

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

Anne Merzin

TOLMELDAJATELE JA MÜKORIISALE SPETSIALISEERITUSE
MUSTRID JA PÕHJUSED ORHIDEEDEL

Bakalaureusetöö

Juhendaja: vanemteadur Pille Gerhold

Tartu 2018

Tolmeldajatele ja mükoriisale spetsialiseerituse mustrid ja põhjused orhideedel

Tolmeldajaid ja mükoriisat on orhideede puhul koos uuritud minimaalselt, mistõttu on töö eesmärgiks uurida, kas orhideed on spetsialistid või generalistid nii tolmeldajate kui ka mükoriisa suhtes ning tuvastada selle põhjuseid. Lisaks on sihiks välja selgitada, kas spetsialiseeritus tolmeldajate suhtes on seotud ka spetsialiseeritusega mükoriisa suhtes. Töö tulemusena selgus, et tolmeldajate puhul leidub spetsialiste ainult seksuaalmimikrit omavate orhideede puhul, toiduga tasustamise ja petmise puhul on nii generaliste kui ka spetsialiste. Mükoriisa puhul on generaliste rohkem, kuid mükoheterotroofide puhul, kus arvati olevat ainult spetsialistid, on leitud nüüdseks juba ka generaliste. Ainuke perekond, mille kohta leidis infot nii tolmeldajate kui ka mükoriisa kohta, on perekond kuldking (*Cypripedium*), mille puhul tuli välja, et tolmeldajate suhtes on orhideed peamiselt generalistid, kuid mükoriisa suhtes aga spetsialistid.

Märksõnad: mükoriisa, orhideed, spetsialiseerumine, tolmeldamine

Patterns and reasons for the specialization for pollinators and mycorrhiza in orchids

The pollinators and mycorrhiza together have't been studied much in orchids, hence, the aim of this work is to investigate whether orchids are specialists or generalists for both pollinators and mycorrhiza and why. In addition, the aim is to find out whether the specialization for pollinators relates to the specialization for mycorrhiza. In the case of pollinators, only specialists were found in orchids with sexual deception, whereas in food reward and cheating, there were both generalists and specialists. There are more generalist than specialist orchids for mycorrhiza, but in the case of myco-heterotrophy, where only specialists were thought to be so far, generalists have also been found now. The only genus with information about pollinators as well as mycorrhiza are the lady's slipper orchids (*Cypripedium*), where it turned out that orchids are mainly generalists for pollinators, but specialists for mycorrhiza.

Key words: mycorrhiza, orchids, pollination, specialization

Sisukord

Sissejuhatus	6
1. Orhideede ja tolmeldajate vahelise interaktsiooni spetsiifilisus	7
1.1 Petmine	9
1.1.1 Toiduga petmine.....	10
1.2. Seksuaalne petmine	14
1.2 Nektariga või õietolmuga tasustamine.....	16
2. Orhidee ja mükoriisa vahelise interaktsiooni spetsiifilisus	22
2.1 Fotolitotroofid.....	22
2.2 Mükoheterotroofid	24
2.3 Miksotroofid	25
Arutelu	26
Kokkuvõte	29
Summary.....	30
Tänuavaldused.....	31
Kasutatud kirjandus	32

Sissejuhatus

Orhideed (*Orchidaceae*) on üks suuremaid taimede sugukondi asparilaadsete (*Asparagales*) seltsist. Orhideed on teadlastele sajandeid huvi pakkunud, mistõttu on neid laialdaselt uuritud. Sellest hoolimata ei ole veel piisavalt infot suurema osa liikidega seotud tolmeldajate ja mükoriisa kohta ning uuringuid, kus käsitletakse mõlemaid troofilisi tasemeid, on veegi vähem.

Orhideede uurimine on siiani populaarne, sest pole suudetud kõiki liike ära määrata, samuti jätkakse tolmeldajate ja mükoriisa tuvastamist, põhjuseks on tavaliselt autorite isiklik huvi või liigi hävimise oht. Liikide säilitamise huvides üritatakse tutvuda nende eluks vajalike protsessidega, et väljasuremist edasi lükata, või kultiveerimise eesmärgil, sest orhideed on hinnatud oma ilu poolest.

Käesoleva töö eesmärgiks on uurida, kas orhideed on spetsialistid või generalistid nii tolmeldajate kui ka mükoriisa suhtes ning mis võiks olla selle spetsialiseerumise põhjusteks. Lisaks on sihiks välja selgitada, kas spetsialiseeritus ühe troofilise taseme (tolmeldajate) suhtes on seotud spetsialiseeritusega teise troofilise taseme (mükoriisa) suhtes. Uurimus on läbiviidud mitteempiirilist kirjanduse ülevaadet kasutades.

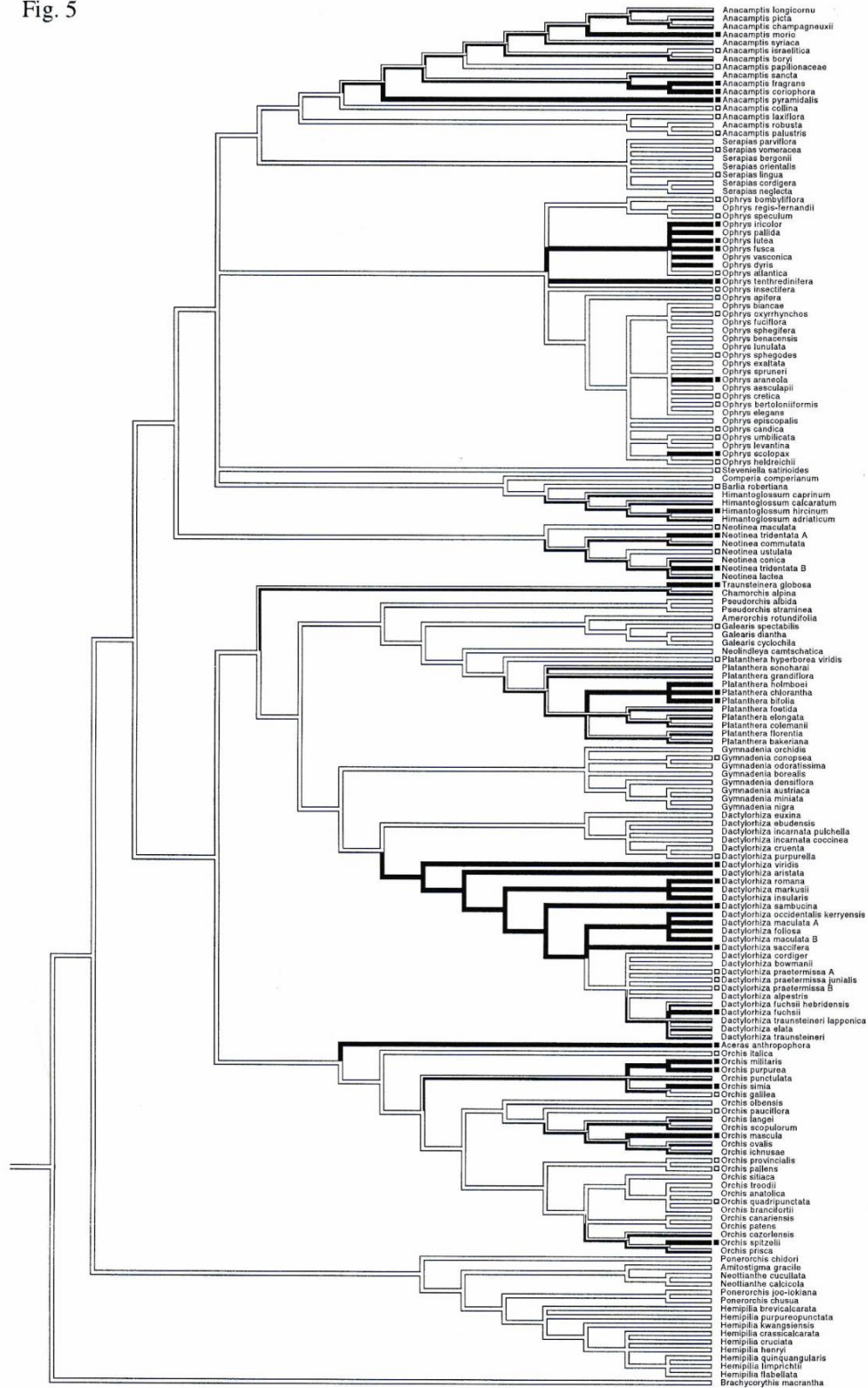
Töös käsitletakse tolmeldajate seksuaalset ja toiduga petmist, nektariga tasustamist ning neid tolmeldamise sündroomi kasutatavate orhideede spetsiifilisust. Samuti uuritakse orhidee ja mükoriisa vahelise interaktsiooni spetsiifilisust. Autor valis antud teema, sest mükoriisat ja tolmeldajaid koos on orhideede puhul minimaalselt uuritud.

1. Orhideede ja tolmeldajate vahelise interaktsiooni spetsiifilisus

Tolmeldamise suhtes on orhideed ühed kõige kõrgema spetsialiseeritusega taimerühm, samas on ka näiteid generalismi kohta. Hiljuti leiti, et orhideede spetsialiseeritus tolmeldamise suhtes võib olla fülogeneetiliselt jälgitav. Näiteks leiti, et alamtribuses *Orchidinae* on näha, et nende ühine eellanne oli spetsialist ning generalism on evolutsioonis mitu korda erinevates harudes tekkinud (joonis 1) (Smithson, 2009). Spetsialiseeritus arvatakse olevat tingitud orhideede õiemorfoloogiast ja tolmeldajate spetsiifilisest käitumisest (Schiestl & Schlüter, 2009). On leitud ka, et spetsialistidest orhideede perekonnad on liigirikkamad kui generalistidest perekonnad (Schiestl & Schlüter, 2009), mis suurendab spetsialistist orhideede hulka. Tremblay (1992) on oma artiklis välja toonud, et uuritud 456 orhideedest 67% tolmeldas ainult üks tolmeldaja ning 17% liikidest oli rohkem kui kaks tolmeldajat.

