

Tartu Ülikool
Loodus- ja tehnoloogiateaduskond
Ökoloogia ja Maateaduste Instituut
Botaanika õppetool

Kadri Kuusksalu

**LEVIK, ELUKÄIGU TUNNUSED, FÜLOGENEETILINE SÜSTEMAATIKA JA
HÜBRIDISATSIOON PEREKONNAS *RHINANTHUS***

Bakalaureusetöö

Juhendaja: vanemteadur Tatjana Oja

Tartu 2013

Sisukord

Sisukord.....	2
Sissejuhatus	4
1. Perkonna <i>Rhinanthus</i> üldiseloomustus.....	5
2. Liikide levik	6
2.1. Eestis esinevad perekonna <i>Rhinanthus</i> liigid	7
3. Elukäigu tunnused.....	9
3.1. Kasvukoht.....	9
3.2. Reageerimine biotilistele tegutitele ja keskkonnatingimustele	10
3.2.1. Reageerimine kärpimisele.....	10
3.2.2. Reageerimine erinevatele põllumajandusviisidele.....	10
3.2.3. Populatsioonide tihedust mõjutavad tegurid.....	10
3.2.4. Sõltumine peremeestaimest.....	11
3.3. Kasutamine rohumaa taastamisel.....	12
3.4. Struktuur ja füsioloogia	12
3.4.1. Morfoloogia	12
3.4.2. Füsioloogilised iseärasused.....	13
3.4.3. Biokeemilised andmed.....	13
3.5. Fenoloogia	14
3.6. Tolmeldamine ja seemnete areng	14
3.6.1. Õite tolmeldamine.....	14
3.6.2. Seemnete moodustamine ja levik.....	15
3.6.3. Seemnete idanemine	15
3.7. Herbivooria ja haigused.....	16
3.8. Ajalugu	16
3.9. Liikide kaitse	17

4. Fülogeneetiline süstemaatika	18
4.1. Sugukonna <i>Orobanchaceae Rhinanthoid</i> klaadi fülogenees.....	19
4.2. Perekonna <i>Rhinanthus</i> fülogeograafilised uuringud.....	21
4.3. Geneetiline mitmekesisus ja taksonoomia.....	23
5. Hübridisatsioon	25
5.1. Hübridiseerumine perekonnas <i>Rhinanthus</i> liikide <i>R. angustifolius</i> ja <i>R. minor</i> näitel..	26
5.2. Hübridpopulatsioonide teket mõjutavad tegurid	27
5.2.1. Liikidevaheline õietolmu ülekanne	27
5.3. Tagasiristumine vanemliikidega.....	28
5.4 Hübridide tuvastamine.....	29
Kokkuvõte	31
Summary	32
Tänuavaldused.....	33
Kasutatud kirjandus.....	34
Lisad	39

Sissejuhatus

Erinevate taimeliikide tundmaõppimine omab suurt tähtsust bioloogilise mitmekesisuse uurimisel ja säilitamisel. Liigilise, geneetilise ja ökosüsteemide mitmekesisuse hoidmine on oluline nii eetilistel kui ka ökonoomilistel põhjustel ning kuigi inimkonna teadmised antud valdkonnas aina suurenevad, ootab valdav osa neist alles avastamist. Alusteadmised, tegemaks efektiivseid otsuseid elurikkuse kaitseks ning loodusressursside säästlikuks kasutamiseks, annab taksonoomia, ehk organismide kirjeldamise, nimetamise ja klassifitseerimise, korrektne tundmine. Oluline on tähelepanu pöörata nii haruldastele kui levinud liikide, et säiliks looduskeskkonna terviklikkus ja stabiilsus.

Perekond *Rhinanthus* koosneb umbes 30-40 poolparasiitset taimeliigist, kelle seas on nii laia levikuga liike kui ka haruldasi endeeme. Perekonna taksonoomilised ja fülogeneetilised suhted on keerukad, kuna liikide morfoloogilised tunnused on varieeruvad ja osalt kattuvad ning hübriidatsioon perekonna liikide vahel on sage. Liikide piiritlemisel puudub üksmeel, seetõttu erineb perekonda kuuluvate liikide ja alamliikide arv suuresti lähtuvalt allikast.

Antud valdkonnaga seoses tehakse hetkel aktiivseimat uurimistööd Belgias ja Eestis. Viimastel aastatel on ilmunud mitmeid publikatsioone, mis käsitlevad perekonna liikide paljunemisviise, hübriidiseerumist, geneetilist mitmekesisust ja liikidevahelisi taksonoomilisi suhteid. Siiski on enamik perekonna liikidest leidnud üsna vähe käsitlemist ja suurem osa töödest põhinevad kõige levinumatel liikidel.

Käesoleva töö eesmärk on anda ülevaade perekonna *Rhinanthus* liikide bioloogiast ja ökoloogiast, koondada seniseid teadmisi perekonna taksonoomilistest ja fülogeneetilistest suhetest ning kirjeldada liikide vahelist hübriidiseerumist.

1. Perkonna *Rhinanthus* üldiseloomustus

Rhinanthus ehk robirohi on soomukaliste (Orobanchaceae) sugukonda kuuluv perekond, mis koosneb umbes 30-40 liigist.

Perekonda kuuluvad üheaastased, ühekojalised liigid, kes on oma eluviisilt fakultatiivsed juure-poolparasiidid. Kasutades haustoreid tungivad nad peremeestaime kudedesse, et omastada vett ja mineraalaineid, kuid on peremeestaime puudumisel võimelised elama ka iseseisvalt (Von Soó & Webb 1972, Kask 1969, Ter Borg 2005).

Euroopa flooras (Von Soó & Webb 1972) on perekonda *Rhinanthus* kirjeldatud järgnevalt. Vahetult varrele kinnituvad lehed asetsevad vastakuti ja on saagja- või täkilishambulise servaga. Lisaks varrelehtedele eristatakse ka vahe- ehk interkalaarlehti, mis paiknevad ülemise harudepaari ja õisikualuse vahel. Tupest ja kroonist koosneva (kaheli) õiekattega õied on mõlemasugulised ning moodustavad koos kandlehtedega kobarõisiku. Õietupp on põisjas, külgedelt lapik, nelja tipmega, peaaegu kilejas, paljas või karvane, mõningatel juhtudel näärmekarvane ning suureneb peale õitsemist. Kollane õiekroon on sügomorfne, kahehuuleline, kannuseta. Ülahuul kiiverjas, kahe hambakesega, alahuul viimasest veidi lühem ja kolmehõlmaline. Neli tolmukat esinevad paaridena, millest üks paar on pikem kui teine. Avanev kupar sisaldab lapikuid, tiivulise servaga seemneid.

Perekonnas *Rhinanthus* esinevad järgnevad perioodilised ökotüübilised variandid:

1. Sügisrass. Harusid arvukalt, laiuv, varrelülid lühikesed ja palju, interkalaarlehti mitu. Hiline õitsemine.
2. Suvirass. Harusid üldiselt 2-4 paari, tavaliselt õitega. Varrelülisid arvukalt, reeglina lühikesed. Interkalaarlehti 0-2 paari. Õitsemine hooaja keskel.
3. Kevadrass. Harusid vähe või puuduvad, lühikesed, õiteta. Varrelülisid vähe, pikad. Interkalaarlehed puuduvad. Varane õitsemine.
4. Mägirass. Kasv üsna kääbusjas, harusid vähe või puuduvad. Varrelülisid võrdlemisi arvukalt, lühikesed. Interkalaarlehtede arv varieerub. Õitsemine hooaja keskel.
5. Alpirass. Kasv kääbusjas. Varrelülisid arvukalt, lühikesed. Interkalaarlehti mitu. Õitsemine varieerub hooaja keskpäigast lõpuni.

2. Liikide levik

Perekonna *Rhinanthus* põhileviala asub Euroopas, kuid mõningaid liike võib leida ka Aasiast ja Põhja-Ameerikast. Liigid on esindatud mitmes erinevas kliimavöötmes, ulatudes Põhjapolaarjoneest Vahemerealadele ning Atlandi ookeanist Kesk-Aasiasse (Von Soó & Webb 1972, Vrancken et al. 2009, Ter Borg 2005).

Perekonna kõige sagedasem liik *Rhinanthus minor* L. on levinud peaaegu kogu Euroopas, olles harv vaid Vahemere piirkonnas (Von Soó & Webb 1972). Põhja-Ameerika populatsioone võib leida Labradori poolsaarest Kanadas Ameerika Ühendriikide kirdeosariikideni, Kaljumäestikis ning rannikupiirkondades Alaskast Oregoni osariigini. Samuti on märgitud tema esinemist Aasia lääneosas. On andmeid ka liigi levikust Uus-Meremaal, kus teda aga pole aktsepteeritud naturaliseerunud liigina (Westbury 2004). Tsirkumpolaarseks taksoniks nimetatakse liigi *R. minor* alamliiki *R. borealis* (Sterneck) Druce (= *R. minor* subsp. *borealis* (Sterneck) P. D. Sell) (Ter Borg 2005).

Suure areaaliga on ka liik *Rhinanthus angustifolius* C. C. Gmelin. Sarnaselt liigiga *R. minor* võib teda leida üle Euroopa, kuid ta puudub Vahemere regioonist, Edela-Euroopast ja enamikelt saartelt (Von Soó & Webb 1972). Erinevalt teistest perekonna liikidest levib *R. angustifolius* laialdaselt ka Aasias: Lääne-Siberis, Türgis, Kaukaasias ja parasvöötme rohtlates Edela-Venemaast Lääne-Kasahstanini.

Laiemat levikuala omavad perekonnas veel liigid *Rhinanthus alectorolophus* (Scop.) Pollich ja *Rhinanthus rumelicus* Velen. Enamus liikidest on Euroopa piires laialt levinud, kuid umbes 10 liiki on endeemsed ning seega leitavad vaid teatud kindlatest piirkondadest (vt lisa 1).

Perekonna *Rhinanthus* liigid on esindatud väga erinevatel kõrgustel merepinnast. Ter Borg (2005) tööks tuuakse välja, et *R. minor* ja *R. alectorolophus* võivad kasvada kõrgemal kui 2000 m merepinnast, *R. antiquus* (Sterneck) kasvab Šveitsi mägedes kõrgustel 1800-2500 m ja *R. glacialis* Personnat (= *R. aristatus* Čelak.) Alpi mäestikis kuni 2700 m kõrgusel.

