Tartu Ülikool

Ökoloogia ja maateaduste instituut

Botaanika osakond

Anne-Mai Adamberg

Orhideede interaktsioonid tolmeldajatega Eesti orhideeliikide näitel

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Bioloogia ja elustiku kaitse

Juhendajad: PhD Tsipe Aavik, PhD Virve Sõber

Tartu 2026

Infoleht

Orhideede interaktsioonid tolmeldajatega Eesti orhideeliikide näitel

Bakalaureusetöö eesmärk oli koondada senised teadmised Eestis kasvavate orhideeliikide tolmeldamisstrateegiate ja tolmeldajate kohta ning tuvastada peamised lüngad. Töös kasutatud andmed põhinevad kirjanduses avaldatud andmete analüüsil ning Facebooki ja fotode kogumise üleskutse kaudu kogutud fotovaatlustel. Samuti käsitletakse töös võimalikke uurimismeetodeid, mis aitaks edaspidi puuduvaid andmeid koguda. Bakalaureusetöös analüüsitakse Eesti orhideeliikide strateegiakasutust võrdluses globaalsete uuringutega, arutletakse teadaolevate orhideedega interakteeruvate tolmeldajaliikide arvu põhjusi ning võrreldakse kirjanduspõhiseid andmeid piirkondlike fotovaatlustega. Samuti arutletakse harrastusteaduse kasutamise üle orhidee-tolmeldaja interaktsioonide uurimisel.

Märksõnad: orhidee, tolmeldaja, tolmeldamisökoloogia, tolmeldamisstrateegia

CERCS koodid ja nimetused: B270 Taimeökoloogia, B250 Entomoloogia, taimede parasitoloogia

Orchid-pollinator interactions in Estonian orchids

The aim of the bachelor thesis is to gather information on orchid-pollinator interactions in Estonia, to give an overview of the main pollination strategies and pollinators, and to identify the main knowledge gaps. The analysis is based on data collected from literature as well as from photos. The photos were obtained from Facebook and a dedicated campaign, where people were invited to submit orchid photos with pollinators. Thesis also examines different scientific methods for studying pollination ecology in orchids. In the thesis, pollination strategies of Estonian orchids were analysed and compared to literature-based data. In addition, the reasons for the varying richness of pollination interactions and strategies have been discussed. Citizen science was considered as one of the possible scientific methods to collect data on orchid pollination.

Keywords: orchid, pollinators, pollination ecology

CERCS codes and names of the fields: B270 Plant ecology, B250 Entomology, plant parasitology

Sisukord

Infoleht 2

Mõisted 5

1. Sissejuhatus 7

1.1 Orhideede paljunemisbioloogia 7

1.2 Orhideede peamised tolmeldamisstrateegiad 8

1.3 Orhideede tolmeldajad 10

1.4 Orhideede tolmeldajate uurimise meetodid 11

1.5 Töö eesmärgid 12

2. Metoodika 14

3. Tulemused 17

3.1 Perekond *Cypripedium* 22

3.2 Perekond *Cephalanthera* 23

3.3 Perekond *Epipactis* 24

3.4 Perekond *Neottia* 25

3.5 Perekond *Epipogium* 26

3.6 Perekonnad *Hammarbya*, *Herminium*, *Liparis*, *Malaxis*, *Corallorhiza* 27

3.7 Perekond *Goodyera* 28

3.8 Perekond *Herminium* 28

3.9 Perekond *Platanthera* 29

3.10 Perekond *Gymnadenia* 29

3.11 Perekond *Dactylorhiza* 30

3.12 Perekond *Orchis* 32

3.13 Perekond *Neotinea* 32

3.14 Perekond *Anacamptis* 33

3.15 Perekond *Ophrys* 34
3.16 Perekond *Hemipilia* 34
4. Arutelu 35
4.1 Eesti orhideeliikide tolmeldamisstrateegiad ja spetsialiseeritus 35
4.2 Eesti orhideeliikide teadaolevad tolmeldajad 36
4.3 Orhideede uurimise meetodid ja harrastusteaduse kasutamine 37
Kokkuvõte 39
Summary 40
Tänusõnad 41
Kirjanduse loetelu 42
Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks 50

Mõisted

Mõisted Sõnaveebist (EKI keeleportaal, 2026):

agamospermia (ingl *agamospermy*) – apomiksise vorm, mis on aseksuaalne (ilma viljastumiseta) seemnete moodustamine munarakkudest (emasgameedid), mis on läbinud teisenenud ehk osalise meioosi

autogaamia, **isetolmlemine** – tolmlemine, mille puhul õie emaka viljastab sama taime õietolm

endosperm – kõrreliste ja teiste taimede seemnetes sisalduv toiteainerikas kude areneva idu jaoks; toitekude

kannus (ingl *spur*) – õiekrooni või -tupe piklik (õõnes) väljakasve mõningatel taimedel (nt kurekellal, käokannusel)

kroonleht – (õistaimel:) hrl eredavärviline sisemise õiekatte leht, õiekrooni osa

polliinium – kokku kleepunud õietolmu kämp käpalistel (*Orchidaceae*) ja koerakoolulistel (*Apocynaceae*), mis kandub tolmeldajatega edasi tervikuna

tasu (ingl *reward*) – tasu nähtud vaeva eest (siin töös: tolmeldamise eest)

tolmukapea (ingl *anther*) - (taimel:) kahest tolmukotist moodustuv tolmuka osa

tolmukas (ingl *stamen*) – õie osa, milles valmivad tolmuterad

trihhoom – väike madal karv taimedel

tuppleht – taime õiekatte välimine leht (värvuselt hrl roheline)

õiekate – emakaid ja tolmukaid ümbritsev õie osa, mis hrl koosneb tupp- ja kroonlehtedest

Siin töös kirjanduse põhjal defineeritud ja loodud mõisted:

adaptiivne mimikri (ingl *adaptive mimicry*), **fakultatiivne õiemimikri** (ingl *facultative floral mimicry*) – toidupettuse alaliik, kus taime strateegiaks on sarnaneda nektarit pakkuvale liigile ning kasvada temaga samas kasvukohas (Dafni & Ivri, 1981; D'Aria *et al*., 2024)

efektiivne tolmeldaja (ingl *effective pollinator*) – teaduslikult vaadeldud loom, kes piisavalt edukalt suudab taime tolmeldada, oleneb taime tolmeldamismehhanismist ning vaja välitöödel defineerida (Ballantyne *et al*., 2017)

eeshuul (ingl *epichile*) – huule välimine osa, mis on tolmeldajale maandumiseks ning on liigendatult ühendatud tagahuulega (Claessens & Kleynen, 2011)

huul (ingl *labellum* või *lip*) – orhideede keskmine kroonleht (Claessens & Kleynen, 2011)

interaktsioon – Sõnaveebi definitsioon: nähtuste, inimeste vm vastastikune mõju, mille tagajärjeks on mõlemapoolne muutus (EKI keeleportaal, 2026); siin töös: orhideetaksoni ja looma kokkupuude (sh külastus, tolmeldamine)

isesobivus (ingl *self-compatibility*) – taime võime isetolmlemise korral viljastuda ehk sugurakkude sobivus isetolmlemise korral (Ackerman *et al*., 2023)

jalake (ingl *caudicle*) – polliiniumi pikenenud jätke, mille otsas on kleepketas/kinnitub kleepkettale (Claessens & Kleynen, 2011)

kannuseava (ingl *spur entrance*) – avaus huule basaalsemas osas, kust pääseb kannusesse (Claessens & Kleynen, 2011)

kleepketas (ingl *viscidium*) – (Claessens & Kleynen, 2011)

kleepketta membraan (ingl *bursicle*) – (Claessens & Kleynen, 2011)

külastaja (ingl *visitor*) – õiel maanduv putukas

nektarijuhis (ingl *nectar guide*) – (Claessens & Kleynen, 2011)

pettejuhis (ingl *false nectar guide*) – (Claessens & Kleynen, 2011)

pollinaarium (ingl *pollinarium*) – arenenud polliinium, millel on jalake ja kleepketas (Claessens & Kleynen, 2011)

potentsiaalne tolmeldaja – õie külastaja, kelle tolmeldamiskäitumist ega -efektiivsust pole teaduslikult hinnatud, kuid kes parameetrite (nt kehasuuruse, käitumise või polliiniumi eemaldamise võime) poolest võiks tolmeldajaks sobida

rostellum (ingl *rostellum*) – emakasuudme kolmas hõlm, mis paikneb emakasuudme polliiniumipoolses servas (Claessens & Kleynen, 2011)

suguline pettus (ingl *sexual deception*) – tolmeldamisstrateegia liik, mille puhul taim jäljendab emast putukat, meelitades isaseid enda õitega paljunema

tagahuul (ingl *hypochile*) – huule osa, mis kinnitub õiele ning millele liigendatult kinnitub eeshuul

toidupettus (ingl *food deception*) – tolmeldamisstrateegia liik, mille puhul taim meelitab tolmeldajat õiele toituma, pakkumata vastutasuks nektarit või õli

1. Sissejuhatus

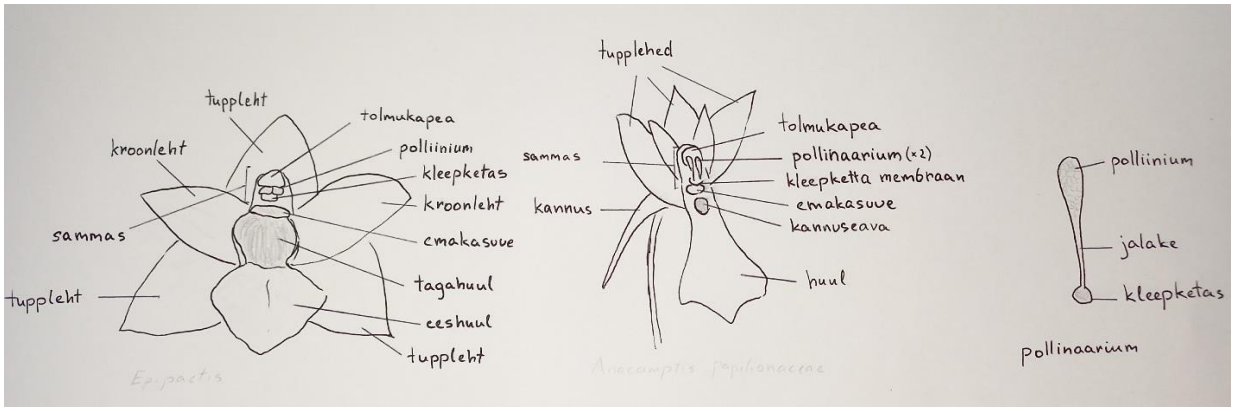
Enamjaolt obligaatselt loomtolmlevad orhideed (sugukond käpalised, *Orchidaceae*) ja nende suur liigirikkus on huvitanud teadlasi juba sajandeid (Ackerman *et al.*, 2023; Ray & Gillett-Kaufman, 2022). Üheks võimalikuks seletuseks orhideede suurele liigirikkusele on nende paljunemisbioloogia, sh interaktsioonid tolmeldajatega ja sage spetsialiseerumine konkreetsetele tolmeldajatele (Givnish *et al*., 2015). Seega aitab orhideede tolmeldamise iseärasuste tundmaõppimine aru saada nende morfoloogilise ja liigilise mitmekesisuse evolutsioonist (Ackerman *et al.*, 2023). Samuti võimaldavad paremad teadmised nende liikide ökoloogiast välja töötada tõhusamaid looduskaitselisi tegevusi.

1.1. Orhideede paljunemisbioloogia

Enamik orhideeliike on obligaatselt loomtolmlevad. Uuritud liikidest 76% sõltub viljumisel täielikult tolmeldajatest ning tolmeldamist on kirjeldatud 81% liikidel (Ackerman *et al*., 2023). 19% liikidest esineb iseseisev autogaamia või agamospermia (ingl *agamospermy*) (samas). Isetolmlemise eelduseks on isesobivus (ingl *self-compatibility*), mis tähendab taime võimet viljastada oma õis sama taime õietolmuga (Ackerman *et al*., 2023). Paljud orhideeliigid on isesobivad (88%), kuid suur osa neist sõltub siiski õietolmu ülekandeks tolmeldajatest, kuna isetolmlemist takistab õiemorfoloogia. Osa liikide puhul aitab isetolmlemine aga hakkama saada tolmeldajate vähesusega (Tałałaj *et al*., 2019; Tremblay *et al*., 2004).

Orhideid saavad tolmeldada ainult sobiva suurusega loomad, kes õiele maandudes ulatuvad õie huulest (ingl *labellum*) sambani (ingl *column*) (Ackerman *et al*., 2023). Selline spetsialiseerumine tuleneb käpaliste õie morfoloogiast (joonis 1). Õiekattelehed on orhideedel sarnased, kuid eristamiseks nimetatakse välimist spiraali tupplehtedeks ning sisemist kroonlehtedeks (Claessens & Kleynen, 2011). Enamasti etteulatavat, suuremat ja teistest eristuvat, keskmist kroonlehte nimetatakse huuleks (samas). Huule ehitus on tihti tolmeldajat peibutav ning tavaliselt on huul ka tolmeldajale maandumiskohaks. Huule võivad peibutavaks muuta nii huule värvus, muster, trihhoomid kui ka eritatav lõhn. Orhideede õietolm paikneb õies ühe või mitme tolmupakikese ehk polliiniumina, mis kinnituvad õies sambale (Claessens & Kleynen, 2011). Evolutsiooni käigus on hiljem arenenud liikidel polliiniumid kujunenud pollinaariumiteks, kus polliiniumil on pikenenud jätke – jalake (ingl *caudicle*) ning kleepketas (ingl *viscidium*) (samas, joonis 1). Kleepketast katab

membraanne kate – kleepketta membraan (ingl *bursicle*), mis kaitseb seda kuivamise eest (Claessens & Kleynen, 2011). Tolmeldamise käigus libiseb kleepketta membraan ära ning kleepketas kinnitub tolmeldajale (samas). Edukaks tolmeldamiseks on arenenud liigispetsiifilised mehhanismid kleepketta kuivamisel, et vajadusel polliiniumi asendit putuka suhtes muuta enne, kui tolmeldaja järgmisele õiele jõuab. Sammas eraldab ja ühendab õies emas- ja isassuguorganeid.



Joonis 1. Orhideeõie ehitus neiuvaiba ja *Anacamptis papilionaceae* näitel, pollinaariumi ehitus.

Orhideede tolmeldamisökoloogia alane andmestik on tugevalt kallutatud Euroopa ja Põhja-Ameerika (sh Põhja-Mehhiko) suunas, kus on uuritud paljunemisbioloogiat enam kui 50% seal esinevate orhideeliikide kohta (Ackerman *et al*., 2023). Troopilistes piirkondades (Aasias ja Lõuna-Ameerikas) on orhideede tolmeldamisbioloogiat vaadeldud vähem kui kümnel protsendil sealkandis teadaolevalt kasvavaist liikidest (Ackerman *et al*., 2023). Uuritud liikide osakaal väheneb globaalses skaalas madalamate laiuskraadide suunas (Ackerman *et al*., 2023).

1.2. Orhideede peamised tolmeldamisstrateegiad

Orhideed võib tolmeldamisstrateegiate alusel jagada kahte suuremasse kategooriasse: need, kes pakuvad tolmeldamise eest tasu (ingl *reward*), ja need, kes petavad (ingl *deception*) (Ackerman *et al*., 2023; Ray & Gillett-Kaufman, 2022; Schatz *et al*., 2020). Teadaolevalt pakuvad ligikaudu pooled orhideeliikidest tolmeldajatele tasu, neist omakorda 51% nektarit, 24% lõhnaaineid ja 15% õlisid, ülejäänud 10% jaotub muude võimalike tasude vahel (Ackerman *et al*., 2023) (tabel 1). Selliste liikide puhul saavad õiele saabunud tolmeldaja ootused tasu osas täidetud. Seevastu peaaegu pooled liikidest petavad tolmeldajat (60% toiduga, 38% seksuaalselt ja 1% munemispaigaga) (Ackerman *et al*., 2023). Toidupettuse puhul meelitab orhidee tolmeldajat

lõhnaga, värviga või mimikri abil õiele, pakkumata aga seejuures nektarit. Ühe toidupettuse vormina on levinud fakultatiivne õie mimikri (ingl *facultative floral mimicry*), mis tähendab, et tolmeldajad tulevad õiele, sest see meenutab teise, nektarit pakkuva taime õit (Dafni & Ivri, 1981). Sugulise pettuse puhul peibutatakse isaseid putukaid emaste feromoonidele sarnaste lõhnaainetega (Claessens & Kleynen, 2011). Munemispaigapettuse puhul jäljendab orhideeõis vastse arenguks sobivat substraati, näiteks raibet, millega meelitatakse emaseid putukaid sinna munema (Gil-Amaya *et al*., 2025; Urru *et al*., 2011).