Tolmeldamise viise orhideedel võib jagada petmisega tolmeldamiseks ja tasustamisega tolmeldamiseks. Arvatakse, et tasustamisega tolmeldamine peaks olema vähem varieeruv kui pettust kasutav tolmeldamine, kuna tolmeldajad õpivad petvatest taimedest eemale hoidma (Schiestl & Schlüter, 2009). Kuna spetsialisti ja generalist piir tolmeldaja ja orhidee vahel on siiani veel segane, siis nimetan oma töös lihtsustamiseks spetsialistiks selliseid orhidee liike, millel on ainult üks tolmeldaja või kaks samasse perekonda kuuluvat tolmeldajat ning generalist on orhidee, millel on rohkem tolmeldajaid.

Fig. 5



Joonis 1. Fülogneesipuu alamtribusel Orchidinae, kus valged liigid on spetsialistid, mustad generalistid ning must-valgete status on teadmata. (Smithson, 2009)

1.1 Petmine

Pettust kasutavad orhideed petavad tolmedajaid on välimusega, suuremalt jaolt andes neile lootust leida nektarit ja/või õietolmu või taimed meenutavad emaseid putukaid (Jersáková et al., 2006). Petmist kasutavad orhideed on väga varieeruvad, mistõttu nende hulgas leidub nii spetsialiste kui ka generaliste.

Üldiselt on täheldatud, et pettust kasutav tolmeldamine on varieeruvam kui need tolmeldamise viisid, mis võimaldavad tolmeldajal tolmeldamisest kasu saada, sest tolmeldajad õpivad petvatest taimedest eemale hoidma ning taimed omakorda õpivad kasutama üha uusi petmise viise, et tolmeldajaid siiski ligi meelitada (Schiestl & Schlüter, 2009). Orhideede puhul arvatakse, et üks kolmandik orhideeliikidest meelitavad tolmeldajaid, kasutades pettust (Cozzolino & Widmer, 2005). Alamtribuse *Ochidinae* Euroopa ja Vahemere liigid kasutavad põhiliselt just petmise abil tolmeldamist (Inda et al., 2012). On leitud, et selle alamtribuse tuumiku eellane (v.a. *Habenariinae*) kasutas tolmeldamisel toiduga petmist. Samuti on olnud selle alamtribuse eellaste tolmeldajateks ainult putukad kiletiivaliste seltsist. Toiduga petmine on küll põhiline tolmeldamise sündroom selles alamtribuses, kuid esineb ka nn seksuaalset petmist, kus õiekuju meenutab emasputukat, meelitades kindla putukaliigi isaseid taimetele (Inda et al., 2012). Eriti leidub seda tolmeldamise viisi perekonnas putukõis (*Orphys*) (Inda et al., 2012). Samas ei peta kõik orhideed putukaid sellistel põhjustel. Näiteks generalistist orhideed *Serapias vomeracea* tolmeldavad suured mesilased perekondadest *Eucera*, *Andrena*, *Osmia* ja *Tetralonia* (Dafni et al., 1981). Erinevalt teistest siin üles loetletud orhideedest, meelitab see taim tolmeldajaid ligi jäljendades auke, kus tavaliselt sellised putukad magavad.

1.1.1 Toiduga petmine

Toiduga petmine on taime poolt tolmeldaja kohale meelitamine, lubades nektarit, kuid tegelikult tasu ikkagi ei ole. Toiduga petmise saab jagada kaheks: üldine toiduga petmine, kus orhidee meenutab üleüldiselt nektaririkast taime ning Bates'i mimikri, kus orhidee matkib sellega koos sümpatrias elavat teist nektaririkast liiki, lootes, et antud taime tolmeledaja tolmeldab ka orhideed (Jersáková et al., 2006).

Üldiselt arvatakse, et toiduga petmise strateegia kujunemine orhideedel on tingitud tolmeldajate, mitte taimede poolsetest evolutsioonilistest muutustest, kuid on alati ka erandeid. Näiteks arvatakse, et lõhnade erinevus kahe liigi *Orchis mascula* ja *O. pauciflora* ning nende hübriidi *O. x colemanii* vahel on tingitud taimede geneetilisest triivist, mitte tolmeldajate selektiivsusest ning autorid pakuvad, et seda võib laiendada kõikidele orhideedele (Salzmann et al., 2007).

Toiduga petmise tolmeldamise sündroomi kasutavad orhideed võivad olla nii spetsialistid kui ka generalistid. Üheks spetsialistik on *Epidendroideae* alamsugukonda kuuluv epifüüt *Coelogyne fimbriata*, mille tolmeldajateks on ainult ühte liiki maaherilaste (*Vespula*) emased (Cheng et al., 2009). Samamoodi nagu oli eelnev liik, on ka *Pleurothallis johannensis* ja *P. fabriobarrosii* spetsialistid ning nende tolmeldajateks oli, mille tolmeldajaks on tundmatu liik viljakärblaste sugukonnast *Tricimba* (Borba & Semir, 2001).

Spetsialistide alla liigitub ka *Cyrtopodium polyphyllum*, mille tolmeldajateks on *Centris tarsata* ja *C. labrosa* (Pansarin et al., 2008). Taime külastas küll rohkem erinevat liiki mesilasi, kes olid taimest huvitatud, kuna see jäljendas teisi lähedal kasvavaid kollaste õitega taimi, kuid nad olid kas liiga suured või väikesed, et tolmukad putukate kehadele saaksid kinnituda. Samas leiti, et suure spetsialiseerituse ning tolmeldajate vähesuse tõttu, aitas isetolmeldamisele kaasa ka õitsemise ajal talvine vihmaperiood, mil putukad ei lennanud (Pansarin et al., 2008).

Orhideedel esineb ka Bates'i mimikrit. Liik *Disa nervosa* on spetsialist, sest tema tolmeldajaks on parmlane *Philoliche aethiopica* (Johnson & Morita, 2006). Antud parmlane on ka võhumõõgalise *Watsonia densiflora* tolmeldajaks, mida *D. nervosa* oma õitega üritab imiteerida, et meelitada ligi tolmeldajaid (Johnson & Morita, 2006). Sama saab öelda ka *D.*

pulchra kohta, mis mimikeerib teist võhumõõgalist *W. lepida* ning ka nende tolmeldajaks on sama parmlane *P. aethiopica* (Johnson, 2000). Samuti on veel spetsialist *D. karooica*, mille tolmeldajaks on pika imikärsaga parmlane *P. gulosa* (Combs & Pauw, 2009). Sarnaselt teistele sama perekonna liikidele, matkib *D. karooica* temaga sümpartiliselt kasvavat kurerehalist *Pelargonium stipulaceum*. Lisaks kuulub spetsialisti ja Bates'i mimikrit omava orhidee alla ka valge tolmpea (*Cephalanthera longifolia*), mis matkib kuldkannilist *Cistus salviifolius* ning mille tolmeldajaks on solitaarse eluviisiga mesilaste sugukonda kuuluva perekonna *Halictus* tundmatu liik (Dafni & Ivri, 1981).

Vastupidiselt eespool mainitud sama perekonna liikidele, on *Disa racemosa* ja *D. venosa* üldist pettust kasutavad orhideed. Samamoodi nagu eelmainitud orhideed perekonnast *Disa*, on ka *D. venosa* spetsialist, kuna seda tolmeldab ainult üht liiki mesilane perekonnast *Xylocopa*, arvatavasti *X. rufitarsus* (Johnson *et al.*, 1998). Erinevalt teistest aga on *D. racemosa* generalist, kuna selle tolmeldaja on küll samuti *X. rufitarsus*, kuid peale selle ka veel mesilaste sugukonda kuuluvad *Amegilla niveata* ja *A. spilostoma* (Johnson *et al.*, 1998).

Spetsialist on ka Austraalias kasvav endeemne *Thelymitra epipactoides*, sest selle tolmeldajateks on mesilaselaadsed perekonnast *Nomia* (Cropper & Calder, 1990). Kuigi taimede värv on väga varieeruv, ei suurendanud see tolmeldajate arvu ega mitmekesisust. Vastupidiselt on aga sama perekonna teine liik *T. antennifera* generalist, kuna seda tolmeldavad põhiliselt mesilaselaadsed perekonnast *Lasioglossum* ning vahepeal on tolmeldajateks ka sirelaste sugukonda kuuluv *Syrphus damaster* ja herilane perekonnast *Eurys* (Dafni & Calder, 1987).

Vanilli perekonda kuuluv *Vanilla grandiflora* on samuti spetsialist, kuna seda tolmeldab ainult mesilane *Eulaema meriana* (Lubinsky *et al.*, 2006). Väiksemad putukad, kes taimi külastasid, ei liigutanud tolmukaid paigast ära, et tolmeldamine saaks üldse toimuda (Lubinsky *et al.*, 2006).

Samuti on spetsialist *Steniella satyrioides*, mille tolmeldajaks olid ühes populatsioonis liht-maaherilane (*Vespulakasvukohas Paravespula vulgaris*) ning teises päris-metsaaherilane (*Dolichovespula sylvestris*) (Nazarov, 1995). Orhidee on ise kollakasrohelistes ja punakaspruunides toonides, mille puhul on täheldatud, et selliseid taimi tolmeldavad peamiselt herilased ning antud tolmeldajad miskipärast ründavad taime õisi, vigastades just kannust.

Autorid arvavad, et see on tingitud sellest, et kannus meenutab neile kas toitumispaika või teisi herilasi, keda rünnata.

Perekond *Eulophia* on spetsialiseerunud küll mesilaste poolt tolmeldamisele, kuid seal esineb nii spetsialiste kui ka generalist. Näiteks on spetsialist *E. speciosa*, mille ainutolmeldaja on puidumesilaste perekonda kuuluv *Xylocopa flavorufa* (Peter & Johnson, 2013). Lisaks on spetsialist *E. cucullate*, mille tolmeldajateks on puidumesilased *X. flavicollis* ja *X. hottentotta* ja *E. ovalis* subsp *ovalis*, mille tolmeldajaks oli mesilaselaadsete perekonda *Lasioglossum* kuulv määramata liik (Peter & Johnson, 2013). Sellesse perekonda kuuluvatest liikidest olid generalistid *E. angolensis* ja *E. streptopetala*, millel mõlemal on kolm tolmeldajat.

Epifüüdid *Cattleya coccinea*, *C. intermedia*, *C. purpurata* ja *C. tigrina* on head näited toiduga petmisest, meelitades tolmeldajad kohale lootusega saada nektarit. Kõige rohkem spetsialiseerunud nende liikide hulgast on *C. tigrina* ja *C. coccinea*, mida tolmeldavad vastavalt puidumesilane *X. frontalis* ja koolibrilane *Chlorostilbon lucidus* (Caballero-Villalobos *et al.*, 2017). Spetsialist oli veel ka *C. purpurata*, mille tolmeldajateks olid mesilaste sugukonnast kimalane *Bombus atratus* ning määramata liik perekonnast *Epicharis*. Nende liikide seast oli ainuke generalist *C. intermedia*, mida tolmeldasid kimalased *B. atratus*, *B. brasiliensis* ja mesilased *X. augusti*, *X. frontalis* (Caballero-Villalobos *et al.*, 2017).

