

Tartu Ülikool  
Botaanika ja ökoloogia instituut  
Taimeökoloogia õppetool

Virve Sõber

**KAHE ERINEVA PALJUNEMISVIISIGA TAIMELIIGI  
PALJUNEMISEDUKUSE SEOS POPULATSIOONI  
SUURUSE JA TIHEDUSEGA**

Magistritöö

Juhendajad: Ph. D. Tiit Teder  
Ph. D. Mari Moora

Tartu 2006

## SISUKORD

Sissejuhatus .....	2
Metoodika .....	7
Mudelliigid .....	7
Populatsioonide paiknemine ja iseloomustus.....	8
Tihedate ja hõredate laikude määratlemine.....	8
Antofaagia määra hindamine .....	8
Tolmeldamisvaatlused .....	9
Seemnetoodangu hindamine .....	9
Statistiline analüüs .....	10
Tulemused.....	13
Seemnetoodangu hindamine .....	13
Antofaagia määra hindamine .....	13
Tolmeldamisvaatlused .....	14
Vägiheinte seemnetoodangu seos antofaagide arvukusega.....	16
Populatsiooni karakteristikute mõju antofaagide arvukusele.....	17
Vägiheinte seemnetoodangu seos populatsiooni karakteristikutega .....	19
Arutelu .....	21
Kokkuvõte .....	26
Summary .....	27
Tänuavaldus .....	28
Kasutatud kirjandus.....	29
Lisa.....	36

## SISSEJUHATUS

Tänapäeval on elupaigad enamasti tugevasti killustunud kas siis inimese tegevusest (nt Jules jt 1999) või hoopis tegevusetusest (nt Luoto jt 2003) põhjustatuna. Killustumise tagajärjel väheneb elupaikade ja populatsioonide pindala ning suurenevad elupaikade vahemaad. Sellistes maastikes saavad paljud liigid pikaajaliselt eksisteerida vaid metapopulatsioonidena. Metapopulatsioon koosneb hulgast väikestest, ruumiliselt eraldatud osapopulatsioonidest. Viimased on üksteisega seotud migreeruvate isendite kaudu ja võivad ühes elupaigas välja surra ning teises uuesti tekkida (Hanski 1994 ja 1997).

Metapopulatsiooniteooria on osutunud loomaökoloogias väga mõjukaks (Hanski 1999), taimeökoloogias on see märgatavalt vähem kasutust leidnud. Teooria vähene kasutamine taimeökoloogias on sageli põhjendatud (Eriksson 1996; Freckleton ja Watkinson 2002), kuid kindlasti mitte alati (nt Giles ja Goudet 1997). Käesolevas töös mudelliikidena kasutatud must vägihein (*Verbascum nigrum*) ja üheksavägine (*V. thapsus*) tunduvad hästi vastavat klassikalise metapopulatsiooni karakteristikule. Mõlemad vägiheinaliigid on maastikus esindatud suhteliselt väikeste, enamasti üksteisest ruumiliselt eraldatud osapopulatsioonidena. Vähemasti Eesti tingimustes toimub osapopulatsioonide vaheline seemnelevi eeldatavasti peamiselt inimese vahendusel. Vägiheinte osapopulatsioonid on mitmel põhjusel (peamiselt seetõttu, et nad on häiritud elupaikade asukad) ebapüsivad – ühes kohas tekivad, teises kaovad. Seega ilmutavad nad metapopulatsioonile tüüpilist dünaamikat, mille järgi igas elupaigas võib seda asustav osapopulatsioon (või elupaik koos osapopulatsiooniga) teatava tõenäosusega kaduda ja iga elupaik võib saada (taas)asustatud sinna levivate isendite poolt. Mida väiksem on osapopulatsioon, seda suurem on selle väljasuremise tõenäosus, ning mida kaugemal sobivad elupaigad üksteisest asuvad, seda väiksem on nende (taas)asustamise tõenäosus.

Klassikaline metapopulatsiooniteooria vaatab osapopulatsioonide teket ja kadumist muutumatus keskkonnas, kus kaovad osapopulatsioonid, mitte elupaigad. C. D. Thomas (1994) väidab, et tänapäeva maastikes on osapopulatsioonide väljasuremine märksa determineeritud protsess – osapopulatsioonid surevad välja eeskätt siis, kui nende elupaik muutub ebasobivaks. Vägiheinte kui häiritud kasvukohtade liikide puhul juhtub see tõenäoliselt sageli just nii. Neile sobivaks elupaigaks olevate kruusakarjäärade liigsel kaevandamisel hävib vägiheinte osapopulatsioon, kaevandamise täielikul lakkamisel aga kasvab karjäär kinni teiste taimedega, kellega vägiheinad enamasti konkureerida ei suuda. Selliste liikide pikaajaline püsimine maastikus sõltub otseselt sellest, kui edukad on nende osapopulatsioonid lühemas ajaskaalas. Mida kiiremini need oma ajutises elupaigas saavutavad kõrge arvukuse, seda suurem on tõenäosus, et nende seemnetoodangust jõuab osa ka tekkinud uutesse elupaikadesse.

Elupaikade killustumine ja sellega kaasnevad muutused elupaikade suuruses ja sidususes võivad mõjutada taimede interaktsioone teiste liikidega ja muutused neis interaktsioonides võivad omakorda mõjutada taimede paljunemisedukust (nt Aizen ja Feinsinger 1994a). Elupaikade killustumise mõju erinevatele interaktsioonidele ei pruugi aga avalduda ühesugusel määral – mõnda interaktsiooni mõjutab see vähem, mõnda rohkem. Et seda mõju taime paljunemisedukusele täielikult mõista, on vaja uuringuid, kus taime paljunemisedukust määravaid tegureid oleks uuritud võimalikult mitmekülgsest. Üllataval kombel on kompleksseid töid taime paljunemisedukust määravate tegurite kohta üsna vähe (Ehrlén jt 2002; Wright ja Meagher 2003; Aizen 2003). Käesolevas töös uuriti musta vägiheina ja üheksavärgise kõiki peamisi maapealseid loom-taim interaktsioone. Mudelliikidel osutus paljunemise seisukohalt oluliseks kaks sellist biointeraktsiooni: putuktolmlemine ja antofaagia. Viimane neist kuulub herbivooria valdkonda ja tähendab täpsemalt õite söömist.

Antofaagia mõju taimede paljunemisedukusele on otseselt negatiivne. Kuigi enamasti tarvitavad õiesööjad ehk antofaagid toiduks suhteliselt väikese osa peremeestaime biomassist, avaldavad nad peremeestaime kohasusele alati suurt mõju. Antofaagid söövad erinevaid õieosi, sealhulgas emas- ja isassugurakke, ja võivad seega oluliselt vähendada peremeestaime seemnete hulka, pärssides sel moel populatsiooni seemnelist

uuenemist (Louda 1982; Schemske ja Horvitz 1988; English-Loeb ja Karban 1992; Pellmyr ja Huth 1994; Maron jt 2002).

Lisaks sellisele otsesele mõjule võivad antofaagid peremeestaimede potentsiaalset paljunemisedukust alandada ka kaudselt, mõjutades peremeestaimede interaktsioone teiste liikidega. Antofaagide tegevus kahandab õite atraktiivsust tolmeldajatele, vähendab tolmeldajatele huvipakkuvate ressursside kogust ja kvaliteeti õites ning pisendab õisiku suurust. Seega muudab antofaagide tegevus õitelt tolmeldajatele suunatud signaale ja võib vähendada tolmeldajate visiitide sagedust (Cunningham 1995; Krupnick jt 1999), kuna tolmeldajad reageerivad sageli just õite arvule ja suurusele, eelistades suuremaid õisi ja õisikuid (Mitchell 1994). Liigisisene õie värvuse ja lõhna varieeruvus, mida antofaagid mõjutada võivad, võib samuti mõjutada tolmeldajate visiite (Waser ja Price 1981; Galen 1985).

Teiseks peamiseks paljunemisedukust mõjutavaks loom-taim interaktsiooniks vaadeldavatel mudelliikidel on tolmlamine, kuid selle tähtsus kahel liigil erineb. Must vägihein on obligaatselt võõrviljastuv liik, kellel emassugurakkude viljastumine sõltub täielikult tolmeldajate olemasolust. Seevastu üheksavägine on fakultatiivselt iseviljastuv liik, kes sõltub tolmeldajatest eeldatavasti vähemal määral. Samas on putuktolmlamise olulist rolli paljunemisedukuses näidatud ka üheksavägise puhul (Donnelly 1998).

Paljunemise sõltumine loomtolmeldajatest muudab taimed elupaikade killustumisele iseäranis vastuvõtlikuks (Bond 1994; Spira 2001). Elupaikade killustumise tagajärjel võib tolmeldaja ja tolmlaja vaheline mutualistlik suhe puruneda (Lamont jt 1993; Aizen ja Feinsinger 1994a, 1994b; Kearns ja Inouye 1997; Lennartsson 2002) ja taime paljunemisedukus tugevasti väheneda. Selle tagajärjel võib omakorda kannatada populatsiooni uuenemine.

Taimede paljunemisedukus on tolmeldajate ja õietolmu nappuse tõttu sageli piiratud (Knight jt 2005). Üheks peamiseks tolmlamisedukuses varieeruvust tekitavaks teguriks on taimepopulatsiooni suurus ja tihedus (isendite vaheline kaugus). Populatsiooni suurus ja tihedus võivad tugevasti mõjutada tolmeldajate visiitide sagedust, õietolmu hulka ja kvaliteeti ning seeläbi taimede paljunemisedukust (Groom 1998; Hendrix ja Kyhl 2000; Jacquemyn jt 2002). Tavapäraselt on leitud, et suured ja tihedad

populatsioonid on tolmeldajatele atraktiivsemad: neis on tolmeldajate visiitide sagedus ja sellest tulenevalt taimede paljunemisedukus kõrgemad (Sih ja Baltus 1987; Ågren 1996; Kunin 1997). Väikestes ja hõredates populatsioonides meelitavad ligi vähem tolmeldajaid, mistõttu õietolm ei pruugi piisavalt levida ja taimede paljunemisedukus võib jääda madalamaks (Jennersten 1988; Ågren 1996; Feinsinger jt 1991; Kunin 1993; Forsyth 2003; kuid vt Klinkhammer ja de Jong 1990). Lisaks sellele võib väikestes isoleeritud populatsioonides esineda rohkem iseviljastumist ja lähisugulaste omavahelist ristumist (nt Barrett ja Kohn 1991). Selle tulemuseks on kõrgem inbriidingu tase, mille tagajärjel isendite kohasus väheneb võrreldes isendite kohasusega suurtes ja tihedates populatsioonides (Ouborg ja van Treuren 1994; Ågren ja Ericson 1996; Wolf ja Harrison 2001). Samas pole taimede paljunemisedukuse ja populatsiooni suuruse vaheline positiivne seos siiski reegel: on rida töid, kus seda pole siiski leitud (Kunin 1997; Lammi jt 1999; Mustajärvi 2001; Costin jt 2001; Leimu ja Syrjänen 2002).