Tabel 1. Orhideede tolmeldamisstrateegiad (kohaldatud Ackerman *et al*. (2023) tabeli alusel ning võimalusel täiendatud Eesti liiginäidetega)

Strateegia	**Selgitus**	**Näide**
Nektar	Tolmeldajad tarbivad õit külastades nektarit.	kahelehine käokeel (*Platanthera bifolia*)
Õietolm	Tolmeldamise käigus kogub tolmeldaja õietolmu ka enda tarbeks.	*Neuwiedia borniensis*
Trihhoomid	Trihhoomide kogumine on seotud tolmeldamisega.	kollahänd *Polystachya caracasana*
Lõhnaained	Isased putukad koguvad sigimisrituaalideks lõhnaaineid.	mugulleht *Bulbophyllum patens*
Lipiidid	Emased mesilased koguvad pesakambrite ehituseks lipiide.	võbekäpp *Gomesa bifolia*
Magamiskohad	Õit kasutatakse magamiseks.	*Serapias cordigera*
Vahad	Emased mesilased koguvad pesakambrite ehituseks vahasid.	lõugkäpp *Heterotaxis superflua*
Munemiskoha pettus	Tolmeldajateks on emased putukad, kes otsivad kohta munemiseks.	*Satyrium pumilum*
Toidupettus	Tolmeldaja tuleb õiele toituma, aga õies pole otsitavat (nt nektarit).	hall käpp (*Orchis militaris*)
Seksuaalne pettus	Tolmeldajad püüavad sigida õiega.	kärbesõis (*Oprys insectifera*)

Tolmeldamisstrateegia iseloomust lähtuvalt saab orhideid jagada ka generalistideks ja spetsialistideks. Tasu pakkuvad liigid ning toidupetjad on enamasti generalistid (Ackerman *et al*., 2023). Tasu pakkumise puhul on tolmeldajate motivatsioon suurem, toidupettuse strateegia on efektiivsem, kui meelitatakse võimalikult paljusid tolmeldajaid (samas). Sugulise pettuse õnnestumiseks peab aga meelitav lõhnasignaal olema piisavalt spetsiifiline, et tolmeldaja tähelepanu tõmmata (Gaskett, 2011). Seetõttu on sugulist pettust rakendavad liigid üldiselt spetsialiseerunud (Ackerman *et al*., 2023; Peakall & Whitehead, 2014). Strateegiate kasutamine oleneb ka orhidee kasvuvormist. Petjateks on pigem maapinnal kasvavad orhideed, epifüütse kasvuvormiga käpalised aga premeerivad sagedamini (Ackerman *et al*., 2023). Strateegia mõjutab ka orhidee õitseaega ning tolmeldajate sugulist koosseisu. Näiteks toidupettusega kaasnevat riski, et tolmeldajad õpivad petjate õisi vältima, saab vähendada teistest õistaimedest erineva õitseajaga (Schatz *et al*., 2020). Samuti on toidupetjate tolmeldajatena tuvastatud rohkem emaseid putukaid, kes otsivad järglastele toitu (samas).

1.3. Orhideede tolmeldajad

Tolmeldajaid saab jaotada potentsiaalseteks ja efektiivseteks. Potentsiaalne tolmeldaja on mõõtmete ja külastamisviisi poolest tolmeldajaks sobiv, kuid tema rolli tolmeldajana pole kinnitatud. Efektiivseks tolmeldajaks loetakse teaduslikult vaadeldud looma, kes piisavalt edukalt suudab taime tolmeldada, mis omakorda oleneb taime tolmeldamismehhanismist *(*Ballantyne *et al*., 2017). Iga õiele maanduv loom pole tingimata tolmeldaja. Väga levinud on külastajad ehk õiele maandujad, kes oma mõõtmete või eesmärkide poolest tolmeldajaks ei sobi.

Kiletiivalised (*Hymenoptera*) moodustavad 55% kõigist teadaolevatest orhideede tolmeldajatest (Ackerman *et al.*, 2023; Ray & Gillett-Kaufman, 2022). Kiletiivalistele järgnevad kahetiivalised (*Diptera*), kes tolmeldavad ligikaudu 20% orhideeliikidest (Ackerman *et al*., 2023). Lisaks kile- ja kahetiivalistele tolmeldavad orhideid ka liblikalised (*Lepidoptera*; tolmeldavad 8% orhideeliikidest), mardikalised (*Coleoptera*; 4,1% liikidest) ja linnud (*Aves*; 3,5% liikidest) (Ackerman *et al.*, 2023). Mõne orhideeliigi tolmeldajateks on ämblikulaadsed või närilised (Ackerman *et al.*, 2023; Ray & Gillett-Kaufman, 2022).

Teadmised orhideede ja tolmeldajate interaktsioonidest erinevad piirkonniti ja riigiti suurel määral, muuhulgas seetõttu, et teemat uurivad teadlased jaotuvad maailmas ebaühtlaselt

(Ackerman *et al.*, 2023; Schatz *et al.*, 2020). Sellest tulenevalt on troopilised regioonid vähem uuritud ja epifüütsed liigid andmestikes alaesindatud (Ackerman *et al.*, 2023). Isegi Euroopa ja Vahemere piirkonnas on praegu teada vaid vähemalt üks tolmeldaja vaid ligikaudu poolte piirkonna orhideeliikide kohta (Schatz *et al.*, 2020). Orhideede tolmeldajaid on puudulikult uuritud ka Baltimaades (Schatz *et al*., 2020).

Sõltuvalt orhidee kasvukohast võib tolmeldajate liigirikkus ning funktsionaalne kuuluvus märkimisväärselt erineda. Kividel kasvavatel ja liaanidel on täheldatud kõige suuremat varieeruvust tolmeldajate arvus (Ray & Gillett-Kaufman, 2022). Võrreldes epifüütidega tolmeldab maapinnal kasvavaid orhideid arvestatavalt rohkem liike kile- ja kahetiivalisi (Ray & Gillett-Kaufman, 2022). Maapinnal kasvavaid orhideid tolmeldavate liikide arv on uuringute kohaselt ligi kaks korda kõrgem kui epifüütidel, kes on tolmeldajate suhtes rohkem spetsialiseerunud (Ackerman *et al.*, 2023; Ray & Gillett-Kaufman, 2022). See võib viidata nii maapinnal kasvavate orhideede suuremale generalismile tolmeldamises, tolmeldajate paremale ligipääsule orhideeõitele (Ray & Gillett-Kaufman, 2022) kui ka väiksemale uuritusele. Euroopas, sh Vahemere, piirkonnas on valdavad just maapinnal kasvavad orhideed, mistõttu moodustavad kiletiivalised selles piirkonnas ligi 67% teadaolevatest orhideede tolmeldajatest (Schatz *et al.*, 2020).

1.4. Orhideede tolmeldajate uurimise meetodid

Orhideede tolmeldajate kõige levinum ja seni efektiivseim uurimismeetod on välivaatlused. Enamasti hõlmab see sobivate uurimisalade väljavalimist, vaatlus- ja püüdmisrektede korraldamist ning tolmeldajate määramist (Antonelli *et al*., 2009; D'Aria *et al*., 2024; Lind *et al*., 2007). Tolmeldaja vaatlemisel on oluline kirjeldada tema käitumist tolmeldades, õiekülastamise viisi ning kokkupuudet õite reproduktiivorganitega. Lisaks määratakse tolmeldaja liik, sugu ning teatud uurimistööde jaoks ka tolmeldaja funktsionaalsed tunnused, mis tolmeldamist mõjutada võivad (nt kehasuurus ja suiste pikkus). Vaatlusmeetodit saab täiendada videokaamerate kasutamisega, et salvestada tolmeldajate käitumist ilma uurija kohalviibimiseta (Ostrowiecka *et al*., 2019). Tolmeldamisefektiivsuse ning isetolmlemise tõestamiseks kasutatakse sageli ka eksperimentaalseid väliuuringuid, mille käigus kaetakse õisik kotiga, takistades tolmeldajate juurdepääsu õitele.

Lisaks välitöödele kasutatakselaboratoorseid meetodeid orhideede eritatavate lõhnaainete koostise uurimiseks tolmeldajate vaatenurgast (Perkins *et al*., 2023; Wróblewska *et al*., 2019). Orhideede eritatavad lõhnaained võivad meelitada tolmeldajaid nii toidu kui ka liigikaaslase lõhnale sarnanedes. Orhideede lõhnabuketid võivad sisaldada liigispetsiifilisi koostisosi, kuid kasutatakse ka universaalsemaid signaale.

Uue meetodina on taim-tolmeldaja interaktsioonide uurimiseks üha laialdasemalt kasutusel harrastusteadus, mis aitab täiendada teadlaste kogutud andmestikke ja parandada ajalis-ruumilist andmete puudulikkust (Bitonto *et al*., 2025). Samas mõjutavad harrastusteaduse abil kogutud andmeid suurema tõenäosusega määramisvead ning kallutatus. Näiteks märgatakse ja kaardistatakse pigem silmatorkavaid ja n-ö ikoonilisi liike, jättes tähelepanuta haruldasemad ja vähemmärgatavad liigid. Seetõttu on harrastusteaduse tulemuslikuks toimimiseks oluline luua kontrollitav ja lihtsasti kasutatav andmekogumissüsteem(samas). Tänapäeval aitab tehisaru lihtsustada määramist ning enamik esitatud vaatlustest on õigesti määratud (Bitonto *et al*., 2025). Tolmeldajate uurimise puhul on oluline arvestada tolmeldamismehhanismide eripärasid, et saaks valida vastavad vaatlus- ja määramiskriteeriumid.

1.5. Töö eesmärgid

Käpaliste ja nende tolmeldajate vahelised interaktsioonid on viimastel aastakümnetel järjest olulisemaks uurimisteemaks kujunenud. Kuigi mitmes Euroopa piirkonnas (sh Austria, Holland, Küpros, Prantsusmaa, Rootsi, Saksamaa ja Kanaarisaared) on orhideede tolmeldajaid põhjalikult uuritud, puudub süstemaatiline ülevaade Eesti orhideede tolmeldajate kohta (Schatz *et al*., 2020). Teadaolevalt on Eestis põhjalikumalt uuritud vaid käokeele perekonna (*Platanthera*) tolmeldamisbioloogiat (Mõtlep *et al*., 2026).

Selle töö eesmärk on koondada senised teadmised Eestis kasvavate orhideeliikide tolmeldajate kohta ning tuvastada peamised lüngad. Töös põhinetakse kirjandusele ning Facebooki ja fotode kogumise üleskutse kaudu kogutud fotovaatlustele. Samuti analüüsitakse töös võimalikke uurimismeetodeid, mis aitaks edaspidi puuduvaid andmeid koguda.

Uurimisküsimused:

a) Millised Eestis kasvavad orhideeliigid on tolmeldajate suhtes spetsialiseerunud, millised on generalistid? Millised kasutavad petmisstrateegiat?
b) Millised tolmeldajad tolmeldavad teadaoleva kirjanduse ja analüüsitud fotomaterjali põhjal Eesti orhideid?
c) Millised võimalused on harrastusteaduse kasutamiseks taim-tolmeldaja interaktsioonide uurimisel?

2. Metoodika

Eestis esineb 35 looduslikku orhideeliiki 19 perekonnast, määratletakse ka alamliike ja varieteete, kokku 43 vormi. Selles töös põhineb orhideede taksonoomia Kurbel & Hirse (2024) orhideemäärajal ning Eesti Orhideekaitse Klubi kodulehel asuval liikide nimekirjal (*Eesti Orhideekaitse Klubi*, 2026).

2.1. Kirjanduse põhjal Eestis kasvavate orhideede potentsiaalsete tolmeldajate tuvastamine

Kirjandusepõhise analüüsi alusmaterjalina kasutati raamatu „The Flower of European Orchid – Form and Function“ (Claessens & Kleynen, 2011) lisa 1, kus oli toodud tolmeldajate loetelu orhideeliikide kaupa. Selle töö andmetabelisse lisati ainult Eestis esinevate orhideeliikide kirjed. Nendele lisaks otsiti andmebaasist EBSCO Discovery tolmeldamisteemalisi artikleid orhideeliigi kaupa, sisestades päringu kujul „[orhideeliik ladina keeles] AND (pollination OR pollinator)“. Sel viisil lisandus andmetabelisse kirjeid 18 artiklist (Antonelli *et al*., 2009; Carlomagno *et al*., 2024; Claessens & Kleynen, 2017; Fantinato *et al*., 2017; Fay, Sayers, *et al*., 2015; Fay, Taylor, *et al*., 2015; Henneresse & Tyteca, 2016; Huber *et al*., 2005; Jacquemyn *et al*., 2023; Jakubska-Busse *et al*., 2014; Janes *et al*., 2024; Jermakowicz *et al*., 2022; Kotilínek *et al*., 2015, 2018; Meekers *et al*., 2012; Ostrowiecka *et al*., 2019; Tatarenko *et al*., 2022; Wróblewska *et al*., 2019).

2.2. Fotomaterjali põhjal orhideede tolmeldajate tuvastamine

Teine osa andmetabelist lisandus fotovaatluste põhjal. 2025. aasta juunis tehti üleskutse orhidee ja putuka interaktsiooni kujutavate fotode saatmiseks töö autorile (lisad 1 ja 2). Osalemise lihtsustamiseks ei toodud üleskutses tolmeldaja äratundmise kriteeriume ning esitada võis kõiki fotosid, kus oli märgata interaktsiooni. Fotosid võis esitada PlutoF platvormi kaudu, meili teel, mälupulgaga või Google Drive’i kausta. Detsembris tehti kordusüleskutse tähtajaga 31. jaanuar, et meenutada suviste fotode läbivaatamist. Lisaks vaadati läbi Facebooki gruppide „Käoraamat – Eesti orhideede kaitseks“, „Eesti looduslikud orhideed; grupp „Kärbesõis““ ja „Eesti Orhideekaitse Klubi (EOKK)“ postitused interaktsioonide tuvastamise eesmärgil.

Fotodelt määrati interaktsioonid, kasutades protsessi tõhustamiseks tehisintellektil põhinevat määramisrakendust ObsIdentify (*ObsIdentify*, 2026). Rakenduse määrangutesse suhtuti kriitiliselt ning neid kontrolliti võimalusel raamatute „Eesti päevaliblikad“ (Õunap & Tartes, 2014) ja

„Mardikate määraja“ (Remm & Merivee, 1973) põhjal. Ebakindluse puhul lisati kirjesse pigem kõrgema taksoni (nt perekonna või sugukonna) määrang. Entomoloogid Toomas Esperk ja Villu Soon kontrollisid üle vastavalt päevaliblikate ning kahe- ja kiletiivaliste määrangud.

Fotodelt määratud interaktsioonides esines väga erinevaid partnereid, kellest kõik ei ole vastavate orhideeliikide tolmeldajad. Nende tolmeldamiskindlust hinnati visuaalselt ja kirjanduse põhjal andmete korrastamise protsessi käigus.

2.3. Andmete korrastamine

Andmetabelisse lisati kirje iga eelnevalt kirjeldatud viisil tuvastatud interaktsiooni kohta. Kirjandusest pärit viidete korral lisati orhideetakson, interakteeruva tolmeldaja määrang, määrangu täpsus, seltsikuuluvus ning info selle kohta, kas vastav tolmeldaja Eestis esineb. Fotode puhul lisati tabelisse samuti orhideetakson, interaktsioonipartneri määrang, määrangu täpsus, kuhu seltsi vaadeldud tolmeldaja kuulub, asukoht valla ja maakonna täpsusega ning tolmeldamise kindluse hinnang. Tolmeldamise kindluse hinnang jagati kolme kategooria vahel: potentsiaalne tolmeldaja, kelle kehal oli näha polliiniume, külastaja, kes suuruse poolest võiks tolmeldajaks sobida ning suuruse poolest ebatõenäoline tolmeldaja. Iga andmetabeli kirje sai spetsiifilise identifikaatori. Kõigile kirjetele lisati kirje päritolu (kirjandus, Facebook, fotona esitatud või PlutoF-is esitatud) ning kirjanduse põhjal orhidee tolmeldamisstrateegia.

Andmetabelisse kantud interaktsioonipartnerite ladinakeelsete nimede kehtivust kontrolliti eElurikkuse andmebaasist (*eElurikkus*, s.a.), et ühtlustada sünonüümide kasutust ning tuvastada nende esinemist Eestis. Tähevigade tuvastamiseks kasutati Google’i otsingut. Kui ladinakeelset nime polnud eElurikkuse andmebaasis, otsiti nime andmebaasist GBIF (GBIF., 2026!), et leida kehtiv nimi. See nimi sisestati taas eElurikkusesse. Kui eElurikkuses oli ladinakeelne nimi olemas, kasutati eElurikkuse järgi kehtivat nime, muul juhul GBIFi järgi kehtivat nime. Kui kehtivat nime ei õnnestunud tuvastada, märgiti määranguks „probleemne“. Eestis esinemist hinnati eElurikkuse kirjete põhjal. Kui viimase 20 aasta jooksul kirjeid polnud, tõlgendati seda mitteesinemisena. Eristati ka harva esinenud tolmeldajate kategooriat, kus kirjeid oli vaid mõne aasta kohta ja ainult üks või kaks. Mehaanilise otsingutöö vähendamiseks kasutati optimeerimiseks Microsoft Copilotit (Microsoft, 2026).

2.4. Andmeanalüüs

Andmeanalüüs teostati rakendustarkvara R versiooniga 4.5.1 (R Core Team, 2025). Koodikirjutamisel kasutati abivahendina Microsoft Copiloti tehisaru (Microsoft, 2026).