Generalist on veel orhideeliik *Calanthe discolor*, mille puhul leiti, et tolmeldajateks on mesilased *Eucera nipponensis* ja *Apis cerana japonica* ning lehemesilane *Osmia cornifrons* (Suetsugu & Fukushima, 2014). Selle orhideeliigi puhul arvatakse, et tolmeldajate rohkus on tingitud sellest, et orhidee kasvab elupaigas, mis on soodne paljudele putukaliikidele (Suetsugu & Fukushima, 2014). Samas oli vaatamata tolmeldajate liigirikkusele taime tolmeldamise tõenäosus väike (6,5% viljastatud seemneid aastal 2012 ja 1,2% aastal 2013), mistõttu on sellel orhideeliigil arenenud soodumus ise viljastumiseks. Väikese tolmeldamise tõenäosuse põhjuseks on tolmeldajate vähesus orhidee looduslikus elupaigas. Laborikatsetes oli tolmeldamise õnnestumise protsent palju suurem: käsitsi läbi viidud ise- ja võõrtolmlemisene õnnestumise protsent oli vastavalt 86,7% ja 93,3%.

Veel ühe generalistist epifüüdi *Epidendrum tridactylum* tolmeldajateks on porilaste sugukonnast *Chrysomya albiceps*, *Chrysomya megacephala* ja *Lucilia sericata*, määramata liik laibakärblased seast ning sirelaste sugukonnast *Ornidia obesa* (Pansarin & Pansarin, 2014). Kuigi taime õied ise nektarit ei tooda, meelitab tolmeldajad ligi õieväline nektar, mida leiab

vartelt. Lisaks meelitab tolmeldajaid kohale õite tsitruseline lõhn. Samuti on taimel huvitav mehhanism võõrtolmlemise soodustamiseks - peale tolmuka eemaldamist jääb putukas õie sisse kinni, mis peaks teda hirmutama ja vältima seda, et antud isend kohe sama taime edasi küllastaks.

Epifüüdi *Broughtonia cubensis* tolmeldajateks on kiletiivaliste seltsist mesilaselaadsed *Lasioglossum gundlachii*, *Lasioglossum mestrei* ja *Ceratina cyaniventris*, mistõttu on ka see liik generalist tolmeldajate suhtes (Vale *et al.*, 2013).

Orhidee *Isotria verticillata* on samuti generalist, selle tolmeldajateks on kiletiivaliste seltsi kuuluvad liivamesilased *Andrena ceanothi*, *Andrena miranda*, *Andrena nasonfii*, kägumesilase perekonda kuuluv määramata liik ja *Nomada sayi* ja ahasmesilaste sugukonda kuuluvad *Augochlora pura* ning *Dialictus creasonii* (Mehrhoff, 1983). Paljude tolmeldajate põhjuseks võib olla see, et õietolmu ei transpordi putukad ühese tolmukana, vaid terade kogumikena, mis võimaldab rohkematel putukatel antud orhideed tolmeldada.

Generalist on ka orhidee *Traunsteinera globosa*, mida peamiselt tolmeldavad sirelased ja surukärblased ning vähesel määral ka mesilased ja kimalased (Jersáková *et al.*, 2016).

Käpa *Orchis boryi* tolmeldajateks on meemesilane (*Apis mellifera*) ja kimalase perekonda kuuluv määramata liik ning ka mesilased perekondadest *Anthophora*, *Eucera* ja *Epeolus* (Gumbert & Kunze, 2001). Selle põhjal selgus, et antud orhideed saavad tolmeldada suurem osa putukateliikidest, kes sellele maanduvad, tehes orhideest generalist. Perekonda käpp kuuluv teinegi liik *O. caspia* on samuti generalist, mille tolmeldajateks on mesilaste sugukonda kuuluvad *Eucera clypeata*, *E. nigrifacies*, määramata liik perekonnast *Anthophora* ja *Melecta albifrons* (varasemalt *Melecta mediterranea*) (Dafni, 1983).

Generalistiks saab nimetada ka kuldkinga *Cypripedium plectrochilum*, mille tolmeldajateks oli mesilaslaste perekonda *Lasioglossum* kuuluvad kolm liiki, kellest kaks suudeti määrata: *L. viridiclaucum* ja *L. sichuanense* (Li *et al.*, 2008). Samuti on ka teine samas perekonnas olev laiguline kuldking (*C. guttatum*) generalist, kuna seda tolmeldavad kindlalt mesilased *L. virideglaucum*, *L. clypeinitens* ja *L. sauterum* ning arvatakse, et ka *L. mystaphium* ja *L. allodalum* on tõenäolised tolmeldajad, kuid nendega tolmeldamist ei suudetud näha (Bänziger, Sun & Luo, 2005). Samamoodi on generalist ka kuldking *C. reginae*, mille tolmeldajateks olid mesilased *Anthophora abrupta*, *A. terminalis* ja meemesilane (*Apis mellifera*) ning lehemesilased *Hoplitis spoliata* ja *Megachile montivaga* (Edens-Meier *et al.*, 2011). Vastupidiselt on aga *C. macranthos* var. *rebunense* tolmeldajateks kimalase perekonda

kuuluva liigi *Bombus pseudobaicalensis* kogenematud emased, tehes orhideest spetsialisti (Sugiura *et al.*, 2001). Kuigi taimi külastas rohkem putukaid, leiti õietolmu ainult ühe liigi esindajalt. Samas arvatakse, et on võimalik, et antud orhideeliiki tolmeldab siiski mitu erinevat putukaliiki, kuna taimede isenditel erineb õie suurus märgatavalt ning osadesse õitesse antud tolmeldaja ei mahuks.

1.2. Seksuaalne petmine

Seksuaalse petmise ehk seksuaalmimikri korral meenutab taime õis talle spetsialiseerunud putukaliigi emase isendi kuju (Jersáková *et al.*, 2006). Seksuaalmimikrit kasutav taim on äärmiselt spetsialiseerunud tolmeldaja suhtes, kuna peale õie kuju aitab meelitada kindlat putukaliiki ka temaga sarnane lõhn nagu on kirjeldatud näiteks putukõie *Ophrys sphegodes* puhul (Schiestl *et al.*, 2000).

Seksuaalmimikri on evolutsioonis suhteliselt noor nähtus (Inda *et al.*, 2012). Praeguseks on teada 344 seda tolmeldamise viisi kasutavat taimeliiki (Rutgrink, 2016). Klassikaliselt arvati, et seksuaalmimikrit esineb ainult orhideedel (Cozzolino & Widmer, 2005), kuid hiljuti leiti seda tolmeldamise sündroomi ka korvõielise sugukonna taimeliigil *Gorteria diffusa* ja võhumõõga perekonda kuuluval *Iris paradoxa* (Rutgrink, 2016).

Orhideedest kasutab seda tolmeldamise viisi näiteks *Chloraeinae* alamtribusesse kuuluv liik *Geoblasta pennicollata*, mida tolmeldavad ainult odaherilaste sugukonda kuuluva *Campsomeris bistrimaculata* isased (Ciotek *et al.*, 2006). Seega on antud orhideeliik tolmeldaja suhtes spetsialist. Kuna uurimise all oli kaks populatsiooni, mis asusid üksteisest 560 km kaugusel, siis arvatakse, et taime ellujäämiseks on selle herilase olemasolu hädavajalik. Samuti on seksuaalmimikri tavaline orhideeperekonnas *Chiloglottis* ning ka siin on märke spetsialiseerumisest: uuritud 16st liigist 15 liiki tolmeldasid ogaherilaste sugukonnas oleva perekonna *Neozeleboria* kuuluvad liigid (Mant *et al.*, 2002). Selles orhideeperekonnas suurendas spetsialiseeritust liikide erinev õitseage: mõned liigid õitsevad hiliskevadel, osad suvel ning mõned hoopis sügisel, meelitades ligi erinevaid putukaliike.

Ka putukõitel *Ophrys fusca* ja *O. bilunulata* esineb seksuaalmimikrit, mistõttu nad on tolmeldamise suhtes spetsialistid: esimest liiki tolmeldab liivamesilane *Andrena nigroaenea*

ning teist *A. flavipes* (Schiestl & Ayasse, 2002). Nende orhideeliikide tolmeldamise spetsiifilisuses on määravaks õite lõhnaline koostis, kus esinevad küll suuremas osas samad ühendid, kuid erinevates kogustes (Schiestl & Ayasse, 2002). Selle põhjal arvavad autorid, et kuna antud liigid on sümpatrilise liigitekkega lähisugulased, siis perekonna putukõis (*Orphys*) mitmekesisustumiseks piisab vaid taime lõhnalise koostise muutusest, mis meelitab erinevaid putukaliike, võimaldades lõpuks liigiteket.

Huvitav spetsialiseerituse mehhanism esineb veel perekonna putukõis liikidel *O. normanii* and *O. chestermanii*, mida tolmeldab ühine parasiitne mesilase sugukonda kuuluv karu-kägukimalane (*Bombus vestalis*) (Gögler *et al.*, 2009). Kuigi mõlemad orhideeliigid on Sardiinia saare endeemid, pole siiani liikidevahelist hübriidiseerumist toimunud. Selle põhjuseks arvatakse olevat, et *O. normanii* tolmukad on pikemad ning ei sobitu *O. chestermanii* emakasuudmega, mistõttu geenisiire saab toimuda ainult *O. chestermanii* isendidelt *O. normanii* isenditele, kuid kuna *O. normanii* õitsemisperioodi haripunkt on varem, tõenäosus liikidevaheliseks risttolmlemiseks on väike.

Samuti on seksuaalmimikrit omav *Trigonidium obtusum* spetsialist, sest seda tolmeldab liigi *Plebeia droryana* isamesilased (Singer, 2002). Antud taimel on ka huvitav mehhanism tolmeldamiseks, isamesilased lendavad taime juurde arvates, et see on emane mesilane ning üritades taimega kopuleeruda kukuvad nad taime sisse huule ja sigimiku vahele ning sealt põgeneda üritades kinnituvad tolmukad mesilase seljale.