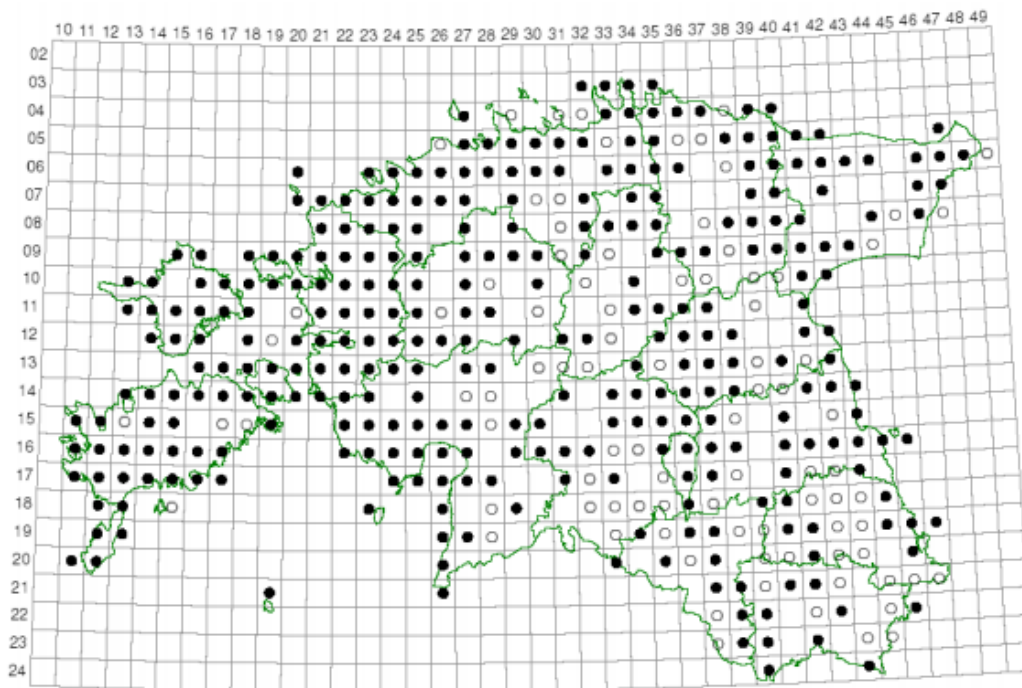
2.1. Eestis esinevad perekonna *Rhinanthus* liigid

Eestis on levinud kolm perekonna *Rhinanthus* liiki, kokku kuue alamliigiga (Reier 2010):

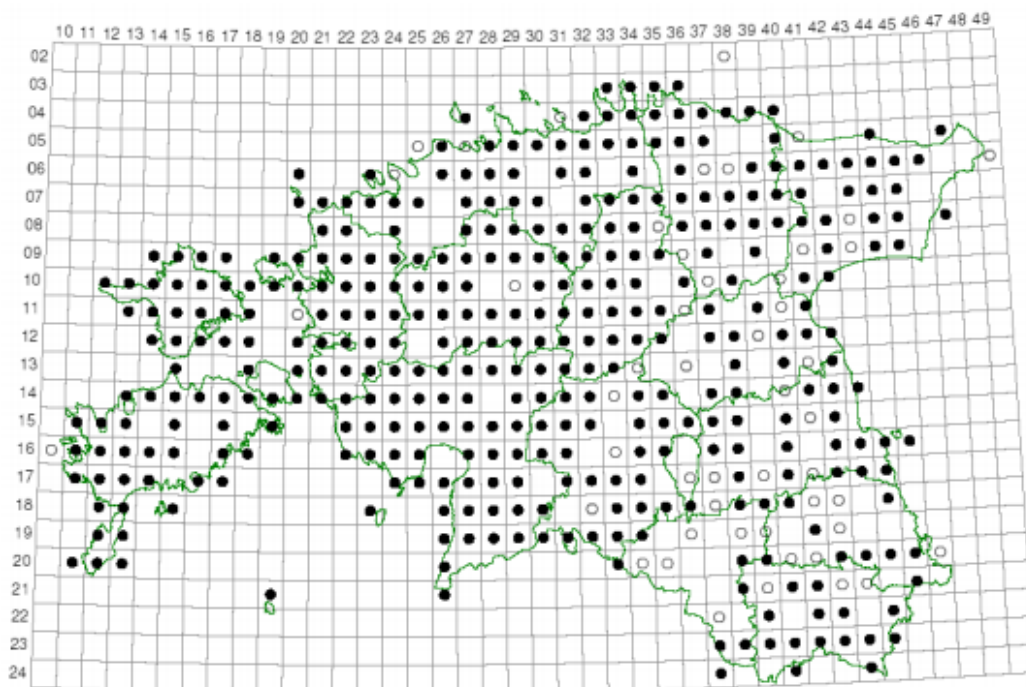
1. *Rhinanthus osiliensis* (Ronniger et Saarsoo) Vassilcz. – saaremaa robirohi
[*Rhinanthus rumelicus* Velen. subsp. *osiliensis* (Ronniger et Saarsoo)]
2. *Rhinanthus angustifolius* C. C. Gmel. – suur robirohi
[*Rhinanthus serotinus* (Schönh.) Oborny; *Rhinanthus major* Ehrh.]
subsp. *vernalis* (N. W. Zinger) Soó – kevad-robirohi
subsp. *aestivalis* (N. W. Zinger) Soó – suvi-robirohi
subsp. *apterus* (Fr.) Soó – tiivutu-robirohi
subsp. *angustifolius* – mägi-robirohi
3. *Rhinanthus minor* L. – väike robirohi
subsp. *minor* – väike robirohi
subsp. *stenophyllus* (Schur) O. Sshwarz – ahtalehine robirohi

Eestis on *Rhinanthus angustifolius* tavaline (joonis 1), *Rhinanthus minor* sage (joonis 2) ning *Rhinanthus osiliensis* väga haruldane (joonis 3).

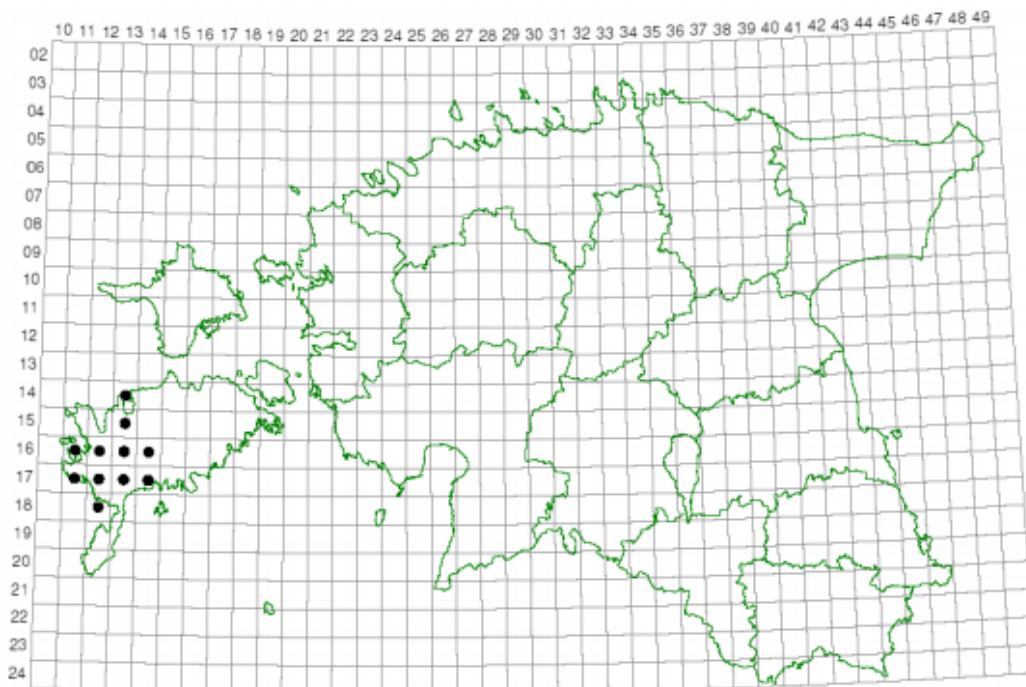
Liik *Rhinanthus osiliensis* on Eesti endeem, kasvades vaid Saaremaa lääne- ja loodeosas.



Joonis 1 *Rhinanthus angustifolius* Eesti levikukaart. ○ – liiki on antud ruudus leitud aastatel 1921-1970; ● – liiki on antud ruudus leitud aastatel 1971-2005 (Kukk & Kull 2005).



Joonis 2 *Rhinanthus minor* Eesti levikukaart. ○ – liiki on antud ruudus leitud aastatel 1921-1970; ● – liiki on antud ruudus leitud aastatel 1971-2005 (Kukk & Kull 2005).



Joonis 3 *Rhinanthus osiliensis* Eesti levikukaart. ● – liiki on antud ruudus leitud aastatel 1971-2005 (Kukk & Kull 2005).

3. Elukäigu tunnused

3.1. Kasvukoht

Kuna perekonnas leidub nii väga laia levikuga liike kui ka endeemseid liike, kelle kasvupiirkond on kitsas, on kliimaatilised ja topograafilised piirangud kasvukeskkonnale liigiti erinevad. Näiteks liigi *R. minor* lai levik Euroopas ja Põhja-Ameerikas, andmed tema leidudest ka näiteks Islandil, Põhja-Rootsis ja Uus-Meremaal ning omadus kasvada edukalt nii mandrilise kui ka merelise kliimaga piirkondades viitab, et tugevaid regionaalseid kliimaatilisi piiranguid selle liigi puhul pole. Küll aga võib seda näha alamliikide ja endeemide puhul (Westbury 2004).

Perekonna *Rhinanthus* liike võib enamasti leida avatud rohumaadelt, mis viitab sellele, et nad pole varju suhtes tolerantsed. Esineb ka väga spetsialiseerunud kasvukohatüüpe, näiteks saare endeem *R. osiliensis* kasvab vaid lubjarikastes allikasoodes (Eichwald 1960).

Perekonna liigid esinevad väga erinevatel pinnasetüüpidel. Näiteks liigi *R. minor* taimi võib leida nii savi- kui liivmuldadel, samuti lubjarikastel muldadel ja isegi turbal, kuid mitte pinnasel, mille pH on madalam kui 5,0 (Westbury 2004).

Niiskuseelistusi on uuritud liikide *R. minor* ja *R. angustifolius* näitel. Vee kättesaadavus keskkonnast mõjutab ainete transporti ksüleemis ja seeläbi ka toitainete omastamist peremeestaimest (Ter Borg 1985). Liikide parasiteeriv eluviis võib vähendada nende põuatundlikkust, võimaldades taimede ellujäämist ka üsna kuivades tingimustes, väga kuivade perioodide ajal võib peremeestaim närbuda enne parasiiti (Westbury 2004). Kuigi *R. minor* võib kasvada aladel, mis on mõjutatud pinna- või põhjavee poolt ning mis periooditi muutuvad liigniiskeks (Westbury 2004), avaldavad üleujutused taimedele negatiivset mõju, vähendades seemnete idanemist (Ter Borg 1972).

On täheldatud, et *R. angustifolius* eelistab niiskemaid tingimusi kui *R. minor*. Ducarme & Wesselingh (2010) näitasid, et mõõduka mulla viljakuse korral on erinevatel niiskustasemetel *R. angustifolius* alati kõrgema kohasusega kui *R. minor*. Selline tulemus näitab, et keskkonnatingimused mõjutavad perekonna *Rhinanthus* segunenud populatsioonide koosseisu.

3.2. Reageerimine biotilistele teguritele ja keskkonnatingimustele

3.2.1. Reageerimine kärpimisele

Võiks eeldada, et kuna *Rhinanthus* taimede toitainetega varustamine sõltub laiaulatuslikult peremeestaimest, siis vähendab peremeestaime kärpimine parasiidi jõudlust. Seevastu näidati katses, kus kogu rohumaa taimkate peale *R. minor* taimede lõigati ära mulla piirilt, et märgatavat mõju peremeestaime kärpimine *R. minor* taimede elujõulisusele ei osutanud (Van Hulst et al. 1987).

Huhta jt (2000) poolt läbi viidud katse näitas, et *R. minor* taimede kärpimine 10% ulatuses ei suurendanud taimedel lisaharude moodustumist, ei mõjutanud taimede lõplikku kõrgust, varrelülide arvu, maapealse biomassi suurust ega viljade arvu, kuigi juurte biomass suurenes veidi. Kärpimisel 50% ulatuses oli taimede lõplik kõrgus väiksem, nad tootsid vähem harusid ja vilju ning neil olid kergemad seemned ja vähem maapealset biomassi. Juurte biomass ei muutunud. Juurdekasvu ei märgitud, kui lõigati ära 75% taime maapealsest osast, jäid vaid väheste juurtega lühikesed varred.

3.2.2. Reageerimine erinevatele põllumajandusviisidele

Rhinanthus taimed on haavatavad erinevate põllumajanduslike tehnoloogiate poolt, mis erinevad traditsioonilistest rohumaa kasutamise meetoditest, kus on võimalik, et taimede seemned levivad enne heina koristamist. Pikaajalise püsiva seemnepanga puudumine tähendab, et *Rhinanthus* populatsioonide säilimine sõltub tugevalt eelneval aastal toodetud seemnetest. Tänapäevased rohumaa majandamisviisid, näiteks varajane heina niitmine silo valmistamiseks või mineraalväetiste kasutamine, on *Rhinanthus* liikide pikaajalisele püsimisele kahjuliku mõjuga (Westbury 2004).

