunud (Goulson *et al.*, 2005). Seega võib arvata, et nurmenukkude edukas tolmeldamises mängib tõenäoliselt olulist rolli ka muudesse funktsionaalsetesse rühmadesse kuuluvate pikasuiseliste tolmeldajate olemasolu, nt liblikalised.

#### **4.2. Pärandniitude killustumise mõju hariliku nurmenuku tolmeldajakooslusele**

Domineerivate funktsionaalsete rühmade puhul polnud märgata suuri erinevusi killustunud ja sidusa ala vahel, kuna mõlemal alal olid valdavateks tolmeldajateks kimalased ja erakmesilased. Suurema kehaga putukad suudavad lennata pikemaid vahemaid (Greenleaf *et al.*, 2007), mis võib põhjendada mesilaste, eriti kimalaste, vastupidavust ja suuremat arvukust ka killustunud elupaikades. Kuigi sidusa ja killustunud maastiku kimalaste liigirikkus, ohtrus ja liigiline koosseis oli suuremal määral kattuv (Joonis 8), esines siiski ka mõningaid erinevusi. Sidusama pärandniitude võrgustikuga maastikul vaadeldud nurmenuku tolmeldajate kooslused olid varieeruvamad ning erinesid üksteisest liigilise koosseisu poolest rohkem kui killustunud maastikul kirjeldatud kooslused. Üks põhjuseid võib olla elupaikade suurem heterogeensus sidusamal alal, mis soosib erineva elupaigaeelistusega tolmeldajakoosluste koondumist teatud keskkonnatingimustega elupaikadesse (Rigby & Lawton, 1981; Priyadarshana *et al.*, 2024). Teine põhjus võib peituda toiduressursi napimas kättesaadavuses killustunud alal, mis sunnib tolmeldajaid rohkem ning kaugemale lendama (Cole *et al.*, 2017). See aga omakorda ühtlustab erinevates nurmenukupopulatsioonides leitud tolmeldajate koosseisu, muutes need üksteisega sarnasemaks.

Killustunud maastikust ei leitud tumekimalast ja jaanikimalast, viidates nende liikide suuremale tundlikkusele elupaikade killustumisel. Jaanikimalase puhul on näiteks varasemalt toodud esile tema võimalik ohustatus elupaikade killustumisel (Stuart *et al.*, 2011). Mõlema maastiku puhul oli erinev ka domineeriva kimalase liik, sidusas maastikus oli sagedaseimaks liigiks põldkimalane, killustunud maastikus aga kivi-kägukimalane. Võib eeldada, et erinevad kimalaste liigid on erineva tundlikkusega killustumisele ning muudele elupaigamuutustele, olenemata nende üldiselt suurest arvukusest funktsionaalse rühmana (Williams & Osborne,

2009). Lisaks leidis sidusas maastikus veidi rohkem pikasuiselisi kimalasi kui killustunud maastikus, millel võib potentsiaalselt olla negatiivne mõju hariliku nurmenuku ning teiste sügavamate õitega liikide elujõulisusele (Deschepper *et al.*, 2018). Varasemates töödes on välja toodud ka pikasuiseliste kimalaste arvukuse vähenemine (Goulson *et al.*, 2005), mida mõningal määral kajastavad ka käesoleva töö tulemustes. Pikasuiselisi kimalasi määrati vaid kaks liiki (aekimalane ja jaanikimalane). Killustunud maastikus esines neist vaid üks (aedkimalane) ning ka jaanikimalase arvukus oli killustunud maastikus madalam.

Liblikaliste ja sirelaste üldine arvukus nurmenukutolmeldajatena oli madal, kuid eriti vähe leidis neid killustunud maastikus. Samas peab mainima, et selliste liikide aktiivsemad lennuajad on enamasti fenoloogiliselt hilisemad, mis võib põhjendada nende vähest arvukust kevadel. Teisalt võivad tolmeldajate aktiivsemad tegutsemisperioodid hakata kliimamuutuste tagajärjel nihkuma järjest varasemaks (Habel *et al.*, 2024), mistõttu on toiduressursside, mida võimaldab maastiku sidusam pesitsus- ja toitumispaiakade leidumine, varakevadel selliste liikide jaoks äärmiselt oluline.