Lisaks on spetsialist epifüüt *Lepanthes glicensteini*, mida tolmeldab leinasääsklaste sugukonda kuuluv *Bradysia floribunda* (Blanco & Barboza, 2005). Autorid arvavad, et kuna selle perekonna orhideed on peaaegu samasuguse õiemorfoloogiaga ning petavad oma tolmeldajaid, siis võiksid olla kõik spetsialistid ning nende tolmeldajateks oleksid leinasääsklaste liigid.

Epifüüt *Mormolyca ringens* on sarnaselt teistele siin peatükis olevatest liikidest spetsialist, kuna seda tolmeldavad mesilaste sugukonda kuuluvad määramata liik perekonnast *Scaptotrigona* ning *Nannotrigona testaceicornis* isased (Singer *et al.*, 2004). Põhjuseks on orhidee lõhn, mille lenduvad ühendeid katsetati *N. testaceicornis* isaste peal ning saadi väga tugev vastus, mis on siis põhjuseks, miks putukad antud orhideed tolmeldavad.

Hiljuti uuriti Austraalias kahte kaugelt suguluses olevat spetsialisti, käpaliste alamtribuse liike *Caladenia pectinata* (*Caladeniinae*) ja *Drakaea livida* (*Drakaeinae*), mille

õitsemissperioodid kattuvad märgatavalt ning mille ühine tolmeldaja on ogaherilaste sugukonda kuuluv *Zaspilothynnus nigripes* (Phillips *et al.*, 2013). Leiti, et kuigi mõlema taimeliigi puhul kinnituvad tolmukad putukal samale kehaosale, ei toimu risttolmelmist suure tõenäosusega taimeliikide erinevate ökoloogiliste nišside tõttu: *D. livida* kasvab kuival liivasel mullal, *C. pectinata* aga niiskel liivasel mullal.

1.2 Nektariga või õietolmuga tasustamine

Tolmeldaja nektariga tasustamist kasutavate orhideede hulgas leidub nii spetsialiste kui ka generaliste. *Comparettia coccinea* on tolmeldaja suhtes spetsialist, sest seda tolmeldab ainult kaks koerliblikate sugukonda kuuluvat liiki – *Heliconius ethilla narcaea* ja *H. erato phyllis* (Pansarin *et al.*, 2015). Punane õievärv, mis tolmukate juurest ka natuke kollane, soodustab just libliktolmlemist. Sama perekonna liik *C. falcata* on ka spetsialist, kuid erinevalt liigist *C. coccinea*, on tema tolmeldajaks Puerto Ricos endemne koolibri *Chlorostilbon maugaeu*, samal ajal kui teises populatsioonis oli teine spetsiifiline tolmeldaja (Rodriguez-Robles *et al.*, 1992). Spetsialist on ka ürgses orhidee perekonnas asuv *Neuwiedia veratrifolia*, mille tolmeldajaks on ainult mesilaste hulka kuuluv *Trigona laevicps* ning samasse perekonda kuuluv määramata liik, samas oli ka isetolmeldusel suur osakaal (Okada *et al.*, 1997). Spetsialisti alla kuulub ka *Tipularia discolor*, mille tolmeldajaks on rohuööllaste perekonda kuuluv *Mythimna unipuncta* (Whigham & McWethy, 1980). Spetsialiseerumise põhjuseks antud liigil on õie morfoloogia, mis vajab just suuremat ööllast, kes nektarit otsides sügavamale kannusesse üritaks minna, et tolmukad saaksid kinnituda liblika silmadele edasikandmiseks.

Niisamuti nagu eelmised liigid, on *Galearis spectabilis* ka spetsialist, kuna seda tolmeldavad ainult kimalase *Bombus vagans* emased (Dieringer, 1982). Autori arvates on tolmeldajate vähesus tingitud orhideega koos kasvava kollase võhumõõga paremast nähtavusest ultravioletvalguses, mis meelitab endale rohkem tolmeldajaid ligi ning samuti on orhidee keskmine pikkus ainult 11,8 cm, mis vähendas tolmeldajate arvu veelgi.

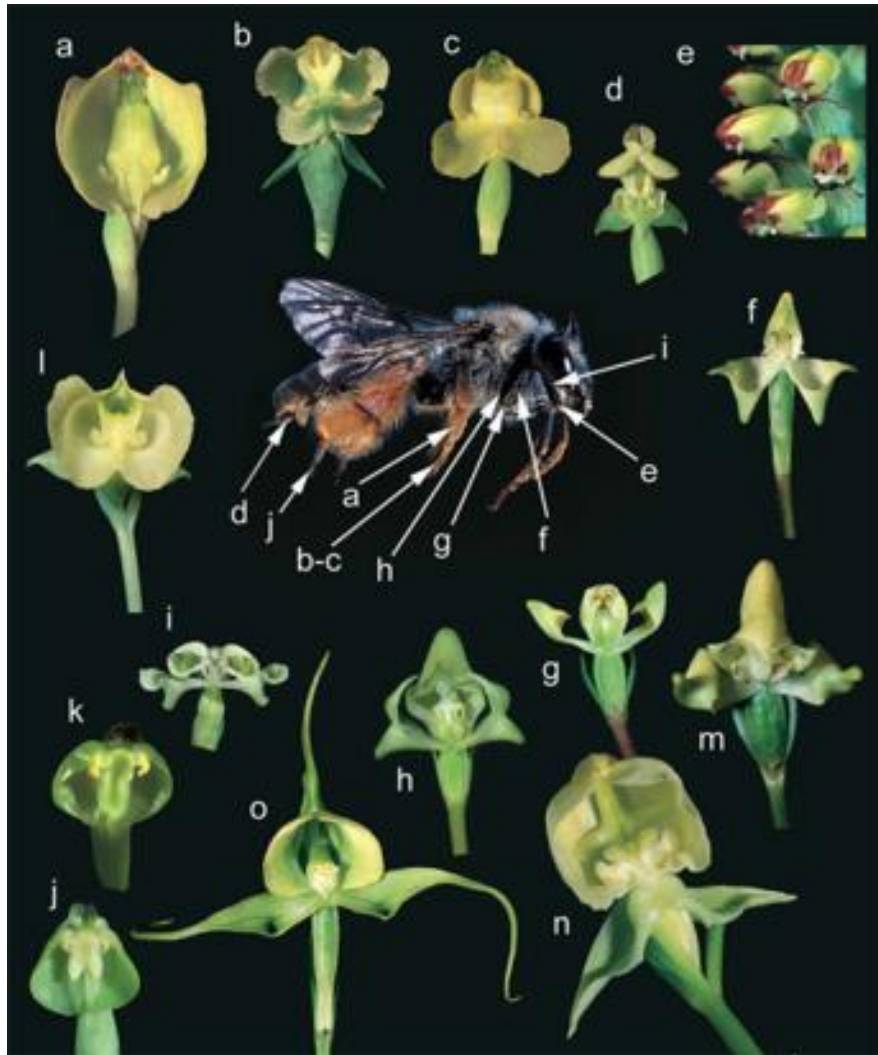
Liigid *Pteroglossa glazioviana* ja *P. rosealba* saab lugeda veel spetsialistideks, kuna mõlemal suudeti vaatluste ajal tolmeldamas näha ainult kahte liiki putukaid. Mõlemal orhideel

nähti koerliblikat *H. ethilla narcaea* ning peale selle tolmeldas esimest orhideed veel *H. erato phyllis* ning *P. rosealba* teiseks tolmeldajaks oli ka punnpealaste sugukonda kuuluv *Lychnuchoides ozias ozias* (Pansarin & Ferreira, 2015).

Spetsialistide alla liigitub ka *Pteroglossaspis ruwenzoriensis*, mille ainsaks tolmeldajaks on põrnikalaste sugukonda kuuluv *Euphoria lurida* (Singer & Cocucci, 1997). Spetsialiseerumist mardikatele võimaldab putuka sobivus sellistele õie omadustele nagu pikad jäikad ning hästi nähtavad õisikud, vastupidavad õied väikeste sissepääsudega, pärmi-lõhnaline aroom ja tarretiselaadne nektar.

Praeguste andmete järgi saab ka orhideed *Sedirea japonica* kutsuda spetsialistiks, kuna teda tolmeldab kimalane *Bombus diversus diversus* (Suetsugu & Tanaka, 2013). Kuid kuna antud uuringul toetuti piltidele, mis tehti 10 sekundiliste intervallidega, ei saa olla kindel, et antud kimalase liik on ainuke tolmeldaja.

Kuigi orhidee võib olla spetsialist, võib tolmeldaja olla generalist. Generalistist tolmeldaja näiteks on mesilaselaadne *Rediviva peringueyi*, kes tolmeldab *Coryciinae* alamtribuse 15 erinevat orhideeliiki (Pauw, 2006). Kõikidel tolmeldavatel taimedel on samasugused tunnused: kollakasrohekas värvus, õli sekretsioon, terav lõhn, madalad taimed ning õitsemisperioodi haripunkt on septembris. Kõik antud orhideed on tolmeldaja suhtes spetsialistid ning hübriidiseerumise vältimiseks kinnitub vähemalt pooltel liikidel tolmukas putuka erinevatele kehaosadele (joonis 2). Liikide *Pterygodium alatum* ja *P. caffrum* tolmukad kinnituvad küll putuka samale kehaosale, kuid ristumise vältimiseks on *P. caffrum* isenditel tolmukad kaks korda pikemad (Pauw, 2006).



Joonis 2. Mesilaselaadse *Rediviva peringueyi* tolmeldamise gild. Keskel *R. peringueyi*, nooled näitavad, kuhu antud orhideede tolmukad kinnituvad putuka kehal. Liigid: (a) *Pterygodium catholicum*, (b) *P. alatum*, (c) *P. caffrum*, (d) *P. volucris*, (e) *Corycium orobanchoides*, (f) *Disperis bolusiana* subsp. *bolusiana*, (g) *D. villosa*, (h) *D. cucullate*, (i) *D. circumflexa* subsp. *circumflexa*, (j) *P. inversum*, (k) *P. hallii*, (l) *P. platypetalum*, (m) *D. Xduckittiae*, (n) *P. cruciferum*, (o) *D. capensis* var. *capensis* (Pauw, 2006).