3.2.3. Populatsioonide tihedust mõjutavad tegurid

Tihti esinevad *Rhinanthus* populatsioonid rohumaa laiguti, moodustades sageli suurearvulisi populatsioone (Gibson 2000). Populatsioonid on tugevalt mõjutatud kasvukoha taimestiku koosseisust. Üldiselt on kõrge viljakusega rohumaa perekonna *Rhinanthus* isendite arvukus madal, mis viitab nende vähesele võimekusele võistlemaks kõrge elujõulisusega naabertaimedega. Van Hulst jt (1987) näitasid, et rohumaa väetamisel esines negatiivne suhe *R. minor* taimede ellujäämise ja taimestiku tiheduse vahel, kuid leidsid, et

ellujäänud *R. minor* taimede suurus ning viljade hulk olid positiivses korrelatsioonis ümbritseva taimestiku biomassiga.

Populatsioonide tihedust mõjutavaid faktoreid on palju, kuid peamiseks mõjutajaks ongi ilmselt kasvukohtade omadused, mis mõjutavad peremeestaimede tunnuseid. Peremeestaimede omadused sõltuvad rohumaa vanusest ja taimestikulisest koosseisust, kasvutingimustest (näiteks mulla viljakus) ja nende parasitismitundlikkusest. Samas võivad herbivooria ja granivooria (seemnetest toitumine) samuti mõjutada taimede arvukust (Westbury 2004).

3.2.4. Sõltumine peremeestaimest

Perekonna *Rhinanthus* liigid suudavad omastada toitaineid nii autotroofselt kui heterotroofselt, kuid looduslikes tingimustes esineb autotroofset kasvu harva. Autotroofsus võimaldab poolparasiidil aktiivselt peremeestaimel otsida ning toota seemneid ka siis, kui parasiteeritakse toitainetevaesel peremeestaimel või taimel, kelle ressursid on piiratud, kuna tema abil toitub mitu parasiiti. Harva esineb ka liigisisest parasiteerimist (Gibson & Watkinson 1991). On näidatud, et *R. minor* võib parasiteerida samal ajal mitmel peremeestaimel. Gibson & Watkinson (1989) poolt uuritud 65 *R. minor* taimest viis olid kinnitunud vaid ühele peremehele ja kaks vähemalt seitsmele erinevale peremehele. Kõige sagedasemalt oli peremeestaimi neli.

Parasiteerimisest saadav kasu väljendub taime suuremas kasvus ja võimaluses panustada rohkem seemnete tootmisesse. Perekonna *Rhinanthus* liigid on suutelised parasiteerima mitmetel erineval taimeliigil, võimaldades neil kasvada erinevat tüüpi kooslustes (Van Hulst et al. 1987, Gibson & Watkinson 1989). Sobivaimad on keskmise kasvuga taimed, võimaldades parasiteerimist, ilma peremeestaimel liialt koormamata, nii et viimane suudaks siiski parasiiti piisava koguse toitainetega varustada (Westbury 2004). Liigi *R. minor* potentsiaalseteks peremeestaimedeks võib kokkuvõtvalt lugeda umbes 50 liiki 18 erinevast sugukonnast. Nendest on laialdasimalt esindatud kõrrelised (*Poaceae*) 16 liigiga ja liblikõielised (*Fabaceae*) 11 liigiga. Üheksa liiki on üheaastased või lühiealised mitmeaastased taimed, 36 rohtsed mitmeaastased taimed ja viis puittaimed (Gibson & Watkinson 1989). Westbury (2004) järgi pole *R. minor* taimede poolt omastatav toitainete kogus liigiti võrdne, sõltuvalt peremeestaimel sobilikkusest ning mõnd sugukonda (näiteks käpalised- *Orchidaceae*) välditakse täielikult. Peremeestaimel kvaliteedi kõige määravaks teguriks on nimetatud lämmastikuvarude suurus (Gibson & Watkinson 1991).

Seel & Press näitasid oma 1996. aasta töös, et nooremad peremeestaimed olid tundlikumad parasitismile kui vanemad, samuti olid taimed millel parasiteeriti kahel järjestikusel aastal parasiitide poolt tugevamalt mõjutatud.

Westbury (2004) toob oma töös välja kaks taimede kaitsemehhanismi vastuseks *Rhinanthus* liikide parasitismile: rakkude surm infektsioonipiirkonna ümber süstlehelisel teelehel (*Plantago lanceolata*) ning haustorite kapseldamine ligniiniga harilikul härjasilmal (*Leucanthemum vulgare*). Kirjeldatakse ka tööd, kus radioaktiivselt märgistatud süsiniku abil näidatakse, et süstleheline teeleht (*Plantago lanceolata*), külmamailane (*Veronica chamaedrys*) ja karjamaa-raihein (*Lolium perenne*) on võimelised omastama süsinikku hoopis parasiitaimest.

3.3. Kasutamine rohumaa taastamisel

Bullock & Pywell (2005) uurisid oma töös liikide *R. minor*, *R. angustifolius* ja *R. alectorolophus* kasutamist rohumaa liigilise mitmekesisuse suurendamiseks. Nende võime vähendada oma peremeestaimede kasvu, loob paremad tingimused madalama konkurentsivõimega liikidele. Tegemist on kasuliku meetodiga, kuna perekonna *Rhinanthus* puhul on tegemist looduslike rohumaa liikidega ning levinud liikide seemned on võrdlemisi madala hinnaga ja hõlpsasti kättesaadavad. Samuti on teatud perekonna *Rhinanthus* liikidel omadus moodustada kiiresti suurearvulisi ulatuslikke populatsioone, mida on samas võimalik lihtsate moodustega limiteerida.

3.4. Struktuur ja füsioloogia

3.4.1. Morfoloogia

Kuna perekonna *Rhinanthus* liikide puhul on tegemist poolparasiitidega, sõltub taimede morfoloogia sellest, kas taim kasvab auto- või heterotroofselt. Autotroofsed isendid on sageli kidurama kasvuga, madalama elujõulisusega, ei moodusta harusid ning moodustavad vähem (või üldse mitte) õisi ja vilju. Heterotroofselt kasvades sõltub morfoloogia tugevalt peremeestaimel ja omadustest (Westbury 2004).

Westbury (2004) järgi tugineb *R. minor* peamiselt oma peremeestaimel juuresüsteemile ning taime enda poolt moodustatud juurte maht on kesine. Haustorite moodustumine on algselt juhuslik ning ei vaja mingit spetsiifilist tõuget väliskeskkonnast. Haustorite diameeter on

tavaliselt umbes 1 mm, kuid varieerub sõltuvalt peremeestaime liigist. Kui parasiit on moodustanud ühendused kahe erineva liigiga, võib tal esineda ka erineva suurusega haustoreid.

3.4.2. Füsioloogilised iseärasused

Hemiparasiidid ehk poolparasiidid on rohelised taimed, nad on võimelised fotosünteesima ning enamasti hangivad kõik või suure osa eluks vajalikust veest ja toitainetest oma peremeestaimelt (Těšitel & Tesařová 2013). Haustorite moodustamise teel luuakse ksüleem-ksüleem ühendus poolparasiitaimel ja peremeestaime vahel, transportimaks orgaanilist süsinikku või redutseeritud lämmastikku aminohapete kujul. Floemi kaudu liikuvate fotosünteesiproduktide ülekande kohta tõendeid pole (Jiang et al. 2004). Et omastada edukalt toitaineid, peab poolparasiit konkureerima peremehe transpiratsioonivooluga. Suhkuralkoholide (näiteks mannitooli) kõrge kontsentratsioon võib aidata poolparasiidil hoida osmootset potentsiaali peremeestaime omast madalamal. Veepotentsiaal poolparasiidi juurtes peab olema madalam kui peremeestaimel.

Press jt (1988) näitasid oma uurimustöös, et *R. minor* taimede transpiratsioonitase on üsna kõrge nii päeval kui öösel. See võimaldab neil edukamalt peremeestaimedest toitaineid ammutada. Samuti jäävad ebasoodsates kasvutingimustes (näiteks kuumus ja põud) pikalt avatuks ka *R. minor* taimede õhulõhed. Fotosüntees jätkub ning toodetakse rohkem suhkuralkohole, mis aitab säilitada peremeestaime ja poolparasiidi vahelist osmootset gradienti.

3.4.3. Biokeemilised omadused

Järgnev kokkuvõtte perekonna *Rhinanthus* biokeemilistest omadustest põhineb Westbury (2004) töö.

Prekonna *Rhinanthus* liigid on suure tõenäosusega mürgised, kuna taimed sisaldavad glükosiidi aukubiin (inglise keeles tuntud ka kui *rhinanthin*), kuid pole selge, kui kahjulik on see kariloomadele (Long 1924). Long (1924) töös kirjeldatakse, kuidas Lehmann toitis küülikut nelja päeva vältel 1238 g värskete *R. minor* taimedega, mis kandsid poolvalminud seemneid, ning ei tuvastanud mingisuguseid selgeid kahjustusi. Lehmann sõi ka ise 35 g *R. minor* seemneid, millest oli küpsetatud kook. Taimede mürgisus võib avalduda peale pikaajalist (Long 1924) või suuremahulist tarbimist (Cooper & Johnson 1998). On märgitud, et kui *R. minor* seemned jahvatada koos teraviljaga, annab see jahule ja leivale punaka või

lillakas-pruuni värvuse ja ebameeldiva maitse (Long 1924). Samuti, et või, mis on toodetud lehmade piimast, kes toitustid karjamaal, millel kasvasid *R. minor* taimed, oli halva maitsega (Long 1924). *Rhinanthus* taimedes on ka kõrge mannitooli kontsentratsioon (Hodgson 1973). On teada, et *R. minor* taimi kasutatakse ka meditsiinilistel eesmärkidel, leevendamaks astma, kuiva köha, limaskestade põletiku ja erinevate silmavaevuste sümptomeid (Johannsdottir 1992). Liiki *R. crista-galli* L. on kasutatud epilepsia raviks (Lacey 1993).

3.5. Fenoloogia

Perekonna *Rhinanthus* liigid vajavad idanemiseks mõned kuud kestvat puhkeaega püsivalt madalal või vähesel määral kõikuval madalal temperatuuril, tavaliselt 0-5°C või kuni 10°C juures (Ter Borg 1972, 1985, 2005).

Rhinanthus taimede kevadine idanemine, peale talvist puhkeaega, langeb kokku ajaga, mil kasvavad potentsiaalsete peremeestaimede juured. Õnnestunud ühendumine ajal, kui peremeestaimede juured alustavad kasvu, võib juba varajaselt pärssida peremehe produktiivsus, kuid seejuures suurendada poolparasiidi ellujäämistõenäosust. Svensson & Carlsson (2005) on näidanud, et populatsioonide säilimise tähtsaks eelduseks on taimede arengu varajane algus kevadel.

Õitsemise algus ei sõltu peremeestaimest ega keskkonnatingimustest, jäädes muutumatuks ka siis kui taimed kasvavad autotroofselt. Järelikult võib õitsemise algust pidada iseseisvaks omaduseks, millel on tugev geneetiline aluspõhi ning mis on vaid vähesel määral seotud kasvukohaga. Ka on õitsemise induktsioon *Rhinanthus* taimedel korrelatsioonis õisikust allapoole jäävate varrelülide arvuga, mis võib sõltuda kasvuhooaja pikkusest (Ter Borg 1985). *Rhinanthus* liikide kobarõisikul avanevad õied järk-järgult, mis võimaldab samaaegselt jälgida erinevaid õitsemisetappe. Populatsioonisisene õitsemine leiab aset mai algusest juuli ning augustini, kuid võib kesta ka kuni septembrini.

Peale küpsemist võivad seemned jääda mitmeks nädalaks kuprasse (Westbury 2004).

3.6. Tolmeldamine ja seemnete areng

3.6.1. Õite tolmeldamine

Perekonna *Rhinanthus* liigid on kas iseviljastuvad või tolmeldatud putukate poolt. Peamisteks tolmeldajateks on nimetatud kimalasi (*Bombus spp.*) (Kwak 1980), kuid on ka andmeid

meemesilase (*Apis mellifera*), röövikuhundi (*Ammophila sabulosa*) ja lehemesilase (*Megachile sp.*) külastustest.

Kwak (1979a) töös kirjeldatakse kimalaste tolmeldamiskäitumise erinevaid viise. Tähelepanu ka primaarset nektari vargust liigi *Bombus lucorum* isendite poolt, kes närivad õieputke augu, et nii hõlpsamini nektarini jõuda. Liikide *B. pratorum* ja *B. lapidarius* puhul on märgitud, et nad käituvad aeg-ajalt kui sekundaarsed nektari vargad, kasutades auke, mis on loodud primaarsete nektari varaste poolt. Nektari vargad ei panusta võõrtolmlemisse, kuna nad ei puutu kokku tolmukapeadega, küll aga võivad nad oma käitumisega esile kutsuda isetolmlemist.