Andmetabeli sisselugemiseks kasutati paketti *readxl* (Wickham & Bryan, 2015). Andmed korrastati ja viidi visualiseerimiseks sobivale kujule pakettidega *dplyr* (Wickham, François, *et al*., 2014), *stringr* (Wickham, 2009), *tidyr* (Wickham, Vaughan, *et al*., 2014). Tabelite vormistamiseks kasutati *knitr* (Xie, 2014) ja *kableExtra* (Zhu, 2017) pakette, tulpdiagrammide loomiseks *ggplot2* paketti (Wickham, 2016). Et saada terviklik visuaalne ülevaade Eestis kasvavate orhideede võimalikest interaktsioonidest tolmeldajatega, koostati orhidee-tolmeldaja interaktsioonide alusel n-ö sünteesvõrgustik. Interaktsioonivõrgustiku loomisel viidi andmetabel maatriksi kujule, kus ridades olid tolmeldajaperekonnad ning veergudes orhideetaksonid. Maatriksi väärtused tähistasid unikaalsete interaktsioonide arvu vastava interakteeruva perekonna ja orhideetaksoni vahel. Võrgustiku visualiseerimiseks kasutati paketti *bipartite* (Dormann, 2011). Graafikute viimistlemiseks (skaalade ja väärtuste kujutamiseks graafikul ning teksti fondi muutmiseks) kasutati pakette *showtext* (Qiu, 2014) ja *scales* (Wickham *et al*., 2011).

3. Tulemused

Eestis esinevast 43 orhideeliigist, alamliigist ja varieteedist koguti 1058 kirjet neist 40 vormi kohta. Kõige enam kirjeid saadi kirjandusest – 886, millest 827 olid unikaalsed orhidee-tolmeldaja interaktsioonid. Facebooki gruppidest koguti 104 vaatlust, Drive'i ja meili teel edastati fotovaatlusi 67. Ainult üks vaatlus lisati PlutoFi platvormi kaudu.

3.1. Kirjanduse põhjal tuvastatud Eestis leiduvate orhideede interaktsioonid tolmeldajatega

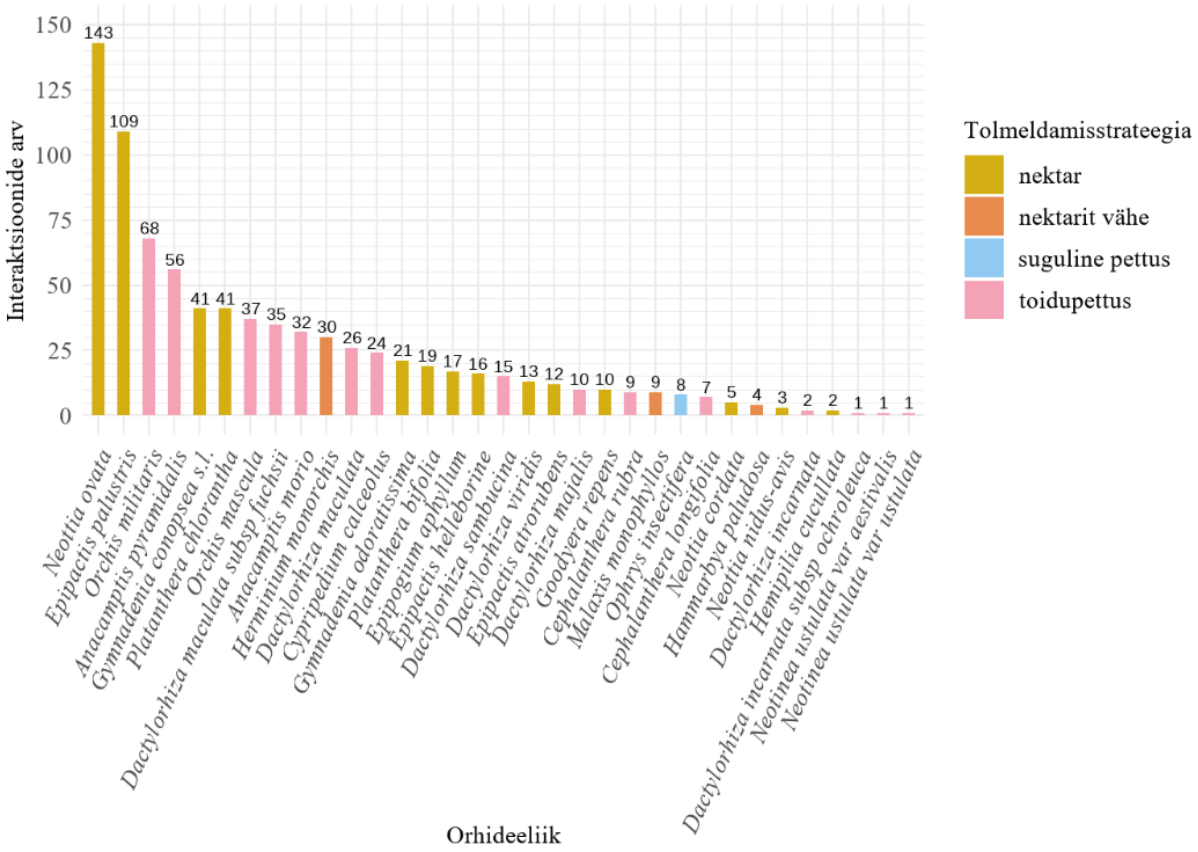
Eesti orhideeliikidel esineb kolm tolmeldamisstrateegiat: (1) nektari pakkumine tasuna esineb 18 liigil, kellest kolmel on vähe nektarit, (2) toidupettus 22 liigil ja (3) suguline pettus ühel liigil (tabel 2). Nektarit tasuna pakkuvatel liikidel oli keskmiselt 29 teadaolevat tolmeldajat. Nektari pakkujatest on eraldi välja toodud need kolm liiki, kelle puhul on nektari olemasolu olnud kahtluse all või nektari kogus õies väga väike. Vähese nektariga liikidel oli keskmiselt 14 tolmeldajat ja toidupetjatel keskmiselt 15 liiki.

Tabel 2. Kirjanduse põhjal tuvastatud tolmeldajainteraktsioonide arvud erinevate tolmeldamisstrateegiate kaupa. Iga strateegia kohta on toodud vastavat strateegiat kasutavate orhideede tolmeldamisinteraktsioonide arvud: keskmine interaktsioonide arv liigi kohta, unikaalsete interaktsioonide mediaan, maksimum ja miinimum ning vastavat strateegiat kasutavate orhideeliikide arv (N). NA – liikide tolmeldamisstrateegia ei olnud kirjanduse põhjal määratav

Strateegia	Keskmine	Mediaan	Maksimum	Miinimum	N*
nektar	29	16	143	0	15
nektarit vähe	14	9	30	4	3
suguline pettus	8	8	8	8	1
toidupettus	15	8	68	0	22
NA	0	0	0	0	2

* orhideeliikide arv Eestis, kes seda strateegiat kasutavad

Orhideeliikide tolmeldamisstrateegiad ja teadaolevate unikaalsete interaktsioonipartnerite arv kirjanduse põhjal on kujutatud joonisel 2. Mõne liigi, alamliigi või varieteedi kohta on tuvastatud interaktsioone vaid kuni viie tolmeldajaliigiga. Eristuvalt suure tolmeldajate liigirohkusega hakkavad silma soo-neiuvaip (*Epipactis palustris*), kellel kirjeldati 109, ja suur käopõll (*Neottia ovata*), kellel oli 143 teadaolevat unikaalset interaktsiooni. Kirjanduse põhjal ei leidunud tolmeldamisinteraktsioonide kohta infot üheksa liigi ja alamliigi kohta, mille põhjusteks võivad olla kinnitatud isetolmlemine või vähene uuritus.

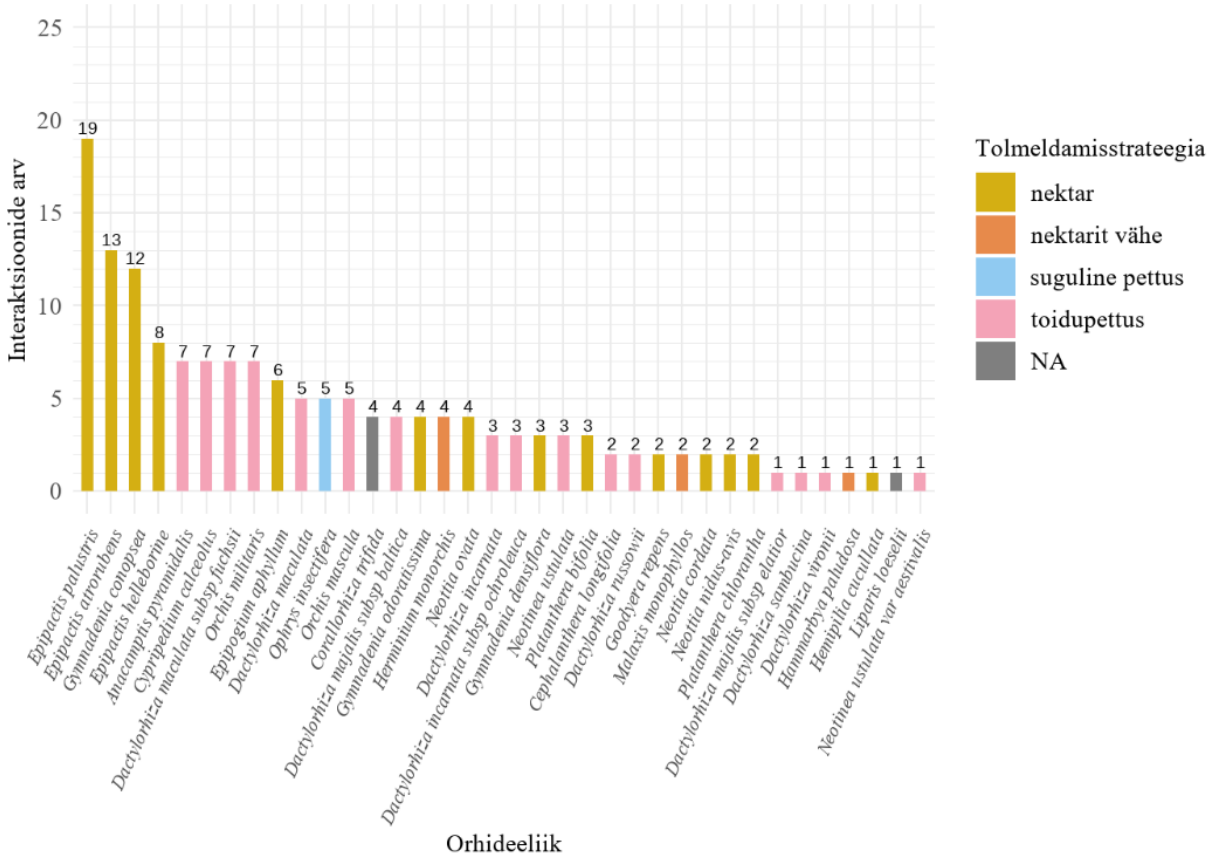


Joonis 2. Eestis kasvavate orhideeliikide tolmeldamisstrateegiad ja kirjanduse põhjal teadaolevate unikaalsete interaktsioonipartnerite arv.

3.2. Fotode alusel tuvastatud taim-tolmeldaja interaktsioonid

Fotodelt tuvastas töö autor 172 interaktsiooni. Nendest vaid 16 juhul oli fotol tuvastatav polliinium, mida loeti potentsiaalseks tolmeldamiseks. Kõige enam interaktsioone määrati nektarit

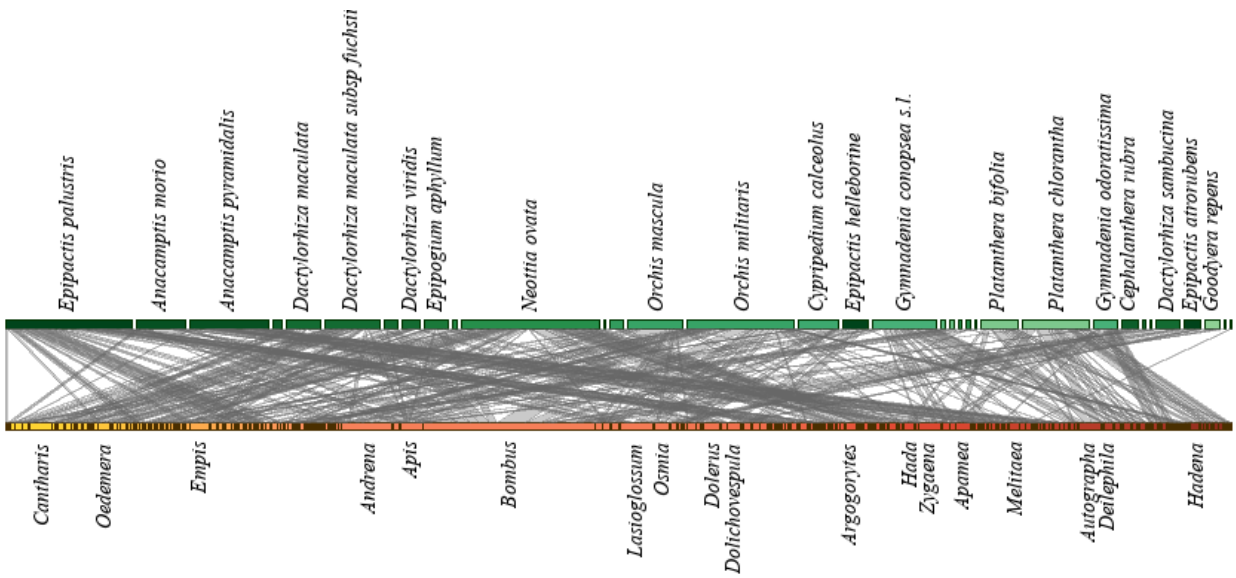
pakkuvatel liikidel, kellele järgnesid toidupetjad (joonis 3). Erinevalt kirjanduse põhjal tuvastatust polnud suure käopõlle vaatlused fotode põhjal kuigi arvukad (neli interaktsiooni).



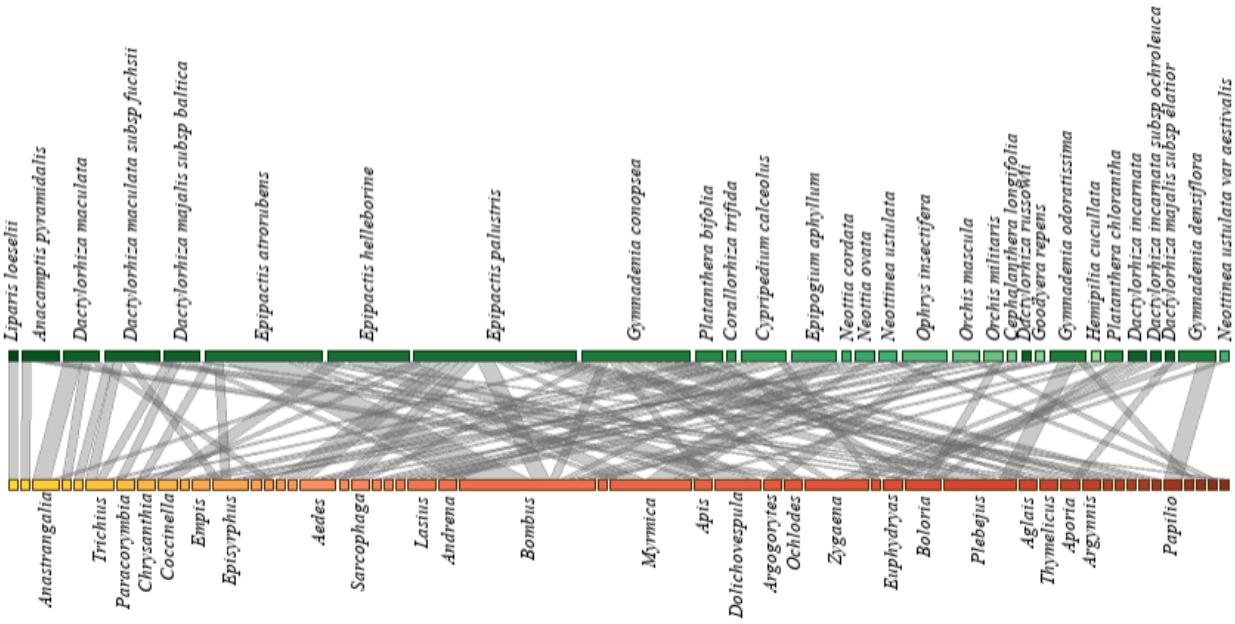
Joonis 3. Eestis kasvavate orhideeliikide tolmeldamisstrateegiad ja unikaalsete interaktsioonipartnerite arv kogutud fotodelt tuvastatud interaktsioonide põhjal. NA – tolmeldamisstrateegiat polnud võimalik täpsustada.