Ebaõnnestunud tolmlamine mõjutab otseselt taime populatsiooni ökoloogiat. Kui seemnetoodang tolmeldamata jäämise tõttu langeb, väheneb ka populatsiooni seemneline uuenemine. Samas on mõned taimed võimelised isegi täielikult nurjunud tolmlamist lühiajaliselt kompenseerima kas vegetatiivse paljunemise või iseviljastumisega. Sellega saab seletada iseviljastumise teket evolutsioonis (paljunemiskindlustuse hüpotees; Lloyd 1992; Schoen jt 1996). Kumbki mudelliikidest vegetatiivselt ei paljune, kuid üks neist, üheksavägine, on iseviljastumisvõimeline. Iseviljastumisvõimetutel liikidel, nagu seda on teine mudelliik must vägihein, sellist kindlustust ei ole ning seemnetoodang on nende tolmlamisedukuse lõplikuks mõõdupuuks. Seetõttu võiks tolmeldajate nappus mitteiseviljastuvate liikide paljunemisedukust mõjutada tugevamini kui iseviljastuvatel liikidel, sest nemad ei suuda tolmeldajate vähesust iseviljastumisega kompenseerida. Üldiselt ongi leitud, et iseviljastumisvõimetud liigid kannatavad rohkem õietolmu nappuse käes kui iseviljastumisvõimelised liigid (Larson ja Barrett 2000).

Lähtudes eelnevast ja aitamaks eespool käsitletud lünki täita, otsiti käesolevas töös loodusliku vägiheinete mudelsüsteemi baasil vastust järgmistele küsimustele.

1. Kas taimeliigi seemnetoodang sõltub osapopulatsiooni suurusest ja tihedusest?
2. Kas antofaagide arvukus ja tolmeldajate visiitide sagedus sõltuvad taimeliigi populatsiooni suurusest ja tihedusest?
3. Kas taimeliigi seemnetoodang sõltub antofaagide arvukusest ja tolmeldajate visiitide sagedusest?
4. Kas taimeliigi paljunemissüsteem (iseviljastumisvõimeline vs -võimetu) mõjutab tema seemnetoodangut erinevate populatsiooni suuruste ja tiheduste juures?

Nagu eespool mainitud, viidi uurimus läbi kahel, ühte perekonda kuuluval mudelliigil, milleks olid obligaatselt võõrviljastuv must vägihein (*Verbascum nigrum*) ja fakultatiivselt iseviljastuv üheksavägine (*V. thapsus*). Ühte perekonda kuuluvate liikide kasutamine võimaldab korrektsemalt hinnata, kas erinevused seemnetoodangus tulenevad paljunemisviisist, sest liigid on muude tunnuste osas väga sarnased ja neil on ühine fülogeneetiline ajalugu. Eelpool nimetatud küsimustele vastamiseks mõõdeti nende liikide seemnetoodangut erineva suuruse ja tihedusega looduslikes populatsioonides, samas hinnati antofaagide ja tolmeldajate arvukust.

## METOODIKA

Käesolev töö viidi läbi Euroopa Komisjoni kuuendasse raamprogrammi kuuluva projekti ALARM (*Assessing Large scale environmental Risks for biodiversity with tested Methods*) tolmeldamismooduli paketi nr 2.4 *Assessing the Impact of Pollinator Shifts on Wild Plants* raames.

### Mudelliigid

Uurimaks populatsiooni suuruse ja tiheduse mõju taime paljunemisedukusele eri paljunemisviiside puhul, valiti mudelsüsteemiks kaks erineva paljunemissüsteemiga ühte perekonda kuuluvat liiki: obligaatselt võörtolmlev must vägihein *Verbascum nigrum* L. ning fakultatiivselt isetolmlev üheksavägine *V. thapsus* L. (*Scrophulariaceae*; Darwin 1878; Kühn ja Klotz 2002).

Uurimisel liikidel puudub vegetatiivne paljunemine. Nende väga väikesed seemned (0.06-0.1 mg) ei ole levimiseks eriliselt kohastunud, piirdudes kuivanud kupardest vabanemisega, kusjuures 75% seemneist langeb 1 m<sup>2</sup> emataime ümber (Gross ja Werner 1978). Nii must vägihein kui ka üheksavägine on häiritud kasvukohtade pioneerliigid, kes kasvavad sageli koos. Mõlemad on tavaliselt kaheaastased, kuid võivad elada ka ühe- või kolmeaastaseks (Kühn ja Klotz 2002; Reinartz 1984), musta vägiheina peetaksegi mõnedel andmetel püsikuks (Eichwald jt 1969). Üheksavägine õitseb Eestis tavaliselt juunist augustini, must vägihein juunist septembrini (Leht 1999). Üheksavägine on Eestis levinud paiguti, olles tavalisem Lääne- ja Põhja-Eestis, seevastu must vägihein on tavaline kõikjal Eestis (Kukk ja Kull 2005). Üheksavägisel on näidatud tugeva apikaalse dominantsi olemasolu (Lortie ja Aarssen 1997), sama võib oletada musta vägiheina kohta. Seega kuigi vägiheinte õisikud võivad haruneda, siis üheksavägise omad enamasti ei tee seda (isiklikel tähelepanekuil) ja ühel taimel on üks õisik. Musta vägiheina õisikud harunevad mõnevõrra sagedamini (isiklikel tähelepanekuil). Töös kasutati ainult ühe õisikuga taimi või taimi, mille õisikuil esines üks kuni kaks peaõisikuga võrreldes väga väikest lisaharu.



## **Populatsioonide paiknemine ja iseloomustus**

Juunis 2005 valiti 18 musta vägiheina ja 9 üheksavägise populatsiooni, mille kasvukohad oleksid keskkonnatingimuste poolest võimalikult sarnased. Kõik need populatsioonid kasvavad kaevandatavates või kuni 10 aasta eest mahajäetud kruusakarjäärides, mis paiknevad 100 km raadiuses Tartu linnast (vt joonis Lisas). Kümnes populatsioonis kasvab vaid must vägihein, kaheksas neist kasvavad mõlemad liigid koos, ühes ainult üheksavägine. Musta vägiheina populatsioonide suurused jäid 15-1020, üheksavägise omad 95-1100 isendi vahemikku (vt tabel 1). Üldiselt olid vaadeldud populatsioonid mõlema liigi puhul suhteliselt diskreetsed. Populatsioonide vahetus ümbruses vägiheinu enamasti ei kasvanud.

## **Tihedate ja hõredate laikude määratlemine**

Taimede paljunemisedukust uuriti sõltuvalt populatsiooni suuruselt (= isendite arv populatsioonis) ja taimede tihedusest (=isendite arv mingil pindalal) populatsioonis. Viimase faktoriga arvestati seepärast, et selle mõju liikide interaktsioonidele ja populatsioonidünaamikale võib tugevasti erineda populatsiooni suuruse mõjust (Kunin 1997). Tiheduse mõju analüüsimiseks kaasati laigu tiheduse mõiste. Laigud valiti nii, et neil kasvavate vägiheinte tihedus langeks ühte kahest diskreetselt tiheduse klassist: tihe või hõre. Hõredaks loeti laiku, kus 1 m<sup>2</sup> kasvas kuni 4 õitseva õisikuga vägiheina ning mille ümber vähemalt 3 m raadiuses ei olnud samast liigist õitsevaid taimi. Tihedaks loeti laiku, kus 1 m<sup>2</sup> kasvas 8 või enam õitsevat vägiheina. Teisi õitsevaid taimi oli vaadeldavatel laikudel ja ka laikude ümber samaaegselt vähe. See minimeerib muude õitsvate taimede mõju tolmeldaja käitumisele.

## **Antofaagia määra hindamine**

Hindamiseks õiekahjurite arvukust vägiheinte õisikuil, koguti umbkaudu õitsemise haripunktis 6.07-14.07.2005 18 musta vägiheina ja 6 üheksavägise populatsioonist 4-12 mõlema liigi õisikut koos õisikuil olevate loomadega. Tihedatelt ja hõredatelt laikudelt koguti õisikuid võrdselt, välja arvatud mõned väga väikesed populatsioonid, kus

tihedate ja hõredate laikude eristamine ei olnud iga kord võimalik. Kogutava õisiku õitest õitses kogumise hetkel musta vägiheina puhul vähemalt 70%. Erinevalt mustast vägiheinast avab üheksavägine õisi rohkem järkjärgult, suunaga spiraalselt piki õisikut üles (Donnelly jt 1998). Sellest tulenevalt ei õitsenud üheksavägise õisikul kogumise hetkel rohkem kui 10-20% õitest. Närbuma hakkavaid õisikuid ei kogutud. Lisaks mõõdeti õisikupikkus ja taime kogupikkus. Ettevaatlikult, õitel elajaid maha ajamata, pandi õisikud külmutuskottidesse ja suleti need tihedalt. Kotid paigutati sügavkülma (-30°C). Kogutud materjal loendati ja määrati laboris.

## **Tolmeldamisvaatlused**

Tolmeldajate visiitide sageduse ja nende taksonoomilise kuuluvuse hindamiseks viidi õitsemise kõrgajal läbi vaatlusi 12 musta vägiheina ja 9 üheksavägise populatsioonis. Igas populatsioonis tehti seda ühel korral, võimalusel nii tihedas kui hõredas laigus. Hinnati laigu pindala ja määrati laigul kasvavate õitsevate vägiheinte arv. Tolmeldajate eeldatavalt kõrgeima päevase aktiivsuse ajal (vahemikus 10.00-14.00) märgiti 30 minuti vältel üles tolmeldajate visiitide arv ja õisi külastanud putukate kuuluvus suurematesse taksonoomilistesse rühmadesse.