3.6.2. Seemnete moodustamine ja levik

Peremeestaime puudumisel ning väheviljakal pinnasel moodustatakse seemneid vähe: vaid 1-2 kupart taime kohta. Soodsates tingimustes võib see arv aga olla mitmeid kordi suurem. Karjamaal kasvanud 171 *R. minor* taime uurimisel saadi tulemuseks keskmiselt $17,3 \pm 0,96$ kupart taime kohta, mis sisaldasid keskmiselt $9,7 \pm 0,1$ seemet (Coulson et al. 2001). Kelly (1989) leidis lubjarikka pinnasega rohumaal kasvanud taimedel olevat sarnaselt eelnevale keskmiselt $9,63 \pm 1,71$ seemet kupra kohta, kuid vaid keskmiselt 3,14 kupart taime kohta, mis näitab, et kasvutingimused omavad mõju viljade ning seemnete moodustamisele. On leitud positiivne suhe harude arvu ja viljade produktsiooni vahel (Huhta et al. 2000).

Rhinanthus seemnete levik on piiratud nende suuruse ning aktiivset levimist võimaldavate mehhanismide puudumise tõttu. Kuna valminud viljad avanevad tipmiselt, võivad seemned kuprast väljuda, kui taime varred liiguvad tuule või mööduvate loomade abil. Kuna seemned on tiivulised on need sobilikud tuulleviks. Samuti võivad seemned ujuda veepinnal mitmeid kuid, soodustades nii ka vesilevi (Ter Borg 1972). Üldiselt on *Rhinanthus* liikide seemnete levik üsna kehv, kuid inimese kaasabil, näiteks niidumasinatega, võivad need efektiivselt levida algsest kasvukohast üsna kaugemale (Van Hulst et al. 1987).

3.6.3. Seemnete idanemine

Rhinanthus liikidel on lühiajaline seemnepank ning enamik seemnetest idaneb esimesel seemnete moodustumisele järgneval kevadel (Ter Borg 1972, 2005). Seemned vajavad idanemiseks mõni kuu kestvat puhkeaega jahedal temperatuuril, mis looduslikes tingimustes ei kesta reeglina üle kuue kuu (Westbury 2004). Hoolimata erinevatest katsetest (Gibson & Watkinson 1991), pole suudetud seemneid mõjutada nii, et nad ei vajaks idanemiseks puhkeperioodi. Ter Borg (2005) uuris kuue perekonna *Rhinanthus* liigi idanemist ning leidis,

et *R. minor* ja *R. angustifolius* vajavad pikka puhkeperioodi ning *R. alectorolophus*, *R. glacialis*, *R. mediterraneus* (Sterneck) Sennen ja *R. antiquus* vajavad lühikest puhkeperioodi. Oma 2011. aasta töös näitasid Talve jt, et endeemne *R. osiliensis* kuulub eelnevalt toodud esimesse gruppi ning vajab pikka puhkeaega ja tema lähim sugulasliik *R. rumelicus* rühmitub teise gruppi ning vajab lühikest puhkeaega. Puhkeaja katkestamiseks ning idanemise alustamiseks vajalik temperatuur sõltub nii liigist kui seemnete päritolust (näiteks kas seemned on pärit alpi või arktilise kliimaga aladelt) (Westbury 2004). Seemned idanevad iseseisvalt, ilma, et vajaks stiimulit peremeestaimelt (Ter Borg 2005). Idanemine võib toimuda nii mulla pinnal, kui ka 5-10 cm sügavusel ning seni pole teateid valguse vajalikkusest idanemiseks (Ter Borg 1972).

3.7. Herbivooria ja haigused

Kariloomad enamasti väldivad perekonna *Rhinanthus* liikide tarvitamist söögiks. Liblikaliste (*Lepidoptera*), mardikaliste (*Coleoptera*), kahetiivaliste (*Diptera*) ja nokaliste (*Hemiptera*) mõnede liikide vastsed ja valmikud toituvad perekonna *Rhinanthus* taimede võrsetest, õitest, kupardest ning seemnetest. Kahjustusi tekitavad nälgjad ning on andmeid ka seemnetest toituvate näriliste kohta (Van Hulst et al. 1987).

Parasiitsetest seentest võib *Rhinanthus* liikidelt leida näiteks sugukondade ebajahukastelised (*Peronosporaceae*), jahukastelised (*Erysiphaceae*) ja põisroostelised (*Coleosporiaceae*) liike, kuid ka mitmeid teisi parasiitseid seeni ja taimehaiguste tekitajaid erinevatest sugukondadest (Westbury 2004).

3.8. Ajalugu

Westbury (2004) töö järgi on perekonna *Rhinanthus* liikide seemnete ja õietolmu leidude põhjal Skye saarelt Šotimaalt, näidatud nende esinemist juba Weichseli jäätumise ajal 68 000-19 000 aastat eKr.

3.9. Liikide kaitse

Perekonna *Rhinanthus* liikide parasiteerivast eluviisist tuleneva negatiivse mõju tõttu ümbritsevale taimestikule, on neisse suhtunud kui kahjulikesse liikidesse ning tegeletud nende eemaldamisega rohumaadelt. Kuna aga liigid on tundlikud tänapäevaste rohumaade majadamisviiside suhtes, on nende levik paljudes piirkondades tugevalt vähenenud ning neid ei peeta enam rohumaade taimestikule ohtlikuks. Levinud perekonna *Rhinanthus* liikide, näiteks liigi *R. minor*, otsest kaitset paljudes piirkondades ei teostata, küll aga on antud liik kaudselt kaitstud, läbi erinevate looduslike ja pool-looduslike koosluste kaitsmise (Westbury 2004). Kitsa levikuga endeemsete liikide kaitse on seevastu intensiivne. Näiteks Eesti endeem *R. osiliensis*, keda eelkõige ohustavad tema spetsiifilist kasvukeskkonda kahjustavad tegurid, kuulub Eesti punase raamatu haruldaste liikide kaitsekategooriasse (Kuusk 1998).

4. Fülogeneetiline süstemaatika

Viimaste kümnendite jooksul on perekonna *Rhinanthus* taksonoomiliste ja fülogeneetiliste suhete selgitamiseks viidud läbi mitmeid uuringuid. Varasemalt mailaseliste (*Scrophulariaceae*) sugukonda kuulunud perekond *Rhinanthus* on nüüd paigutatud sugukonda soomukalised (*Orobanchaceae*) (Olmstead et al. 2001). Perekonnasisene taksonoomia on keerukas liikide vahel toimuva hübriidisatsiooni, morfoloogiliste tunnuste suure varieeruvuse ja kasvukeskkonnast sõltuva fenotüübilise plastilisuse tõttu. Liigipiiride keeruline määratlemine on põhjuseks, miks eristavad erinevad uurijad erineval hulgal liike, alamliike ja ökoloogilisi rasse (Von Soó & Webb 1972).

Perekonna *Rhinanthus* liikide nimedele, eriti laialt levinud liikide nimedele, leidub suurel hulgal sünonüüme, mis samuti lisab segadust perekonnasisesse taksonoomiasse. Erinevusi leidub ka liiginimede kirjapildis. Liike on erinevates teostes ning eri aregadel nimetatud erinevate nimedega. Samuti ei ole perekonna üldine nimetus olnud alati *Rhinanthus*, varasemalt käsitleti perekonda nimega *Alectorolophus* Zinn. Liike *R. minor* ja *R. angustifolius* on ühtselt käsitletud kui *Rhinanthus crista-galli* (Parker & Riches 1993).

Kuigi DNA-põhine põlvnemiskäik on avaldatud nii sugukonna (*Orobanchaceae*) (Bennett & Mathews 2006) kui sugukonnasisese klaadi (*Rhinanthoid clade*) (Těšitel et al. 2010) kohta, kuhu perekond *Rhinanthus* kuulub, pole täielikku molekulaarset fülogeneetilist jaotust perekonna *Rhinanthus* siseselt koostatud.

Perekond *Rhinanthus* on õie omaduste alusel jagatud viide sektsiooni (Von Soó & Webb 1972) ja koosneb umbes 30-40 liigist. Euroopa flooras kirjeldatud 36 liigist 11 taksonil on ebaselge staatus (Von Soó & Webb 1972).

Liikide fülogeneetilise ajaloo uurimisel molekulaarsel tasandil on suurimaks väljakutseks sobivate geneetiliste markerite leidmine. Fülogeneetika seisukohast on huviorbiidis sellised genoomsed järjestused, mille homoloogid on laialt levinud, kuid mis sisaldavad homoloogide piires piisavalt variatsioone sugulussuhete kohta oletuste tegemiseks (Schaal et al. 1998). Mitmed autorid (näiteks Ducarme et al. 2008, Houston & Wolff 2009, Talve et al. 2013) on välja töötanud erinevaid mikrosatelliitmarkereid erinevatele perekonna *Rhinanthus* liikidele, mis oluliselt hõlbustavad perekonnasiseste probleemide uurimist ja lahtimõtestamist.

4.1. Sugukonna *Orobanchaceae Rhinanthoid* klaadi fülogenees

Seni kõige täielikuma ja detailsema sugukonna *Orobanchaceae Rhinanthoid* klaadi fülogeneetilise rekonstruktsiooni koostasid Těšitel jt (2010) analüüsisides tuuma ITS regiooni ja kaht kloroplasti lookust.

Perekonna *Rhinanthus* siseselt näitab koostatud fülogeneesipuu, et varaseim lahknenud liik perekonnas on *R. alectorolophus*. Lisaks koostatud geenipõhisele fülogeneetilisele rekonstruktsioonile (Joonis 4) jälgitakse nende töös fülogeneesipuul ka klaadi elukäigu tunnuste (seemnete suurus, ühe-/mitmeaastalisus) evolutsioneerumist ning perekondade ja liikide biogeograafilist jaotust. Kuna elukäigu tunnused on tihedalt seotud taimeliikide geneetilise struktuuriga ja mõjutavad seda tugevalt, siis toetab selline tunnuste võrdlus ka koostatud geenipõhise fülogeneesipuu õigsust.



Joonis 4 Bayes'i maksimaalse tõenäosuse hinnangu abil konstrueeritud fülogeneesipuu *Rhinanthoid* klaadi kohta sugukonnas *Orobanchaceae*. Arvud sõlmekohtade kohal ja all märgivad fülogeneetilise statistika kontrollmehhanismide abil määratud usaldusväärsusi: vastavalt aposterioorne tõenäosus (*bayesian posterior probabilities*) ja bootstrap tugi maksimaalse parsimoonia hinnangule (*parsimony bootstrap support*). Klaadivälised rühmad on toodud hallis kirjas (Tšitil et al. 2010).

4.2. Perekonna *Rhinanthus* fülogeograafilised uuringud

Vrancken jt (2009) uurisid kloroplasti DNA järjestuste ja tuumagenoomi DNA (AFLP) abil viimase Euroopa mandrijäätmise järgset ajalugu liigil *R. angustifolius*.

Töös näidati AFLP andmete põhjal, et kuigi üheaastane *R. angustifolius* omab teistsuguseid elukäigu tunnuseid, on tema fülogeograafiline ajalugu sarnane paljudele nii rohtsetele kui puitunud mitmeaastastele taimeliikidele.

Identifitseeritud AFLP gruppide geograafilise jaotuse alusel tuvastati kaks refuugiumi: üks Edela-Euroopas, Pürenee mäestikis ja selle ümber ning teine suurem refuugium, millest pärit populatsioonid mängisid peamist rolli kogu Euroopa taasasustamisel, Euroopa kaguosas Balkani/Kaukaasia piirkonnas.