3.3. Eesti orhideeliikide tolmeldajad

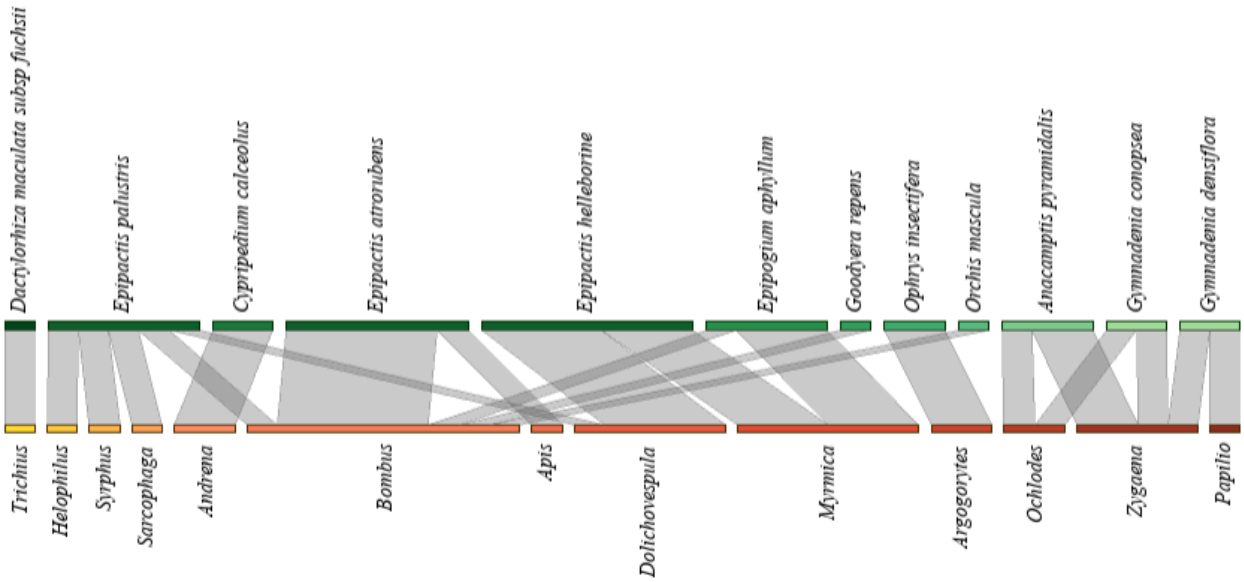
Kõigi Eesti orhideeliikide kohta leiti kirjandusest 827 unikaalset orhidee-tolmeldaja interaktsiooni. Et koostada interaktsioonivõrgustik Eesti orhideede ja potentsiaalsete tolmeldajate kohta, eemaldati andmestikust eElurikkuse põhjal loodud tunnuse abil 173 tolmeldajaliiki, keda Eestis ei esine, ning vaatlused, mille interaktsioonipartneri määrang oli perekonnast kõrgema tasemeni. Pärast andmete filtreerimist jäi alles 678 interaktsioonikirjet, mis visualiseeriti võrgustikuna (joonis 4).



Joonis 4. Potentsiaalne interaktsioonivõrgustik Eesti orhideeliikide ning nende eElurikkuse andmetel Eestis esinevate tolmeldajate vahel. Ülemises plokis on orhideetaksonid, mille puhul on nimi kuvatud vaid nendel, millel esines vähemalt kümme interaktsiooni (iga taksoni jaoks üks värv rohelisel skaalal). Alumises plokis on tolmeldajaperekonnad, mis on järjestatud seltside kaupa. Nimi on kuvatud vähemalt kuue interaktsiooni esinemisel (iga perekonna jaoks üks värv kollase-punase skaalal). Eestikeelsed nimed perekondadele (millel on): pehmekoor (*Cantharis*), liivamesilane (*Andrena*), mesilane (*Apis*), kimalane (*Bombus*), ahasmesilane (*Lasioglossum*), metsaherilane (*Dolichovespula*), verikireslane (*Zygaena*), juureöölane (*Apamea*), võrkliblikas (*Melitaea*), tähtöölane (*Autographa*), punasuru (*Deilephila*), nelgiöölane (*Hadena*).



Joonis 5. Fotode põhjal tuvastatud Eesti orhideeliikide interaktsioonivõrgustik. Ülemises plokis on orhideetaksonid (liigid ja alamliigid), alumises putukaperekonnad. Kujutatud on kõik tuvastatud ning vähemalt perekonna täpsuseni määratud interaktsioonid. Tolmeldajate perekonnad on järjestatud seltside alusel: mardikalised (*Trichius*), kahetiivalised (sirelased *Helophilus*, *Syrphus*, perekond lihakärbes (*Sarcophaga*)), kiletiivalised (perekonnad liivamesilane (*Andrena*), kimalane (*Bombus*), mesilane (*Apis*), metsaherilane (*Dolichovespula*), rautsik (*Myrmica*), *Argogorytes*), liblikalised (niidupunnpea (*Ochlodes*), verikireslane (*Zygaena*), pääsusaba (*Papilio*)).



Joonis 6. Fotode põhjal tuvastatud Eesti orhideeliikide potentsiaalne tolmeldamisvõrgustik. Ülemises plokis on orhideetaksonid (liigid ja alamliigid), alumises putukaperekonnad. Kujutatud on ainult need fotode andmekirjed, mille tolmeldajastaatus oli kirjanduses kinnitatud või mille fotodel on putuka kehal polliinium. Tolmeldajate perekonnad on järjestatud seltside alusel: mardikalised (*Trichius*), kahetiivalised (sirelased *Helophilus*, *Syrphus*, perekond lihakärbes (*Sarcophaga*)), kiletiivalised (perekonnad liivamesilane (*Andrena*), kimalane (*Bombus*), mesilane (*Apis*), metsaherilane (*Dolichovespula*), rautsik (*Myrmica*), *Argogorytes*), liblikalised (niidupunnpea (*Ochlodes*), verikireslane (*Zygaena*), pääsusaba (*Papilio*)).

Alljärgnevates peatükkides on tulemused esitatud orhideeperekondade kaupa. Perekondade sookäpp (*Hammarbya*), hiilakas (*Liparis*), soovalk (*Malaxis*) ja koralljuur (*Corallorhiza*) liike käsitletakse siiski ühes alapeatükis nende väheste teadaolevate tolmeldajate ja sarnase välimuse poolest: kasvult väikesed ning värvuselt rohekad. Samuti kasvab igast loetletud orhideeperekonnast Eestis vaid üks liik.

3.3.1. Perekond kuldking (*Cypripedium*)

Eestis kasvab perekonnast kuldking (*Cypripedium*) üks liik: kaunis kuldking (*C. calceolus*). Kauni kuldkinga kollane huul on omapärase kausja kujuga, meenutades pastelt (Pikner, 2013). Kuldkingad on toidupetjad: tolmeldaja meelitatakse õiele magusa puuviljase lõhnaga, kuid nektarit õies ei leidu (Claessens & Kleynen, 2011). Huule siseküljel on roostepunastest täppidest pettejuhis

(ingl *false nectar guide*). Efektiivne tolmeldaja ei saa huule ülemisest avausest mööda seina välja ronida, vaid mahub välja pugema kummastki kitsast tagumisest väljapääsust (Antonelli *et al*., 2009; Claessens & Kleynen, 2011). Sellel teekonnal tuleb tolmeldajal pugeda läbi huule põhja ja tolmukapea vahelt, mida läbides kinnitub polliinium putuka seljale (Antonelli *et al*., 2009; Claessens & Kleynen, 2011). Kaunis kuldking on Euroopa orhideedest ainus kahe fertiilse tolmukaga liik, teistel orhideedel on tolmukaid üks (Claessens & Kleynen, 2011).

Kirjanduse põhjal on kaunil kuldkingal 24 unikaalset interaktsioonipartnerit, kellest 21 kuuluvad kiletiivaliste (*Hymenoptera*) seltsi. Kõik kirjanduses mainitud tolmeldajad esinevad ka Eestis. Antonelli *et al*. (2009) leidsid oma töös üheksa efektiivset tolmeldajat, kellest kuus kuulus liivamesilaste perekonda (*Andrena*). Sealjuures kõige sagedasemad olid *A. haemorrhoa* emased isendid. Konkreetse piirkonna efektiivne tolmeldaja sõltub muuhulgas nii maastiku avatusest kui ka orhidee õiesuurusest ja tolmeldaja suurusest selles piirkonnas, mis võib varieeruda olenevalt keskkonnatingimustest (Antonelli *et al*., 2009).

Fotodelt määratud interaktsioone oli kaheksa, millest üks leiti Facebookist ja ülejäänud esitati autorile meili teel või Drive'i. Neist vaid kaks õnnestus määrata liigini (sirelane *Episyrphus balteatus* ja kollatähn-kuldpunnpea (*Carterocephalus palaemon*)). Kaks fotot kujutasid isendeid liivamesilaste perekonnast, ühe liivamesilase seljal oli tuvastatav polliinium. Kahetiivaliste ja liblikaliste interaktsioonid tolmeldajatena ei saanud kirjanduse põhjal kinnitust.

3.3.2. Perekond tolmpea (*Cephalanthera*)

Tolmpea (*Cephalanthera*) perekonnast kasvab Eestis kaks liiki: valge tolmpea (*C. longifolia*) ja punane tolmpea (*C. rubra*). Nende õied on küllalt suured, õiekattelehed sarnase suurusega, erandiks on huul, mis on lühem ning jaguneb kaheks liigendatud osaks (Claessens & Kleynen, 2011). Huulel on pettejuhisena kollased kuni oranžid triibud või täpid, mis meenutavad õietolmu ning meelitavad kohale tolmeldajaid (Claessens & Kleynen, 2011). Punasel tolmpeal on triibud eristatavad, valgel aga jääb mulje ühtlasest „oranživärvilisest hammastikust" (Pikner, 2013). Punase tolmpea õied avanevad täielikult, kuid valge tolmpea õied jäävad tihti poolavatuks õitsemise lõpuni (samas). Huul on kausjalt kaardunud, et takistada tolmeldaja sisenemist külgedelt ning suunata teda huult mööda edasi liikuma (Claessens & Kleynen, 2011). Toidupetjatest tolmpeade õites puudub nektar, kuid lõhn on magus (Claessens & Kleynen, 2011; Dafni & Ivri,

1981). Valge tolmpea toidupettust on Vahemere piirkonnas kirjeldatud ka kui fakultatiivset õiemimikrit, kus tolmeldaja tajub salveilehise kiviroosikuga (*Cistus salviifolius*) õiedetailide sarnasust (Dafni & Ivri, 1981). Tolmpeade polliiniumid on banaanikujulised ning kleepuvad tolmeldaja kehale, kui too toitu leidmata õiest väljumiseks ümber pöörab (Claessens & Kleynen, 2011).

Valgel tolmpeal on kirjanduse põhjal viis liigi täpsusega määratud tolmeldajat ning lisaks kaks perekonna täpsusega määrangut. Nendest liikidest kolm esineb ka Eestis ning perekonna tasemeni määratud interaktsioonipartnerid võivad potentsiaalselt samuti Eestis esineda. Valge tolmpea interaktsioonide kohta putukatega koguti kaks fotot. Kumbagi putukat polnud kirjanduses tolmeldajana märgitud. Samuti polnud kummalgi putukal näha polliiniumit.

Punase tolmpeal kirjanduse põhjal tuvastatud tolmeldajaliigid esinevad kõik ka Eestis, samuti esineb Eestis liike kirjanduses mainitud tolmeldajaperekondadest. Teadaolevalt on sel liigil viis unikaalset liigini määratud tolmeldajat. Punasest tolmpeast interaktsioonidega fotosid autorile ei saadetud ega leidunud ka Facebooki gruppides.

3.3.3. Perekond neiuvaip (*Epipactis*)

Neiuvaiba (*Epipactis*) perekonna esindajaid on Eestis kolm: tumepunane neiuvaip (*E. atrorubens*), laialehine neiuvaip (*E. helleborine*) ja soo-neiuvaip (*E. palustris*). Eksperdid eristavad ka laialehise varieteeti, väikeselehist neiuvaipa (var. *orbicularis*). Neiuvaibad pakuvad tolmeldajatele tasuna nektarit. Õiekattelehed on selle perekonna esindajatel sarnase suurusega, värvuselt rohekad või pruunikad kuni lillakad (Claessens & Kleynen, 2011). Huul on eristuv ning liigendub kaheks osaks: eeshuul on ligikaudu kolmnurkne ning tolmeldajale maandumisplatsiks, tagahuul on kausjas ning selle pinnal sekreteerib taim nektarit (Claessens & Kleynen, 2011). Tolmeldajad, kelleks on valdavalt herilased, meelitatakse kohale lõhna ja värviga (Claessens & Kleynen, 2011; Ehlers *et al*., 2002). Huule liigendatus tagab selle, et eeshuulele maandunud putukas peab end ettepoole kallutama, puutudes peaga vastu kleepketast (Claessens & Kleynen, 2011).

Tumepunase neiuvaiba tolmeldajaid on kirjanduses mainitud 12 liiki. Neist kümme liiki esineb ka Eestis. Fotosid orhideeliigist oli nii Facebookis kui ka esitati muul viisil, sealhulgas oli ainuke PlutoF'i kaudu esitatud vaatlus. Kokku määrati fotodelt 15 interaktsiooni, millest 13 unikaalset. Kolmel putukal olid näha kehale kinnitunud polliiniumid. Meemesilase (*Apis mellifera*) ning

kimalase perekonna liigi (*Bombus* sp.) tolmeldajastaatust kinnitab ka kirjandus, kuid kolmandal fotol olnud põldkimalast (*B. pascuorum*) pole varem tolmeldajaks kinnitatud.

Kirjanduse põhjal esineb laialehisel neiuvaibal unikaalseid interaktsioone 16 liigiga, kellest vaid ühte Eestis ei leidu. Enamik tolmeldajatest on kiletiivaliste esindajad, vaid üks kahetiivaline ning kaks liblikalist. Fotodelt tuvastati 11 interaktsiooni, neist 8 unikaalset. Viiel fotol olid polliiniumitega putukad, kellest kõigi tolmeldajastaatust kinnitab ka kirjandus. Liigini määrati neist kaks: päris-metsaherilane (*Dolichovespula sylvestris*) ja suur-metsaherilane (*Dolichovespula media*). Kaheksast unikaalsest interaktsioonist fotodel vaid kahe kohta ei leitud kirjanduses kinnitust nende tolmeldaja rolli kohta ning ka töö autori hinnangul polnud nendel juhtudel tegu tolmeldajatega.

Soo-neiuvaip on 109 kirjanduses kinnitatud unikaalse tolmeldajainteraktsiooniga tolmeldajate arvu poolest Eesti liikide seas teisel kohal, . Nendest 63 orhidee interaktsioonipartnerit esineb ka Eestis, veel 14 on Eestis harva kohatud. Fotodelt kirjeldati 21 interaktsiooni, millest 19 juhul oli tegu unikaalse interaktsioonipartneriga. Ühel fotol esines ka polliiniumiga putukas, metsaherilane (*Dolichovespula* sp.), kelle tolmeldajarolli kohta annab kinnitust ka kirjandus. Veel nelja interaktsiooni puhul leidis tolmeldaja kirjandusest kinnitust, vaatamata polliiniumi puudumisele putuka kehal fotol. Ülejäänud interaktsioonid kirjanduses kinnitust ei saanud ning ka kehasuuruse ja -kuju poolest tolmeldajaks ei sobiks.

3.3.4. Perekond pesajuur (*Neottia*)

Perekonda pesajuur (*Neottia*) kuulub Eestist kolm liiki: pruunikas pesajuur (*N. nidus-avis*), suur käopõll (*N. ovata*) ja väike käopõll (*N. cordata*). Perekonna liigid on värvuselt kas pruunikad-kollased või üleni rohelised kuni punakad, sealhulgas ka õied (Claessens & Kleynen, 2011). Allapoole rippuv huul on otsast harunenud kaheks ning selle basaalses õõnsuses sekreteerib taim tolmeldajatele nektarit (Claessens & Kleynen, 2011). Pesajuure perekonnale on iseloomulik tundlik rostellum: kui tolmeldaja siseneb sügavamale basaalsesse õõnsusesse nektari järele, puutub ta peaga vastu rostellumi tundlikku punkti, mis seejärel vabastab mehhanismi polliiniumi kleepumiseks putuka kehale (Claessens & Kleynen, 2011).

Pruunika pesajuure tolmeldajatena on kirjanduses mainitud kolme unikaalset taksonit – kaks neist on seltsi ja üks perekonna tasemel (kahetiivalised, *Diptera*; ripstiivalised, *Thysanoptera*; rautsikud,

Myrmica). Kuigi putukad käivad õitel pigem juhuslikult, on orhideel võrdlemisi kõrge viljumistase, mis viitab iseviljastumisele (Claessens & Kleynen, 2011; Jersáková *et al*., 2022). Fotodelt määrati kolm interaktsiooni, kõik seltsi tasemel. Üks interaktsioon oli kahetiivalisega, mida kinnitab kirjandus, kuid seltsi tasemel määrangut ei saa üks-ühele võtta.

Suurel käopõllel on seevastu kirjanduse andmete põhjal kõige arvukamalt tolmeldajaid – lausa 143 unikaalset interaktsioonipartnerit. Neist 67 on Eestiski levinud, lisaks 17 harva Eestis leitud taksonit. Interaktsioone fotodelt kogunes vaid neli ning madal määrangutäpsus ei võimalda hinnata, kas kirjanduses on mõnele neist kinnitust.

Väikese käopõlle tolmeldajatest on kirjanduses kinnitatud viis unikaalset erineva täpsusega määrangut. Eestis võib neist esineda nelja. Määranguid fotodelt oli kaks ning kummalegi polnud kirjanduses kinnitust.