Lisaks vaatlustele oli antofaagia hindamiseks kogutud õisikul võimalik teataval määral hinnata ka staatilisemate tolmeldajate hulka.

## **Seemnetoodangu hindamine**

Taimede potentsiaalse paljunemisedukuse hindamiseks koguti augusti keskel 13 musta vägiheina ja 7 üheksavägise populatsioonist 12-20 küpsete viljadega õisikut. Enamikul juhtudest koguti võrdne arv õisikuid nii hõredatelt kui tihedatelt laikudelt, kuid mõnes populatsioonis ei olnud see võimalik. Mõõdeti nii õisiku kui kogu taime pikkus ning iga isendi seemned kaaluti hiljem laboris. Lisaks seemnete absoluutkaalule arvutati iga õisiku jaoks ka suhteline seemnekaal, st seemnekaal õisiku ühe pikkusühiku kohta (g/cm).

## Statistiline analüüs

Vägiheinte seemnetoodangu hindamiseks kasutati isendi seemnete kaalu, sest seemnete loendamine nende suure hulga tõttu oleks olnud liiga töömahukas (üks musta vägiheina isend produtseerib 40 000 – 70 000, üks üheksavägine koguni 130 000 – 140 000 seemet; Eichwald jt 1969). Et kõrvaldada taimeisendi suurusel tulenev efekt seemnetoodangule, kasutati statistilistes analüüsidest vägiheinte paljunemisedukuse hinnanguna seemnete kogukaalu ja õisikupikkuse suhet (edaspidi *suhteline seemnekaal*). Taime suuruse määravad eeldatavasti peamiselt abiootilised faktorid, samas kui käesolevas töös keskenduti eeskätt biootiliste faktorite mõjule taimede paljunemisedukuses. Õisikutiheduse plastilisuse tõttu oleks ilmselt veelgi paremaks suhtelise seemnekaalu hinnanguks olnud seemnete kaalu ja õite arvu suhe. Paraku ei olnud see võimalik, kuna antofaagid sõid osa õisi ära.

Antofaagia määra hinnanguna kasutati õisikul elavate kärsakavastsete arvukuse ja õisikupikkuse suhet (edaspidi *antofaagide suhteline arvukus*). Suhtelist (mitte absoluutset) arvukust kasutati statistilistes analüüsidest selleks, et sama arvu antofaagide mõju taime seemnetoodangule oleks erineva suurusega õisikute puhul võrreldav.

Tuvastamaks antofaagide arvukuse mõju vägiheinte seemnetoodangule erinevate populatsiooni suuruste ja tiheduste juures, kasutati GLM protseduuri (PROC GLM; SAS Institute 2001), mille mudelis kasutati iga populatsiooni kohta keskmistatud väärtusi. Üksikvaatlusi ei saanud kasutada, kuna andmed seemnete kaalu ja antofaagide arvukuse kohta olid pärit erinevilt isendeilt. Niisiis kasutati mudelis populatsiooni keskmiseid – sõltuva muutujana suhtelist seemnekaalu ning sõltumatu muutujana antofaagide suhtelist arvukust.

Leidmaks, kas musta vägiheina populatsiooni suurusel ja tihedusel on mõju antofaagide arvukusele, viidi MIXED protseduuri (PROC MIXED; SAS Institute 2001) abil läbi segatüüpi dispersioonanalüüs. Selles mudelis oli sõltuvaks muutujaks antofaagide suhteline arvukus, sõltumatuks muutujaks populatsiooni tihedus ja populatsiooni suurus ning kovariaatidena taime- ja õisikupikkus, juhusliku faktorina käsitleti populatsiooni. Segatüüpi dispersioonanalüüsi MIXED protseduuri eelistati standardsetele lineaarse

mudeli protseduuridele (GLM protseduurile), sest see võimaldab otseselt modelleerida juhuslikke faktoreid (Littell jt 1996). Antud analüüsis kasutati kõikide võimalike populatsioonide seast juhuslikult valitud vägiheinte populatsioone, kuid järeldusi sooviti teha vägiheinte populatsioonide vaheliste erinevuste kohta üldiselt, mitte ainult valitud populatsioonide vaheliste erinevuste kohta.

Leidmaks, kas musta vägiheina populatsiooni suurusel ja tihedusel on mõju tema seemnetoodangule, viidi MIXED protseduuri (PROC MIXED; SAS Institute 2001) abil läbi segatüüpi dispersioonanalüüs. Selles mudelis oli sõltuvaks muutujaks musta vägiheina suhteline seemnekaal, sõltumatuks populatsiooni tihedus ja populatsiooni suurus ning kovariaatidena taime- ja õisikupikkus, juhusliku faktorina käsitleti populatsiooni. Samasugune analüüs viidi läbi üheksavägise seemnetoodanguga.

**Tabel 1.** Töös uuritud musta vägiheina (*Verbascum nigrum*) ja üheksaväigise (*V. thapsus*) populatsioonide iseloomustus. Kasvukohatüübiks on kõigil juhtudel kruusakarjäär. Läbiviidud toimingud: A – antofaagide arvukuse hindamine, S – seemnetoodangu hindamine, T – tolmeldajate vaatlused.

	Asukoht: lähima küla nimi	Asukoht: geograafilised koordinaadid	Vägiheinaliik	Populatsiooni suurus (isendit)	Läbiviidud toimingud
1.	Ervu	58°12'29"; 26°12'30"	must vägihein	15	A, S
2.	Härjanurme	58°40'43"; 26°19'41"	must vägihein	65	A
3.	Kastolatsi	58°5'22"; 26°28'54"	must vägihein üheksaväigine	155 140	A, S, T A, S, T
4.	Kõnnu	58°50'25"; 26°49'14"	must vägihein üheksaväigine	630 1100	A, S, T A, S, T
5.	Laeva	58°28'11"; 26°21'36"	must vägihein	290	A, S, T
6.	Lapetukme	58°9'4"; 26°10'50"	must vägihein	100	A, S, T
7.	Möllatsi	58°26'1"; 26°47'35"	must vägihein	55	A
8.	Mügra	58°1'32"; 26°43'0"	must vägihein	640	A, T
9.	Näduvere	58°50'20"; 26°42'43"	must vägihein üheksaväigine	300 250	A, S, T A, S, T
10.	Paluküla	58°15'36"; 26°55'48"	must vägihein üheksaväigine	160 95	A, S, T A, S, T
11.	Palupera	58°61'10"; 26°21'34"	must vägihein üheksaväigine	100 900	A, S, T S, T
12.	Pringi	57°59'40"; 26°17'8"	must vägihein üheksaväigine	1020 250	A, S, T A, S, T
13.	Purtsi	58°5'4"; 26°7'35"	üheksaväigine	50	A, T
14.	Reastvere	58°53'0"; 26°33'43"	must vägihein	145	A
15.	Sarakuste	58°21'34"; 26°56'59"	must vägihein	300	A, T,
16.	Selgise	58°33'59"; 26°58'42"	must vägihein üheksaväigine	40 300	A, S, T S, T
17.	Sirguvere	58°44'41"; 26°46'59"	must vägihein	200	A, S
18.	Vahessaare	58°17'1"; 26°21'59"	must vägihein üheksaväigine	130 100	A, T T
19.	Vaiatu	58°49'37"; 26°40'19"	must vägihein	145	A, S

## TULEMUSED

### Seemnetoodangu hindamine

Kogutud 232 musta vägiheina absoluutne seemnekaal õisiku kohta oli keskmiselt 1,002 g, varieerudes 0 – 11,8 g vahemikus (0 g ehk seemneid ei tootnud 2,6% isendeist). Kogutud 107 üheksavägise absoluutne seemnekaal oli keskmiselt 1,43 g õisiku kohta, varieerudes 0,13 – 20,5 g vahemikus.

### Antofaagia määra hindamine

Kogutud 189 musta vägiheina ning 25 üheksavägise õisikult loendatud putukad jaotusid taksonoomilise kuuluvuse järgi 12 rühma (vt tabel 2). Keskmiselt oli neid mustal vägiheinal 19,4 ja üheksavägisel 1,5 putukat õisiku kohta. Üheksavägiseilt korjati õisikuid suhteliselt vähe, kuna juba töö alguses oli näha, et üheksavägisel on antofaagid puudusid (vt tabel 2). Kitsas tähenduses antofaagideks klassifitseeruvad kõigist kogutud putukaist vaid mustal vägiheinal leitud ehiskärsaka *Cionus* sp. vastsed. Edaspidi tulemuste osas kutsutakse antofaagideks ainult neid. Ehiskärsakavastseid esines 18% musta vägiheina õisikuist. Üle kõigi kogutud õisikute oli neid keskmiselt ühe õisiku kohta 1,4 isendit. Üle nende õisikute, kus ehiskärsakavastseid esines, oli neid keskmiselt ühe õisiku kohta 5,6 isendit ja maksimaalselt 41 isendit õisikul. Nende puhul oli võimalik palja silmaga tuvastada õitele tekitatud oluline kahju. Õisikuil, kus vastsed toitustid, võis näha auklikuks söödud õisi ning vastseid õiepõhja näritud aukudest välja roomamas. Lisaks ehiskärsakavastsetele võivad seemnetoodangut läbi herbivooria (*sensu lato*) mingil määral mõjutada ka ripslased, kes teadaolevalt toituvad tupplehtedel (Mound ja Zapater 2003). Ka lutikalised võivad taimemahlu imedes taimede elujõule mõningast mõju avaldada, kuid nende arvukus oli suhteliselt madal. Ülejäänud külmutatud õisikuilt leitud loomad olid liiga vähearvukad, et läbi oma tegevuse avaldada märkimisväärset mõju taimede paljunemisedukusele (liiatigi oli enamus neist vägiheintel ilmselt juhuslikult).

## Tolmeldamisvaatlused

Tolmeldajate taksonoomilise kuuluvuse ja nende visiitide sageduse hindamiseks tehtud vaatlustel nähti tolmeldajaid minimaalselt. Kuna seemned moodustusid peaaegu kõigil seemnetoodangu hindamiseks juhuslikult valitud musta vägiheina isenditel, võib oletada, et tolmeldajaid oli tegelikult märksa rohkem, kuid valitud metoodika ei sobinud nende fikseerimiseks. Vaadeldud 9 üheksavägise populatsioonist ei nähtud vaatlusaluseil taimedel ühtki tolmeldajat seitsmes, ülejäänud kahes nähti mõnda üksikut kodumesilast (*Apis mellifera*) või kimalast (*Bombus sp.*). Musta vägiheina vaadeldud 12 populatsioonist ei kohatud vaatlusaluseil taimedel ühtki tolmeldajat neljas, ülejäänud 8 populatsioonis nähti enamasti samuti vaid üksikuid loomi.