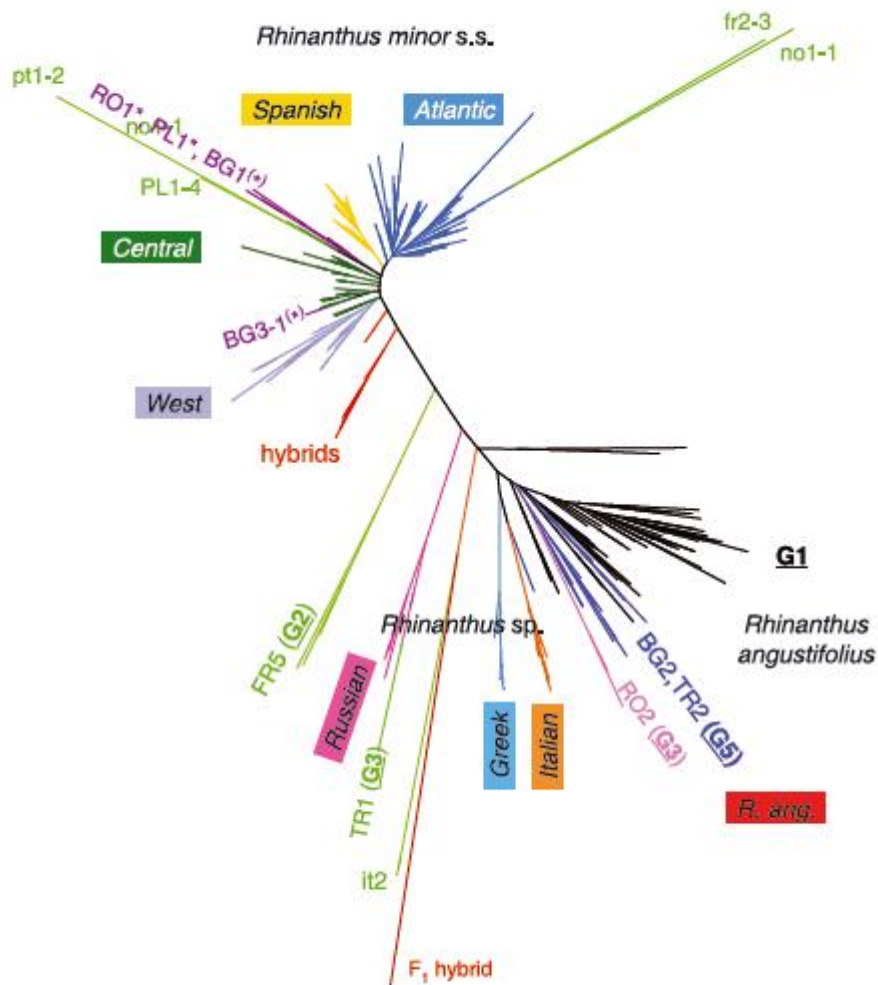
Rõhutatakse erinevate geneetilise varieeruvuse allikate kasutamise olulisust. Töös kasutatud kloroplasti DNA uuringute andmed ei näidanud mingit fülogeograafilist mustrit, seega vaid cpDNA markerite alusel teostatud uuring antud liigi fülogeograafiast oleks ebaõnnestunud. Seletuseks geograafilise struktuuri puudumisele cpDNA variatsioonide uurimisel pakutakse esivanemlike polümorfismide olemasolu või hübriidiseerumist ja introgressiooni lähedaste liikidega.

Oma 2012. aasta töös uurisid Vrancken jt kloroplasti- ja tuumamarkerite (AFLP) abil liigi *R. minor* fülogeograafiat võrdluses liigiga *R. angustifolius*. Liigil *R. minor* kirjeldati tugevat geograafilist geneetilist struktuuri ning tuvastati ootamatu lahknemine liigi *R. minor* Euroopa populatsioonides.

Leiti, et Itaalia, Kreeka ja Edela-Venemaa (Kaukaasia) populatsioonid, mis algselt olid tuvastatud kui *R. minor*, olid tugevalt geneetiliselt erinevad teistest liigi *R. minor* Kesk-, Lääne- ja Põhja-Euroopa populatsioonidest. Kuigi morfoloogiliselt sarnased liigiga *R. minor*, osutusid antud populatsioonid geneetiliselt sarnasemaks liigiga *R. angustifolius* (Joonis 5). Kuna populatsioonide geneetika ja morfoloogia uurimisel saadud tulemuste põhjal ei saa neid selgelt liigitada ei liigiks *R. minor* ega *R. angustifolius*, tuleks antud populatsioone (töös nimetatud kui *Rhinanthus sp.*) käsitleda eraldiseisva liigilise taksonina.

Uurides liigi *R. minor* fülogeograafiat näitasid Vrancken jt (2012) oma uurimustöös, et kuigi mõned liigi *R. minor* populatsioonid Lõuna-Euroopas omasid kõrgemat geneetilist mitmekesisust, ei täheldatud uuritud markerite seas märkimisväärset geneetilise variatsiooni langust kõrgematel laiuskraadidel. Võrdsed geneetilise mitmekesisuse tasemed erinevatel laiuskraadidel on vastuolus üldise seaduspäraga, mille korral parasvöötme taimeliikide puhul

lõunapoolsed populatsioonid omavad kõrgemat geneetilist mitmekesisust kui põhjapoolsed, minevikus korduvalt toimunud populatsiooni pudelikaela efekti ja asutajaefekti tõttu liustike taandumise järgsel alade taasasustamisel. Põhja-Euroopas esinevat kõrget geneetilist variatsiooni võivad seletada näiteks hilisem kontakt Skandinaavias või hübriidiseerumine teiste liikidega, eelkõige liigiga *R. groenlandicus* (Chabert) (Vrancken et al. 2012).



Joonis 5 Naabrite ühendamise (*neighbour-joining*) meetodil koostatud juurimata fülogeneesipuu liikide *Rhinanthus minor*, *Rhinanthus sp.* ja *Rhinanthus angustifolius* kohta. Värvilistes kastides on toodud töös analüüsitud kaheksa AFLP rühma nimed üheksast. Üheksanda rühma (South) harud on esitatud helerohelises. AFLP rühmad (G1-G5) Vrancken jt 2009. aasta tööst on alla joonitud ning paksus kirjas. Ülejäänud harud osutavad hübriididele (punases) ja erandlikele populatsioonidele või isenditele (Vrancken et al. 2012).

4.3. Geneetiline mitmekesisus ja taksonoomia

Taimepopulatsioonide geneetilist variatsiooni mõjutavad paljud faktorid nagu näiteks ajaloolised tegurid (mineviku kliimaatilised variatsioonid), hiljutised liigitekkesündmused, populatsioonide killustumine või nende suuruse vähenemine, kasvukeskkond (Magda et al. 2004) ning taimede erinevad elukäigutunnused (näiteks õietolmu ja seemnete levimisviis) (Hamrick & Godt 1996).

Varasemalt on molekulaarsete uuringute põhjal näidatud, et perekonna *Rhinanthus* liikide ja sektsioonide vahel on madal geneetiline erinevus (Böhme 2001). Järgnevalt käsitletud tööd annavad põgusa ülevaate viimastel aastatel perekonna *Rhinanthus* liikide geneetiliste ja taksonoomiliste suhete selgitamiseks teostatud uuringutest.

Kuigi on leitud ka teistsuguseid tulemusi, on üldiselt laialt levinud, pikaealised, võõr- ja tuultolmlevad liigid palju suurema geneetilise varieeruvusega kui haruldased, üheaastased ja isetolmlevad liigid. Talve jt (2011) viisid geneetilise varieeruvuse ja seemnete idanemisedukuse väljaselgitamiseks läbi võrdleva uuringu haruldase endeemi *Rhinanthus osiliensis* ja temaga suguluses oleva laialt levinud liigi *R. rumelicus* taimedega. Mõlemad liigid on üheaastased poolparasiitsed rohttaimed, kuid neil on mitmeid morfoloogilisi erinevusi, nad õitsevad erinevatel aegadel, nende vahel on geograafiline isolatsioon ja neil on erinevad ökoloogilised nõudmised (*R. osiliensis* kasvab lubjarikastes allikasoodes, *R. rumelicus* on aga niidutaim).

Väikeste populatsioonidega, haruldastel ja endeemsetel liikidel on tavaliselt vähenenud geneetiline varieeruvus pudelikaela efekti, geenitriivi ja inbriidingu tulemusel. Inbriiding tõstab homosügootsuse osa populatsioonis, seeläbi suurendab kahjulike alleelide avaldumist, viies inbriidingu depressioonini. Talve jt (2011) töös leitud oluliselt väiksem seemnete idanevus, vaadeldud heterosügootsus ja kõrgem inbriidingu koefitsent liigil *R. osiliensis* võrrelduna liigiga *R. rumelicus* viitab tugevale inbriidingule, mis võib tuleneda tolmeldamisviisist, seemnete leviku iseärasustest või liigitekkel toimuvast üleminekust võõrtolmlemiselt iseviljastumisele.

Talve jt (2011) tulemused näitasid (ning on kooskõlas üldise seaduspäraga), et haruldasel endeemsel liigil *R. osiliensis* on madalam geneetiline varieeruvus kui laialt levinud liigil *R. rumelicus*, mis võib tuleneda hiljutisest kiirest liigitekkest. Näidati, et kahe liigi vaheline geneetiline erinevus on madal, mis viitab nende lähedasele taksonoomilisele sugulusele. *R.*

osiliensis on ilmselt arenenud liigist *R. rumelicus* mandrijää taandumise järgsel alade taasasustamisel.

2012. aastal avaldasid Oja & Talve töö, mis käsitles kuue perekonna *Rhinanthus* liigi geneetilist mitmekesisust. Võrreldud liikidest viis (*R. rumelicus*, *R. osiliensis*, *R. wagneri* (Degen) *R. angustifolius* ja *R. alectorolophus*) on liigitatud õie omaduste põhjal seksiooni *Cleistolemus* ja üks (*R. minor*) seksiooni *Rhinanthus*.

Töös kasutatud isoensüümianalüüside tulemused näitasid, et seksioon *Cleistolemus* ei ole monofüleetiline rühm. Tuvastati, et *R. alectorolophus* ja *R. minor* erinevad tugevalt teistest uuritud liikidest. Tulemused, mis näitasid, et *R. minor* erineb geneetiliselt teistest uuritud liikidest, olid kooskõlas morfoloogiapõhise määratlusega, mis klassifitseeris antud liigi õieomaduste alusel seksiooni *Rhinanthus*. Küll aga oli tähelepanuväärne tulemus, mis saadi liigi *R. alectorolophus* geneetilise variatsiooni võrdlemisel teiste uuritud liikidega. Leiti, et molekulaarsete andmete võrdluse põhjal on liigi *R. alectorolophus* taksonoomiline asukoht kaugel teistest seksiooni *Cleistolemus* liikidest. Saadud tulemusi toetavad ka varasemad leiud (Böhme 2001), mistõttu tuleks kaaluda liigi *R. alectorolophus* taksonoomilise positsiooni ümberpaigutamist.

Talve jt (2013) veel avaldamisjärgus olev artikkel käsitleb mikrosatelliitmarkerite (SSR) abil teostatud uuringut perekonna *Rhinanthus* liikide geneetilise variatsiooni ja liikidevaheliste suhete selgitamiseks. Uuriti kuut erinevat perekonna *Rhinanthus* liiki kolmest erinevast seksioonist.

Töö läbiviimiseks disainiti mikrosatelliitpraimerid endeemse liigi *R. osiliensis* jaoks. Geneetilise variatsiooni uurimisel leiti, et endeemsed *R. osiliensis* ja *R. javorkae* Soó omavad märgatavalt madalamat geneetilist variatsiooni kui laialt levinud *R. rumelicus*, *R. wagneri* ja *R. angustifolius*. Bulgaaria endeemne liik *R. javorkae* leiti olevat madalaima geneetilise varieeruvusega, talle järgnesid laialt levinud liik *R. minor* ning Eesti endeem *R. osiliensis*. Üllatavalt madala geneetilise varieeruvuse tulemused levinud liigil *R. minor* võivad tuleneda antud liigi kõrgest isetolmlemistasest (Oja & Talve 2012, Ducarme & Wesselingh 2012).