Perekonnas *Habenaria* esineb nii spetsialiste kui ka generaliste. Spetsialistideks on näiteks *H. johannensis*, mida tolmeldavad surulaste sugukonda kuuluvad *Manduca rustica* ja *M. sexta*, *H. megapotamensis*, mida tolmeldab *M. cf. lucetius* ning *H. macronectar*, mida tolmeldasid surulased *Eumorpha labruscae* ja *M. cf. lucetius* (Pedron *et al.*, 2012). Spetsialist on ka *H. obtusa*, mida tolmeldavad *Aedes communis* ja *Aedes canadensis canadensis* (Thien, 1969). Autorid uurisid, mis võib olla sellise spetsialiseerumise põhjuseks, tehes katseid tolmeldajate sugulasliigiga *Aedes vexans*. Nad leidsid, et esiteks suurem osa selle liigi isendeid ei olnud orhideest huvitatud ning teiseks, see isend, kes oli huvitatud, ei suutnud nektarit kannusest kätte saada (Thien, 1969). Generalistideks osutisid *H. montevidensis*, mida tolmeldasid punnpealaste sugukonda kuuluvad *Vehilius clavícula*, *Urbanus teleus*, *U. zagorius* ja määramata liik perekonnast *Cumbre* (Pedron *et al.*, 2012) ning *H. epipactidea*, mida tolmeldavad surulased *Basiotha medea*, *B. schenki*, *Hippotion celerio* ja *Oligographa juniperi* ning öölane *Cucullia extricata* (Peter *et al.*, 2009).

Psilochilus modestus on samuti generalist ning seda soodustab asjaolu, et kui tavaliselt pakub orhidee üht kindlat preemiat tolmeldajatele, siis *P. modestus* pakub nii õietolmu kui ka nektarit (Pansarin & Amaral, 2008b). Selle liigi tolmeldajateks olid peamiselt mesilaselaadsed ja liivaherilased, kusjuures mõlemat preemiat korjas liik perekonnast *Augochlora*, õietolmu korjasid *Plebeia droryana*, *Trigona spinipes* ja üks tundmatu liik perekonnast *Trigona* ning nektarit korjasid liigid perekondadest *Halictidae*, *Melipona*, *Osiris* ja liivaherilased (*Pompilidae*) (Pansarin & Amaral, 2008b). Arvatavasti on antud orhideeliik generalist ka sellepärast, et õitsemine toimub sünkroniseeritult: ühel päeval avavad oma küpsed õied kõik samas populatsioonis olevad taimed ning kui 12 tunni jooksul tolmeldamist ei toimu, langevad õied maha. Teatud aja tagant kordub kõik samamoodi, kuni kõik õied on küpseks saanud ning ära õitsenud, et suurendada tolmeldamise tõenäosust (Pansarin & Amaral, 2008b).

Generalisti on ka *Cynorkis uniflora*, mille tolmeldajateks on surulased *Panogena lingens*, *Nephele densoi* ning noolsurud *Hippotion geryon* ja *H. celerio* (Nilsson *et al.*, 1992). Kuigi orhideed külastas rohkem liike, said tolmeldajad olla ainult liblikad, kelle imilondi pikkus oli vähem kui 6 cm, et polliiniumid saaksid tolmeldamiseks kinnituda putukate silmadele.

Generalist on ka kahelehine käoheel (*Platanthera bifolia*), mille puhul avastati, et erinevates piirkondades on sellel liigil erinevad tolmeldajad, kellest põhitolmeldajad on sirelisuru (*Sphinx ligustri*), männisuru (*Hyloicus pinastris*) ja väike-punasuru (*Deilephila*

porcellus) (Boberg *et al.*, 2014). Samuti avastati, et erinevates populatsioonides on õite kannuste pikkused erinevad, olles korrelatsioonis põhiliste tolmeldajate imilondi pikkustega. Nii oli näiteks populatsioonides, kus põhitolmeldajaks oli väike-punasuru, orhideede kannuse pikkus keskmiselt ainult 20 mm, samal ajal kui populatsioonides, kus põhitolmeldajaks oli sirelisuru, oli kannuse pikkus keskmiselt 37 mm. Generalist on ka käokeel *P. ciliaris*, mida tolmeldavad pääsusabad *Papilio troilus*, *P. glaucus* ja *P. palamedes*, põualibliklane *Phoebis sennae* ja ratsulibliklane *Battus philenor* (Robertson & Wyatt, 1990) Erinevalt teistest käokeeltest on samas perekonnas olev liik *P. lacera* aga spetsialist, mille põhiliseks tolmeldajaks on öölaste sugukonda kuuluv *Anagrapha falcifera* ning mõnikord ka *A. aerea* (Little *et al.*, 2005).

Nektariga tasustavad liigid on ka *Elleanthus brasiliensis* ja *E. crinipes*, kuid võrreldes eelmiste orhideedega, on nende tolmeldajateks koolibrilaste sugukonda kuuluvad linnud (Nunes *et al.*, 2016). Liik *E. brasiliensis* puhul on tegemist generalistiga, kuna põhiliseks tolmeldajaks oli *Ramphodon naevius* (*Phaethornithinae*), aga kui antud koolibriliiki ei olnud taimede läheduses, oli teiseseks tolmeldajaks *Thalurania glaucopis* (*Trochilinae*). Harva oli tolmeldajaks ka *Florisuga fusca* (*Trochilinae*). Spetsialiseerumine pole kindel liigi *E. crinipes* puhul. Teatakse, et seda liiki tolmeldab koolibriliik *T. glaucopis*, kuid kuna jälgimisperiood oli lühike halva ilma tõttu, on võimalikeks tolmeldajateks veel *Calliphlox amethystina*, *Clytolaema rubricauda*, *Leucochloris albicollis* ja *F. fusca*, keda nähti piirkonnas, kus taimi jälgiti.

Kindlaks generalistikks saab nimetada aga väikest käopõlle (*Neottia cordata*, varasemalt *Listera cordata*), mille põhilised tolmeldajad on seesenäsklaste ülemsugukonda kuuluvad liigid, kellest üks määramata liik kuulub leinasääsklaste sugukonnas olevasse *Sciara* perekonda ning teine perekonda *Mycetophila* (Ackerman & Mesler, 1979). Orhidee meelitas nektariga veel end tolmeldama kiletiivalisi sugukondadest juuluklased (*Braconidae*) ja käguvamplased (*Ichneumonidae*).

Soo-neiuvaipa (*Epipactis palustris*) tolmeldavad paljud putukaliigid (Brantjes, 1981). Selle orhidee puhul on teada, et erinevates populatsioonides võivad olla erinevad tolmeldajad - näiteks Hollandis, võrreldes Rootsisis tehtud uuringuga, olid tolmeldajateks pigem mesilased, samas kui kimalased ei pööranud taimele mingit tähelepanu (Brantjes, 1981). Hollandis uuritud populatsioonis olid levinumad tolmeldajad kodumesilane (*Apis mellifera*), mullamurelane (*Lasius niger*) ja palukuklane (*Formica polyctena*), samuti sirelaste sugukonda kuuluvad *Syritta pipiens* ja *Lejogaster metallina*, käguvamplaste sugukonda kuuluv määramata liik ja teised

kahetiivalised, tehes sellest orhideest generalisti (Brantjes, 1981). Generalist on ka neiuvaip *E. consimilis*, mille tolmeldajateks on sirelased *Sphaerophoria scripta*, *S. rueppelli*, *Eupeodes corollae*, *Paragus bicolor*, *P. aegyptius*, *P. tibialis*, *Ischiodon aegyptius* ja *Episyrphus balteatus* (Ivri & Dafni, 1977)

Generalist on ka epifüüt *Epidendrum secundum*, millel leiti olevat vähemalt 23 tolmeldajat, kellest põhilised olid koerlibliklaste sugukonda kuuluv *Heliconius ethila narcaea* ja punnpealiste sugukonda kuuluv *Miltomiges cinnamomea* (Pansarin & Amaral, 2008a). Palju on tolmeldajaid ka sama perekonna liigil *E. fulgens*, mida tolmeldavad *Phoebis philea*, *Urbanus dorantes* ja *Heliconius sara*. Selle liigi puhul on teada, et vihmametsa maha võtmine, mis toimus loodusliku barjäärina, on suurendanud ühiste tolmeldajate arvu teiste liikidega ning suurendanud hübriidide hulka (Pansarin & Amaral, 2008a).

2. Orhidee ja mükoriisa vahelise interaktsiooni spetsiifilisus

Kõik orhideeliste sugukonna esindajad vajavad oma elu jooksul vähemalt ühes staadiumis mükoriisat. Ajalooliselt eristati mükoriisast sõltuvuse alusel kaks gruppi orhideesid: fotolitotroofid, mis on rohelised fotosünteesivad orhideed ning mükoheterotroofid ehk mittefotosünteesivad orhideed, mis saavad vajaliku süsiniku mükoriisalt (Leake, 1994). Hiljuti eristati veel üks grupp - miksotroofid, mis on küll fotosünteesivõimelised, kuid kasutavad süsiniku omastamiseks ka mükoriisat (Julou *et al.*, 2005).

Klassikaliselt arvatakse, et fotolitotroofsed orhideed on mükoriisat moodustavate seente liikide suhtes vähem spetsiifilised kui mükoheterotroofid ja miksotroofid, sest viimased sõltuvad rangemalt mükoriisa poolt saadavast süsinikust. Hiljutised uurimused näitavad aga, et sellele reeglile on palju erandeid ning orhideede spetsiifilisus mükoriisa suhtes võib olla pigem orhideede fülogeneesis esinev pidev tunnus kui süsiniku omastamise tüübist sõltuv omadus (Taylor *et al.*, 2002).

2.1 Fotolitotroofid

Paljud fotolitotroofsed ehk fotosünteesivad orhideed on seotud saprotroofse seeneperekonna *Rhizoctonia* liikidega (Taylor *et al.* 2002), saades seentelt lisatoitaineid (Rasmussen, 2002). Erinevalt mükoheterotroofsetest orhideedest, vajavad fotosünteesivad orhideed mükoriisat ainult seemne idanemiseks (Rasmussen, 2002).