Paljudel õisikutel (eriti mustal vägiheinal) oli veel lisaks nõ tüüpilistele tolmeldajatele (nagu mesilased, sirelased jt) arvukalt muid putukaid, keda aga nähti väga harva ühelt õisikult teisele liikumas. Viimaste arvukust hinnati antofaagide arvukuse hindamiseks kottidesse kogutud ja külmutatud õisikuil (vt ka eespool). On siiski usutav, et mingi osa neist liikidest (eeskätt ehiskärsaka *Cionus sp.* valmikud, salekäpp *Longitarsus sp.*, Tabel 2) mängisid mingit rolli ka tolmeldamisel, kuid nende kasinat liikuvust arvestades oli see eeldatavasti üsna väheoluline. Kõige arvukam putukarühm – ripslased – viibisid pidevalt õites. Vaatamata sellele, et neid ei nähtud kordagi õisikuid vahetamas, ei saa välistada nende rolli tolmeldamisel. Tegemist on äärmiselt pisikeste saledate putukatega (kehapikkus ca 1 mm), kelle liikumine õisikult õisikule võis kergesti tähelepanemata jääda. Arvukamatest putukatest ei tolmeldanud õisi kindlasti ehiskärsakavastsed, kes püsivad kogu vastseea ühel taimel.

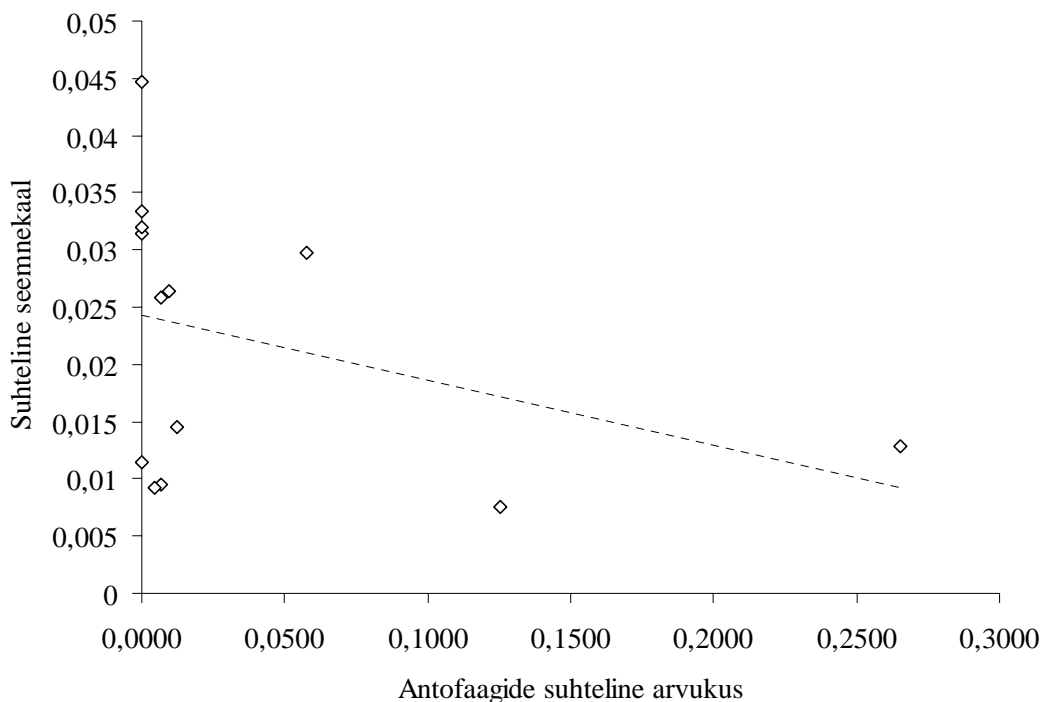
**Tabel 2.** Ülevaade 189 mustalt vägiheinalt ja 25 üheksavägiselt leitud lülijalgsete rühmadest neisse kuuluvate isendite absoluutse arvukuse kahanemise järjekorras.

Putkarühm	Mustadelt vägihein-telt leitud isendeid	Mitmelt % mustadelt vägihein-telt leiti	Mitu isendit keskmiselt ühel mustal vägihein	Üheksa-vägiseilt leitud isendeid	Mitmelt % üheksa-vägiseilt leiti	Mitu isendit keskmiselt ühel üheksa-vägisel
ripslased	2955	80	16	10	20	0,4
<i>Thysanoptera</i>						
ehiskärsaka	258	18	1,4	0	0	0
<i>Cionus sp.</i>						
vastsed						
lutikalised	141	35	0,8	6	16	0,2
<i>Heteroptera</i>						
salekäpp	78	8			8	
<i>Longitarsus sp</i>						
lehetäilised	70	22	0,4	6	16	0,2
<i>Aphidoidea</i>						
sipelglased	71	15	0,4	1	4	0,04
<i>Formicidae</i>						
ehiskärsakas	41	14	0,2	0	0	0
<i>Cionus sp.</i>						
muud	16	3	0,08	0	0	0
mardikalised						
<i>Coleoptera</i>						
tirtslased	5	3	0,03	0	0	0
<i>Acrididae</i>						
liblikaliste	2	1	0,01	0	0	0
röövikud						
<i>Lepidoptera</i>						
kahetiivalised	1	0,5	0,005	1	4	0,04
<i>Diptera</i>						
kiresvaablased	1	0,5	0,005	0	0	0
<i>Chalcidoidea</i>						
lepatriinulase	1	0,5	0,005	0	0	0
vastne						
<i>Coccinellidae</i>						
ritsiklane	1	0,5	0,005	0	0	0
<i>Tettigoniidae</i>						
Muud						
lülijalgsed						
ämblikulised	30	10	0,2	4	12	0,2
<i>Araneae</i>						



## Vägiheinte seemnetoodangu seos antofaagide arvukusega

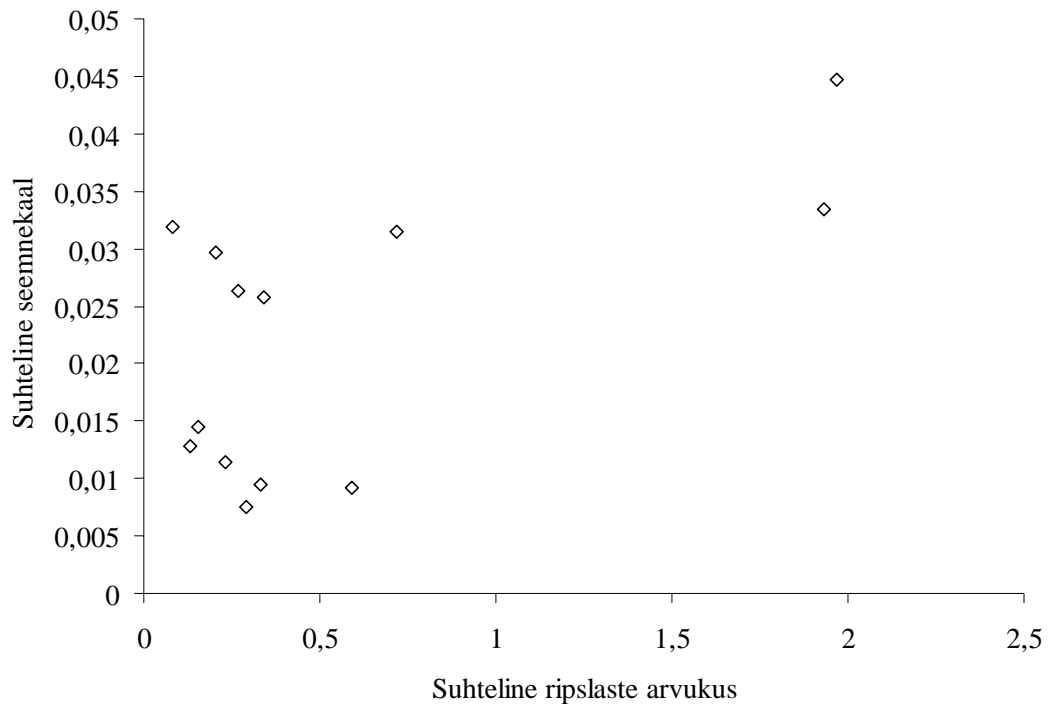
Antofaagide mõju taimede seemnetoodangule peaks olema selgelt negatiivne. Nii ka leiti: antofaagide (so. ehiskärsakavastsete) suhtelise arvukuse kasvades musta vägiheina suhteline seemnekaal (st absoluutse seemnekaalu ja õisikupikkuse suhe) kahanes (joonis 1). Tulemuse olulisus jäi siiski veidi alla 0,05, mis on eeldatavasti seletatav eeskätt vaadeldud populatsioonide suhteliselt väikese arvu ning ka sellega, et tegemist oli populatsiooni keskmistatud väärtustega ( $F_{2,10}=3,8$ ;  $p=0,08$ ; kahefaktoriline III tüüpi dispersioonanalüüs, lisafaktoriks populatsiooni suurus). Üheksavägisel ehiskärsakavastseid ei leitud.



**Joonis 1.** Musta vägiheina (*Verbascum nigrum*) populatsiooni keskmise suhtelise seemnekaalu (isendi seemnekaalu ja õisikupikkuse suhe, g/cm) sõltuvus antofaagide (ehiskärsakavastsete, *Cionus sp*) suhtelisest arvukusest (isendil elavate antofaagide arvukuse ja õisikupikkuse suhe, antofaagi/cm).

Mõningast negatiivset mõju seemnetoodangule oleks võinud oodata ka sõltuvalt riplaste arvukusest, kes kirjanduse andmetel peaks toituma tupplehtedel. Kahes musta vägiheina populatsioonis, kus riplasi oli iseäranis palju, oli aga seemnetoodang hoopis märgatavalt suurem kui teistes (joonis 2). Seetõttu ei saa välistada nende rolli

tolmeldamises. Kuna üheksavägistel leiti ripslasi väga vähestel taimeisenditel, siis pole põhjust oodata, et nad mingit arvestatavat mõju oleksid avaldanud.