Mikrosatelliitlookuste põhjal tehti vahet endeemsel liigil *R. javorkae* seksioonist *Anoectolemi* ja levinud liigil *R. minor* seksioonist *Rhinanthus*, mis erinesid selgelt teistest seksiooni *Cleistolemus* liikidest. Seksioon *Cleistolemus* omab vaid nõrka geneetilist struktureeritust, mis viitab sinna kuuluvate liikide *R. osiliensis*, *R. rumelicus*, *R. wagneri* ja *R. angustifolius* lähedasele sugulusele.

5. Hübridisatsioon

Üheaastaste taimede seas on hübridisatsioon nii geograafiliselt kui ka fülogeneetiliselt laialt levinud ning nende lühike eluiga annab suurepärase võimaluse hübridisatsiooni toimumise tundmaõppimiseks. Hübridisatsioon võib aset leida, kui segunenud populatsioonides geneetiliselt erinevad isendirühmad kohtuvad ja ristuvad (Ducarme et al. 2010). Hübridiseerumine võib anda erinevaid tulemusi: hübriididel võib olla väga madal elujõulisus ja hübridisatsioon piirdub vaid esimese põlvkonna (F1) hübriididega, hübriidsoonid võivad stabiliseeruda ja püsida, tekkida võivad uued liigid, võib ilmned geneetilise materjali introgressioon ühest liigist teise, üks liikidest võib lokaalselt välja surra või ulatusliku geenivoolu tõttu lakata olemast eraldi üksusena (Rieseberg & Wendel 1993). Seega, kuigi hübridisatsiooni vaadeldakse sageli kui liigitekke liikumapanevat jõudu, võib selle tegelik mõju liigilisele mitmekesisusele olla nii soodne kui kahjulik. Stabiilsed hübriidsoonid võivad välja areneda aladel, kus kahe liigi geograafilised levilad kohtuvad (Barton & Hewitt 1985), sest geneetiliselt puhaste isendite sissevool väljastpoolt hübriidtsiooni jääb võimalikuks. See võib kompenseerida hübriidide madala fitnessi ja ühe liigi kadumise kahest geenivoolu ja introgressiooni tõttu hübriidtsoonis (Harrison 1990). Kui kahe liigi areaalid suuresti kattuvad, võivad hübriidpopulatsioonid moodustuda seal, kus antud liigid koos esinevad. Sellise populatsiooni saatus sõltub nii populatsiooni enda arengust kui ka sellest, kui tihedalt puutuvad need kaks liiki kokku teiste populatsioonidega, mis omakorda sõltub liikide levimisedukusest (Harrison 1993).

Uute homoploidsete (ühekordse kromosoomikomplektiga, kromosoomide arv hübridiseerumisel ei ole muutunud) liikide teke on võimalik, kuid harv (näiteks mitmed liigid perekonnas *Helianthus*, Rieseberg 1991). Introgressioon, ehk alleelide liikumine ühest taksonist teise taksoni geenifondi tagasiristumise teel, on seevastu taimede seas märksa levinum nähtus (Rieseberg & Wendel 1993). Koos hübriidtsiooni moodustumises osalenud teise liigi väljasuremisega võib tekkida populatsioon, mis küll näevad välja kui geneetiliselt puhtad populatsioonid, kuid millesse kuuluvad isendid kannavad geneetilist informatsiooni, mis on pärit teisest liigist, mis enam lähiümbruses ei esine. Introgressiooni detailsemaks uurimiseks ei piisa vaid morfoloogilistest tunnustest, siinkohal on vajalik ka geneetiliste markerite kasutamine. Isegi kasutades geneetilisi vahendeid, ei tunta kasvu geneetilises mitmekesisuses ära introgressioonina juhul, kui uuritakse vaid üht liiki (Rieseberg & Wendel 1993). Laialt kattuvate areaalidega liikide puhul võib korduv kattuva tsooni sisene hübriidide

moodustumine, sellele järgnev introgressioon ühte liiki ja teise liigi väljasuremine, viia introgressioonini kogu liigi tasandil, kui muutunud genofondiga grupp levib teistesse populatsioonidesse. Hübriidpopulatsiooni teke ning hilisem ühe liigi kadumine kahest võib olla üsna kiire, eriti üheaastaste liikide puhul, kellel puudub seemnepank. Enamus hübriidpopulatsioone uurivatest töödest on tehtud ühe aasta jooksul, andes seega olukorrast vaid põgusa läbilõike.

5.1. Hübriidiseerumine perekonnas *Rhinanthus* liikide *R. angustifolius* ja *R. minor* näitel

Perekond *Rhinanthus* on hea mudelsüsteem uurimaks lähedaselt suguluses olevate liikide vahelisi geneetilisi interaktsioone – hübriidatsioon perekonna liikide vahel on sage (Vrancken et al. 2012). *Rhinanthus minor* ja *R. angustifolius* on perekonna kõige laiemalt levinud liigid ja moodustavad hübriidiseerumise teel fertiilse hübriidi *Rhinanthus* × *fallax* (Wimm. & Grab.) Chabert ja viljakaid F2 ja tagasiristumise teel saadud B1 taimi (Kwak 1980).

Liikidel *R. minor* ja *R. angustifolius* on kattuvad õitsemisperioodid maist juunini ning mõlemal on kollased sügomorfsed õied. Taimed on diploidse kromosoomistikuga ($2n = 22$, Hambler 1954), isesobivad (neil ei ole kujunenud mehhanisme vältimaks taime viljastumist omaenda õietolmuga) (Ducarme et al. 2010), neid tolmeldavad nektari (Kwak et al. 1985) või õietolmu korjel mitu liiki kimalasi. Käsitsi tolmeldades võib hübriidseid seemneid saada mõlemal liigil, kuid idanevus on palju madalam seemnetel, mille emasvanem on *R. angustifolius* (Kwak 1979b). Kuigi mõlemad liigid on isesobivad, on ainult *R. minor* võimeline autonoomseks isetolmlemiseks, *R. angustifolius* vajab tolmeldamiseks kimalaste väisamist (Kwak 1979a, Kwak 1980).

Tavaliselt ei esine põlvkondade kattumist, sest mullas puudub püsiv seemnepank – taimede rasked seemned ei levi väga kaugemale ning neil on lühike eluiga (Ter Borg 1972), samuti ei paljune liigid vegetatiivselt (Parker & Riches 1993). Üldiselt on seemnete levimisvõime väga madal, kuid mõnel juhul võivad seemned sattuda niidetud heina transportimisel kasvukohast tunduvalt kaugemale (Ter Borg 1972). Seega geenide vahetus seemnete leviku kaudu teistesse populatsioonidesse toimub, kuid selle esinemissagedus on üsna piiratud.

5.2. Hübriidpopulatsioonide teket mõjutavad tegurid

Segunenud populatsioonide arengut võivad mõjutada mitmed tegurid: ristumiste suund, liikide esinemissagedus populatsioonis, kasvukeskkonna omadused (niiskus, pinnase iseärasused, temperatuur jm). Seega on tõenäoline, et kõik looduslikud segatud populatsioonid ei arene samas suunas, kui neid mõjutavad tingimused on erinevad (Ducarme & Wesselingh 2005).

Hübriidpopulatsiooni koosseis sõltub vanemliikide esinemissagedusest, see omakorda aga on tugevalt mõjutatud ökoloogiliste tingimuste poolt. Liikidel *R. minor* ja *R. angustifolius* on sarnane ökoloogia – mõlemad esinevad mõõduka niiskusega rohumaadel, mida niidetakse hilja või karjatatakse madala koormusega, siiski on täheldatud, et *R. minor* esineb kuivematel ja vähem viljakatel aladel kui *R. angustifolius* (Weeda 1988).

Mitmed varasemad taimede morfoloogial ja füsioloogial ning tolmeldajate etoloogial põhinevad uuringud on näidanud, et liikidevahelised ristumisbarjäärid on madalad (Kwak 1978, 1979a,b, 1980, 1986, Kwak et al. 1985).

5.2.1. Liikidevaheline õietolmu ülekanne

Sümpatrilistes populatsioonides, kus liikide õitsemisperioodid kattuvad, sõltub liigisisene ja liikidevaheline geenivool suuresti õietolmu liikumise kvaliteedist ja kvantiteedist (Campbell 1991). Enamikul juhtudest tegutsevad loomad õietolmuvektoritena ning nende käitumine mõjutab oluliselt liikidevahelist geeniülekanne (Campbell 1985). Teatavatel tingimustel võivad tolmeldajate käitumisiseärasused, mis mõjutavad õietolmu transpordi kvaliteeti ja kvantiteeti, viia reproduktiivse barjääri, täpsemalt etoloogilise isolatsiooni, tekkimiseni (Grant 1994). Etoloogilist isolatsiooni on sageli täheldatud taimeliikide vahel, kelle õieehitus on erinev ning keda seega tolmeldavad erinevad putukaliigid, kuid isegi kui erinevaid taimeliike tolmeldab sama putukaliik, võib etoloogiline isolatsioon toimuda, kui tolmeldajal on välja kujunenud eelistused ja/või järjepidevus mingi kindla õietüübi suhtes (Grant 1994). Kuna üldiselt on kõigi perekonna *Rhinanthus* liikide tolmeldajateks kimalased, kellel ei ole välja kujunenud eelistusi mõne liigi suhtes, võib tolmeldamiskonkurentsi kujunemine ja tekkivad hübriidiseerumisnähtused olla ohuks taimede fitnessile, samuti võivad need esile kutsuda muutusi õieehituses, et vältida tolmeldamiskonkurentsi ja/või tugevdada reproduktiivset barjääri (Natalis & Wesselingh 2012).

Kui erinevaid taimeliike külastavad samad tolmeldajad, võib liikidevahelist õietolmu ülekannet piirata ka mehhaaniline isolatsioon – kui tolmeldava putuka asend ühe liigi külastamisel erineb asendist teise liigi külastamisel, võib õietolm ühe liigi tolmeldamisel sattuda näiteks vaid putuka dorsaalsele poolele ja teise liigi puhul ventraalsele poolele (Kwak 1978). Kuigi varasemalt on perekonna *Rhinanthus* liikidel märgitud mehhaanilist isolatsiooni tulenevalt kimalaste käitumisest ning emaka ja tolmukate paigutusest, siis Natalis & Wesselingh (2012) ei leidnud mingit tõestust tõhusale mehhaanilisele reproduktiivsele isolatsioonile.

Liikide *R. minor* ja *R. angustifolius* tolmeldamisnišid kattuvad laiaulatuslikult, kuna nad õitsevad samal ajal ja neid tolmeldavad samad putukaliigid. On teada, et *R. angustifolius* on tolmeldajatele atraktiivsem kui *R. minor*. (Kwak 1980; Kwak et al. 1985). Natalis & Wesselingh (2012) täheldasid liigi *R. angustifolius* populatsioonides kuni kaks korda kõrgemat visiteerivate kimalaste arvu kui *R. minor* populatsioonides, mida võib seletada *R. angustifolius* taimede kõrgus, suuremad õied, parem nähtavus ning kõrgem õietolmu ja nektari tootlikkus.

Natalis & Wesselingh (2012) märgivad oma töös, et kuigi arvesse võttes liikide *R. angustifolius* ja *R. minor* erinevusi õieehituses, võiks oodata, et liigi *R. minor* puhul jõuab emakani vähem õietolmu, leiti, et mõlemad liigid omastasid võrdses koguses õietolmu ühe külastuse jooksul. Siiski ilmnisid erinevused selles, mil määral soodustati õietolmu ülekannet oma liigikaaslastelt: *R. minor* võttis vastu sama koguse õietolmu, sõltumata taimeliigist, mida kimalane oli eelnevalt külastanud, *R. angustifolius* aga omastas rohkem õietolmu, kui kimalane oli eelnevalt külastanud tema liigikaaslast. Sellisest õietolmu levimise mustrist võiks eeldada, et geenivool toimub väiksema tõenäosusega liigist *R. minor* liiki *R. angustifolius*, kuid ilmselt jääb selle efekt nõrgaks ja ei mõjuta kuigi tugevalt ristumisprotsesse. Leiti ka tõendeid, kus olukord oli vastupidine kimalaste tõttu, kes eelistasid pigem liikuda *R. minor* taimede õitelt *R. angustifolius* taimede õitele, soodustades geenivoolu liigist *R. minor* liiki *R. angustifolius* ja luues nii tingimused osaliseks asümmeetriliseks etoloogiliseks isolatsiooniks.