Jacquemyn *et al.* (2011) uurisid perekonna *Orchis* tavalisimaid 16 liiki Euroopas. Selgus, et kõige levinum seene sugukond, millega mükoriisat moodustati, oli *Tulasnellaceae*, samuti leiti mõnedel orhidee liikidel seene sugukonna *Ceratobasidiaceae* liike, kuid mitte nii massiivselt. Autorid täheldasid, et lähemas suguluses olevad perekonna *Orchis* liigid kasutasid samu ning rohkemaid seene sugukondi kui kaugemalt suguluses olevad *Orchis* liigid. Näiteks

olid lähisugulased *O. anthropophora* ja *O. italica* seotud tervelt kaheksa erineva seene operatsioonilise taksonoomilise ühikuga (OTU). Kaugemalt suguluses olevad *O. troodi* ja *O. anatolica* olid aga mükoriisa suhtes palju spetsiifilisemad, olles seotud ainult kahe OTU-ga. Ka tuli välja, et need orhidee liigid, mis spetsialiseerusid ainult ühele-kahele seenele, valisid kõige laiemalt levinumaid seeni (Jacquemyn *et al.* 2011).

Sama seene sugukonnaga (*Tullasnellaceae*) on seotud ka orhidee perekond kuldking (*Cyripedium*) (Shefferson *et al.*, 2005). Ka selle perekonna liigid on kitsalt spetsialiseerunud, välja arvatud liik *C. californium*, mis on seotud veel kahe teise seene sugukonnaga. Autorite arvates on kõrge spetsialiseerumise põhjuseks selle perekonna liikide elupaik serpentiinimuldadel, kus kindlad seened aitavad vähendada mürkide kuhjumist taimel (Shefferson *et al.*, 2005). Kuna seenesugukond *Tullasnellaceae* on peamine mükoriisne sümbiont fülogeneetiliselt väga vanal orhidee liigil *Neuwiedia veratrifolia* (*Apostasioideae*), siis arvatakse, et just sugukonna *Tullasnellaceae* liigid olid evolutsioonis kõige esimesed orhideede mükoriissed sümbiondid. Perekonna kuldking spetsialiseeritus tundub olevat evolutsiooniliselt konserveerunud tunnus (Shefferson *et al.*, 2007). Samas viidatakse selles artiklis, et spetsiifilisus mükoriisa suhtes võib olla tingitud ka reaalsest mükoriisse partneri valimisest ökoloogilises ajas.

Samuti on seotud *Tullasnellaceae* sugukonnaga ka Austraalias asuva perekonna *Chilogottis* liigid (Roche *et al.*, 2010). Kuna oli teada, et selle orhidee perekond on spetsialist tolmeldajate suhtes, siis taheti ka teada, kas orhideed on ka mükoriisa spetsiifilised. Uuritud kuus liiki näitasid praeguseks kõige ekstreemsemat spetsiifilisust mükoriisa suhtes, kuuludes kõik *Tulasnella* perekonnas samasse seene klaadi. Selle põhjal arvatakse, et seksuaalmimikrit omavad orhideed on ka mükoriisa spetsiifilised või siis vähemalt alamtribuses *Drakaeinae*, sest sinna kuuluvad perekonnad *Drakaea* ja *Paracaleana* on samuti spetsialiseerunud *Tulasnella* perekonnale, moodustades seal veel eraldi klaadi (Linde *et al.*, 2014).

Troopilistel orhideedel on spetsiifilisust natuke raskem määrata. Kuigi nii *Tolumnia variegata* kui ka *Ionopsis utricularioides* on mõlemad epifüüdid okstel ning moodustavad mükoriisat perekonnaga *Ceratobasidium*, loetakse ainult liiki *I. utricularioides* spetsialistiks, kuna temaga seotud mükoriisa kuulus ainult ühte klaadi, samal ajal kui *T. variegata* oli seotud sama perekonna nelja klaadiga (Otero *et al.*, 2004)

2.2 Mükoheterotroofid

Mükoheterotroofsetel orhideedel puudub fotosünteesivõime, seega saavad nad süsiniku eranditult mükoriisalt. Mükoheterotroofid on enamasti seotud seentega, mis moodustavad samal ajal ektomükoriisat naabruses kasvavate puudega (Rasmussen, 2002; Taylor *et al.*, 2002). Mükoheterotroofseid orhideesid on ainult pisut üle saja liigi (Leake, 1994).

Kui veel 15 aastat tagasi arvati, et kõik mittefotosünteesivad orhideed on mükoriisa suhtes spetsialistid (Taylor *et al.*, 2002), siis nüüdseks on leitud, et alati see nii pole. Näiteks mükoheterotroofsed liigid *Aphyllorchis montana* ja *A. caudata* on mükoriisa suhtes generalistid, olles seotud seene sugukondadega *Russulaceae*, *Thelephoraceae*, *Clavulinaceae* ja seltsiga *Sebacinales* (Roy *et al.*, 2009). Liigilt *A. montana* on leitud väiksemates hulkades ka teisi seenesugukondi, kuid mitte ühegi osatähtsus ei küündinud üle viie protsendi. Samuti leiti liigi *Cephalanthera exigua* üheksalt isendilt kokku viis erinevat seene seltsi/sugukonda, mille hulgas domineerivaks jäi sugukond *Thelephoraceae* (Roy *et al.*, 2009). Väheste spetsiifilisuse põhjuseks nendel liikidel arvatakse olevat nende liikide levik troopikas, kus puudelt saadav süsiniku kogus on väiksem kui parasvöötme puudel. Seetõttu kasutavad troopilised orhideed ära kõik võimalused moodustada ektomükoriisat, mis oleks lähedal kasvavate puudega seotud (Roy *et al.*, 2009).

Mükoheterotroofsete orhideede spetsiifilisuse kohta on aga ka vastupidiseid näiteid. Liik *Hexalectris spicata* on mükoriisa suhtes äärmiselt spetsiifiline (Taylor *et al.*, 2003). Võttes uurimise alla antud liigi kolm erinevat varieteeti, *H. spicata* var. *spicata*, *H. spicata* var. *arizonica* ja *H. revolta* USA kolmest erinevast osariigist, leiti, et nad olid seotud vaid ühe seene sugukonnaga *Sebacinaceae*. Sugukond *Sebacinaceae* moodustas ektomükoriisat *H. spicata* elupaikades domineerivate puuliikide tamme (*Quercus*) ja hickoripuuga (*Carya*). Kennedy, Taylor, & Watson (2011) leidsid, et sama perekonna *Hexalectris* liigid *H. nitida* ja *H. colemanii* moodustasid samuti mükoriisat vaid üheainsa seene sugukonnaga *Sebacinaceae*. Ülejäänud perekonna liigid aga (*H. warnokii*, *H. grandiflora*, *H. brevicaulis* ja *H. parviflora*) olid peale sugukonna *Sebacinaceae* seotud ka seene liikidega *Ceratobasidiaceae*, *Russulaceae*, *Thelephoraceae* ja *Corntinariaceae* sugukondadest (Kennedy *et al.*, 2011).

2.3 Miksotroofid

Miksotroofide alla kuuluvad orhideed, mille süsinikuallikaks on nii mükoriisa kui ka fotosüntees (Julou *et al.*, 2005). Arvatakse, et miksotroofia on evolutsioonis vaheetapiks fotosünteesivate ja mükoheterotroofsete orhideede vahel, kuna miksotroofid on seotud ektomükoriisaga nagu mükoheterotroofid, mitte saprotroofsete *Rhizoctonia*-laadsete seentega, nagu suurem osa fotosünteesivaid orhideesid (Rasmussen, 2002). Et seda paremini mõista, uurisi Julou koos teiste teadlastega (2005) liigi *Cephalanthera damasonium* näitel miksotroofiat lähemalt. Uuriti liigi tavaesindajat ning albiinovormi, millel puudub fotosünteesivõime ja mis on seetõttu mükoheterotroof. Autorid järeldavad, et mükoheterotroofia võis tekkida kolmes etapis: (1) üleminek *Rhizoctonia*-laadsetelt seentelt ektomükoriisale ehk miksotroofsele toimumisele, (2) fotosünteesivatele orhideedele omase madala spetsiifilisuse asendumine kõrge spetsiifilisusega seente suhtes ning (3) fotosünteesi kadumine ehk üleminek mükoheterotroofsele toitumisele. Kui albiinovormil olid kõik need muutused juba toimunud, siis tavavorm oli läinud küll üle ektomükoriisale, kuid omas veel madalat spetsiifilisust mükoriisa suhtes. Võrreldes albiinovormiga, mis sai kogu süsiniku ektomükoriisalt, said rohelised isendid ainult umbes poole süsiniku kogusest seenelt. Kuna sellest uurimusest selgus, et miksotroofiks arenemine ei ole keeruline ja eeldab vaid ektomükoriisale üleminekut, peavad autorid võimalikuks, et orhideede hulgas on miksotroofe palju rohkem kui seni arvatakse (Julou *et al.*, 2005).

Neid evolutsioonilisi muutusi miksotroofiale üleminekul kinnitab orhidee liik *Corallorhiza trifida*, mille kohta arvati kaua, et ta on mükoheterotroof nagu teised selle perekonna liigid (Zimmer *et al.*, 2008). Täpsemal uurimisel selgus aga, et *C. trifida* on miksotroof, sest erinevalt teistest selle perekonna liikidest on tal veel võrdlemisi suur hulk klorofüllit, mis võimaldab fotosünteesi. Antud orhidee on seotud spetsiifiliselt seene perekonnaga *Tomentella*, millelt ta saab 52±5% lämmastikust ja 77±10% süsinikust (Zimmer *et al.*, 2008).

Arutelu

Käesolevas töös uurisin orhideede spetsiifilisust tolmeldajate ja mükoriisa suhtes ning spetsiifilisuse võimalikke põhjuseid. Töö põhjal võib järeldada, et tolmeldaja spetsiifilisuse üheks kõige suuremaks näitajaks on tolmeldajate sündroom, mis määrab üldiselt juba ära, kas taim spetsialiseerub ühele tolmeldajale (seksuaalmimikri) või üritab saada nii palju tolmeldajaid kui võimalik nagu nektariga tasustav soo-neiuvaip (Brantjes, 1981).

Töö tulemusel selgus, et orhideed, mis petavad tolmeldajaid toiduga, on nii spetsialistid kui ka generalistid. Kuigi kuna ainukesed orhideed, millel esines Bates'i mimikrit olid spetsialistid (Dafni & Ivri, 1981; Johnson, 2000; Johnson & Morita, 2006; Combs & Pauw, 2009), siis võiks seda laiendada ka kõigile teistele sama sündroomiga orhideedele, kuid kuna tolmeldaja oleneb sellest, millist teist taime jäljendatakse, võib leida ka orhideesid, mis on sama tolmedamise sündroomiga, kuid generalist.