Killustunud maastikus esines mardikalisi ning ühel korral vaadeldi ka meemesilast, kellest kumbagi sidusast maastikust ei leitud. Üllataval kombel leiti killustunud maastikust meemesilast vaid ühel korral, olenemata tema üldiselt dominantsest rollist langenud kvaliteediga maastikes (Aizen & Feinsinger, 1994). Lähima paari kilomeetri raadiuses ei pruugi ka tarusid olla. Sidusast maastikust leiti ööliblikat ja kägukärblast, keda killustunud maastikus ei esinenud. Kägukärblaste puhul on täheldatud ka nende eelistusi õie värvi osas, mille hulgas kollased õied, nagu on harilikul nurmenukul, pole väga atraktiivsed (Kastinger & Weber, 2001). See võib põhjendada üldist kägukärblaste harva esinemist nurmenukupopulatsioonides.

### **4.3. Nurmenukupopulatsioonide suuruse mõju vaadeldud tolmeldajakooslusele**

Varsamad tööd on toonud esile taimepopulatsioonisuuruse ja -tiheduse mõju tolmeldajakooslustele (Mustajärvi *et al.*, 2001). Hariliku nurmenuku populatsiooni suurusel oli positiivne mõju tolmeldajate arvukusele ja liigirikkusele, kuid sarnast populatsioonisuuruse mõju ei täheldatud funktsionaalsete rühmade mitmekesisusele. Suuremates populatsioonides leidub rohkem ressursse tolmeldajate jaoks (nektar ja õietolm), mis võib põhjendada suuremat tolmeldajate arvukust. Suuremad populatsioonid asuvad ka sageli suurematel elupaigalaikudel, tehes nad tolmeldajatele nähtavamaks (Aizen & Feinsinger, 1994). Suuremad elupaigalaigud võivad pakkuda rohkem nišše erinevatele tolmeldajatele, mis omakorda võib põhjustada

kõrgemat liigirikkust suuremate taimepopulatsioonidega aladel. Nurmenukk on ka kevadeti üks varajasemaid õitsejaid, esimeste vaatlusringide ajal oli ta üks vähestest õitsevatest liikidest, mistõttu populatsioonisuuruse ja tolmeldajate arvukuse vaheline seos on veelgi tõepärasem.

#### **4.4. Tolmeldajakoosluse muutuste mõju nurmenukupopulatsioonidele**

Antud töö andmete põhjal ei toimu elupaikade sidususe vähenemisel olulist muutust nurmenukke tolmeldavate lüljalgsete arvukuses ega üldises liigirikkuses. Erinevused liigilises koosseisus tulid välja vaid üksikute rühmade ja liikide puhul, keda esines ka üleüldiselt vähem. Taimede tolmeldamisel omavad kesksemat rolli suurema kehaga putukad nagu mesilased ja liblikad (Librán-Embid *et al.*, 2021), kellest mesilased olid domineerivateks tolmeldajateks nii sidusas kui ka killustunud maastikus. Selle tõttu antud muutused tolmeldajakooslustes ei tohiks olulisel määral mõjutada nurmenukupopulatsioonide paljunemisedukust. Küll aga võib nurmenukupopulatsioonidele mõju avaldada pikasuiseliste mesilaste vähesus (Joonised 7 ja 8). Harilik nurmenukk vajab edukaks viljumiseks varieeruva suise pikkusega tolmeldajaid (Deschepper *et al.*, 2018). Käesoleva töö tulemused demonstreerisid pikasuiseliste kimalaste osakaalu teatavat vähenemist killustunud maastikus, mis võib sealsetele nurmenukupopulatsioonidele mõju avaldada, kahandades nende paljunemisedukust. Seda võib veel võimendada üldine pikasuiseliste kimalaste vähesus, tõstes teiste pikasuiseliste tolmeldajate tähtsust nurmenukupopulatsioonide säilitamisel, nt liblikalised. Et aga kinnitada pikasuiseliste kimalaste osakaalu vähenemist pärandniitude killustumisel, oleks vaja läbi viia lisauuringuid.