5.3. Tagasiristumine vanemliikidega

Kuna hübriidid moodustavad populatsioonist vaid 13-26%, siis juhusliku viljastumise korral on hübriidi ristumine ühe vanemliigiga palju tõenäolisem kui teise hübriidiga (Ducarme et al. 2010). Märgid geneetiliste markerite olemasolust või puudumisest näitavad, et peale F1

põlvkonda on hübriidid tavaliselt moodustatud ühe vanemliigiga tagasiristumise teel, ülekaalukalt liigiga *R. angustifolius*, kui selle esinemissagedus populatsioonis on kõrgem kui 15% (Ducarme et al. 2010). Morfoloogilised ja geneetilised analüüsid on näidanud, et looduslikes segatud populatsioonides on enamus hübriide morfoloogiliselt ja geneetiliselt lähedased liigile *R. angustifolius* (Kwak 1980; Ducarme et al. 2010), mis on ilmselt tingitud kahe nähtuse koosmõjust – liigi *R. minor* kõrgem isetolmlemistase (Ducarme 2008) ja *R. angustifolius* taimede eelistamine tolmeldavate kimalaste poolt (Natalis & Wesselingh 2012). See peaks aitama kaasa introgressioonile liigist *R. minor* liiki *R. angustifolius* ja kuna F1 hübriidid omavad valdavalt liigi *R. minor* tsütoplasmat, madala idanemistaseme tõttu seemnetel, mille maternaalseks pooleks on *R. angustifolius* (Kwak 1979), võib see viia cpDNA introgressioonile samas suunas (Vrancken et al. 2012).

On täheldatud ka liigi *R. minor* kadumist populatsioonist (Ducarme & Wesselingh 2005), mille põhjuseks võib olla asjaolu, et kahe liigi ökoloogilised nõuded ei pruugi olla täpselt samad. On võimalik, et *R. minor* taimede fitness oli juba varem või kujunes konkreetse kasvupaiga niiskuse, viljakuse või teiste iseärasuste tõttu madalamaks kui *R. angustifolius* taimede fitness. Eksperimentaalne uuring (Ducarme & Wesselingh 2010) on näidanud, et mõõduka mulla viljakuse korral, eraldi kasvatades, omab *R. angustifolius* alati kõrgemat kohasust kui *R. minor*. Otsest konkurentsi kõnealuste liikide vahel eksperimentaalselt uuritud pole, kuid on tõenäoline, et viljakatel muldadel on suurem ja jõulisem *R. angustifolius* edukam ning vaid väheviljakatel muldadel suudab *R. minor* konkurentsis püsida (Weeda 1988). Viljakatel muldadel saavutab *R. angustifolius* kiiresti kõrge jõudluse ning *R. minor* temaga võistelda ei suuda, kui ta just ei leia heterogeenses elupaikades asukohti, kus tingimused on vähem optimaalsed *R. angustifolius* taimede jaoks. Muldade viljakuse vähenedes võivad kujuneda tingimused stabiilsemaks koeksisteerimiseks (Ducarme et al. 2010).

5.4 Hübriidide tuvastamine

Esimese põlvkonna hübriidide fenotüüpide puhul oodatakse tavaliselt kahe vanemliigi vahepealseid tunnuseid, siiski on mitmete liigipaaridega teostatud uuringud (näiteks Rieseberg & Ellstrand 1993) näidanud, et hübriidid on mosaiiksed – koosnevad nii vanemlikest kui vahepealsetest tunnustest ning mõnel juhul omavad ka ekstreemseid karakteristikuid. Liikide *R. minor* ja *R. angustifolius* esimese põlvkonna hübriididel on

näidatud vahepealset õie morfoloogiat, kusjuures hübriidiseerumise suund märkimisväärset mõju ei avaldanud (Ducarme & Wesselingh 2005). Kuigi F1 taimede õiemorfoloogia võib olla kahe liigi vahepealne, leidub nende seas palju erinevad hübriidfenotüüpe (Kwak 1980). Ducarme & Wesselingh (2005) tuvastasid populatsioonist, kus kõik taimed nägid välja nagu *R. angustifolius* isendid, molekulaarsete markerite abiga mitmeid hübriide. Sellised asjaolud näitavad väga ilmekalt, kui keeruline on kõigest morfoloogiliste tunnuste põhjal kindlaks teha minevikus toimunud hübriidiseerumissündmusi, mis aga molekulaarsete meetodite abil on lihtsalt määratavad. Hübriidide kirjeldamiseks tavaliselt kasutatavad morfoloogilised tunnused ja ökoloogiline jaotus alluvad looduslikule valikule, mistõttu võivad need olla eksitavad. Molekulaarsed markerid on enamasti neutraalsed ning head vahendid oma rohkuse, kõrge reprodutseeritavuse ja laiaulatusliku leviku tõttu taimegenoomis. Lähedaselt suguluses olevate genotüüpide eristamiseks, hübriidide ja hübriidtaksonite tuvastamiseks ja täpsemaks analüüsiks kasutatakse erinevaid molekulaarseid markereid: tuumagenoomi DNA fragmentide PCR amplifikatsioonil põhinevad markerid (näiteks RAPD, ISSR, SSR), DNA-DNA hübriidatsioonil põhinevad markerid (näiteks RFLP), kloroplasti DNA markerid ja biokeemilised markerid (näiteks isoensüümid) (Nageswara-Rao & Soneji).

Kokkuvõte

Antud töö koondab seniseid teadmisi perekonna *Rhinanthus* liikide levikust, elukäigu tunnustest, taksonoomilistest ja fülogeneetilistest suhetest ja perekonnasisesest hübriidiseerumisest.

Kuigi perekonnaga *Rhinanthus* seotud uurimustöid on avaldatud mitmeid, pole kokkuvõtvat, perekonna kohta ülevaadet andvat tööd seni koostatud. Käesolev töö võtab arvesse suurel hulgal erinevates piirkondades teostatud uurimustöid, mitmete erinevate perekonna *Rhinanthus* liikide ja populatsioonidega.

Töös kirjeldatakse perekonna liikide morfoloogilisi ja füsioloogilisi tunnuseid, samuti tuuakse välja levikulised ning kasvukoha ja paljunemisega seotud iseärasused, mis mõjutavad liikide elukäiku ja ökoloogiat. Käsitletakse uudset lähenemisviisi rohumaa mitmekesisuse taastamiseks perekonna *Rhinanthus* liikide abil. Antakse ülevaade liike mõjutavatest biotilistest teguritest ja keskkonnatingimustest ning sellest, kuidas taimed nendele reageerivad – teave, mis on vajalik liikide ja nende kasvukohtade kaitse seisukohast.

Perekonna *Rhinanthus* taksonoomilised ja fülogeneetilised suhted ei ole kaugeltki selged. Kuigi tänapäevaste molekulaarsete vahendite kasutamine on heitnud valgust perekonnasisestesse suhetesse, vajab valdkond sellegipoolest täiendavat uurimist. Antud töö näitab, mis tasemel on hetkel perekonna taksonoomia ning kirjeldab viimaste aastate avastusi liikide fülogeograafia ja geneetiliste suhete valdkonnas.

Liikide määramise raskendavaks asjaoluks on ka sage hübriidiseerumine perekonna liikide vahel. Töös kirjeldatakse hübriidiseerumist perekonna *Rhinanthus* kõige levinumate liikide vahel, käsitledes hübriidiseerumist mõjutavaid tegureid, hübriidpopulatsioonide arengut ja iseärasusi ning hübriidide tuvastamist.

Summary

Distribution, life history traits, phylogeny and hybridization in the genus *Rhinanthus*.

This study draws together current knowledge about the distribution, life history characteristics, taxonomic and phylogenetic relationships and hybridization between species of the genus *Rhinanthus*.

Although several papers have been published concerning the genus *Rhinanthus*, there is no complete work providing an overview of this topic. Current work uses data from many different studies which have been carried out in various regions with a number of different populations and species of the genus.

The work describes the morphological and physiological characteristics, as well as features related to distribution, habitat and reproduction of the species, which affect the life-cycle and ecology of the species. It is pointed out that the species of the genus *Rhinanthus* have been discovered to be useful tools for restoring diverse grasslands. Current work provides an overview of biotic factors and environmental conditions affecting the species of *Rhinanthus*, and how plants respond to them – information that is essential for preserving species and their habitats.

The taxonomic and phylogenetic relationships of the genus *Rhinanthus* are far from clear. Although the use of modern molecular tools has shed light on relationships between the species of the genus, the subject needs further investigation. This work reflects the current state of knowledge in the taxonomy of *Rhinanthus* and describes the discoveries of recent years about the phylogeography and genetic relations of the species.

Hybridization between species is common, which makes the identification of the species difficult. This work describes hybridization between the two most widespread species of the genus and elucidates the factors influencing hybridization, the development of hybrid populations and the detection of hybrids.

Tänuavaldused

Täna oma juhendajat Tatjana Oja, kes aitas leida kasulikke materjale ning kelle väärt nõuanded ja toetav suhtumine olid abiks töö valmimisel.

Kasutatud kirjandus

- Barton, N. H., Hewitt, G. M., 1985. Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 113–148.
- Bennett, J. R., Mathews, S., 2006. Phylogeny of the parasitic plant family *Orobanchaceae* inferred from phytochrome A. *American Journal of Botany* 93:1039–1051.
- Bullock, J. M., Pywell, R. F., 2005. *Rhinanthus*: a Tool for Restoring Diverse Grassland? *Folia Geobotanica* 40: 273–288.
- Böhme, B., 2001. Neues über das isolierte Vorkommen von *Rhinanthus rumelicus* Velen. (Drüsiger Klappertopf) bei Jena. *Haussknechtia* 8: 85–92.
- Campbell, D. R., 1985. Pollen and gene dispersal: the influences of competition for pollination. *Evolution* 39: 418–431.
- Campbell, D. R., 1991. Comparing pollen dispersal and gene flow in a natural population. *Evolution* 45: 1965–1968.
- Coulson, S. J., Bullock, J. M., Stevenson, M. J., Pywell, R. F., 2001. Colonization of grassland by sown species: dispersal versus microsite limitation in responses to management. *Journal of Applied Ecology* 38: 204–216.
- Ducarme, V., 2008. Ecological and genetical aspects of natural hybridization in *Rhinanthus* L. PhD väitekirj. Université catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve.
- Ducarme, V., Risterucci, A. M., Wesselingh, R. A., 2008. Development of microsatellite markers in *Rhinanthus angustifolius* and cross-species amplification. *Molecular Ecology Resources* 8: 384–386.
- Ducarme, V., Vrancken, J., Wesselingh, R. A., 2010. Hybridization in annual plants: patterns and dynamics during a four-year study in mixed *Rhinanthus* populations. *Folia Geobotanica* 45: 387–405.
- Ducarme, V., Wesselingh, R. A., 2005. Detecting hybridization in mixed populations of *Rhinanthus minor* and *Rhinanthus angustifolius*. *Folia Geobotanica* 40: 151–161.
- Ducarme, V., Wesselingh, R. A., 2010. Performance of two *Rhinanthus* species under different hydric conditions. *Plant Ecology* 206: 263–277.
- Ducarme V., Wesselingh, R. A., 2012. Outcrossing rates in two self-compatible, hybridizing *Rhinanthus* species: implications for hybrid formation. *Plant Biology* 15: 541–547.
- Eichwald, K., 1960. Saaremaa robirohi (*Rhinanthus osiliensis*). Raamatus: Trass, H. (Toim.), Botaanika-alased tööd 4. Tartu Riiklik Ülikool, Tartu. 22–30.