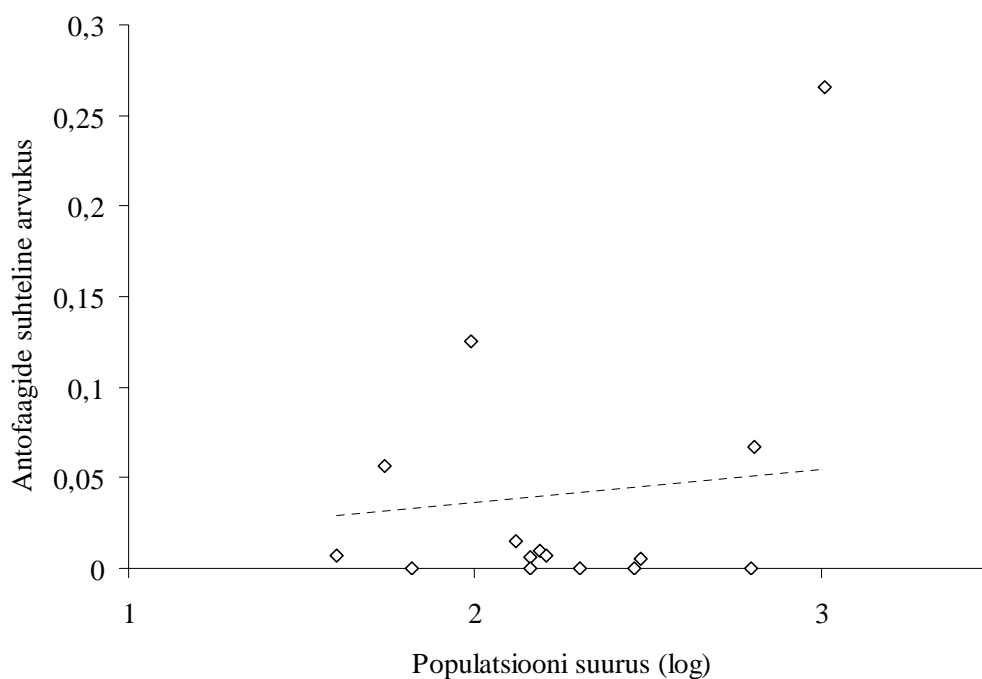
**Joonis 2.** Musta vägiheina (*Verbascum nigrum*) populatsiooni keskmise suhtelise seemnekaalu (isendi seemnekaalu ja õisikupikkuse suhe, g/cm) sõltuvus ripslaste (*Thysanoptera*) suhtelisest arvukusest (isendil elavate ripslaste arvukuse ja õisikupikkuse suhe, ripslast/cm).

### Populatsiooni karakteristikute mõju antofaagide arvukusele

Antofaagide suhtelist arvukust mõjutasid oluliselt nii musta vägiheina populatsiooni suurus kui ka tihedus (tabel 3). Suuremates musta vägiheina populatsioonides oli rohkem ehiskärsakavastseid õisikupikkuse kohta kui väiksemates populatsioonides (joonis 3). Selline seos kehtis ainult tihedates laikudes (joonis 3). Ripslaste arvukusele ei olnud musta vägiheina populatsiooni suurusel ega tihedusel mingit mõju (populatsiooni suurus:  $F_{1,126}=0,84$ ;  $p=0,36$ ; populatsiooni tihedus:  $F=0,36$ ;  $p=0,55$ ). Nagu juba mainitud, üheksavägisel ehiskärsakavastseid ei leitud ning ripslasi esines väga vähestel taimeisenditel.

**Tabel 3.** Musta vägiheina (*Verbascum nigrum*) populatsiooni suuruse ja tiheduse mõju tema õisikuil olevate antofaagide suhtelisele arvukusele (isendil elavate antofaagide arvukuse ja õisikupikkuse suhe). Segatüüpi dispersioonanalüüsi tulemused.

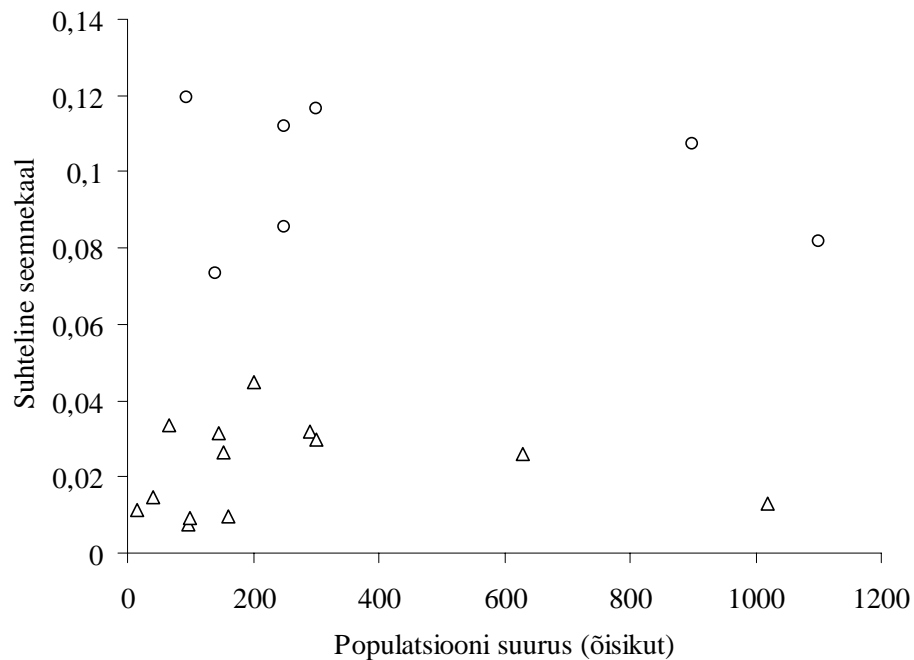
Efekt	Num DF	Den DF	F	P
tihedus	1	127	9,9	0,002
populatsiooni suurus	1	127	7,8	0,006



**Joonis 3.** Populatsiooni keskmine antofaagide (ehiskärsakavastsed, *Cionus sp*) suhteline arvukus (isendil elavate antofaagide arvukuse ja õisikupikkuse suhe, antofaagi/cm) erinevate musta vägiheina (*Verbascum nigrum*) populatsiooni suuruste ja tiheduste juures.

## Vägiheinte seemnetoodangu seos populatsiooni karakteristikutega

Ei mustal vägiheinal ega üheksavägisel leitud olulist lineaarset seost populatsiooni suuruse ja suhtelise seemnekaalu vahel. Populatsiooni suuruse kasvades suhteline seemnekaal püsivalt ei kasvanud ega kahanenud (joonis 4). Väiksemaid suhtelise seemnekaalu väärtusi esines ühtviisi nii väikestes kui suurtes populatsioonides, suuremad suhtelise seemnekaalu väärtused jäid vahepealse suurusega populatsioonidesse. Sarnast trendi võis täheldada mõlemal liigil (joonis 4).



**Joonis 4.** Musta vägiheina (*V. nigrum* -  $\Delta$ ) ja üheksavägise (*V. thapsus* -  $\circ$ ) erineva suurusega populatsioonide keskmised suhtelised seemnekaalud (isendi seemnekaalu ja õisikupikkuse suhe, g/cm).

Teoreetiliselt põhjendatud eeldustest lähtuvalt (vt täpsemalt diskussioonis) sobitatud ruutseost sisaldavas mudelis oli populatsioonisuuruse mõju liikide suhtelisele seemnekaalule sarnane. Kahest vägiheinast ühe, obligaatselt võõrviiljastuva musta vägiheina puhul oli populatsiooni suuruse mõju ruutliikmena tema seemnekaalule

statistiliselt peaaegu oluline (tabel 4). Populatsiooni tihedusel ei olnud mõju kummagi vägiheina suhtelisele seemnekaalule (tabel 4).

**Tabel 4.** Musta vägiheina (*Verbascum nigrum*) ja üheksavägise (*V. thapsus*) populatsiooni suuruse ja tiheduse mõju nende suhtelisele seemnekaalule (isendi seemnekaalu ja õisikupikkuse suhe). Segatüüpi dispersioonanalüüsi tulemused.

Efekt	<i>Verbascum nigrum</i>				<i>V. thapsus</i>			
	Num DF	Den DF	F	P	Num DF	Den DF	F	P
taimepikkus	1	216	2,11	0,15	1	99	53,33	<0,0001
õisikupikkus	1	216	6,41	0,01	1	99	7,37	0,008
tihedus	1	216	0,00	0,97	1	99	1,45	0,23
populatsiooni suurus	1	216	3,02	0,083	1	99	0,04	0,85
populatsiooni suurus ruutliikmena	1	216	3,13	0,078	1	99	0,02	0,88

## ARUTELU

Paljudel taimedel leitud positiivset sõltuvust populatsiooni suuruse ja isendite paljunemisedukuse vahel mustal vägiheinal ning üheksavägisel ei leitud. Siiski lubavad tulemused oletada, et päris mõjuta ei ole populatsiooni suurus ka nende kahe liigi puhul. Nimelt kaldus mõlema liigi väikestes ja suurtes populatsioonides isendi suhteline seemnetoodang (st isendi seemnete kaalu ja õisikupikkuse suhe, vt Materjal ja meetodika) keskmiselt väiksem olema kui keskmise suurusega populatsioonides.

Käesoleva töö tulemused erinevad enamikust seniavaldatuist, kus on leitud positiivne seos isendite paljunemisedukuse ja populatsiooni suuruse vahel. Enamiku uuritud liikide puhul on leitud, et populatsiooni suurenedes seemnetoodang kasvab (nt Jennersten 1988; Ågren 1996; Hendrix ja Kyhl 2000; Kéry jt 2000; Tomimatsu ja Ohara 2002; Brys jt 2003; Ward ja Johnson 2005). Kuna teatava populatsiooni suuruseni kasvab seemnetoodang ka käesolevas töös, siis võib öelda, et osa leitud muustrist on siiski kooskõlas teistel taimedel leitudga.