Kuigi tolmeldajakooslused jäid mõlemas maastikus suuremal määral kattuvaks, ei välista see killustumise negatiivset mõju nurmenukupopulatsioonidele. Killustunud maastikus toimub populatsioonide vahel vähem geneetilise materjali vahetust, mis tõstab inbriidingut ja ise viljastumise tõenäosust ning võib viia putuktolmlemise kadumiseni (Van Rossum *et al.*, 2006; Honnay & Jacquemyn, 2007). Edasised projekti FuncNet raames läbiviidavad geneetilised uuringud näitavad, kas pärandniitude killustumine on mõjutanud tolmeldajate vahendatud nurmenuku populatsioonide vahelist geenivoolu või mitte.

#### **4.5. Järeldused**

Käesoleva bakalaureusetöö tulemuste põhjal ei saa öelda, et Lääne-Eestis asetleidnud põllumajanduse intensiivistumine oleks märkimisväärselt mõjutanud hariliku nurmenuku tolmeldajakooslusi. Nii sidusas kui ka killustunud maastikus olid domineerivad tolmeldajad

samad, kimalased ja erakmesilased. Koosluste vahel esines väheseid erinevusi, kuid erinevused ilmsid peamiselt selliste funktsionaalsete rühmade ja liikide osas, keda oli üldises kokkuvõttes niigi vähe. Osaliselt saab seda põhjendada ka üldise kevadeti lendavate putukate vähese arvukusega. Käesoleva töö tulemuste põhjal saab peamisteks nurmenukke tolmeldavateks putukateks lugeda kimalased, erakmesilased ja päevaliblikad, kellest viimast esines siiski esimese kahega võrreldes märkimisväärselt vähem. Sellised muutused arvatavasti ei oma väga suurt mõju nurmenukupopulatsioonidele. Sellegipoolest ei saa välistada killustumise mõju nurmenukupopulatsioonide püsijäämisele, kuna olulist rolli mängivad mitmed faktorid. Olulisel kohal on ka tolmeldajate suiste pikkus, ning erikaelsete liikide jaoks oluliste pikasuisteliste liikide osakaal oli killustunud maastikus natuke madalam. Lisaks võivad paljud killustumise tagajärjel aset leidvad muutused taimepopulatsioonides toimuda ajalise nihkega. Tänavuse aasta kevadel toimusid samades populatsioonides tolmeldajavaatlused, mille tulemused on oluliseks täienduseks eelmisel aastal leitud.

## Kokkuvõte

Elupaikade killustumine mõjutab elurikkust mitmetel tasanditel, avaldades mõju populatsioonide suurusele, sidususele, geenivoolule, koosluste liigilisele koosseisule ja liigirikkusele ning organismidevaheliste interaktsioonide mitmekesisusele. Poollooduslikud rohumaad ehk pärandniidud on unikaalsed ja liigirikkad kooslused, mis on tekkinud pikaajalise madala intensiivsusega majandamise tulemusel. Pärandniitude pindala ja sidusus on aga alates 20. sajandi teisest poolest intensiivistuva põllumajandusega märkimisväärselt kahanenud. Üheks iseloomulikuks liigiks pärandniitudele on harilik nurmenukk (*Primula veris*), kes on erikaalne taim ning vajab edukaks paljunemiseks mitmekesist tolmeldajakooslust. Elupaikade killustumisega kaasnevad muutused liigilises mitmekesisuses ja tolmeldajate arvukuses võivad avaldada negatiivset mõju nurmenuku ja teiste putuktolmlevate taimede paljunemisedukusele ning viia kas populatsioonide väljasuremiseni või putuktolmlemise kadumiseni, vähendades seega ka olulist ökosüsteemide poolt pakutavat tolmeldamise hüve.