3.3.5. Perekond pisikäpp (*Epipogium*)

Maailmas on pisikäpa (*Epipogium*) perekonnas kaks liiki (Claessens & Kleynen, 2011), kellest üks esineb Euroopas ja ka Eestis – lehitu pisikäpp (*E. aphyllum*). Lehitul pisikäpal on lehtede asemel vaid pruunikad lehetuped varre ümber (Claessens & Kleynen, 2011; Pikner, 2013). Õiekattelehed on ühetaolised kollakad, kuid huul on südamekujuline, valkjas roosamustriline ning avanenud õiel ülespoole suunatud (Claessens & Kleynen, 2011). Õied lõhnavad vanilli või banaani järele ning eritavad vähesel määral nektarit (Claessens & Kleynen, 2011; Taylor & Roberts, 2011). Paljud eritatavad lõhnaained on just kiletiivalistele atraktiivsed (Jakubska-Busse *et al*., 2014).

Kirjanduse põhjal on teada 17 lehitu pisikäpa tolmeldajat, kellest 14 on liigi täpsusega määratud. Enamik teadaolevatest tolmeldajatest on kiletiivalised, sh mitu liiki kimalasi, kuid vähemal määral on teada pisikäpa interaktsioone ka kahetiivaliste ja mardikalistega. Kõik teadaolevad tolmeldajad esinevad ka Eestis. Seitsmest fotovaatlustest määrati kuus unikaalset interaktsiooni, millest kolme tolmeldajastaatust kinnitab kirjandus.

3.3.6. Perekonnad sookäpp (*Hammarbya*), soohiilakas (*Liparis*), soovalk (*Malaxis*), koralljuur (*Corallorhiza*)

Perekondadest sookäpp (*Hammarbya*), hiilakas (*Liparis*), soovalk (*Malaxis*) ja koralljuur (*Corallorhiza*) kasvab Eestis igast perekonnast vaid üks liik. Need orhideed on väikesekasvulised ja rohekates värvides, mistõttu looduses sageli raskesti märgatavad. Kirjanduses on nende kohta teada vaid üksikud kinnitatud tolmeldajad või on kirjeldatud isetolmlemist.

Sookäpa (*Hammarbya paludosa*) õitel on magus kurgilõhn ning õies leidub väike kogus nektarit (Reeves & Reeves, 1984, refereeritud allikatest: Claessens & Kleynen, 2011; Tatarenko *et al*., 2022). Õisi külastavad kahetiivalised, kaks liiki on kinnitatud tolmeldajateks: seenesääsklane *Phronia digitata* ja leinasääsklane *Sciara hemerobioides* (Tatarenko *et al*., 2022). Isetolmlemist takistab polliiniumite paiknemine õies: õie arengus on õis pöördunud 180 kraadi võrra rohkem kui harilikult orhideedel, mille tagajärjel on huul suunatud üles ning polliiniumid paiknevad emakasuudmest madalamal (Claessens & Kleynen, 2011; Tatarenko *et al*., 2022). Seega arvatakse, et liik sõltub täielikult tolmeldajatest ning ka isesobivus on välistatud (Claessens & Kleynen, 2011; Tatarenko *et al*., 2022). Lisaks eelnevalt mainitud kahele kinnitatud tolmeldajaliigile on tolmeldajana kirjanduses toodud ka seenesääsklaste perekond *Neuratelia*. Tolmeldaja seenesääsklane *Phronia digitata* Eestis ei esine, kuid ülejäänud tolmeldajaid on Eestist leitud. Sookäpast leidus üks foto, mis kujutas interaktsiooni sipelglasega (*Formicidae*) ega saanud kirjandusest kinnitust.

Soohiilaka (*Liparis loeselii*) puhul on kinnitust leidnud isetolmlemisvõime (Jacquemyn *et al*., 2023). Isetolmlemisele aitab kaasa vihm, mille toimel polliiniumid kukuvad emakasuudmele (samas). Isetolmlemist soodustab ka õie asend: sammas paikneb püstiselt, tolmukapea horisontaalselt ning polliiniumid täpselt emakasuudme kohal (Claessens & Kleynen, 2011). Õite värvi ja struktuuri muutus võib jätta mulje nektarist, kuid nektar puudub ning õied on lõhnatud (Claessens & Kleynen, 2011). Kirjanduses pole kinnitatud ühtegi soohiilaka tolmeldajat. Vaid ühel Facebookis toodud fotol esines soohiilaka õiel selgrootu: hiidämblik (*Dolomedes fimbriatus*).

Ainulehisele soovalgule (*Malaxis monophyllos*) on iseloomulik sookäpaga sarnane õieareng, mille tagajärjel on huul suunatud ülespoole (Claessens & Kleynen, 2011). Ainulehine soovalk meelitab tolmeldajaid kahetiivalistele suunatud lõhnabuketiga, millest võib leida atraktiivseid komponente nii nektaritoidulistele kui ka seentest huvitatud perekondadele (Jermakowicz *et al*., 2022).

Ainulehise soovalgu tolmeldajateks on kirjanduse põhjal üheksa kahetiivalist, kellest viis on liigini määratud. Neist kolme liigi esindajaid pole Eestist leitud. Fotode põhjal määrati kaks interaktsiooni, millest ühele annab kinnitust kirjandus ning teise määrangu täpsus pole järeldusteks piisav.

Kõdu-koralljuur (*Corallorhiza trifida*) on teadaoleva kirjanduse põhjal isetolmleja, kellel pole ühtegi kinnitatud tolmeldajat (Claessens & Kleynen, 2011; Füller, 1967). Muuhulgas on tuvastatud, et polliiniume on õiest raske eemaldada; need vabanevad õie arengu käigus sobival hetkel ning kukuvad emakasuudmele (Claessens & Kleynen, 2011). Kogutud kõdu-koralljuure fotodelt määrati neli unikaalset interaktsioonipartnerit kolmest eri seltsist (kahetiivalised, mardikalised, nokalised), kuid kirjanduses info puudub ning polliiniume polnud fotodel näha.

3.3.7. Perekond öövilge (*Goodyera*)

Perekonnast öövilge (*Goodyera*) kasvab Eestis vaid üks liik: roomav öövilge (*G. repens*). Ainsa Eesti orhideena on tema vars ja õied üleni kaetud näärmekarvadega. Valged õied on väikesed ja torujad ega avane täielikult (Claessens & Kleynen, 2011). Õied lõhnavad magusalt ning tagahuule põhjal on nektarit eritavad moodustised (Claessens & Kleynen, 2011). Kirjanduse põhjal on roomaval öövilkel kümme unikaalset tolmeldajat, kes kõik kuuluvad kiletiivaliste seltsi, kellest omakorda üheksa kuulub kimalaste (*Bombus*) perekonda. Eestis ei esine neist vaid üks liik (*B. mastrucatus*). Fotodelt leiti kaks interaktsioonipartnerit, kellest üks oli kimalaste perekonna esindaja ning võib seega olla tolmeldaja.

3.3.8. Perekond muguljuur (*Herminium*)

Harilik muguljuur (*Herminium monorchis*) on oma perekonna ainus esindaja Eestis. Õied on, nagu kogu ülejäänud taimgi, kollakasrohelised ning lõhnavad mee järele (Claessens & Kleynen, 2011). Erinevalt paljudest orhideedest pole muguljuure huul teistest õiekattelehtedest märgatavalt erinev. Nektari olemasolu üle õies on lahkarvamusi, kuid viimase teadmise järgi eritab muguljuur väikses koguses nektarit huule basaalses osas (Claessens & Kleynen, 2011). Tolmeldaja maandub õisikul ning hakkab otsima nektarit, pugedes selleks täiesti õie sisse (Claessens & Kleynen, 2011). Polliiniumid kinnituvad kleepketta abil putuka reiele ning nihkuvad viisil, mis ei takista putuka liikumist ning mis järgmises õies tagab jõudmise emakasuudmele (samas).

Hariliku muguljuure unikaalseid tolmeldajapartnereid on kirjanduses välja toodud 30, kellest 29 on liigini määratud. Neist peaaegu 90% kuulub kiletiivaliste seltsi. Seevastu Eestis on tuvastatud vaid kaks neist: nääpspehmekoore liik *Malthodes brevicollis* ning kiresvamplaselaadsete perekond *Perilampus*. Muguljuure interaktsioone fotodelt tuvastati viis, millest kirjandus ei kinnitanud ühtegi. Määrangute täpsus jäi sugukonna või seltsi tasemele ning ühelgi fotol polnud näha polliiniume.

3.3.9. Perekond käokeel (*Platanthera*)

Eestis kasvab kaks liiki käokeeli (*Platanthera*): kahelehine käokeel (*P. bifolia*) ja rohekas käokeel (*P. chlorantha*), Perekonna liikide õied on valged või rohekamad, huul on pikk ja allasuunatud (Claessens & Kleynen, 2011). Kannus on pikk ja sisaldab nektarit (Claessens & Kleynen, 2011). Tavalised tolmeldajad on ööliblikad, kes õhtuhämaruses erituva tugeva lõhna ja kiirgava valge värvi peale nektariga maiustama tulevad (samas). Eesti liikide peamine erinevus seisneb polliiniumite paiknemises: kahelehisel käokeelel astsevad need paralleelselt, rohekal käokeelel aga nurga all (Pikner, 2013). Polliiniumite erinev paiknemine ning kannuste erinev pikkus mõjutavad nende tolmeldajate efektiivsust.

Kahelehisel käokeelel on teadaolevalt 20 unikaalset tolmeldajat, kellest 19 on liblikaliste seltsi esindajad ning üks kahetiivaliste seltsist. Kõikide liikide esinemise kohta Eestis on kirjeid eElurikkuses. Kolmest fotovaatlusest ükski ei saanud kirjandusest kinnitust. Roheka käokeele unikaalseid tolmeldajaid on kirjanduse põhjal 41, kellest enamik on samuti liblikalised ning vaid üks kahetiivaliste esindaja. Nelja liigi kohta pole Eestis kirjeid. Fotodelt tuvastati kaks interaktsiooni, mis ei saanud kirjanduse põhjal kinnitust.

3.3.10. Perekond käoraamat (*Gymnadenia*)

Eestis kasvab kolm liiki käoraamatu (*Gymnadenia*) perekonnast: harilik käoraamat (*G. conopsea*), tihedaõieline käoraamat (*G. densiflora*) ja lõhnav käoraamat (*G. odoratissima*). Kuigi välimuselt on harilik ja tihedaõieline käoraamat küllaltki sarnased, on tõestatud nende geneetiliselt piisavalt suur erinevus kahe liigina määratlemiseks (Stark *et al*., 2011). Seevastu pärineb suur osa tolmeldamisökoloogiat puudutavast infost varasemast ajast ning seetõttu on artiklites käsitletud harilikku ja tihedaõielist käoraamatut hariliku käoraamatu liigi all *sensu latu* (Meekers *et al*.,

2012). Ka selles töös võtab autor kirjanduse andmed arvesse sellisel kujul. Käoraamatute õisikud on silinderjad, õied väikesed ja lõhnavad, kannus on pikk ja sisaldab nektarit (Claessens & Kleynen, 2011). Tolmeldajad on tavaliselt suuremad ning maanduvad õisikul, õied on kohastunud imilondiga tolmeldajatele (liblikalised) ning kleepketas kinnitub kergesti peene objekti ümber.

Hariliku käoraamatu (*G. conopsea s.l.*) tolmeldajateks on kirjanduses määratud 41 unikaalset liiki, kellest enamik kuulub liblikaliste seltsi. Nendest 35 esineb ka Eestis. Lõhnava käoraamatu tolmeldajaid on kirjanduse põhjal teada 21, kellest 15 liigi kirjeid esineb ka Eesti elurikkuse andmebaasis. Valdavalt on teadaolevad tolmeldajad liblikaliste seltsist, aga on ka kaks nokaliste liiki. Fotode määrangud arvestavad juba hilisemat klassifikatsiooni. Hariliku käoraamatu (*G. conopsea*) fotovaatlusi kogunes 12 ning interaktsioonidest ühel oli võimalik tuvastada polliiniume putuka kehal. Selleks potentsiaalseks tolmeldajaks oli aasa-verikireslane (*Zygaena lonicerae*) ning kirjandusest sellele kinnitust ei saanud. Kirjandus kinnitas vaid niidupunnpea (*Ochlodes sylvanus*) tolmeldajastaatust. Tihedaõielise käoraamatu (*G. densiflora*; *G. conopsea* s.l.) fotosid koguti neli, millel unikaalseid interaktsioone oli kolm. Kahel juhul tuvastati fotolt polliiniume kandev isend: pääsusaba (*Papilio machaon*) ning luha-verikireslane (*Zygaena trifolii*). Kirjandus toetas vaid viimasena mainitut ning samuti kolmandat interaktsiooni suur-verikireslasega (*Zygaena filipendulae*). Lõhnava käoraamatu fotosid laekus samuti neli, kuid ühelgi fotol polnud tuvastatavaid polliiniume ning kirjandus ei kinnitanud ühegi interaktsioonipartneri tolmeldajastaatust.

3.3.11. Perekond sõrmkäpp (*Dactylorhiza*)

Perekond sõrmkäpp (*Dactylorhiza*) on kõige keerulisem taksonoomiline rühm orhideesid Eestis. Kurbeli ja Hirse orhideemääraja (2024) järgi on perekonnast Eestis esindatud kuus liiki ning eristatakse veel viit alamliiki. Ühe taksoni (puhtu sõrmkäpp) määratlus on ebaselge ning vajab edasisi geneetilisi uuringuid. Seega kokku eristatakse Eestis sõrmkäpa perekonnas 11 taksonit.

Sõrmkäppade õied on tolmeldajatele hästi avatud: suur huul on terve või kolmesagaraline, ning tihti on sellel nektarijuhist imiteeriv lillakas-roosakas muster (Claessens & Kleynen, 2011). Külgmised tupplehed on suunatud külgedele ning ülejäänud kolm moodustavad n-ö kiivri samba kohale (samas). Enamik sõrmkäppi on toidupetjad (v.a rohekas õõskeel, kes pakub nektarit tasuna) ning tolmeldaja pea suurus sobitub kannuse avausega (Claessens & Kleynen, 2011). Nektarit

otsides püüab tolmeldaja siseneda võimalikult palju, puutudes vastu sammast, kus kleepketta membraan eemaldub ning polliiniumid kleepuvad tolmeldaja pea külge (samas). Vööthuul-sõrmkäpal on tuvastatud isetolmlemise kõrgemat taset õisikus, kui õisikut külastab vähe tolmeldajaid (Tałałaj *et al*., 2019).

Täpilise sõrmkäpa (*D. incarnata* subsp. *cruenta*), balti sõrmkäpa (*D. majalis* subsp. *baltica*), saaremaa sõrmkäpa (*D. majalis* subsp. *elatior*, tõenäoliselt valemäärang (T. Hirse, isiklik suhtlus, 23.03.2026)), Russowi sõrmkäpa (*D. russowii*) ja puhtu sõrmkäpa (*D*. sp., töös kasutatakse nime *D. vironii*, mis otsustati jätta ametlikuks nimeks kaitsealuste taimeliikide nimekirja uuendamise koosolekul (T. Hirse jt, isiklik suhtlus, 23.03.2026)) kohta pole kirjanduses tolmeldajate infot. Kahkjaspunase sõrmkäpa (*D. incarnata*) tolmeldajana on teada jaanikimalane (*Bombus humilis*) ning alamliigi kollakas sõrmkäpa (*D. incarnata* subsp. *ochroleuca*) tolmeldajana meemesilane. Balti ja saaremaa sõrmkäpad on Kurbeli ja Hirse määraja (2024) põhjal laialehise sõrmkäpa (*D. majalis*) alamliigid. Laialehise sõrmkäpa tolmeldajaid on teada kümme, kellest üheksa esineb Eestis. Üheksa laialehise sõrmkäpa tolmeldajatest on kiletiivaliste esindajad ning üks on mardikaline. Eestis pole neist vaid üht kiletiivalist. Leeder-sõrmkäpa (*D. sambucina*) 15 teadaolevast tolmeldajast on kõik kiletiivaliste esindajad ning neid liike on leitud ka Eestis. Roheka õõskeele (*D. viridis*, sünonüüm *Coeloglossum viride*) tolmeldajaid on teada 13, kellest üheksa on mardikaliste seltsist. Kahte liiki kiletiivalistest tolmeldajaid pole Eestist leitud. Kõige põhjalikumalt on uuritud kuradi-sõrmkäpa (*D. maculata*) ja vööthuul-sõrmkäpa (*D. maculata* subsp. *fuchsii*) tolmeldajaid, kelle puhul on kirjeldatud vastavalt 26 ja 35 unikaalset tolmeldajataksonit. Nende tolmeldajate hulgas on enam-vähem võrdses osakaalus esindatud kiletiivalised ja mardikalised, vähemal määral ka kahetiivalised. Eestist pole neist leitud vaid paari mardikalise liiki.