- Gibson, C. C., 2000. Use of hay rattle. *Enact* 8: 14.
- Gibson, C. C., Watkinson, A. R., 1989. The host range and selectivity of a parasite plant: *Rhinanthus minor* L. *Oecologia* 78: 401–406.
- Gibson, C. C., Watkinson, A. R., 1991. Host selectivity and the mediation of competition by the root hemiparasite *Rhinanthus minor*. *Oecologia* 86: 81–87.
- Grant, V., 1994. Modes and origins of mechanical and ethological isolation in angiosperms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91: 3–10.
- Hambler, D. J., 1954. Cytology of the *Scrophulariaceae* and *Orobanchaceae*. *Nature* 174: 838.
- Hamrick, J. L., Godt, M. J. W., 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 351: 1291–1298.
- Harrison, R. G., 1990. Hybrid zones: windows on evolutionary process. Raamatus: Futuyma, D., Antonovics, J. (Toim.), *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 7. Oxford University Press, New York: 69–128.
- Harrison, R. G., 1993. Hybrids and hybrid zones: historical perspective. Raamatus: Harrison, R. G. (Toim.), *Hybrid zones and the evolutionary process*. Oxford University Press, New York: 3–12.
- Houston, K., Wolff, K., 2009. Eight polymorphic microsatellite markers for *Rhinanthus minor*. *Molecular Ecology Resources* 9: 174–176.
- Huhta, A. P., Tuomi, J., Rautio, P., 2000. Cost of apical dominance in two monocarpic herbs, *Erysimum strictum* and *Rhinanthus minor*. *Canadian Journal of Botany* 78: 591–599.
- Jiang, F., Jeschke, W. D., Hartung, W., 2004. Solute flows from *Hordeum vulgare* to the hemiparasite *Rhinanthus minor* and the influence of infection on host and parasite nutrient relations. *Functional Plant Biology* 31: 633–643.
- Kask, M., 1969. Perekond robirohi – *Rhinanthus* L. Raamatus: Eichwald, K., Eilart, J., Kalda, A., Kask, M., Paivel, A., Talts, S., Viljasoo, V. (Toim.), *Eesti NSV floora*. Kirjastus Valgus, Tallinn. 4: 684–694.
- Kelly, D., 1989. Demography of short-lived plants in chalk grassland. I. Life cycle variation in annuals and strict biennials. *Journal of Ecology* 77: 747–769.
- Kukk, T., Kull, T., 2005. Eesti taimede levikuatlas. Eesti Maaülikool, Tartu.
- Kuusk, V., 1998. Soontaimed. Raamatus: Lilleleht, V., *Eesti punane raamat*. Eesti Teaduste Akadeemia Looduskaitse Komisjon. 60.

- Kwak, M. M., 1978. Pollination, hybridization and ethological isolation of *Rhinanthus minor* and *R. serotinus* (*Rhinanthoideae: Scrophulariaceae*) by bumblebees (*Bombus* LATR.). *Taxon* 27: 145–158.
- Kwak, M. M., 1979a. Effects of bumblebee visits on the seed set of *Pedicularis*, *Rhinanthus* and *Melampyrum* (*Scrophulariaceae*) in the Netherlands. *Acta Botanica Neerlandica* 28: 177–195.
- Kwak, M. M., 1979b. Maintenance of species integrity in sympatrically occurring *Rhinanthus minor* and *Rhinanthus serotinus* in the Netherlands. *Oecologia* 41: 1–9.
- Kwak, M. M., 1980. Artificial and natural hybridization and introgression in *Rhinanthus* (*Scrophulariaceae*) in relation to bumblebee pollination. *Taxon* 29: 613–628.
- Kwak, M. M., 1986. Bumblebees and constancy. *Acta Botanica Neerlandica* 35: 39.
- Kwak, M. M., Holthuijzen, Y.A., Prins, H. H. T., 1985. A comparison of nectar characteristics of the bumblebee-pollinated *Rhinanthus minor* and *Rhinanthus serotinus*. *Oikos* 44: 123–126.
- Magda, D., Duru, M., Theau, J. P., 2004. Defining management rules for grasslands using weed demographic characteristics. *Weed Science* 52: 339–345.
- Natalis, L. C., Wesselingh, R. A., 2012. Shared pollinators and pollen transfer dynamics in two hybridizing species, *Rhinanthus minor* and *R. angustifolius*. *Oecologia* 170: 709–721.
- Oja, T., Talve, T., 2012. Genetic diversity and differentiation in six species of the genus *Rhinanthus* (*Orobanchaceae*). *Plant Systematics and Evolution* 298: 901–911.
- Olmstead, R. G., DePamphilis, C. W., Wolfe, A. D., Young, N. D., Elisons, W. J., Reeves, P. A., 2001. Disintegration of the *Scrophulariaceae*. *American Journal of Botany* 88: 348–361.
- Parker, C. & Riches, C. R., 1993. Parasitic weeds of the world: biology and control. CAB international, Wallingford, Oxford.
- Press, M. C., Graves, J. D., Stewart, G. R., 1988. Transpiration and carbon acquisition in root hemiparasitic angiosperms. *Journal of Experimental Botany* 39: 1009–1014.
- Reier, Ü., 2010. Perekond rohirohi – *Rhinanthus* L. Raamatus: Krall, H., Kukk, T., Kull, T., Kuusk, V., Leht, M., Oja, T., Pihu, S., Reier, Ü., Zingel, H., Tuulik, T., Eesti taimede määraja. Eesti loodusfoto, Tartu. 251–252.
- Rieseberg, L. H., 1991. Homoploid reticulate evolution in *Helianthus* (*Asteraceae*): evidence from ribosomal genes. *American Journal of Botany* 78: 1218–1237.

- Rieseberg, L. H., Ellstrand, N. C., 1993. What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization? *Critical Reviews in Plant Science* 12: 213–241.
- Rieseberg, L. H., Wendel, J. F. 1993. Introgression and its consequences in plants. Raamatus: Harrison, R. G. (toimetaja), Hybrid zones and the evolutionary process. Oxford University Press, New York: 70–109.
- Schaal, B. A., Hayworth, D. A., Olsen, K. M., Rauscher, J. T., Smith, W. A., 1998. Phylogeographic studies in plants: problems and prospects. *Molecular Ecology* 7: 465–474.
- Svensson, B. M., Carlsson, B. Å., 2005. How can we protect rare hemiparasitic plants? Early-flowering taxa of *Euphrasia* and *Rhinanthus* on the Baltic island of Gotland. *Folia Geobotanica* 40: 261–272.
- Talve, T., Orav, K., Angelov, G., Pihu, S., Reier, Ü., Oja, T., 2011. Comparative study of seed germination and genetic variation of rare endemic *Rhinanthus osiliensis* and related widespread congener *R. rumelcius* (*Orobanchaceae*). *Folia Geobotanica* 47: 1–15.
- Talve, T., McGlaughlin, M. E., Helenurm, K., Wallace, L. E., Oja, T., 2013. Population genetic diversity and species relationships in the genus *Rhinanthus* L. based on microsatellite markers. *Plant Biology*. Kirjastamisel.
- Ter Borg, S. J., 1972. Variability of *Rhinanthus serotinus*(Schönh.) Oborny in relation to the environment. PhD väitekirj. University of Groningen, Groningen, The Netherlands.
- Ter Borg, S. J., 1985. Population biology and habitat relations of some hemiparasitic *Scrophulariaceae*. Raamatus: White, J. (Toim.), The Population Structure of Vegetation. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Ter Borg, S. J., 2005. Dormancy and germination of six *Rhinanthus* species in relation to climate. *Folia Geobotanica* 40: 243–260.
- Těšitel, J., Říha, P., Svobodová, S., Malinová, T., Štech, M., 2010. Phylogeny, life history evolution and biogeography of the *Rhinanthoid Orobanchaceae*. *Folia Geobotanica* 45: 347–367.
- Těšitel, J., Tesařová, M., 2013. Ultrastructure of hydathode trichomes of hemiparasitic *Rhinanthus alectorolophus* and *Odontites vernus*: how important is their role in physiology and evolution of parasitism in *Orobanchaceae*? *Plant Biology* 15: 119–125.
- Van Hulst, R., Shipley, B., Theriault, A., 1987. Why is *Rhinanthus minor* (*Scrophulariaceae*) such a good invader? *Canadian Journal of Botany* 65: 2373–2379.

- Von Soó, R., Webb, D. A., 1972. *Rhinanthus* L. Raamatus: Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A., Moore, D. M., Valentine, D. H., Walters, S. M., Webb, D. A. (Toim.), Flora Europaea 3, *Diapensiaceae* to *Myoporaceae*. Cambridge University Press, Cambridge: 276–280.
- Vrancken, J., Brochmann, C., Wesselingh, R. A., 2009. How did an annual plant react to Pleistocene glaciations? Postglacial history of *Rhinanthus angustifolius* in Europe. *Biological Journal of the Linnean Society* 98: 1–13.
- Vrancken, J., Brochmann, C., Wesselingh, R. A., 2012. A European phylogeography of *Rhinanthus minor* compared to *Rhinanthus angustifolius*: unexpected splits and signs of hybridization. *Ecology and Evolution* 2: 1531–1548.
- Weeda, E. J., 1988. Ratelaar/*Rhinanthus*. Raamatus: Weeda, E. J., Westra. R., Westra, C., Westra, T. (Toim.), Nederlandse oecologische flora: wilde planten en hun relaties 3. IVN, Amsterdam: 234–237.
- Westbury, D. B., 2004. *Rhinanthus minor* L. *Journal of Ecology* 92: 906–927.

Kasutatud veebileheküljed

- Nageswara-Rao, M., Soneji, J. R. Molecular Genetic Markers: What? Why? Which one for Exploring Genetic Diversity?
 [<http://www.scienceboard.net/community/perspectives.210.html>] 8. aprill 2013.
- Wesselingh, R. A. 2010. The genus *Rhinanthus*.
 [https://www.uclouvain.be/cps/ucl/doc/bdiv/documents/Rhinanthus_distribution.pdf]
 12. mai 2013.

Lisad

"territory"	Portugal	Spain	France	Corsica	Britain	Ireland	Faer Oer	Iceland	Belgium	Netherlands	Germany	Danmark	Norway	Sweden	Finland	Baltic	Poland	Czechoslovakia	Austria	Switzerland	Italy	Jugoslavia	Hungary	Rumania	Bulgaria	Albania	Greece	Turkey	Russia (Krim)	West Russia	Central Russia	North Russia	East Russia					
	Lu	Hs	Ga	Co	Br	Hb	Fa	Is	Be	Ho	Ge	Da	No	Su	Fe	Rs B	Po	Cz	Au	He	It	Ju	Hu	Rm	Bu	Al	Gr	Tu	Rs K	Rs W	Rs C	Rs N	Rs E					
<i>Rhinanthus species</i>																																						
<i>groenlandicus</i>							x	x						x	x	x																						
<i>minor</i>	x	x	x	K	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x					
<i>personatus</i>																					x																	
<i>asperulus</i>																						x						?										
<i>wettsteinii</i>																						x																
<i>pubescens</i>																													x									
<i>pindicus</i>																													x									
<i>sintensisii</i>																												x										
<i>antiquus</i>																					x	x																
<i>dinaricus</i>																																						
<i>aristatus/glacialis</i>				x							x							x	x	x	x	x																
<i>javorkae</i>																																						
<i>pampaninii</i>																						x					x											
<i>alpinus</i>																	x	x	x							x	x						x					
<i>gracilis</i>																																						
<i>carinthiacus</i>																				x																		
<i>burnatii</i>				x																																		
<i>rumelicus</i>																							x															
<i>aschersonianus</i>																																						
<i>oesilensis</i>																																						
<i>wagneri</i>																																						
<i>mediterraneus</i>		x	x																				x	x														
<i>melampyroides</i>																																						
<i>songeonii</i>				x																																		
<i>ovifugus</i>			x																				x	x														
<i>subulatus</i>																																						
<i>borbasii borbasii</i>																																						
<i>borbasii songaricus</i>																																						
<i>halophilus</i>																																						
<i>angustifolius</i>				x		x				x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	?	x	x	x	x												
<i>freyii</i>																																						
<i>alectorolophus</i>				x	K					x	x																											

x, ? : von S3o & Web 1972

B : B3hme 2001

G : GBIF Portal

C : Clement 2001

K : Kerguel3n 1999

Lisa 1 Perekonna *Rhinanthus* levikutabel (Wesselingh 2010).

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Kadri Kuusksalu

(sünnikuupäev: 23. 01. 1992)

annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Levik, elukäigu tunnused, fülogeneetiline süstemaatika ja hübriidisatsioon perekonnas *Rhinanthus*“,

mille juhendaja on Tatjana Oja,

- 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
- 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus 27. 05. 2013