Mõistmaks pärandniitude killustumise mõju harilikule nurmenukule ja teistele putuktolmlevatele taimedele, uuriti käesolevas töös Lääne-Eestis põllumajandusmaastikus leiduvate hariliku nurmenuku populatsioonide tolmeldajakoosluste mitmekesisust, liigilist koosseisu ja arvukust. Töös võrreldi kahe erineva struktuuriga põllumajandusmaastiku (sidusa ja killustunud pärandniitude võrgustik) nurmenukupopulatsioonide tolmeldajakooslusi. Domineerivateks tolmeldajateks mõlemas maastikus olid kimalased ja erakmesilased. Vähesel määral erines nende rühmade liigiline koosseis mõne liigi tasandil killustunud ja sidusa ala vahel. Samuti esines sidusas maastikus populatsioonidevahelist tolmeldajakoosluste liigilist varieeruvust rohkem kui killustunud maastikus, kuid maastike tolmeldajakoosluste liigiline koosseis oli suurel määral kattuv. Märkimisväärsed aladevahelisi erinevusi liigirikkuses ja arvukuses esile ei tulnud. Tolmeldajakooslused olid arvukamad ning mitmekesisemad suuremates nurmenukupopulatsioonides.

Organismide vaheliste interaktsioonide mõistmine ja kaardistamine on oluline, kuna sellest sõltuvad mitmed ökosüsteemi poolt pakutavad hüved. Looduskaitse planeerimisel on oluline arvesse võtta lisaks haruldastele ja kaitsealustele liikidele ka tavalisemate liikide tundlikkus maastiku struktuuri ja sellega kaasnevate keskkonnamuutuste suhtes.

## Summary

Habitat fragmentation affects many components of biodiversity, such as population size, connectivity, gene flow, species richness and interactions between different organism groups. Habitat fragmentation as a type of habitat degradation has intensified due to increasing intensity of agricultural practices, such as creating extensive crop fields and farmlands. Semi-natural grasslands are very diverse habitats affected by fragmentation, which has been increasing significantly since the second half of the 20th century. A common species associated with semi-natural grasslands is cowslip (*Primula veris*), a heterostylous plant relying on the diversity of pollinators for effective pollination and reproduction. Habitat fragmentation affects landscape structure and thus may alter pollinator community composition and species diversity, along with altering plant population sizes. These changes can have significant effects on cowslip and other pollinator-dependent plant species, which may lead to the loss and extinction of these plants at population and species level. It may also lead to evolutionary changes that make plants independent from pollinators, thus reducing biodiversity and negatively impacting ecosystem services.

The aim of the current study was to assess the effects of semi-natural grassland fragmentation on the community structure and diversity of pollinators of cowslips in the agricultural landscapes of Western Estonia. The results confirmed the dominating role of bees, such as bumblebees and solitary bees, in plant pollination, as they were the most abundant and species-rich insect groups found in cowslip populations. There were mild changes in pollinator community structure between fragmented and connected habitats, although these differences occurred in insect groups, which were not very abundant in either of the landscapes. In terms of species richness both landscapes were similar, although the landscape with well-connected grassland network had more pollinator species variation among populations, reflecting the potential effects of habitat fragmentation.

Planning nature conservation practices requires an understanding of how plant-pollinator interactions react and function in response to habitat degradation. It is important not to only focus on rare and protected species, but also recognise the potential effects of habitat degradation on more common species, due to the ecosystem services related to pollination largely depending on them.

## **Tänuavaldused**

Soovin siiralt tänada oma juhendajaid Tsipe Aavikut ja Epp Valdaru, kelle toetav ja sõbralik suhtumine ning asjalikud kommentaarid ja suunamised olid töö valmimisel suureks abiks.

## Kasutatud kirjandus

- Aizen, M. A., & Feinsinger, P. (1994). Habitat Fragmentation, Native Insect Pollinators, and Feral Honey Bees in Argentine “Chaco Serrano.” *Ecological Applications*, 4, 378–392.
- Bergman, K.-O., Dániel-Ferreira, J., Milberg, P., Öckinger, E., & Westerberg, L. (2018). Butterflies in Swedish grasslands benefit from forest and respond to landscape composition at different spatial scales. *Landscape ecology*, 33, 2189–2204.
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P. M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A. P., Potts, S. G., Kleukers, R., Thomas, C. D., Settele, J., Kunin, W. E. (2006). Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science*, 313, 351–354.
- Bond, W. J. (1994). Do Mutualisms Matter? Assessing the Impact of Pollinator and Disperser Disruption on Plant Extinction. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, 344, 83–90.
- Brys, R. & Jacquemyn, H. (2015) Disruption of the distylous syndrome in *Primula veris*. *Annals of Botany*, 115, 27-39.
- Brys, R., & Jacquemyn, H. (2009). Biological Flora of the British Isles: *Primula veris* L. *Journal of Ecology*, 97, 581–600.
- Brys, R., & Jacquemyn, H. (2012). Effects of human-mediated pollinator impoverishment on floral traits and mating patterns in a short-lived herb: An experimental approach. *Functional Ecology*, 26, 189–197.
- Cole, L. J., Brocklehurst, S., Robertson, D., Harrison, W., & Mccracken, D. I. (2017). Exploring the interactions between resource availability and the utilisation of semi-natural habitats by insect pollinators in an intensive agricultural landscape. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 246, 157–167.
- Corbet, S. A. (2000). Butterfly nectaring flowers: Butterfly morphology and flower form. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 96, 289–298.