Kahkjaspunase sõrmkäpa fotovaatlusi oli kolm, millest ühelgi polnud näha polliiniume. Ükski fotodel esinenud tolmeldajatest ei saanud ka kirjandusest kinnitust. Lisaks laekus neli fotot alamliigi, kollaka sõrmkäpa interaktsioonide kohta, mis samuti ei leidnud kirjandusest kinnitust. Leeder-sõrmkäpast esitatud fotol oli interaktsioon röövikuga, kes pole tolmeldajaks sobilik. Rohekast õõskeelest fotovaatlusi koguda ei õnnestunud. Kuradi-sõrmkäpa fotodelt tuvastati kuus interaktsiooni viie unikaalse interaktsioonipartneriga. Ükski ei leidnud kinnitust kirjandusest,

kuigi neljal juhul oli tegu mardikalisega. Vööthuul-sõrmkäpa seitsmest interaktsioonist sai kirjandusest kinnitust üks: karuspõrnikas (*Trichius fasciatus*).

Fotodel olid esindatud ka need liigid ja alamliigid, kelle kohta kirjandus puudus. Balti sõrmkäpa interaktsioonivaatlusi oli kokku neli, ühelgi juhul polnud putuka kehal näha polliiniume. Saaremaa sõrmkäpa puhul laekus üks foto, kus samuti polnud näha polliiniume. Russowi sõrmkäpa kohta saadi fotodelt kaks interaktsioonimäärangut. Ka puhtu sõrmkäpast esitati üks foto, millel tuvastati interaktsioon.

3.3.12. Perekond käpp (*Orchis*)

Eestis leidub perekonnas käpp (*Orchis*) kahte liiki: jumalakäpp (*O. mascula*) ja hall käpp (*O. militaris*) (Kurbel & Hirse, 2024). Lisaks eristatakse jumalakäpa alamliiki lõuna-jumalakäpp (*O. mascula* subsp. *speciosa*). Käpa perekonna liikide õied on enamasti roosakad kuni lillakad, kolmehõlmalisel huulel on enamikel liikidel täppidest ja/või karvakestest nektarijuhis (Claessens & Kleynen, 2011). Kannus on hästi arenenud, kuid õites pole nektarit (samas). Tolmeldaja suised on kannusest lühem, mistõttu peab ta end vastu õit suruma, proovides põhjani jõuda (Claessens & Kleynen, 2011, lk 217). Selle käigus kleebitakse tema pea külge polliiniumid, millega tolmeldaja järgmise õie juurde lendab (samas).

Jumalakäpa unikaalseid tolmeldajaid on kirjanduses toodud 37, kellest Eestis puuduvad kirjed kahel liigil. Valdav enamus tolmeldajatest on kiletiivaliste seltsist. Alamliigi lõuna-jumalakäpa kohta kirjanduses eraldi tolmeldamisinfot ei leidunud. Hallil käpal on kirjandusepõhiseid unikaalseid tolmeldajaid on 68, kellest kolm kahetiivaliste liiki Eestis ei esine. Tolmeldajate seas on esindatud mitme seltsi liigid, kuid kiletiivaliste esindajad on enamuses. Fotovaatlusi kogunes jumalakäpast viis, kuid polliiniume polnud neil näha. Üks vaatlus (tume kimalane, *Bombus ruderarius*) sai kirjanduse põhjal kinnitust. Lõuna-jumalakäpa interaktsioonidest ühtegi fotot analüüsi ei saadud. Halli käpa interaktsioone määrati fotodelt seitse, kuid kirjandus ei toetanud neid.

3.3.13. Perekond tõmmukäpp (*Neotinea*)

Perekonnast tõmmukäpp (*Neotinea*) esineb Eestis üks liik – harilik tõmmukäpp (*Neotinea ustulata*), tihti nimetatud kui tõmmu käpp või tõmmukäpp. Orhideel on kaks varieteeti, mis

erinevad morfoloogiliselt ja fenoloogiliselt. Väikeste õite, tiheda ja rulja õisikuga kevadine tõmmukäpp (*N. ustulata* var. *ustulata*) õitseb mai keskpaigast juuni keskpaigani (Kurbel & Hirse, 2024). Suvise tõmmukäpa (*N. ustulata* var. *aestivalis*) taimed on pikemad ja saledamad ning õisikud hõredamad, lisaks alustab suvine varieteet õitsemist kõige varem juuni lõpus, tavaliselt juuli esimeses pooles (samas). Tõmmukäpp ei tooda nektarit, kuid õied lõhnavad tolmeldajate meelitamiseks (Tali *et al*., 2003). Kevadise tõmmukäpa lõhn on mesiselt magus, seevastu suvine lõhnab pigem ebameeldivalt (Tali *et al*., 2003).

Suur erinevus õitseajas ning lõhnas tingib ka erinevuse tolmeldajates. Kirjanduse põhjal on teada kummagi varieteedi kohta üks efektiivne tolmeldaja: kevadist tõmmukäppa tolmeldab väike-õiesikk (*Pseudovadonia livida*), suvist röövikukiini liik *Tachina magnicornis*. Tõmmukäpa fotodelt määrati kolm interaktsiooni. Lisaks laekus üks foto suvise varieteedi kohta, millel oli interaktsioon suur-verikireslasega (*Zygaena filipendulae*). Ühelgi fotol polnud näha polliiniume ning kirjandus neid tolmeldajatena ei kinnitanud.

3.3.14. Perekond koerakäpp (*Anacamptis*)

Koerakäpa perekond (*Anacamptis*) on Eestis esindatud kahe liigiga: arukäpa (*A. morio*) ja püramiid-koerakäpaga (*A. pyramidalis*). Varasemalt oli püramiid-koerakäpp oma perekonna ainus liik ning arukäpp kuulus perekonda käpp (*Orchis*). Eestis esinevad liigid nektarit ei paku (Claessens & Kleynen, 2011). Püramiid-koerakäpa huulel on kaks naastukest kummalgi pool kannuseava, mis juhatavad tolmeldavale liblikale teed (Claessens & Kleynen, 2011). Avaus on väga kitsas ning liblika suised puutuvad otsides vastu kleepketta membraani, edasi otsides kleepketas kinnitub suise külge ning tagab polliiniumi edasikandumise (samas). Varasemate käpa perekonna liikmete tolmeldamine sarnanebki käpa perekonna liikidele.

Arukäpal on kirjanduse põhjal teadaolevalt 32 unikaalset tolmeldajat, kellest 28 kohta on kirjeid Eestist. Kolmveerand neist unikaalsetest tolmeldajatest kuulub kiletiivaliste seltsi. Püramiid-koerakäpa unikaalseid tolmeldajaid mainiti kirjanduses 56, kellest üheksa esinemist Eestis pole tuvastatud ning üht taksonit ei õnnestunud tänapäevase nimega määratleda. Peaaegu 90% püramiid-koerakäpa tolmeldajatest on liblikalised. Arukäpa kohta fotovaatlusi ei kogunenud, püramiid-koerakäpast esitati seitse fotot. Fotodel polnud näha polliiniume, kuid kolme interaktsioonipartneri tolmeldajastaatust kinnitab kirjandus.

3.3.15. Perekond putukõis (*Ophrys*)

Putukõie (*Ophrys*) perekonnast kasvab Eestis üks liik: kärbesõis (*O. insectifera*). Putukõie perekonna liigid on suguliselt petjad ning tolmeldaja meelitamiseks on õie huul putukat meenutav (Claessens & Kleynen, 2011). Kannus puudub ning nektarit ei toodeta, samuti on lõhn inimesele raskesti tajutav (Claessens & Kleynen, 2011). Tolmeldajateks on isased putukad, kes meelitatakse õiele emasele putukale viitava lõhna ja välimusega (Claessens & Kleynen, 2011, lk 329). Sellisel tolmeldamisel on edu, kui tolmeldamine toimub enne emaste putukate talveunest ärkamist (viide!!). Schatz *et al.* (2020) seavad kahtluse alla teooria, et perekonna *Ophrys* liikidel on väga spetsialiseerunud tolmeldajad, sest nende analüüsist selgus, et rohkem tolmeldajaid on teada põhjalikumalt uuritud liikide puhul. Seniste teadmiste põhjal võiks arvata, et kuigi igal selle perekonna orhideeliigil võib olla üks põhiline tolmeldaja, on suure tõenäosusega ka teisi, kes vähemal määral tolmeldavad.

Kirjanduse põhjal on kärbesõiel kaheksa unikaalset tolmeldajat, kellest kõige enam mainitakse mesilaselaadsete liiki *Argogorytes mystaceus*. Kärbesõie unikaalsete tolmeldajate arv on peaaegu kaks korda väiksem kui toidupetjatel ning väikese nektarikogusega liikidel ning üle kolme korra väiksem kui ülejäänud nektaripakkujatel.Kahte kirjanduses mainitud liiki Eestis ei leidu. Fotodelt määrati kuus interaktsiooni, millest kolme kinnitas kirjandus. Neist kaks olid eelnevalt mainitud *A. mystaceus* esindajad.

3.3.16. Perekond tanukeel (*Hemipilia*)

Eestis ja Euroopas on sellest perekonnast esindatud ainult üks liik: sale tanukeel (*Hemipilia cucullata*). Sale tanukeel leiti Eesti territooriumilt alles 2024. aasta juulis (MTÜ Käoraamat & Loodusajakiri, 2024). Euroopas on liik haruldane, oma levila läänepiiril (samas). Sale tanukeel pakub tolmeldajatele nektarit, tema õied on lillakasroosad ja väga väikesed (Claessens & Kleynen, 2011, lk 341). Kirjanduses on mainitud vaid kahte tolmeldajat: tolmeldaja sugukonnast mesilaslased (*Apidae*) ning põldkimalane (*Bombus pascuorum*). Facebookist leiti üks foto interaktsioonist, kus võimalikuks tolmeldajaks oli aedkimalane (*B. hortorum*).

4. Arutelu

Kui maailma orhideedeliikide puhul jaotuvad petvad ja tasu pakkuvad liigid teadaolevalt sarnases osakaalus tasu pakkujate väikese enamusega, siis Eesti liikide puhul on ülekaalus petmine (tasu pakkujaid 18, petjaid 23). Lisaks on Eestis kaks liiki, kelle kohta pole tolmeldamisstrateegiat määratud, kuid on täheldatud isetolmlemist: soohiilakas ja kõdu-koralljuur. Tasuna kasutavad kõik Eestis esinevad tasu pakkuvad orhideeliigid nektarit, kuigi maailmas on tasuna levinud ka näiteks vahad, lõhnaained ja trihhoomid (tabel 1). Nektarit pakkuvate orhideede hulka kuuluvad Eestis näiteks suuremad perekonnad käoraamat, neiuvaip ja pesajuur. Enamik petvatest orhideeliikidest Eestis on toidupetjad nagu maailmaski, näiteks Eestis perekonnad käpp ja sõrmkäpp. Sugulist pettust kasutab Eestis tolmeldamisstrateegiana vaid üks liik – kärbesõis.

4.1. Eesti orhideeliikide tolmeldamisstrateegiad ja spetsialiseeritus

Eesti orhideetaksonitest 18 pakuvad tolmeldajale tasuna nektarit, neist kolme liigi puhul on nektari eritamine ja kogus olnud eri autorite arvates vaieldav. Toidupetjaid oli 22 taksonit ning neist tolmeldamisökoloogilist infot leidus neist vaid 15 kohta. Orhideeliigi/-perekonna generalismi tolmeldajate suhtes saab pidada tõendatuks, kui teadaolevaid efektiivseid tolmeldajaid on palju. Keerulisem on lugu tolmeldajale spetsialiseerumisega, sest vähem teadaolevaid tolmeldajaid võib tähendada ka madalamat uuritust (Schatz *et al*., 2020). Seetõttu võib kirjanduse põhjal väita, et perekonnad koerakäpp ja käpp ning liigid suur käopõll ja soo-neiuvaip on generalistid. See on kooskõlas kirjanduses toodud väitega, et nektarit pakkuvad ja toidupetjad on pigem generalistid. Seevastu tekitab küsimusi tõmmukäpa teadaolevate tolmeldajate arv: kirjanduse põhjal on liik toidupetja, kuid kummagi varieteedi kohta on teada vaid üks tolmeldaja. Võimalik, et tõmmukäpa toidupettus on spetsiifilisem või et kõiki tolmeldajaid pole veel tuvastatud. Teine toidupetja, kellel on teadaolevalt vaid mõned tolmeldajad, on kahkjaspunane sõrmkäpp. Siingi võib olla tegu madala uuritusega. Lisaks on sõrmkäpa perekonna taksonite hulgas mitu alamliiki ja liiki, kelle kohta puudub tolmeldamisinfo. Ülejäänud liikide puhul on kõigi vähem kui viie teadaoleva tolmeldajaga liigi ühistunnuseks madal kasv ning seetõttu raskemini märgatavus, mis võib olla üheks põhjuseks, miks neid vähem on uuritud. Samuti ei saa välistada, et rohelusse sulanduv välimus ning väiksem nektarikogus võivad vähendada märgatavust ja atraktiivsust ka tolmeldajate silmis. Nektarit pakkuvatest liikidest on roomaval öövilkel üllatavalt väike unikaalsete tolmeldajate arv (10). Lisaks on enamik tolmeldajatest kimalased, kes on taimede valimisel generalistid. Brzosko *et al*.

(2023) seletasid roomava öövilke spetsialiseerumist generalistidest tolmeldajatele näiteks kasvukohaga: hämaras metsas, kus öövilge kasvab, ei pruugigi olla arvukalt teisi õistaimi ning kimalased saavad sel viisil teha pikemaid toiduretki. Perekondade koerakäpp ja käpp puhul oli märgata liigi või perekonna tasandil spetsialiseerumist putukaseltsidele. Püramiid-koerakäpa tolmeldajatest enamik olid liblikalised ning arukäpa ja käpa perekonna tolmeldajatest enamik kuulus kiletiivaliste seltsi. Seda tulemust kinnitab ka Carlomagno *et al*. (2024) uurimus, kus jõuti järeldusele, et perekondade koerakäpp ja käpp liikidel esineb toidupettusele vaatamata nõrk spetsialiseerumine tolmeldajate osas.

4.2. Eesti orhideeliikide teadaolevad tolmeldajad

Koos kirjanduse põhjal Eestis esinevate interaktsioonipartneritega on Eesti orhideetaksonite kohta teada 833 unikaalset tolmeldamisinteraktsiooni. Kirjanduse põhjal koostatud potentsiaalne interaktsioonivõrgustik (joonis 4) viitab, et nii mõnedki liigid on generalistlikumad. Näiteks esines suurel käopõllul ja soo-neiuvaibal interaktsioone arvukate tolmeldajaliikidega, samas kui mõnede liikide kohta on teada vaid mõned üksikud tolmeldajad või puuduvad andmed hoopiski. Tuleb aga arvestada, et see ei pruugi tähendada, et viimased on oluliselt spetsialiseerunumad, kuna osalt võib see muster peegeldada ka mõnede liikide oluliselt väiksemat uuritust. Fotodelt kogutud 172 interaktsioonivaatlusest sai kirjandusest tolmeldamise osas kinnitust 32 interaktsiooni. Neist kümnel juhul oli fotol tuvastav tolmeldaja polliiniumitega. Lisaks neile kümnele oli veel kuus polliiniumitega fotot, kus kirjandus tolmeldajat ei kinnita. Need tulemused näitavad, et senised andmed võivad olla lünklikud ning et tegelikkuses võib esineda olulisel määral selliseid interaktsioone, mis on lihtsalt jäänud seni dokumenteerimata. Kindlasti vajavad aga nii kirjanduse põhjal tuvastatud interaktsioonid võimalike tolmeldajatega kui ka fotode põhjal tehtud vaatlused Eesti looduses toimimise kinnitamiseks täiendavaid välitöid.

Teadaolevate tolmeldajate arv on Eesti orhideeliikidel kirjanduse põhjal küllaltki varieeruv, seda ka näiteks sellistes orhideeperekondades, kus tolmeldamisstrateegia on sama ning liikide õietunnused sarnased. Sellel võib olla erinevaid põhjusi, näiteks varieeruvus liigi atraktiivsuses uurijate jaoks ning sellest tulenev eespool mainitud madalam uuritus. Seetõttu ei saa koostatud sünteesivõrgustike põhjal teha ulatuslikke järeldusi erinevate orhideeliikide spetsialiseerituse või konkreetsete tolmeldajaliikide arvude kohta. Samuti võib orhideede ja tolmeldajate vahelistest interaktsioonidest täpsema ülevaate saamist takistada pidevalt muutuv süstemaatika. Näiteks

sõrmkäpa perekonna alamliikide kohta oli tolmeldamisinfot vähe, erandina vööthuul-sõrmkäpp, kes varem määratleti liigina. Sõrmkäppade perekonna süstemaatika on seniajani ebaselge, mistõttu on keeruline uurida konkreetse taksoni tolmeldajaid. Lisaks annavad sõrmkäpad teistest orhideeperekondadest sagedamini hübriide, mis raskendab nende määramist. Konkreetsete tolmeldajate tuvastamine eeldab aga esmalt orhideeliigi määramist, et saaks tolmeldamistegevust sellega seostada. Samas võib hübridiseerumine tuleneda just orhideede sarnasusest, mistõttu tolmeldajad neil vahet ei tee ning kannavad tolmpakikesi eri liikide ja alamliikide vahel. Sõrmkäppade perekonnas on ka alamliike, mis kasvavad ainult Eestis. Nende tolmeldamist saab seega uurida vaid Eestis, mida võib raskendada nende väike levila ja ohustatus. Piirkonnaspetsiifilisele tolmeldajakooslustele kohanemine võib olla üks põhjustest, miks alamliigid on tekkinud. Seda on uurinud Sun *et al*. (2014) lõhnava käoraamatu madala maa ja mäestiku populatsioonide võrdluses.