Minu töö tulemusel selgus ka, et üldist pettust tolmeldajate ligimeelitamiseks kasutatavate orhideede seas oli generaliste rohkem kui spetsialiste. Sellel võib olla mitmeid põhjuseid. Liigi *Calanthe discolor*, mille puhul arvatakse, et generaliseerumine on tingitud putukate suurest arvukusest elupaigas (Suetsugu & Fukushima, 2014), samal ajal kui *Isotria verticillate* puhul on arvatavaks põhjuseks hoopis see, et orhideel ei ole tolmukaid, vaid õietolm (Mehrhoff, 1983). Spetsialiseerumise põhjuseks arvatakse selle sündroomi puhul olevat tolmeldajate mitesobivus, et tolmeldajad on kas liiga suured või liiga väikesed selleks, et tolmukad saaksid nendele kinnituda ja teistele orhideedele edasi kanduda nagu oli liigi *Cyrtopodium polyphyllum* puhul (Pansarin *et al.*, 2008). Perekonna kuldking (*Cypripedium*) puhul tuli välja, et tolmeldajate suhtes on orhideed peamiselt generalistid (Bänziger, Sun & Luo, 2005; Li *et al.*, 2008; Edens-Meier *et al.*, 2011), kuid mükoriisa suhtes aga spetsialistid (Shefferson *et al.*, 2005).

Tolmeldajate ligimeelitamiseks seksuaalmimikrit kasutatavate orhideede puhul paistab olevat domineerivaks tolmeldajale spetsialiseerumine, mida peale õie kuju soodustab ka tolmeldajale sarnane lõhn. Kui siiski kahel või rohkemal orhidee liigil on sama tolmeldaja, siis on tulnud abiks taimede erinevad morfoloogilised tunnused. Perekonna *Chilogottis* (Mant *et al.*,

2002) ja perekonna *Ophrys* (Gögler *et al.*, 2009) osade liikide jaoks on eristavaks tunnuseks erinev õitseae, kuid ka taimede eelistus erinevatele elupaikadele. Samuti aitab mõnede liikide puhul kaasa taime anatoomia - näiteks perekonna putukõis (*Ophrys*) kahe liigi omavahelist hübriidiseerimist aitab vältida tolmukate pikkus (Gögler *et al.*, 2009). Taimede lõhn on eristavaks tunnuseks perekonna putukõis liikidel *O. fusca* ja *O. bilunulata*, mille puhul muutub lõhnalises koostises ühendite kogus (Schiestl & Ayasse, 2002).

Orhideede hulgas, mis tasustavad tolmeldajaid, on nii spetsialiste kui ka generaliste. Spetsialistide puhul on spetsialiseerumise põhjuseks tavaliselt väheste putukate sobivus õie morfoloogiliste tunnustega nagu näiteks oli orhideedel *Tipularia discolor* (Whigham & McWethy, 1980) või *Pteroglossaspis ruwenzoriensis* (Singer & Cocucci, 1997). Liigi *Galearis spectabilis* puhul on spetsialiseerumise põhjuseks selline taime morfoloogiline tunnus nagu pikkus: väikest kasvu orhidee ei paista suuremate taimede vahel välja, mistõttu on tolmeldajateks ainult üksikud liigid, kes orhideed märkavad (Dieringer, 1982). Generalismi põhjuseks on põhiliselt just nektari olemasolu, mis meelitab erinevaid putukaid ligi, mis oli näha eriti veel orhidee *Psilochilus modestus* puhul, mille erinevad preemiad meelitasid erinevaid tolmeldajaid (Pansarin & Estanislau do Amaral, 2008), kuid antud liigi puhul võib olla ka põhjuseks sünkroonne õitsemine, mis nõuab lühikese aja jooksul palju tolmeldajaid.

Orhideede spetsialiseerumise kohta mükoriisale valitseb üldiselt arvamus, et kõik fotosünteesivad orhideed on generalistid nagu näiteks käpad *Orchis anthropophora* ja *O. italica* (Jacquemyn *et al.* 2011). Minu töö tulemusena selgus aga, et suurem osa uuritud orhideedest mükoriisa suhtes spetsialistid nagu näiteks *Ionopsis utricularioides* (Otero *et al.*, 2004) või käpad *O. troodi* ja *O. anatolica* (Jacquemyn *et al.* 2011). Selle põhjuseks võiks olla see, et orhideed spetsialiseerusid kõige laiemalt levinud seentele (Jacquemyn *et al.* 2011). Seda kinnitab asjaolu, et suurem osa siin mainitud orhideedest on spetsialiseerunud *Tulasnella* sugukonnaga, nagu perekond käpp (Jacquemyn *et al.* 2011), perekond kuldking (Shefferson *et al.*, 2005), perekond *Chilogottis* (Roche *et al.*, 2010) ning ka fülogeneetilisel väga vana orhidee *Neuwiedia veratrifolia* (Shefferson *et al.*, 2005).

Üks käeolevas töös üles kerkinud huvitav hüpotees oli see, et tolmeldajate ligimeelitamiseks seksuaalmimikrit kasutavad orhideed on spetsialistid mükoriisa suhtes. Minu töö tulemuste põhjal, võiks sellega nõustuda, sest perekonna *Chilogottis* liigid olid kõik spetsialiseerunud *Tulasnella* sugukonnaga, samuti ka sama alamtribuses olevad perekonnad

Drakaea ja *Paracaleana* (Roche *et al.*, 2010; Linde *et al.*, 2014). Samas on kõik need orhideed leitavad ainult Austraalias või selle ümbruses, seega oleks vaja võrdlevalt uurida ka mõnda Euroopa liiki nagu näiteks perekonda putukõis (*Ophrys*). Sissejuhatuses mükoriisasse toodi välja, et praegusel ajal võib olla orhideede spetsiifilisus aga rohkem fülogeneesis esinev pidev tunnus, siis seda toetab nii alamtribus *Drakaeinae* kui ka perekond kuldking (*Cypripedium*), kus arvatakse, et spetsialiseeritus on evolutsiooniline tunnus.

Miksotroofsete orhideed puhul on minu töö põhjal raske arvata, kas nad on generalistid või spetsialistid, sest seda rühma ei ole veel piisavalt uuritud. Samas võiks järeldada, et kuna miksotroofia on esimene etapp mükoheterotroofiale üleminekul ning alles teine etapp on madala spetsiifilisuse asendumine kõrge spetsiifilisusega, siis suurem osa miksotroofe peaks olema veel mükoriisa suhtes generalistid. Võib aga ka olla nii, et selles rühmas esineb nii generaliste kui ka spetsialiste, aga erinevus on selles, mitmendas etapis nad veel on. Heaks näiteks on liik *Corallorhiza trifida*, mille kohta arvati, et ta on mükoheterotroof, kuid kuna isenditelt leiti veel piisavalt palju klorofüllit, on ta miksotroof ning spetsialiseerunud ainult *Tomentella* perekonnale (Zimmer *et al.*, 2008).

Mükoheterotroofe on orhideedest väga vähe (ainult 100 liiki; Leake, 1994), mistõttu peaks olema lihtne öelda, kas nende puhul on domineeriv spetsialiseerumine või generaliseerumine mükoriisa puhul. Veel natuke aega tagasi arvati, et kõik need liigid on spetsialistid, nüüd aga on avastatud, et mingi osa on ka generalistid nagu näiteks *Aphyllorchis montana*, *A. caudata* ja *Hexalectris grandiflora* (Roy *et al.*, 2009; Kennedy *et al.*, 2011). Arvatakse, et vähese spetsiifilisuse põhjuseks viimaste liikide puhul võib olla levik troopikas, kus puudelt saab vähem süsinikku, mistõttu on vaja sümbioosi rohkem kui ühe seene sugukonnaga (Roy *et al.*, 2009).

Kokkuvõte

Töö eesmärgiks oli uurida, kas orhideed on spetsialistid või generalistid nii tolmeldajate kui ka mükoriisa suhtes ning mis on spetsialiseerumise põhjusteks. Lisaks oli sihiks välja selgitada, kas spetsialiseeritus ühe troofilise taseme (tolmeldajate) suhtes on seotud spetsialiseeritusega teise troofilise taseme (mükoriisa) suhtes. Uurimus viidi läbi mitteempiirilist kirjanduse ülevaadet kasutades.

Tolmeldajate puhul oli ainult seksuaalset pettust kasutavate orhideede puhul näha, et seal domineerivad spetsialistid. Toiduga petmise ja tasustamise puhul leidis nii spetsialiste kui ka generaliste ning peamiseks põhjuseks spetsialiseerumisel oli õie morfoloogia, mis oli spetsialiseerunud kindlatele tolmeldajatele, mistõttu teistele putukatele, kes taimi külastasid, ei saanud tolmukad kinnituda ja tolmeldamine polnud soodustatud.

Mükoriisa puhul oli generaliste rohkem, kuna praeguste andmete järgi on suurem osa fotosünteesivatest orhideedest generalistid, kuid on alust arvata, et seksuaalmimikrit omavad orhideed on peale tolmeldajate ka mükoriisa suhtes spetsialistid. Miksotroofe on praeguseks veel liiga vähe uuritud, et kindlalt öelda, kas need on spetsialistid või generalistid. Mükoheterotroofide puhul arvati varem, et need on ainult spetsialistid, kuid praeguseks on juba leitud näited ka generalismist.

Summary

The aim of the work was to investigate whether orchids are specialists or generalists for pollinators and mycorrhiza and what are the reasons for it. In addition, the aim was to determine whether the specialization for one trophic level (pollinators) was related to the specialization for the second trophic level (mycorrhiza). The study was carried out using non-empirical literature overview.

In the case of pollinators, orchids with sexual deception are specialists only. In orchids who cheat or reward pollinators, there are both specialists and generalists. The main reason for specialization in this group is floral morphology that is specialized for certain pollinators, which means that other insects who visited the plants could not carry the pollinia and facilitate pollination.

According to current knowledge the majority of photosynthetic orchids are generalists in relation to mycorrhiza, and the results of my work confirm this view. However, there are also interesting hints to believe that specialist orchids possessing sexual mimicry are also specialists in mycorrhiza, but there is still a need for further research. To date, there has not been too much research on mixotrophs to say with certainty, whether they are specialists or generalists. In the case of myco-heterotrophy, it was previously thought that these orchids are only specialists, but examples of generalism have been recently found.