- Critchley, C. n. r., Burke, M. j. w., & Stevens, D. p. (2004). Conservation of lowland semi-natural grasslands in the UK: A review of botanical monitoring results from agri-environment schemes: Biological Conservation. *Biological Conservation*, 115, 263.
- DeLoyde, C. N. M., & Mabee, W. E. (2023). Ecosystem service values as an ecological indicator for land management decisions: A case study in southern Ontario, Canada. *Ecological Indicators*, 151, 110344.
- Deschepper, P., Jacquemyn, H., & Brys, R. (2018). The impact of flower morphology and pollinator community composition on pollen transfer in the distylous *Primula veris*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 186, 414-424.
- Di Giulio, M., Edwards, P. J., & Meister, E. (2001). Enhancing Insect Diversity in Agricultural Grasslands: The Roles of Management and Landscape Structure: Journal of Applied Ecology. *Journal of Applied Ecology*, 38, 310–319.
- Domínguez-García, V., Molina, F.P., Godoy, O. & Bartomeus, I. (2024) Interaction network structure explains species' temporal persistence in empirical plant–pollinator communities. *Nature Ecology & Evolution*, 8, 423-429.
- Eriksson, O., Cousins, S. A. O., & Bruun, H. H. (2002). Land-use history and fragmentation of traditionally managed grasslands in Scandinavia. *Journal of Vegetation Science*, 13, 743–748.
- Eskelinen, A., Harpole, W. S., Jessen, M.-T., Virtanen, R., & Hautier, Y. (2022). Light competition drives herbivore and nutrient effects on plant diversity. *Nature*, 611, 301–305.
- Foley, J. A., DeFries, R., Asner, G. P., Barford, C., Bonan, G., Carpenter, S. R., Chapin, F. S., Coe, M. T., Daily, G. C., Gibbs, H. K., Helkowski, J. H., Holloway, T., Howard, E. A., Kucharik, C. J., Monfreda, C., Patz, J. A., Prentice, I. C., Ramankutty, N., & Snyder, P. K. (2005). Global Consequences of Land Use. *Science*, 309, 570–574.
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Kremen, C., Morales, J. M., Bommarco, R., Cunningham, S. A., Carvalheiro, L. G., Chacoff, N. P., Dudenhöffer, J. H., Greenleaf, S. S., Holzschuh, A., Isaacs, R., Krewenka, K., Mandelik, Y., Mayfield, M. M., Morandin, L. A., Potts, S. G., Ricketts, T. H., Szentgyörgyi, H., ... Klein, A. M.