Erinevalt käesolevast tööst, ei nähtu neist mõnest uurimusest, kus samuti mingit seost paljunemisedukuse ja populatsiooni suuruse vahel ei leitud (Lammi jt 1999; Mustajärvi 2001; Costin jt 2001; Leimu ja Syrjanen 2002), et keskmise suurusega populatsioonides oleks paljunemisedukus teistega võrreldes suurem. Siiski, kahes viimases neist on sarnaselt käesoleva tööga leitud, et suurtes populatsioonides ei pruugi isendite paljunemisedukus olla kõrgem kui väikestes populatsioonides. Ühel juhul oli põhjuseks see, et frugivoorid hävitasid suurtes populatsioonides suhteliselt rohkem seemneid kui väikestes populatsioonides (Costin jt 2001), teisel juhul ühest põhjust ei leitud (Leimu ja Syrjanen 2002).

Täheldatud trend – vägiheinte väikestes ja suurtes populatsioonides oli isendite seemnetoodang väiksem kui keskmise suurusega populatsioonides – on vähemalt osaliselt seletatav vaadeldud biointeraktsioonide (antofaagia ja tolmeldamine) koosmõjuga. Väikestes populatsioonides kasvavate isendite seemnetoodangu langust

keskmiste populatsioonidega võrreldes tingivad tõenäoliselt järgmised asjaolud. Esiteks on väikesed taimepopulatsioonid tolmeldajatele vähem atraktiivsed kui suured (Jennersten 1988; Ågren 1996). Sellest tulenevalt võib tolmeldajate visiitide arvukus (ja seega õietolmu hulk) neis väiksem olla (nt Waites ja Ågren 2004). Tolmeldajad ei pruugi väikeseid populatsioone ka lihtsalt üles leida. Teiseks, kui väikesed populatsioonid koosnevad lähisugulastest, on seal vähem edukat paljunemist tagavaid paljunemispartnerid. See võib väikestes populatsioonides vähendada seemnete tootmiseks sobiva õietolmu kättesaadavust (õietolmu kvaliteeti) ja seega vähendada seemnetoodangut isegi juhul, kui õietolmu populatsioonis piisaval hulgal ringi kantakse (Lamont jt 1993; Ågren 1996). Paljudel tolmeldajatel on näidatud ka teatava otsingukujundi olemasolu (Waser 1986), st keskendumist arvukale, kindlat liiki/tüüpi õite otsimisele. Liigset aja- ja energiakulu põhjustaks ka õietüüpide pidev vahetamine ja sellega kaasnev korjetegevuse kohandamine.

Seemnetoodangu langus vägiheinte suurtes populatsioonides võis omakorda tuleneda kahest asjaolust. Esiteks, käesoleva töö tulemused viitavad sellele, et musta vägiheina puhul sõltub seemnetoodang olulisel määral antofaagia määraast. Mida rohkem oli antofaage, seda rohkem õisi nad ära sõid, seda vähem õisi moodustas seemneid ning seega keskmine seemnetoodang isendi kohta langes. Suuremates ja tihedamates populatsioonides oli antofaage arvukamalt kui väiksemates ja hõredamates, mistõttu eeldatavasti oli esimestes ka nende negatiivne mõju suurem. Negatiivsete biointeraktorite (frugivooride ja seenpatogeenide) arvukuse kasvu koos peremeestaime populatsiooni suuruse kasvuga on näidatud ka teistel taimedel (nt Lienert ja Fischer 2003). Peremeestaime seemnetoodangu langust populatsiooni suuruse kasvades on mõnikord seostatud just negatiivsete biointeraktsioonide intensiivistumisega suuremates populatsioonides (Colling ja Matthies 2004). Samas ei pruugi see veel tähendada, et negatiivse biointeraktsiooni (frugivooria) intensiivsus seostuks peremehe populatsiooni suurusega alati negatiivselt (Leimu ja Syrjänen 2002). Üheksavägiselt antofaage praktiliselt ei leitud, seega ei olnud põhjust üheksavägise populatsiooni suurust, tihedust või seemnetoodangut õiesööjate arvukusega seostada.

Lisaks antofaagide otsesele negatiivsele mõjule võisid nad taimede seemnetoodangule negatiivset mõju avaldada ka kaudselt, tolmeldajaid eemale peletades (Krupnick jt

1999). Seemnetoodangu vähenemine võis seostuda ka tolmeldajatega. Kui õitsevaid taimi on võrreldes tolmeldajate arvukusega palju, siis tolmeldajad võivad küllastuda ning nende visiitide arv õie/õisiku kohta võib langeda (Fritz ja Nilsson 1994; Larson ja Barrett 1999; Baker jt 2000). Uurimisaluste liikide tolmeldamisprobleemidele suurtes populatsioonides viitab asjaolu, et vaatamata antofaagide puudumisele üheksavägistel, langes populatsiooni suurenedes ka nende seemnetoodang. Otseste andmete puudumisel tolmeldajate visiitide sageduste kohta erineva suurusega populatsioonides jääb see mõttekäik siiski hüpoteesi tasemele, mis vajab edasisi uuringuid.

Käesolevas töös ilmnes küll populatsiooni suurusest tulenev mõju isendi seemnetoodangule, kuid populatsiooni tihedusel mõju ei olnud. Ometigi nii teoreetiliselt kui ka varasemate teistel taimedel läbiviidud tööde põhjal võinuks kõrgema tihedusega laikudel kasvavatel taimedel oodata kõrgemat seemnetoodangut kui hõredatel laikudel. Nimelt tavapäraselt on tihedamad laigud tolmeldajatele atraktiivsemad ning võimalike paljunemiskasutajate lähedus suurendab tõenäosust, et õietolmu ülekande toimub ühe liigi piires (Feinsinger jt 1986; Klinkhamer ja de Jong 1990). Enamasti on ka leitud, et tihedates populatsioonides on seemnetoodang märksa suurem kui hõredates populatsioonides (nt Kunin 1997; Roll jt 1997, Knight 2003). Tiheduse mõju puudumist vaatlusalustel liikidel võiks kaudselt seletada nii, et kui tolmeldajaid on suhteliselt vähe, siis tihedatel laikudel tolmeldajad "küllastuvad" ja visiitide arv õie/õisiku kohta langeb. Hõredatel laikudel on selline küllastumine vähemtõenäoline. Sellist loogikat toetab täheldatud madal tolmeldajate arvukus. Liiatigi, et tihedatel laikudel olid ka antofaagid arvukamad, on usutav, et tolmeldajate ja antofaagide mõju taimede seemnetoodangule erineva tihedusega laikudel võis olla üksteist tasakaalustav.

Käesoleva töö tulemused viitavad asjaolule, mida looduskaitstes sageli ei arvestata: populatsiooni suuruse ja tiheduse kasvades ei pruugi võimenduda mitte ainult positiivsed interaktsioonid (nt tolmeldamine), vaid ka negatiivsed mõjud (nagu antud juhul antofaagia). Uuritud liikidel populatsiooni suuruse kasvades isendi keskmine seemnetoodang esmalt kasvas, kuid mingist populatsiooni suurusest alates hakkas hoopiski langema. Osaliselt otseste, osaliselt kaudsete tõendite põhjal võib arvata, et selline muster on erinevate biointeraktsioonide, eeskätt tolmeldamise ja antofaagia, tulem. Need biointeraktsioonid ise omakorda sõltuvad taimeliigi populatsiooni



suurusest. Seega võib mõnikord metapopulatsiooni struktuuriga liikide kaitse planeerimisel suurema arvu mingi keskmise suurusega osapopulatsioonide säilitamine/loomine/taastamine osutada looduskaitseks otstarbekamaks kui püüde teha seda väheste, võimalikult suurte osapopulatsioonidega.

Mõneti ootamatult üheksavägise ja musta vägiheina seemnetoodangu vastuses populatsiooni suurusele kvalitatiivseid erinevusi ei leitud. Mõlemal liigil olid isendid kõige edukamad keskmise suurusega populatsioonides, väikestes ja suurtes populatsioonides seemnete tootlikkus aga langes. Niisiis ei olnud taime paljunemisviisil – üheksavägine on fakultatiivne, must vägihein obligaatne võõrtolmleja – märkimisväärset osa selles, milline on seemnetoodangu funktsionaalne vastus populatsiooni suurusele. Erinevuse puudumine on üllatav, kuna iseviljastumisvõimelised liigid on teoreetiliselt vähem tundlikud tolmeldajate nappuse suhtes (Bond 1994). Liati, erinevalt mustast vägiheinast üheksavägisel seemnetoodangut vähendavaid antofaage ei olnud.

Erinevuse puudumine liikide vastuses populatsiooni suurusele on eeldatavasti osaliselt seletatav sellega, et üheksavägisel ei ole iseviljastumine siiski päris võrdväärne alternatiiv võõrtolmlemisele. Ainult iseviljastumise teel moodustunud seemnete arv jääb neljandiku võrra madalamaks võrreldes sellega, kui on võimalik olnud ka võõriviljastumine (Donnelly 1998). Teisalt on üheksavägise õiel tunduvalt madalam tõenäosus võõrtolmeldatud saada kui musta vägiheina õiel. Üheksavägise õis on tolmeldamisele tunduvalt lühemat aega vastuvõtlik kui musta vägiheina õis. Kui üheksavägise õis umbes keskpäevaks tolmeldatud ei saa, algab oletatavsti iseviljastumisprotsess ja õis ei ole enam võõrtolmlemisele vastuvõtlik (Gross ja Werner 1978). Musta vägiheina õis on avatud ja arvatavasti vastuvõtlik mitmeid päevi, kui mitte kauemgi (isiklikel tähelepanekuil). Seega on musta vägiheina õiel võõrtolmlemiseks aega päevi, üheksavägise omal aga kõigest pool päeva, misjärel viimase seemnetoodang saab olla ainult kuni 75% maksimaalsest. Mida pikem on õie eluiga, seda tõenäolisemalt saab ta tolmeldatud (Ashman ja Schoen 1994; Campbell jt 1994; Rathcke 2003).

Samaväärse paljunemisedu saavutamiseks võib olla mitu võrdväärset strateegiat. Asjaolu, et obligaatset võõriviljastuval mustal vägiheinal, kes tolmeldajate nappusele tundlikum on ning kellel lisaks on märkimisväärne antofaagide surve, ei ole

populatsioonisuuruse muutustele sugugi tundlikum kui iseviljastumisvõimeline ja antofaagidest praktiliselt puutumata üheksavägine, viitab, et ainuüksi paljunemisviisi arvesse võttes ei saa teha järeldusi liigi tundlikkuse kohta kasvukohtade fragmenteerumisele. Samuti näib, et mõnikord võibvõõrviiljastumisest saadav kasu selle hinna – tõenäosuse jääda sageli tolmeldamata – üles kaaluda.