4.3. Orhideede uurimise meetodid ja harrastusteaduse kasutamine

Orhideede tolmeldamisökoloogia uurimisel on seni olnud kasutusel peamiselt traditsioonilised välivaatlused, kus väljavalitud uurimisaladel jälgitakse tolmeldamiskäitumist ning püütakse kinni tolmeldajate isendeid. Lisaks on kasutatud pildistamist, videoteseiret ning orhideede lõhnaainete keemilist analüüsimist. Käesolevas töös kasutati Eesti orhideede tolmeldajatest ja tolmeldamisstrateegiatest ülevaate saamiseks peamiselt muudes geograafilistes piirkondades kogutud koondandmestikke. Samuti katsetati pilootuuringuna harrastusteaduslikku lähenemist, mille raames paluti inimestel saata fotosid orhideedest võimalike tolmeldajatega.

Schatz *et al.* (2020) soovitavad oma ülevaatliku analüüsi põhjal tolmeldajate uurimise meetodeid ühtlustada, et tagada tulemuste parem kvaliteet ning võrreldavus. Näiteks toovad nad välja, et tolmeldaja tuleks pildistamise asemel kinni püüda, et entomoloog saaks liigi ja soo korrektselt määrata. Tolmeldamisökoloogiliste tööde tulemused peaks kindlasti inglise keeles avaldama, sest Schatz *et al*. (2020) peavad võimalikuks emakeelsete allikate olemasolu, millele teadlased mujalt maailmast ligi ei pääse. Samuti võiks tolmeldajate uurimisel suuremat rõhku panna nende ökoloogiale, sh tolmeldamiskäitumisele, elupaigaeelistusele, kehasuuruse varieeruvusele ja muudele tolmeldamist mõjutavatele funktsionaalsetele tunnustele, sest see aitaks paremini mõista ka orhideede tolmeldamisstrateegiaid (Schatz *et al.*, 2020).

Selle lõputöö fotode kogumise üleskutse tulemused kinnitavad, et interaktsioonipartnerite määramine fotodelt ei ole alati liigi täpsusega võimalik. Põhjuseks võib olla nii pildi kvaliteet kui ka pildistamisnurk. Näiteks on kimalaste perekonna mõne liigi eristamiseks vajalik näha tagakeha tagumist otsa või liblikalistel tiiva üla- ja alakülge. Teine oluline aspekt on tolmeldamise kinnitamine: õiel või taimel peatumine ei viita tingimata tolmeldamisele. Potentsiaalseks tolmeldajaks saab fotol pidada interaktsioonipartnerit, kelle kehal paikneb polliinium tolmeldamist võimaldavas kohas. Esitatud 172 fotost oli polliiniume putuka kehal näha vaid 16 juhul. 48 fotol polnud tõenäoliselt näha tolmeldajat (ei kirjanduse põhjal ega autori arvates). Järelikult on fotopõhine harrastusteadus orhideede tolmeldamise uurimisel keerukama iseloomuga ning fotode kogumisel tuleks seada täpsemad tingimused ja juhised. Samuti võib kaaluda või kasutada kaasavama harrastusteaduse kasutamist, kus vabatahtlikud saavad ka tolmeldajaid püüda. Samas tuvastati fotodel kuus sellist polliiniumitega interaktsiooni, mille puhul kirjanduses kinnitust ei leitud, mis näitab, et harrastusteadus võib aidata seniteadmata interaktsioone dokumenteerida ning osutada lünkadele, mida edasise teadustöö kõigus võiks täpsemalt uurida. Lisaks tuleb edukaks andmehogumiseks tunda tolmeldajate ökoloogiat. Näiteks laekus fotosid käokeeltest päevasel ajal, kuigi nende efektiivsed tolmeldajad on ööliblikad, kes lendavad hämarikus.

Kokkuvõte

Orhideede suur liigirikkus ja spetsiifilised tolmlemismehhanismid on huvitanud teadlasi juba sajandeid. Mitmes Euroopa riigis on orhideede tolmeldamisbioloogiat põhjalikult uuritud, kuid Eesti kohta puudus seni süstemaatiline ülevaade. Tolmeldamisstrateegiaid on orhideedel palju ning mitmed, nt suguline pettus, eeldavad spetsialiseerumist. Orhideedele on iseloomulik petmisstrateegiate kasutamise suur osakaal.

Eesti orhideeliikidel esineb kolm tolmeldamisstrateegiat: (1) nektari pakkumine tasuna esineb 18 liigil, kellest kolmel on vähe nektarit, (2) toidupettus 22 liigil ja (3) suguline pettus ühel liigil. Nektarit tasuna pakkuvatel liikidel oli keskmiselt teadaolevaid tolmeldajaid (29) rohkem kui väikse nektari kogusega liikidel ja toidupetjatel (vastavalt 14 ja 15). Seevastu Eesti ainsal sugulisel petjal kärbesõiel oli teadaolevaid tolmeldajaid kaheksa, mis viitab suuremale spetsialiseeritusele. Kirjanduse põhjal võib väita, et perekonnad koerakäpp ja käpp ning liigid suur käopõll ja soo-neiuvaip on generalistid. Samas on mitme orhideeperekonna taksonite kohta vähe infot: 22 toidupetja taksonist on tolmeldamisökoloogilist infot vaid 15 kohta, mistõttu näiteks sõrmkäppade kohta ei saa konkreetseid järeldusi teha.

Lisaks traditsioonilisele välivaatlusele on orhideede tolmeldamise uurimiseks võimalik kasutada ka videosalvestust, keerulisemaid välikatseid ning lõhnaainete keemilist tuvastamist. Harrastusteadusliku pilootuuringu käigus koguti fotodelt 172 interaktsioonivaatlust, millest 32 sai kirjandusest tolmeldamise osas kinnitust. Neist kümnel juhul oli fotol tuvastav tolmeldaja polliiniumitega. Lisaks neile kümnele oli veel kuus polliiniumitega fotot, kus kirjandus tolmeldajat ei kinnita. See viitab võimalikele seniteadmata tolmeldajatele. Siiski oli fotode liigini määramine paljudel juhtudel keeruline ning orhideede tolmeldamise puhul on polliiniumi esinemine kehal oluline märk tolmeldamisest. Seetõttu tuleb harrastusteaduse rakendamisel anda edaspidi täpsemaid juhiseid ning kaaluda ka suurema osalusega harrastusteadust, kus vabatahtlikud saaksid tolmeldavaid putukaid ka määramiseks kinni püüda ning teadlastele saata.

Kuna Eestis on välivaatlusi tehtud vaid käokeele perekonna kohta, vajab Eesti orhideeliikide tolmeldamisökoloogia suuremat tähelepanu ning edasiuurimist. Tulemusi saab praktiliselt rakendada näiteks looduskaitseliste meetmete arendamiseks.

Summary

Scientists have been interested in the high species diversity and specific pollination mechanisms of orchids for centuries. While pollination ecology of orchids is thoroughly observed in some regions, there is no systematic review of pollinators and main pollination strategies for orchids in Estonia.

The study shows that orchid species in Estonia use three pollination strategies: (1) producing a nectar reward (18 species, of which three produces only a little amount of nectar), (2) food deception (22 species), and (3) sexual deception (one species). Those producing nectar reward had approximately 29 unique pollinator species, that was higher than of species with little nectar amount (14 pollinators) or food deception (15 pollinators). Fly Orchid (*Ophrys insectifera*), the only sexual deceptive species in Estonia, had less pollinators – eight species, which suggest greater specialization. We can assume on literature-based data analysis, that *Orchis* and *Anacamptis*, Common Twayblade (*Neottia ovata*) and Marsh Helleborine (*Epipactis helleborine*) are generalists in pollination.

At the same time, information on many orchids is insufficient is lacking completely: information on pollinators is available only for 15 food-deceptive orchids out of 22. In addition to traditional field observations, pollination can be examined using videorecordings, complex field experiments and chemical analysis of floral scents of orchids. Citizen science pilot study applied in this thesis yielded 172 interaction observations from photos. 32 of those got confirmed as pollination incidents, based on available literature. On ten of these, pollinaria were visible on photographed pollinators. Six photos had pollinators with pollinaria, depicting insects species that were not confirmed by previous studies, suggesting undocumented pollinators. However, species-level identification from photographs was difficult, and the presence of pollinaria on the body is a very important indicator of the species being a pollinator for orchids. Therefore, future citizen science studies should include clear guidelines. They may also benefit from more participatory approaches, such as capturing pollinating insects for identification.

More detailed studies in Estonia have so far been carried out only for the genus *Platanthera.* Pollination ecology of Estonian orchids thus suffers from strong knowledge gaps. The information is highly needed also for more effective conservation measures.

Tänusõnad

Olen ääretult tänulik oma juhendajatele Tsipe Aavikule ja Virve Sõbrale, kes aitasid mul edasi minna oma unistuste poole ning olid nõus juhendama tööd minule südamelähedasel teemal, andes asjalikku tagasisidet ning arutledes tekkivate probleemide üle.

Tänan südamest Eesti Orhideekaitse Klubi, kelle toetus ja soojad sõnad aitasid mul edasi töötada. Eriti suur tänu Tiiu Kullile materjalide laenamise ning nõuannete eest.

Samuti tänan entomolooge Toomas Esperki ja Villu Soont, kes kiirel perioodil aitasid määranguid kontrollida.

Suur aitäh kõigile fotode tegijatele, kes on oma fotosid Facebooki üles pannud või võtsid vaevaks neid otse minule saata: Ilmar Merekivi, Riina Mändel, Marit Kivisild, Rainar Kurbel, Aimar Säärits, Marika Lillepuu, Maris Saar, Ülle Kütsen, Aiki Tibar, Ina Petrova, Ain Piir, Mihkel Almers, Heli Faifruk, Katriin Reinsoo, Aivar Oras, Merja Roostalu, Eimar Kull, Oleg Tsymbarevich, Toomas Hirse, Kaire Ley, Erko Prints, Erika Kruup, Maret Õun, Maarika Puusepp, Piret Rabakukk, Jaak Neljandik, Ahti Kuris, Aivi Aunapuu, Karl Adami, Aive Aun, Anneli Palo, Laila Elhuveig, Mariann Peksar, Ülle Jõgar, Egle Liiskmann, Ülo Ormus, Kaarel Adamberg.

Tänan toetuse, kallistuste, ülelugemise ja ärakuulamise eest kõiki lähedasi!

Kirjanduse loetelu

Ackerman, J. D., Phillips, R. D., Tremblay, R. L., Karremans, A., Reiter, N., Peter, C. I., Bogarín, D., Pérez-Escobar, O. A., & Liu, H. (2023). Beyond the various contrivances by which orchids are pollinated: Global patterns in orchid pollination biology. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *202*(3), 295–324. https://doi.org/10.1093/botlinnean/boac082

Antonelli, A., Dahlberg, C. J., Carlgren, K. H. I., & Appelqvist, T. (2009). Pollination of the Lady's slipper orchid (*Cypripedium calceolus*) in Scandinavia – taxonomic and conservational aspects. *Nordic Journal of Botany*, *27*(4), 266–273. https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2009.00263.x

Ballantyne, G., Baldock, K. C. R., Rendell, L., & Willmer, P. G. (2017). Pollinator importance networks illustrate the crucial value of bees in a highly speciose plant community. *Scientific Reports*, *7*(1), 8389. https://doi.org/10.1038/s41598-017-08798-x

Bitonto, F. F., Costantino, R., Barberis, M., Bogo, G., Birtele, D., Cangelmi, G., Dal Cin, M., Devalez, J., Lenzi, L., Magagnoli, S., Minici, A., Sánchez, J. M., Zenga, E. L., Bortolotti, L., Navarro, L., Petanidou, T., Sgolastra, F., Traveset, A., & Galloni, M. (2025). LIFE 4 Pollinators' platform: How citizen science can help monitoring plants and pollinators. *AoB PLANTS*, *17*(3), plaf023. https://doi.org/10.1093/aobpla/plaf023

Brzosko, E., Bajguz, A., Burzyńska, J., & Chmur, M. (2023). In Which Way Do the Flower Properties of the Specialist Orchid Goodyera repens Meet the Requirements of Its Generalist Pollinators? *International Journal of Molecular Sciences*, *24*(10), 8602. https://doi.org/10.3390/ijms24108602

Carlomagno, F., Lanzino, M., Mendicino, F., Bonacci, T., & Pellegrino, G. (2024). Pollinator diversity of the food-deceptive orchids in southern Italy. *Plant Biology*, *26*(7), 1144–1153. https://doi.org/10.1111/plb.13728

Claessens, J., & Kleynen, J. (2011). *The Flower of the European Orchid. Form and Function* (1st tr). Jean Claessens & Jacques Kleynen.

Claessens, J., & Kleynen, J. (2017). The Pollination of European Orchids Part 6: Nectar As Attractant: Gymnadenia conopsea and Neottia ovata. *JOURNAL of the HARDY ORCHID SOCIETY*, *14 (4)*, 130–136.

Microsoft. (2026). Microsoft Copilot. [https://m365.cloud.microsoft/chat/conversation/2f06177a-8074-4775-aa1e-eb6e19c2e564?auth=2&redirfrom=CsrToSSR]

Dafni, A., & Ivri, Y. (1981). The flower biology ofCephalanthera longifolia (Orchidaceae)?pollen imitation and facultative floral mimicry. *Plant Systematics and Evolution*, *137*(4), 229–240. https://doi.org/10.1007/BF00982788

D'Aria, A., Scopece, G., Ciaschetti, G., Guzzetti, L., Scaccabarozzi, D., & Cozzolino, S. (2024). The deceptive pollination of *Anacamptis morio*: Generalised food deception or an initial step towards adaptive mimicry? *Plant Ecology & Diversity*, *17*(3–4), 123–134. https://doi.org/10.1080/17550874.2024.2412589

Dormann, C. F. (2011). How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Network Biology*, *1*(1), 1–20.

eElurikkus | EELURIKKUS - AVALEHT. (s.a.). Salvestatud 20. mai 2026 https://elurikkus.ee/

Eesti Orhideekaitse Klubi. (2026). https://orhidee.ee/

Ehlers, B. K., Olesen, J. M., & Ågren, J. (2002). Floral morphology and reproductive success in the orchid Epipactis helleborine: Regional and local across-habitat variation. *Plant Systematics and Evolution*, *236*(1), 19–32. https://doi.org/10.1007/s00606-002-0197-x

Fantinato, E., Del Vecchio, S., Baltieri, M., Fabris, B., & Buffa, G. (2017). Are food-deceptive orchid species really functionally specialized for pollinators? *Ecological Research*, *32*(6), 951–959. https://doi.org/10.1007/s11284-017-1501-0

Fay, M. F., Sayers, B., & Taylor, I. (2015). 802. DACTYLORHIZA VIRIDIS: Orchidaceae. *Curtis's Botanical Magazine*, *32*(1), 33–41. https://doi.org/10.1111/curt.12091

Fay, M. F., Taylor, I., & Sayers, B. (2015). 804. OPHRYS INSECTIFERA: Orchidaceae. *Curtis's Botanical Magazine*, *32*(1), 51–62. https://doi.org/10.1111/curt.12093

Füller, F. (1967). *Limodorum, Epipogium, Neottia, Corallorhiza*. Die Neue Brehm-Bücherei.

Gaskett, A. C. (2011). Orchid pollination by sexual deception: Pollinator perspectives. *Biological Reviews*, *86*(1), 33–75. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00134.x

GBIF.org (2026). Global Biodiversity Information Facility. Kättesaadav lehel https://www.gbif.org. Külastatud aprillis 2026.