- (2011). Stability of pollination services decreases with isolation from natural areas despite honey bee visits. *Ecology Letters*, 14, 1062-1072
- Garibaldi, L. A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. A., Bommarco, R., Cunningham, S. A., Kremen, C., Carvalheiro, L. G., Harder, L. D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N. P., Dudenhöffer, J. H., Freitas, B. M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., ... Klein, A. M. (2013). Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science*, 339, 1608-1611.
- GBIF Backbone Taxonomy. (2023). *Anthophora plumipes* (Pallas, 1772). Kättesaadav lingil <https://www.gbif.org/species/1344087> viimati külastatud 20.05.2024
- Gómez-Fernández, A., Alcocer, I., & Matesanz, S. (2016). Does higher connectivity lead to higher genetic diversity? Effects of habitat fragmentation on genetic variation and population structure in a gypsophile. *Conservation Genetics*, 17, 631–641.
- González, A. V., Gómez-Silva, V., Ramírez, M. J., & Fontúrbel, F. E. (2020). Meta-analysis of the differential effects of habitat fragmentation and degradation on plant genetic diversity. *Conservation Biology*, 34, 711–720.
- Goulson, D., Hanley, M. E., Darvill, B., Ellis, J. S., & Knight, M. E. (2005). Causes of rarity in bumblebees. *Biological Conservation*, 122, 1–8.
- Grass, I., Jauker, B., Steffan-Dewenter, I., Tschardt, T., & Jauker, F. (2018). Past and potential future effects of habitat fragmentation on structure and stability of plant–pollinator and host–parasitoid networks. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1408–1417.
- Greenleaf, S. S., Williams, N. M., Winfree, R., & Kremen, C. (2007). Bee foraging ranges and their relationship to body size: Oecologia. *Oecologia*, 153(3), 589–596.
- Habel, J. C., Schmitt, T., Gros, P., & Ulrich, W. (2024). Active around the year: Butterflies and moths adapt their life cycles to a warming world. *Global Change Biology*, 30, e17103.
- Haddad, N., Brudvig, L., Jean, C., Davies, K., Gonzalez, A., Holt, R., Lovejoy, T., Sexton, J., Austin, M., Collins, C., Cook, W., Damschen, E., Ewers, R., Foster, B., Jenkins,

- C., King, A., Laurance, W., Levey, D., Margules, C., & Townshend, J. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth ecosystems. *Science Advances*, 1, e1500052.
- Hadley, A. S., & Betts, M. G. (2012). The effects of landscape fragmentation on pollination dynamics: Absence of evidence not evidence of absence. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 87, 526–544.
- Hederström, V., Ekroos, J., Friberg, M., Krausl, T., Opedal, O. H., Persson, A. S., Petren, H., Quan, Y., Smith, H. G., & Clough, Y. (2023). Pollinator-mediated effects of landscape-scale land use on grassland plant community composition and ecosystem functioning - seven hypotheses. *Biological Reviews*, 99, 675-698.
- Heuertz, M., Carvalho, S.B., Galindo, J., Rinkevich, B., Robakowski, P., Aavik, T., Altinok, I., Barth, J.M.I., Cotrim, H., Goessen, R., González-Martínez, S.C., Grebenc, T., Hoban, S., Kopatz, A., McMahon, B.J., Porth, I., Raeymaekers, J.A.M., Träger, S., Valdecantos, A., Vella, A., Vernesi, C. & Garnier-Géré, P. (2023) The application gap: Genomics for biodiversity and ecosystem service management. *Biological Conservation*, 278, 109883.
- Hindle, B. J., Kerr, C. L., Richards, S. A., & Willis, S. G. (2015). Topographical variation reduces phenological mismatch between a butterfly and its nectar source. *Journal of Insect Conservation*, 19, 227–236.
- Honnay, O., & Jacquemyn, H. (2007). Susceptibility of Common and Rare Plant Species to the Genetic Consequences of Habitat Fragmentation. *Conservation Biology*, 21, 823–831.
- Jacquemyn, H., De Meester, L., Jongejans, E., & Honnay, O. (2012). Evolutionary changes in plant reproductive traits following habitat fragmentation and their consequences for population fitness. *Journal of Ecology*, 100, 76–87.
- Kaldra, M., Träger, S., Reinula, I., Keller, B., Conti, E. & Aavik, T. (2023) Skewed morph ratios lead to lower genetic diversity of the heterostylous *Primula veris* in fragmented grasslands. *Plant Biology*, 25, 703-714.