## KOKKUVÕTE

Paljude biointeraktsioonide mõju taimede paljunemisedukusele sõltub populatsiooni suurusest ja tihedusest, mõju suuruse määrab seejuures sageli taime paljunemisviis. Käesolevas töös uuriti maapealsete loom-taim interaktsioonide (tolmeldamine ja antofaagia e õite söömine) mõju kahe, ühte perekonda kuuluva, kuid erineva paljunemisviisiga taimeliigi seemnetoodangule. Mudelliigid – obligaatselt võortolmlev must vägihein (*Verbascum nigrum*) ja fakultatiivselt isetolmlev üheksavägine (*V. thapsus*) – esinevad looduses erineva suuruse ja tihedusega suhteliselt diskreetsete populatsioonidena. Töös hinnati nende liikide seemnetoodangut, antofaagide arvukust ja tolmeldajate visiitide sagedust looduslikes, erineva suuruse ja tihedusega populatsioonides.

Lineaarset seost isendi keskmise seemnetoodangu ja populatsiooni suuruse vahel kummalgi liigil ei leitud: mõlemal liigil oli nii väiksemates kui suuremates populatsioonides isendi keskmine seemnetoodang väiksem kui keskmise suurusega populatsioonides. Tihedusest kummagi liigi seemnetoodang ei sõltunud. Kindlaid andmeid leiti antofaagide negatiivse mõju kasvu kohta suuremates ja tihedamates populatsioonides. Nimelt esines suuremates musta vägiheina populatsioonides antofaage märksa rohkem kui väiksemates. Mida kõrgem oli antofaagide arvukus, seda madalam oli isendite keskmine seemnetoodang musta vägiheina populatsioonides. Tolmeldajate külastusi täheldati vaatlusalustel liikidel liialt vähe võimaldamaks nende mõju korrektset analüüsi.

Vaadeldud liikide suhteliselt kõrgemat seemnetoodangut keskmise suurusega populatsioonides võib seletada kahe asjaoluga: väikestes populatsioonides võis seemnetoodangut piirata tolmeldajate ja sobivate paljunemispartnerite nappus, suurtes aga tugevam antofaagide negatiivne mõju ja taimede konkurents tolmeldajate pärast.

## SUMMARY

The effects of many biological interactions on plant reproductive success depend on population size and density. Plant breeding system often determines the extent of these effects.

In this study, I examined the effects of above-ground plant-animal interactions (pollination and floral herbivory) on reproductive success of two congeneric plant species with different breeding system. The model species, self-incompatible black mullein (*Verbascum nigrum*), and self-compatible common mullein (*V. thapsus*), grow naturally in relatively discrete populations which vary in size and density. I measured seedset, number of floral herbivores and pollinator visitation rates on plants of these species in natural populations of different sizes and densities.

In either species, seed production was not linearly associated with population size. Mean seed production per plant of both species was lower in smaller, as well as in larger, populations compared to medium-sized ones. Density had no effect on the seed production of either species. The negative effect of floral herbivores was significantly higher in larger and denser populations. There were more floral herbivores in larger black mullein populations than in smaller ones. The higher was the number of floral herbivores, the lower was mean seed production per plant in black mullein populations. Recorded pollinator visitation rates were too low for the correct analysis of their influence.

The possible causes of relatively higher seed production in medium-sized populations are as follows: (1) in smaller populations, pollinator limitation and scarcity of compatible mates could decrease seed production, (2) in larger populations, higher levels of floral herbivory and competition for pollinators could limit seed production.

## **TÄNUAVALDUS**

Täna südamest oma juhendajaid Tiit Tetre ja Mari Moorat mulle nii lahkelt pühendatud aja, tähelepanu ja jagatud teadmiste eest. Suur tänu Heino Õunapile, kes määras kärsakavastused. Aitäh välitöö-kaaslastele Kalle Sõbrale, Tsipe Aavikule ja Kersti Püssale.

## KASUTATUD KIRJANDUS

- Aizen, M. A. 2003. Influences of animal pollination and seed dispersal on winter flowering in a temperate mistletoe. *Ecology* 84: 2613-2627
- Aizen, M. A. ja Feinsinger, P. 1994a. Forest fragmentation, pollination and plant reproduction in a chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75:330-351
- Aizen, M. A. ja Feinsinger, P. 1994b. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey bees in Argentine 'Chaco Serrano'. *Ecological Applications* 4:378-392
- Ashman, T.-L. ja Schoen, D. J. 1994. How long should flowers live? *Nature* 371: 788-791
- Ågren, J. 1996. Population size, pollinator limitation, and seed set in the self-incompatible herb *Lythrum salicaria*. *Ecology* 77:1779-1790
- Ågren, J. ja Ericson, L. 1996. Population structure and morph-specific fitness differences in tristylous *Lythrum salicaria*. *Evolution* 50: 126-139
- Baker, A. M., Barrett, S. C. H. ja Thompson J. D. 2000. Variation in pollen limitation in the early flowering Mediterranean geophyte *Narcissus assoanus* (*Amaryllidaceae*). *Oecologia* 124: 529-535
- Barrett, S. C. H. ja Kohn, J. R. 1991. Genetic and evolutionary consequences of small population size in plants: implications for conservation. *Genetics and conservation of rare plants* (toim D. A. Falck ja K. E. Holsinger), lk 3-30. Oxford University Press, Oxford
- Bond, W. J. 1994. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351:1270-1281
- Brys, R., Jacquemyn, H., Endels, P., Hermy, M. ja De Blust, G. 2003. The relationship between reproductive success and demographic structure in remnant populations of *Primula veris*. *Acta Oecologica* 24: 247-253

- Campbell, D. R., Waser, N. M. ja Price, M.V. 1994. Indirect selection of stigma position in *Ipomopsis aggregata* via a genetically correlated trait. *Evolution*. 48: 55-68
- Colling, G. ja Matthies, D. 2004. The effects of plant population size on the interactions between the endangered plant *Scorzonera humilis*, a specialised herbivore, and a phytopathogenic fungus. *Oikos* 105: 71-78
- Costin, B. J., Morgan, J. W. ja Young, A. G. 2001. Reproductive success does not decline in fragmented populations of *Leucochrysum albicans subsp. albicans var. tricolor* (*Asteraceae*). *Biological Conservation* 98: 273-284
- Cunningham, S. A. 1995. Ecological constraints on fruit initiation by *Calyptrogyne giesbreghtiana* (*Arecaceae*): floral herbivory, pollen availability, and visitation by pollinating bats. *American Journal of Botany* 82: 1527-1536
- Darwin, C. 1878. The effects of self and cross-fertilisation in the vegetable kingdom. <http://www.gutenberg.org/dirs/etext03/csfvk10.txt> 9:47. 22.05.2006
- Donnelly, S. E., Lortie, C. J. ja Aarssen, L. W. 1998. Pollination in *Verbascum thapsus* (*Scrophulariaceae*): the advantage of being tall. *American Journal of Botany* 85(11): 1618-1625
- Ehrlén, J., Käck, S. ja Ågren, J. 2002. Pollen limitation, seed predation and scape length in *Primula farinosa*. *Oikos* 97: 45-51
- Eichwald, K., Eilart, J., Kalda, A., Kask, M., Paivel, A., Talts, S., Viljasoo, L. 1969. Eesti NSV floora IV. lk. 574-576. Kirjastus Valgus, Tallinn.
- English-Loeb, G. M. ja Karban, R. 1992. Consequences of variation in flowering phenology for seed head herbivory and reproductive success in *Erigeron glaucus* (*Compositae*). *Oecologia* 89:588-595
- Eriksson, O. 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77: 248-258
- Feinsinger, P., Tiebout, H. M. III ja Young, B. E. 1991. Do tropical bird-pollinated plants exhibit density-dependent interactions? Field experiments. *Ecology* 72: 1953-1963
- Feinsinger, P., Murray, K. G. Kinsman, S. ja Busby, W. H. 1986. Floral neighbourhood and pollinator success in four hummingbird-pollinated cloud forest plant species. *Ecology* 67: 449-464

- Forsyth, S. A. 2003. Density-dependent seed set in the Haleakala silversword: evidence for an Allee effect. *Oecologia* 136: 551-557
- Freckleton, R. P. ja Watkinson, A. R. 2002. Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations. *Journal of Ecology* 90: 419-434
- Fritz, A.-L. ja Nilsson, L. A. 1994. How pollinator-mediated mating varies with population size in plants. *Oecologia* 100: 451-462
- Galen, C. 1985. Regulation of seed-set in *Polemonium viscosum*: floral scents, pollination, and resources. *Ecology* 66: 792-797
- Giles, B. E. ja Goudet, J. 1997. A case study of population structure in a plant metapopulation. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution* (toim I. A. Hanski ja M. E. Gilpin). Lk 429-454. Academic Press, London
- Groom, M. J. 1998. Allee effects limit population viability of an annual plant. *American Naturalist* 151: 487-496
- Gross, K. L. ja Werner, P. A. 1978. The biology of Canadian weeds. 28. *Verbascum thapsus* L. and *V. blatteria* L. *Canadian Journal of Plant Science* 58: 401-413
- Hanski, I. A. 1999. *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford
- Hanski, I. A. 1997. Metapopulation dynamics: from concepts and observations to predictive models. *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution* (toim I. A. Hanski ja M. E. Gilpin). Lk 5-26. Academic Press, London
- Hanski, I. A. 1994. A practical model for metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63: 151-162
- Hendrix, S. D. ja Kyhl, J. F. 2000. Population size and reproduction in *Phlox pilosa*. *Conservation Biology* 14:304-313
- Jacquemyn, H., Brys, R. ja Hermy, M. 2002. Patch occupancy, population size and reproductive success of a forest herb (*Primula elatior*) in a fragmented landscape. *Oecologia* 130:617-625
- Jennersten, O. 1988. Pollination in *Dianthus deltoides* (*Caryophyllaceae*): effects of habitat fragmentation on visitation and seed set. *Conservation Biology* 2:359-366
- Jules, E. S., Frost, E. J., Mills, L. S. ja Tallmon, D. A. 1999. Ecological consequences of forest fragmentation in the Klamath region. *Natural Areas Journal* 19: 368-378