Gil-Amaya, K., Fernández, M., Oses, L., Benavides-Acevedo, M., Grimaldi, D., Blanco, M. A., & Karremans, A. P. (2025). Pollination ecology of *Dracula erythrochaete* (Orchidaceae): Brood-site imitation or food deception? *Botanical Journal of the Linnean Society*, *207*(4), 279–297. https://doi.org/10.1093/botlinnean/boae054

Givnish, T. J., Spalink, D., Ames, M., Lyon, S. P., Hunter, S. J., Zuluaga, A., Iles, W. J. D., Clements, M. A., Arroyo, M. T. K., Leebens-Mack, J., Endara, L., Kriebel, R., Neubig, K. M., Whitten, W. M., Williams, N. H., & Cameron, K. M. (2015). Orchid phylogenomics and multiple drivers of their extraordinary diversification. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *282*(1814), 20151553. https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1553

Henneresse, T., & Tyteca, D. (2016). Insect Visitors and Potential Pollinators of *Orchis militaris* (Orchidaceae) in Southern Belgium. *Journal of Insect Science*, *16*(1), 104. https://doi.org/10.1093/jisesa/iew088

Huber, F. K., Kaiser, R., Sauter, W., & Schiestl, F. P. (2005). Floral scent emission and pollinator attraction in two species of Gymnadenia (Orchidaceae). *Oecologia*, *142*(4), 564–575. https://doi.org/10.1007/s00442-004-1750-9

Jacquemyn, H., Pankhurst, T., Jones, P. S., Brys, R., & Hutchings, M. J. (2023). Biological Flora of Britain and Ireland: *Liparis loeselii*: No. 304. *Journal of Ecology*, *111*(4), 943–966. https://doi.org/10.1111/1365-2745.14086

Jakubska-Busse, A., Jasicka-Misiak, I., Poliwoda, A., Święczkowska, E., & Kafarski, P. (2014). The chemical composition of the floral extract of Epipogium aphyllum sw. (Orchidaceae): A clue for their pollination biology. *Archives of Biological Sciences*, *66*(3), 989–998. https://doi.org/10.2298/ABS1403989B

Janes, J. K., Van Der Voort, G. E., & Huber, D. P. W. (2024). We know very little about pollination in the *Platanthera* Rich (Orchidaceae: Orchidoideae). *Ecology and Evolution*, *14*(4), e11223. https://doi.org/10.1002/ece3.11223

Jermakowicz, E., Leśniewska, J., Stocki, M., Naczk, A. M., Kostro-Ambroziak, A., & Pliszko, A. (2022). The Floral Signals of the Inconspicuous Orchid Malaxis monophyllos: How to Lure Small Pollinators in an Abundant Environment. *Biology*, *11*(5), 640. https://doi.org/10.3390/biology11050640

Jersáková, J., Minasiewicz, J., & Selosse, M. (2022). Biological flora of Britain and Ireland: *Neottia nidus-avis*. *Journal of Ecology*, *110*(9), 2246–2263. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13953

Kotilínek, M., Tatarenko, I., & Jersáková, J. (2018). Biological Flora of the British Isles: *Neottia cordata*. *Journal of Ecology*, *106*(1), 444–460. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12895

Kotilínek, M., Těšitelová, T., & Jersáková, J. (2015). Biological Flora of the British Isles: *Neottia ovata*. *Journal of Ecology*, *103*(5), 1354–1366. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12444

Kurbel, R., & Hirse, T. (2024). *Eesti orhideede määraja*. MTÜ Käoraamat.

Lind, H., Franzén, M., Pettersson†, B., & Anders Nilsson, L. (2007). Metapopulation pollination in the deceptive orchid *Anacamptis pyramidalis*. *Nordic Journal of Botany*, *25*(3–4), 176–182. https://doi.org/10.1111/j.0107-055X.2007.00103.x

Meekers, T., Hutchings, M. J., Honnay, O., & Jacquemyn, H. (2012). Biological Flora of the British Isles: *Gymnadenia conopsea s.l. Journal of Ecology*, *100*(5), 1269–1288. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2012.02006.x

MTÜ Käoraamat & Loodusajakiri. (2024, september 7). Meil on uus orhideeliik. *loodusajakiri.ee*. https://www.loodusajakiri.ee/meil-on-uus-orhideeliik/

Mõtlep, M., Ilves, A., Kull, T., Heinsoo, K., & Tali, K. (2026). Differences in reproductive performance traits of two *Platanthera* species. *Nordic Journal of Botany*, *2026*(2), e03854. https://doi.org/10.1002/njb.03854

ObsIdentify. (2026). Observation.Org. https://observation.org/apps/obsidentify/

Ostrowiecka, B., Tałałaj, I., Brzosko, E., Jermakowicz, E., Mirski, P., Kostro-Ambroziak, A., Mielczarek, Ł., Lasoń, A., Kupryjanowicz, J., Kotowicz, J., & Wróblewska, A. (2019). Pollinators and visitors of the generalized food-deceptive orchid Dactylorhiza majalis in North-Eastern Poland. *Biologia*, *74*(10), 1247–1257. https://doi.org/10.2478/s11756-019-00285-0

Peakall, R., & Whitehead, M. R. (2014). Floral odour chemistry defines species boundaries and underpins strong reproductive isolation in sexually deceptive orchids. *Annals of Botany*, *113*(2), 341–355. https://doi.org/10.1093/aob/mct199

Perkins, J., Hayashi, T., Peakall, R., Flematti, G. R., & Bohman, B. (2023). The volatile chemistry of orchid pollination. *Natural Product Reports*, *40*(4), 819–839. https://doi.org/10.1039/D2NP00060A

Pikner, T. (2013). *Eesti orhideed*. Varrak.

Qiu, Y. (2014). *showtext: Using Fonts More Easily in R Graphs* (lk 0.9-8) [Dataset]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.showtext

R Core Team. (2025). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* [Software]. R Foundation for Statistical Computing. https://www.R-project.org/

Ray, H., & Gillett-Kaufman, J. (2022). By land and by tree: Pollinator taxa diversity of terrestrial and epiphytic orchids. *Journal of Pollination Ecology*, *32*, 174–185. https://doi.org/10.26786/1920-7603(2022)671

Remm, H., & Merivee, E. (1973). *Mardikate määraja*. Valgus.

Schatz, B., Genoud, D., Claessens, J., & Kleynen, J. (2020). Orchid-pollinator network in Euro-Mediterranean region: What we know, what we think we know, and what remains to be done. *Acta Oecologica*, *107*, 103605. https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103605

Stark, C., Michalski, S. G., Babik, W., Winterfeld, G., & Durka, W. (2011). Strong genetic differentiation between Gymnadenia conopsea and G. densiflora despite morphological

similarity. *Plant Systematics and Evolution*, *293*(1–4), 213–226. https://doi.org/10.1007/s00606-011-0439-x
Sun, M., Gross, K., & Schiestl, F. P. (2014). Floral adaptation to local pollinator guilds in a terrestrial orchid. *Annals of Botany*, *113*(2), 289–300. https://doi.org/10.1093/aob/mct219
Sõnaveeb 2026. EKI keeleportaal. Eesti Keele Instituut. https://sonaveeb.ee/ (20.05.2026)

Zhu, H. (2017). *kableExtra: Construct Complex Table with „kable“ and Pipe Syntax* (lk 1.4.0) [Dataset]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.kableExtra
Tałałaj, I., Kotowicz, J., Brzosko, E., Ostrowiecka, B., Aleksandrowicz, O., & Wróblewska, A. (2019). Spontaneous caudicle reconfiguration in Dactylorhiza fuchsii: A new self-pollination mechanism for Orchideae. *Plant Systematics and Evolution*, *305*(4), 269–280. https://doi.org/10.1007/s00606-019-01570-w
Tali, K., Foley, M. J. Y., & Kull, T. (2003). Biological Flora of the British Isles * List Br. Vasc. Pl. (1958) 642, 4 Orchis ustulata L. *Journal of Ecology, Biological Flora of the British Isles*.
Tatarenko, I., Zhmylev, P., Voronina, E., & Longrigg, S. (2022). Biological Flora of Britain and Ireland: *Hammarbya paludosa*. *Journal of Ecology*, *110*(3), 717–737. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13840
Taylor, L., & Roberts, D. L. (2011). Biological Flora of the British Isles: *Epipogium aphyllum* Sw. *Journal of Ecology*, *99*(3), 878–890. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01839.x
Tremblay, R. L., Ackerman, J. D., Zimmerman, J. K., & Calvo, R. N. (2004). Variation in sexual reproduction in orchids and its evolutionary consequences: A spasmodic journey to diversification: EVOLUTIONARY PROCESSES IN ORCHIDS. *Biological Journal of the Linnean Society*, *84*(1), 1–54. https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00400.x
Urru, I., Stensmyr, M. C., & Hansson, B. S. (2011). Pollination by brood-site deception. *Phytochemistry*, *72*(13), 1655–1666. https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2011.02.014
Wickham, H. (2009). *stringr: Simple, Consistent Wrappers for Common String Operations* (lk 1.6.0) [Dataset]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.stringr
Wickham, H. (with Sievert, C.). (2016). *ggplot2: Elegant graphics for data analysis* (Second edition). Springer international publishing.
Wickham, H., & Bryan, J. (2015). *readxl: Read Excel Files* (lk 1.5.0) [Dataset]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.readxl
Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., & Vaughan, D. (2014). *dplyr: A Grammar of Data Manipulation* (lk 1.2.1) [Dataset]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.dplyr
Wickham, H., Pedersen, T. L., & Seidel, D. (2011). *scales: Scale Functions for Visualization* (lk 1.4.0) [Dataset]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.scales
Wickham, H., Vaughan, D., & Girlich, M. (2014). *tidyr: Tidy Messy Data* (lk 1.3.2) [Dataset]. https://doi.org/10.32614/CRAN.package.tidyr
Wróblewska, A., Szczepaniak, L., Bajguz, A., Jędrzejczyk, I., Tałałaj, I., Ostrowiecka, B., Brzosko, E., Jermakowicz, E., & Mirski, P. (2019). Deceptive strategy in Dactylorhiza orchids: Multidirectional evolution of floral chemistry. *Annals of Botany*, *123*(6), 1005–1016. https://doi.org/10.1093/aob/mcz003
Õunap, E., & Tartes, U. (2014). *Eesti päevaliblikad*. Varrak.
Xie, Y. (2014). knitr: A Comprehensive Tool for Reproducible Research in {R}. *Implementing Reproducible Computational Research*. Chapman and Hall/CRC.

Lisa 1. Fotode kogumise üleskutse ja kordusüleskutse.

Üleskutse. Märka Eesti orhideedel toimetavaid tolmeldajaid!

Olen tolmeldamisökoloogia töörühma bakalaureusetudeng Anne-Mai Adamberg ja teen bakalaureusetööd Eesti orhideede ja tolmeldajate interaktsioonidest. Selleks ootan fotojäädvustusi Eesti orhideedel tegutsevatest tolmeldajatest.

Mind juhendavad kaasprofessor Tsipe Aavik ja teadur Virve Sõber.

Orhideede tolmeldajate uurimine aitab kaasa orhideede ökoloogia mõistmisele ja seega ka kaitse korraldamisele, samuti tolmeldajate käekäigu parandamisele.

Suvi on möödas ja on sobiv aeg tehtud fotodele-vaatlustele tagasi vaadata!

Fotosid saab edastada kas valides PlutoF-ist vastava projekti (eelistatuim), laadida see Google Drive´i kausta, saata e-posti annemai.adamberg@gmail.com teel, tuua kohale mälupulgaga või (väga suure hulga või mahu korral) -kettal.

Iga foto peab olema varustatud kuupäeva ja vaatluskoha andmetega (eelistatud on koordinaadid ja kasvukohatüüp, aga piisab vähemalt maakonna täpsusega aadressist ja lühikesest kasvukoha kirjeldusest), soovi ja teadmise korral võib lisada ka orhidee ja tolmeldaja liigimäärangu. Orhidee peab olema tuvastatav liigini või vähemalt perekonnani ning tolmeldaja foto võimalikult hea teravusega.

- **PlutoF**-i projekt "Adamberg, Eesti orhideed ja tolmeldajad"

Lisaandmete lihtsaim sisestusviis on panna vaatlused kohe PlutoF-i projekti "Adamberg, Eesti orhideed ja tolmeldajad". PlutoF-is sisestada vaatlused projekti **orhideevaatlustena**, lisada foto taimest ja ka võimalikult hea kvaliteediga foto tolmeldajast. Kui tunnete ära tolmeldaja, võin liigimäärangu võib lisada märkustesse. Samuti tuleb lisada asukoht ja kuupäev, kui vaatlus sisestatakse vaatluse tegemise ajast erineval ajal.

- **Google Drive** kaust

https://drive.google.com/drive/folders/171yk9qKz223zdq_ucoUCsretTqpG3eGZ?usp=sharing

- Fotode jaoks loo omanimeline kaust (fotode autori nimi on kausta pealkiri)
- Foto faili nimes saab kajastada liigi ja kuupäeva (nt liik ladinakeelse nime 3+3 lühend, nt *Anacamptis pyramidalis* ehk püramiid-koerakäpa lühend Anapyr; kuupäev kujul aasta-kuu-päev, nt 20240616)
- Fotode info saab edastada Google Formsi kaudu:

https://docs.google.com/forms/d/e/1FAIpQLSfWA91e8VI5gRayRS4-e0lzul-cMO4dKU1ODKXmcdrdvWwXyQ/viewform?usp=dialog

või tabeli kujul saata meilile annemai.adamberg@gmail.com (näidistabel kaustas). Oluline on, et I ja II kaitsekategooria liikide leiukohad ei satuks avalikult nähtavasse kohta.

Fotosid ootan **31. jaanuarini 2026**.

Küsimused ja tähelepanekud:

Anne-Mai Adamberg, annemai.adamberg@gmail.com , 5307 7727

Kordusüleskutse. Märka orhideedel toimetavaid tolmeldajaid!

Suvi on jäänud selja taha ja on paras aeg vaatlustele-fotodele tagasi vaadata.

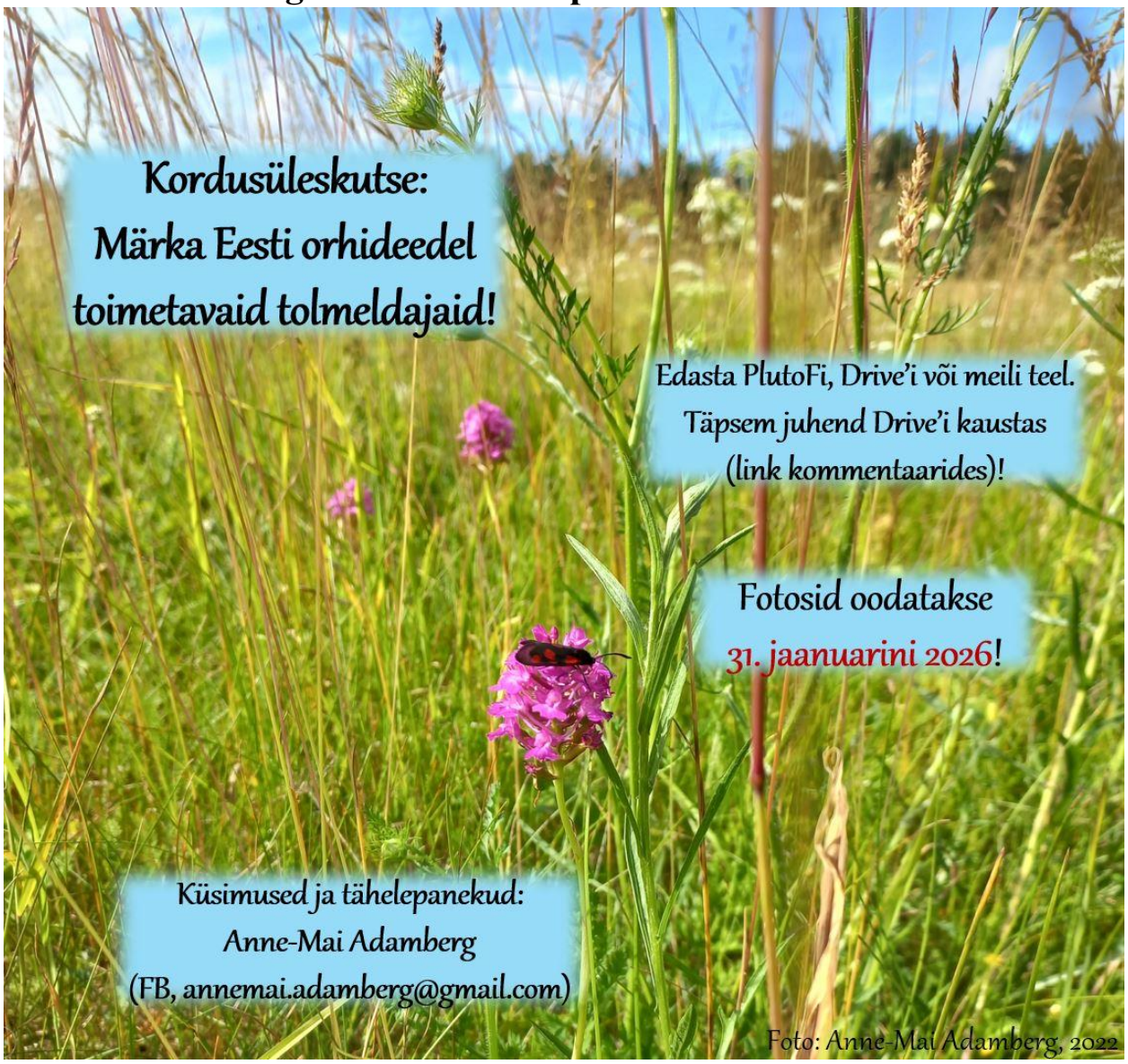
Parim viis vaatluste edastamiseks on PlutoF projekt “Adamberg, Eesti orhideed ja tolmeldajad”, aga fotosid saab edastada ka Drive’i kaudu või meili teel. Täpsema juhendi leiad Drive’i kaustast:
https://drive.google.com/drive/folders/171yk9qKz223zdq_ucoUCsretTqpG3eGZ?usp=sharing

Fotosid oodatakse 31. jaanuarini 2026.

Küsimused ja tähelepanekud:

Anne-Mai Adamberg, annemai.adamberg@gmail.com , 5307 7727

Lisa 2. Fotode kogumise üleskutse postituse foto.



Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Anne-Mai Adamberg,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Orhideede interaktsioonid tolmeldajatega Eesti orhideeliikide näitel“, mille juhendajad on Tsipe Aavik ja Virve Sõber,

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 Commonsi litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

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.

Anne-Mai Adamberg

21. mai 2026