- Kastinger, C., & Weber, A. (2001). Bee-flies (*Bombylius* spp., Bombyliidae, Diptera) and the pollination of flowers. *Flora*, 196, 3–25.
- Kearns, C. A., Inouye, D. W., & Waser, N. M. (1998). Endangered Mutualisms: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 83–112.
- Keller, L. F., & Waller, D. M. (2002). Inbreeding effects in wild populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 230–241.
- Klein, A.-M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2006). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 303-313.
- Knight, T.M., Ashman, T.-L., Bennett, J.M., Burns, J.H., Passonneau, S. & Steets, J.A. (2018) Reflections on, and visions for, the changing field of pollination ecology. *Ecology Letters*, 21, 1282-1295.
- Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., Potts, S. G., Roulston, T., Steffan-Dewenter, I., Vazquez, D. P., Winfree, R., Adams, L., Crone, E. E., Greenleaf, S. S., Keitt, T. H., Klein, A.-M., Regetz, J., & Ricketts, T. H. (2007). Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: A conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology Letters*, 10, 299–314.
- Librán-Embí, F., Grass, I., Emer, C., Ganuza, C., & Tscharntke, T. (2021). A plant–pollinator metanetwork along a habitat fragmentation gradient. *Ecology Letters*, 24, 2700–2712.
- Mathiasson, M.E. & Rehan, S.M. (2020) Wild bee declines linked to plant-pollinator network changes and plant species introductions. *Insect Conservation and Diversity*, 13, 595-605.
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of Pollination Networks to Species Extinctions. *Proceedings: Biological Sciences*, 271, 2605–2611.

- Mustajärvi, K., Siikamäki, P., Rytönen, S., & Lammi, A. (2001). Consequences of Plant Population Size and Density for Plant-Pollinator Interactions and Plant Performance. *Journal of Ecology*, 89, 80–87.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Börger, L., Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhusseini, T., ... Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature: International Weekly Journal of Science*, 520, 45–50.
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., Caceres, M. D., ... Weedon, J. (2024). vegan: Community Ecology Package. Kätesaadav lingil <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The Modularity of Pollination Networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 19891–19896.
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120, 312-326.
- Paal, J. (1998). Rare and threatened plant communities of Estonia. *Biodiversity & Conservation*, 7, 1027–1049.
- Pontarp, M., Runemark, A., Friberg, M., Opedal, Ø. H., Persson, A. S., Wang, L., & Smith, H. G. (2024). Evolutionary plant–pollinator responses to anthropogenic land-use change: Impacts on ecosystem services. *Biological Reviews*, 99, 372-389.
- 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, 345-353
- Prangel, E., Kasari-Toussaint, L., Neuenkamp, L., Noreika, N., Karise, R., Marja, R., Ingerpuu, N., Kupper, T., Keerberg, L., Oja, E., Meriste, M., Tiitsaar, A., Ivask, M., & Helm, A. (2023). Afforestation and abandonment of semi-natural grasslands lead

to biodiversity loss and a decline in ecosystem services and functions. *Journal of Applied Ecology*, 60, 751-949.

Priyadarshana, T. S., Martin, E. A., Sirami, C., Woodcock, B. A., Goodale, E., Martinez-Nunez, C., Lee, M.-B., Pagani-Nunez, E., Raderschall, C. A., Brotons, L., Rege, A., Ouin, A., Tschardtke, T., & Slade, E. M. (2024). Crop and landscape heterogeneity increase biodiversity in agricultural landscapes: A global review and meta-analysis. *Ecology Letters*, 27, e14412.

Rathcke, B. J., & Jules, E. S. (1993). Habitat fragmentation and plant–pollinator interactions. *Current Science*, 65, 273–277.

Raven, Peter H., and David L. Wagner. (2021). Agricultural Intensification and Climate Change Are Rapidly Decreasing Insect Biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118, e2002548117.

Reinula, I., Träger, S., Hernández-Agramonte, I. M., Helm, A., & Aavik, T. (2021). Landscape genetic analysis suggests stronger effects of past than current landscape structure on genetic patterns of *Primula veris*. *Diversity and Distributions*, 27, 1648–1662.

Reinula, I., Träger, S., Järvine, H.-T., Kuningas, V.-M., Kaldra, M. & Aavik, T. (2024) Beware of the impact of land use legacy on genetic connectivity: A case study of the long-lived perennial *Primula veris*. *Biological Conservation*, 292, 110518.

Ricketts, T. H. (2001). The Matrix Matters: Effective Isolation in Fragmented Landscapes. *The American Naturalist*, 158, 87–99.

Rigby, C., & Lawton, J. H. (1981). Species-Area Relationships of Arthropods on Host Plants: Herbivores on Bracken. *Journal of Biogeography*, 8, 125–133.