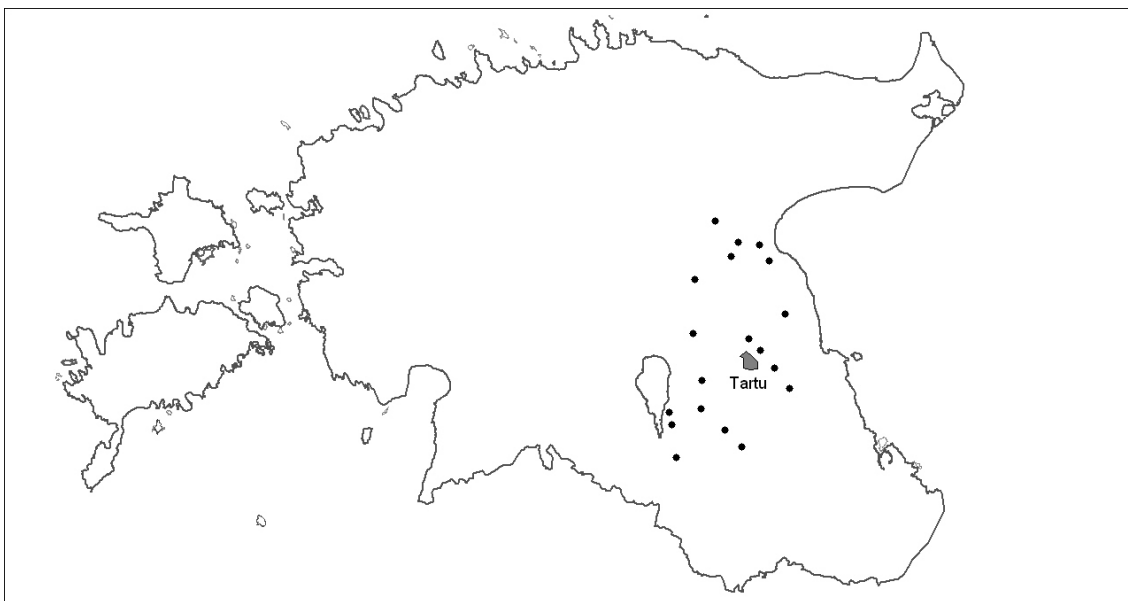
- Kearns, C. A. ja Inouye, D. W. 1997. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. *BioScience* 47: 297-307
- Kéry, M., Matthies, D. ja Spillman, H.-H. 2000. Reduced fecundity and offspring performance in small populations of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *Journal of Ecology* 88: 17-30
- Klinkhamer, P. G. L. ja de Jong, T. J. 1990. Effects of plant size, plant density and sex differential nectar reward on pollinator visitation in the protandrous *Echium vulgare* (*Boraginaceae*). *Oikos* 57: 399-405
- Knight, T. M., Steets, J.A., Vamosi, J. C., Mazer, S. J., Byrd, M., Campbell, D. R., Dudash, M. R., Johnston, M. O., Mitchell, R. J. ja Ashman, T.-L. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 467-497
- Knight, T. M. 2003. Floral density, pollen limitation and reproductive success in *Trillium grandiflorum*. *Oecologia* 137: 557-563
- Krupnick, G. A., Weis, A. E. ja Campbell, D. R. 1999. The consequences of floral herbivory for pollinator service to *Isomeris arborea*. *Ecology* 80:125-134
- Kukk, T. ja Kull, T. (toim.) 2005. Eesti taimede levikuatlas. Atlas of the Estonian Flora. EMÜ PKI. Tartu.
- Kunin, W. E. 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in artificial arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology* 85: 225-234
- Kunin, W. E. 1993. Sex and the single mustard: population density and pollinator behaviour effects on seed set. *Ecology* 74: 2145-2160
- Kühn, I. ja Klotz, S. 2002. Systematik, Taxonomie und Nomenklatur. Andmebaasis: Klotz, S., Kühn, I., Durka, W. (Hrsg.): BIOLFLOR - Eine Datenbank mit biologisch-ökologischen Merkmalen zur Flora von Deutschland. Schriftenreihe für Vegetationskunde. Bonn
- Lammi, A., Siikamäki, P. ja Mustajärvi, K. 1999. Genetic diversity, population size, and fitness in central and peripheral populations of a rare plant *Lychnis viscaria*. *Conservation Biology* 13: 1069-1078

- Lamont, BB; Klinkhammer, PGL; Witkowski, ETF. 1993. Population fragmentation may reduce fertility to zero in *Banksia goodii*. – A demonstration of the Allee effect. *Oecologia* 94(3): 446-450
- Larson, B. M. H. ja Barrett, S. C. H. 2000. A comparative analyses in pollken limitation in flowering plants. *Biological Journal of the Linnean Society* 69:503-520
- Larson, B. M. H. ja Barrett, S. C. H. 1999. The ecology of pollen limitation in buzz-pollinated *Rhexia virginica* (*Melastomataceae*). *Journal of Ecology* 87: 371-381
- Leht, M. (toim.) 1999. Eesti taimede määraja. EPMÜ ZBI. Eesti Loodusfoto. Tartu.
- Leimu, R. ja Syrjänen, K. 2002. Effects of population size, seed predation and plant size on male and female reproductive success in *Vincetoxicum hirundinaria* (*Asclepiadaceae*). *Oikos* 98: 229-238
- Lennartsson, T. 2002. Extinction thresholds and disrupted plant-pollinator interactions in fragmented plant populations. *Ecology* 83: 3060-3072
- Lienert, J. ja Fischer, M. 2003. Habitat fragmentation affects the common wetland species *Primula farinosa* in north-east Switzerland. *Journal of Ecology* 91: 587-599
- Littell, R. C., Milliken, G.A., Stroup, W.W. ja Wolfinger, R.D. 1996. SAS System for Mixed Models. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA
- Lloyd, D. G. 1992. Self- and cross-fertilization in plants II. The selection of self-fertilization. *International Journal of Plant Sciences* 153: 370-380
- Lortie, C. J ja Aarssen, L. W. 1997. Apical dominance as an adaptation in *Verbascum thapsus*: effects of water and nutrients on branching. *International Journal of Plant Sciences* 158:461-464
- Louda, S. M. 1982. Limitation of the recruitment of the shrub *Haplopappus squarrosus* (*Asteraceae*) by flower- and seed-feeding insects. *Journal of Ecology* 70:43-53
- Luoto, M., Rekolainen, S., Aakkula, J. ja Pykälä, J. 2003. Loss of plant species richness and habitat connectivity in grasslands associated with agricultural change in Finland. *Ambio* 32: 447-452
- Maron, J. L., Combs, J. K. ja Louda, S. M. 2002. Convergent demographic effects of insect attack on related thistles in coastal vs. continental dunes. *Ecology* 83(12): 3382-3392
- Mitchell, R.J. 1994 Effects of floral traits, pollinator visitation, and plant size on *Ipomopsis aggregata* fruit production. *American Naturalist* 143: 870–889

- Mound, L. A. ja Zapater, M. C. 2003. South American *Haplothrips* species (*Thysanoptera: Phlaeothripidae*) with a new species of biological control interest to Australia against weedy *Heliotropium amplexicaule* (*Boraginaceae*). *Neotropical Entomology* 32(3): 437-442
- Ouborg, N. J. ja van Treuren, R. 1994. The significance of genetic erosion in the process of extinction. IV. Inbreeding load and heterosis in relation to population size in the mint *Salvia pratensis*. *Evolution* 48: 996-1008
- Pellmyr, O. ja Huth, C. J. 1994. Evolutionary stability of mutualism between yuccas and yucca moths. *Nature* 372: 257-260
- Rathcke, B. J. 2003. Floral longevity and reproductive assurance: seasonal patterns and an experimental test with *Kalmia latifolia* (*Ericaceae*). *American Journal of Botany* 90: 1328-1332
- Reinartz, J. A. 1984. Life history variation of common mullein (*Verbascum thapsus*) I. Latitudinal differences in population dynamics and timing of reproduction. *Journal of Ecology* 72: 897-912
- Roll, J., Mitchell, J. R., Cabin, R. ja Marshall, D.L. 1997. Reproductive success increases with local density of conspecifics in a desert mustard (*Lesquerella fendleri*). *Conservation Biology* 11: 738-746
- SAS 2001. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Schemske, D. W. ja Horvitz, C. C. 1988. Plant-animal interactions and fruit production in a neotropical herb: a path analysis. *Ecology* 69: 1128-1137
- Schoen, D. J., Morgan, M. T. ja Bataillon, T. 1996. How does self-pollination evolve? Inferences from floral ecology and molecular genetic variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 351(1345): 1281-1290
- Sih, A. ja Baltus, M. S. 1987. Patch size, pollinator behaviour, and pollinator limitation in catnip. *Ecology* 68: 1679-1690
- Spira, T. P. 2001. Plant-pollinator interactions: a threatened mutualism with implications for the ecology and management of rare plants. *Natural Areas Journal* 21: 78-88
- Thomas, C. D. 1994. Extinction, colonization, and metapopulations: Environmental tracking by rare species. *Conservation Biology* 8: 373-378

- Tomimatsu, H. ja Ohara, M. 2002. Effects of forest fragmentation on seed production of the understorey herb *Trillium camtchatcense*. *Conservation Biology* 16: 1277-1285
- Waites, A. R. ja Ågren, J. 2004. Pollinator visitation, stigmatic pollen loads and among-population variation in seed set in *Lythrum salicaria*. *Journal of Ecology* 92: 512-526
- Ward, M. ja Johnson, S. D. 2005. Pollen limitation and demographic structure in small fragmented populations of *Brunsvigia radulosa* (*Amaryllidaceae*). *Oikos* : 253-262
- Waser, N. M. 1986. Flower constancy: definition, cause and measurement. *American Naturalist* 127: 593-603
- Waser, N. M. ja Price, M. V. 1981. Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. *Evolution* 35: 376-390
- Wolf, A. T. ja Harrison, S. P. 2001. Effects of habitat size and patch isolation on reproductive success of the serpentine morning glory. *Conservation Biology* 15: 111-121
- Wright, J. W. ja Meagher, T. R. 2003. Pollination and seed predation drive flowering phenology in *Silene latifolia* (*Caryophyllaceae*). *Ecology* 84: 2062-2073

## LISA



**Joonis.** Vaadeldud musta vägiheina (*Verbascum nigrum*) ja üheksavägise (*V. thapsus*) populatsioonide elupaigaks olevate kruusakarjääride asukohad. Kõik 19 karjääri asuvad 100 km raadiuses Tartust.