Rodger, J. G., Bennett, J. M., Razanajatovo, M., Knight, T. M., van Kleunen, M., Ashman, T.-L., Steets, J. A., Hui, C., Arceo-Gómez, G., Burd, M., Burkle, L. A., Burns, J. H., Durka, W., Freitas, L., Kemp, J. E., Li, J., Pauw, A., Vamosi, J. C., Wolowski, M., ... Ellis, A. G. (2021). Widespread vulnerability of flowering plant seed production to pollinator declines. *Science Advances*, 7, eabd3524.

- Scharman, M., & Lenhard, M. (2024). Heterostyly. *Current Biology*, 34, 181–183.
- Shaffer, M. L. (1981). Minimum Population Sizes for Species Conservation. *BioScience*, 31, 131–134.
- Simón-Porcar, V., Escudero, M., Santos-Gally, R., Sauquet, H., Schönenberger, J., Johnson, S.D. & Arroyo, J. (2024) Convergent evolutionary patterns of heterostyly across angiosperms support the pollination-precision hypothesis. *Nature Communications*, 15, 1237.
- Steffan-Dewenter, I., Tschardtke, T. (1999). Effects of Habitat Isolation on Pollinator Communities and Seed Set. *Oecologia*, 121, 432-440.
- Taki, H., & Kevan, P. G. (2007). Does habitat loss affect the communities of plants and insects equally in plant–pollinator interactions? Preliminary findings. *Biodiversity and Conservation*, 16, 3147–3161.
- Tschardtke, T. (2002). Plant-Insect Communities and Predator-Prey Ratios in Field Margin Strips, Adjacent Crop Fields, and Fallows. *Oecologia*, 130, 315–324.
- Tschardtke, T., & Brandl, R. (2004). Plant-Insect Interactions in Fragmented Landscapes. *Annual Review of Entomology*, 49, 405–430.
- Turner, E.C., Granroth, H.M.V., Johnson, H.R., Lucas, C.B.H., Thompson, A.M., Froy, H., German, R.N. & Holdgate, R. (2009) Habitat preference and dispersal of the Duke of Burgundy butterfly (*Hamearis lucina*) on an abandoned chalk quarry in Bedfordshire, UK. *Journal of Insect Conservation*, 13, 475-486.
- Van Rossum, F., De Sousa, S. C., & Triest, L. (2006). Morph-specific differences in reproductive success in the distylous *Primula veris* in a context of habitat fragmentation. *Acta Oecologica - International Journal of Ecology*, 30, 426–433.
- Villoslada Peciña, M., Ward, R. D., Bunce, R. G. H., Sepp, K., Kuusemets, V., & Luuk, O. (2019). Country-scale mapping of ecosystem services provided by semi-natural grasslands: Science of the Total Environment. *Science of the Total Environment*, 661, 212–225.

- Washitani, I. (1996). Predicted Genetic Consequences of Strong Fertility Selection Due to Pollinator Loss in an Isolated Population of *Primula sieboldii*. *Conservation Biology*, 10, 59–64.
- Williams, P., H. & Osborne, J., L. (2009) Bumblebee vulnerability and conservation world-wide. *Apidologie*, 40, 367-387.
- Xiao, Y., Li, X., Cao, Y., & Dong, M. (2016). The diverse effects of habitat fragmentation on plant–pollinator interactions. *Plant Ecology*, 217, 857-868.
- Zattara, E. E., & Aizen, M. A. (2021). Worldwide occurrence records suggest a global decline in bee species richness. *One Earth*, 4, 114–123.
- Zeng, G., Barrett, S.C.H., Yuan, S. & Zhang, D.-X. (2022). Evolutionary breakdown of distyly to homostyly is accompanied by reductions of floral scent in *Primula oreodoxa*. *Journal of Systematics and Evolution*, 61, 441-560.



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

Mina, Raffael Somelar

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Hariliku nurmenuku (*Primula veris*) tolmeldajakooslused Lääne-Eesti põllumajandusmaastikus“,

mille juhendajad on Tsipe Aavik ja Epp Valdaru,

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.

*Raffael Somelar*

**19.05.2024**