Tänuavaldused

Töö autor soovib tänada eelkõige töö juhendajat Pille Gerholdi, kelle sisulised kommentaarid ja nõuanded olid väga suureks abiks ning kes innustas terve töö kirjutamisel. Samuti soovib töö autor tänada Toomas Tammarut asjalike kommentaaride eest ning Lembe Kullamaad keeleliste korrektuuride eest.

Kasutatud kirjandus

- Ackerman, J. D., & Mesler, M. R. (1979). Pollination biology of *Listera cordata* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 820-824.
- Boberg, E., Alexandersson, R., Jonsson, M., Maad, J., Ågren, J., & Nilsson, L. A. (2013). Pollinator shifts and the evolution of spur length in the moth-pollinated orchid *Platanthera bifolia*. *Annals of Botany*, 113, 267-275.
- Brantjes, N. B. M. (1981). Ant, bee and fly pollination in *Epipactis palustris* (L.) Crantz (Orchidaceae). *Acta Botanica Neerlandica*, 30, 59-68.
- Bänziger, H., Sun, H., & Luo, Y. B. (2005). Pollination of a slippery lady slipper orchid in south-west China: *Cypripedium guttatum* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 148, 251-264.
- Caballero-Villalobos, L., Silva-Arias, G. A., Buzatto, C. R., Nervo, M. H., & Singer, R. B. (2017). Generalized food-deceptive pollination in four *Cattleya* (Orchidaceae: Laeliinae) species from Southern Brazil. *Flora*, 234, 195-206.
- Cheng, J., Shi, J., Shangguan, F. Z., Dafni, A., Deng, Z. H., & Luo, Y. B. (2009). The pollination of a self-incompatible, food-mimic orchid, *Coelogyne fimbriata* (Orchidaceae), by female *Vespa* wasps. *Annals of Botany*, 104, 565-571.
- Ciotek, L., Giorgis, P., Benitez-Vieyra, S., & Cocucci, A. A. (2006). First confirmed case of pseudocopulation in terrestrial orchids of South America: pollination of *Geoblasta pennicillata* (Orchidaceae) by *Campsomeris bistrimacula* (Hymenoptera, Scoliidae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 201, 365-369.
- Combs, J. K., & Pauw, A. (2009). Preliminary evidence that the long-proboscid fly, *Philoliche gulosa*, pollinates *Disa karooica* and its proposed Batesian model *Pelargonium stipulaceum*. *South African Journal of Botany*, 75, 757-761.
- Cozzolino, S., & Widmer, A. (2005). Orchid diversity: an evolutionary consequence of deception? *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 487-494.

- Cropper, S. C., & Calder, D. M. (1990). The floral biology of *Thelymitra epipactoides* (Orchidaceae), and the implications of pollination by deceit on the survival of this rare orchid. *Plant Systematics and Evolution*, 170, 11-27.
- Dafni, A. (1983). Pollination of *Orchis caspia*--a nectarless plant which deceives the pollinators of nectariferous species from other plant families. *The Journal of Ecology*, 467-474.
- Dafni, A., & Calder, D. M. (1987). Pollination by deceit and floral mimesis in *Thelymitra antennifera* (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 158, 11-22.
- Dafni, A., & Ivri, Y. (1981). The flower biology of *Cephalanthera longifolia* (Orchidaceae)—pollen imitation and facultative floral mimicry. *Plant Systematics and Evolution*, 137, 229-240.
- Dafni, A., Ivri, Y., & Brantjes, N. B. M. (1981). Pollination of *Serapias vomeracea* Briq(Orchidaceae) by imitation of holes for sleeping solitary male bees (Hymenoptera). *Acta Botanica Neerlandica*, 30, 69-73.
- Dieringer, G. (1982). The pollination ecology of *Orchis spectabilis* L.(Orchidaceae). *Ohio Journal of Science*, 82, 218-225.
- Edens-Meier, R., Arduser, M., Westhus, E., & Bernhardt, P. (2011). Pollination ecology of *Cypripedium reginae* Walter (Orchidaceae): size matters. *Telopea*, 13, 327-340.
- Gumbert, A., & Kunze, J. (2001). Colour similarity to rewarding model plants affects pollination in a food deceptive orchid, *Orchis boryi*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 72, 419-433.
- Gögler, J., Stökl, J., Sramkova, A., Twele, R., Francke, W., Cozzolino, S., ... & Ayasse, M. (2009). Ménage À Trois—Two Endemic species of deceptive orchids and one pollinator species. *Evolution*, 63, 2222-2234.
- Inda, L. A., Pimentel, M., & Chase, M. W. (2012). Phylogenetics of tribe *Orchideae* (Orchidaceae: *Orchidoideae*) based on combined DNA matrices: inferences regarding timing of diversification and evolution of pollination syndromes. *Annals of Botany*, 110, 71-90.

- Ivri, Y., & Dafni, A. (1977). The pollination ecology of *Epipactis consimilis* Don (*Orchidaceae*) in Israel. *New Phytologist*, 79, 173-177.
- Jacquemyn, H., Merckx, V., Brys, R., Tyteca, D., Cammue, B., Honnay, O., & Lievens, B. (2011). Analysis of network architecture reveals phylogenetic constraints on mycorrhizal specificity in the genus *Orchis* (*Orchidaceae*). *New Phytologist*, 192, 518-528.
- Jersáková, J., Johnson, S. D., & Kindlmann, P. (2006). Mechanisms and evolution of deceptive pollination in orchids. *Biological Reviews*, 81, 219-235.
- Jersáková, J., Spaethe, J., Streinzer, M., Neumayer, J., Paulus, H., Dötterl, S., & Johnson, S. D. (2016). Does *Traunsteinera globosa* (the globe orchid) dupe its pollinators through generalized food deception or mimicry?. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 180, 269-294.
- Johnson, S. D. (2000). Batesian mimicry in the non-rewarding orchid *Disa pulchra*, and its consequences for pollinator behaviour. *Biological Journal of the Linnean Society*, 71, 119-132.
- Johnson, S. D., Steiner, K. E., Whitehead, V. B., & Vogelpoel, L. (1998). Pollination ecology and maintenance of species integrity in cooccurring *Disa racemosa* Lf and *Disa venosa* SW. (*Orchidaceae*) in South Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 231-241.
- Julou, T., Burghardt, B., Gebauer, G., Berveiller, D., Damesin, C., & Selosse, M. A. (2005). Mixotrophy in orchids: insights from a comparative study of green individuals and nonphotosynthetic individuals of *Cephalanthera damasonium*. *New Phytologist*, 166, 639-653.
- Kennedy, A. H., Taylor, D. L., & Watson, L. E. (2011). Mycorrhizal specificity in the fully mycoheterotrophic *Hexalectris* Raf. (*Orchidaceae: Epidendroideae*). *Molecular Ecology*, 20, 1303-1316.
- Leake, J. R. (1994). The biology of myco-heterotrophic ('saprophytic') plants. *New Phytologist*, 127, 171-216.
- Li, P., Luo, Y., Bernhardt, P., Kou, Y., & Perner, H. (2008). Pollination of *Cypripedium plectrochilum* (*Orchidaceae*) by *Lasioglossum* spp. (*Halictidae*): the roles of generalist attractants versus restrictive floral architecture. *Plant Biology*, 10, 220-230.

- Linde, C. C., Phillips, R. D., Crisp, M. D., & Peakall, R. (2014). Congruent species delineation of *Tulasnella* using multiple loci and methods. *New Phytologist*, *201*, 6-12.
- Little, K. J., Dieringer, G., & Romano, M. (2005). Pollination ecology, genetic diversity and selection on nectar spur length in *Platanthera lacera* (Orchidaceae). *Plant Species Biology*, *20*, 183-190.
- Lubinsky, P., Van Dam, M., & Van Dam, A. (2006). Pollination of *Vanilla* and evolution in Orchidaceae. *Lindleyana*, *75*, 926-929.
- Mant, J. G., Schiestl, F. P., Peakall, R., & Weston, P. H. (2002). A phylogenetic study of pollinator conservatism among sexually deceptive orchids. *Evolution*, *56*, 888-898.
- Mehrhoff III, L. A. (1983). Pollination in the genus *Isotria* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 1444-1453.
- Nazarov, V. V. (1995). Pollination of *Steveniella satyrioides* (Orchidaceae) by wasps (Hymenoptera, Vespoidea) in the Crimea. *Lindleyana*, *10*, 109-114.
- Nilsson, L. A., Rabakonandrianina, E., Razananaivo, R., & Randriamanindry, J. J. (1992). Long pollinia on eyes: hawk-moth pollination of *Cynorkis uniflora* Lindley (Orchidaceae) in Madagascar. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *109*, 145-160.
- Nunes, C. E., Amorim, F. W., Mayer, J. L. S., & Sazima, M. (2016). Pollination ecology of two species of *Elleanthus* (Orchidaceae): novel mechanisms and underlying adaptations to hummingbird pollination. *Plant Biology*, *18*, 15-25.
- Okada, H., Kubo, S., & Mori, Y. (1997). Pollination system of *Neuwiedia veratrifolia* Blume (Orchidaceae, Apostasioideae) in the Malesian wet tropics. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica*, *47*, 173-181.
- Otero, J. T., Ackerman, J. D., & Bayman, P. (2004). Differences in mycorrhizal preferences between two tropical orchids. *Molecular Ecology*, *13*, 2393-2404.
- Pansarin, E. R., & Amaral, M. D. C. E. D. (2008a). Reproductive biology and pollination mechanisms of *Epidendrum secundum* (Orchidaceae). Floral variation: a consequence of natural hybridization?. *Plant Biology*, *10*, 211-219.

- Pansarin, E. R., & Amaral, M. D. C. E. D. (2008b). Pollen and nectar as a reward in the basal epidendroid *Psilochilus modestus* (Orchidaceae: Triphoreae): A study of floral morphology, reproductive biology and pollination strategy. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 203, 474-483.
- Pansarin, E. R., & Ferreira, A. W. (2015). Butterfly pollination in *Pteroglossa* (Orchidaceae, Orchidoideae): a comparative study on the reproductive biology of two species of a Neotropical genus of *Spiranthinae*. *Journal of Plant Research*, 128, 459-468.
- Pansarin, E. R., & Pansarin, L. M. (2014). Reproductive biology of *Epidendrum tridactylum* (Orchidaceae: Epidendroideae): a reward-producing species and its deceptive flowers. *Plant Systematics and Evolution*, 300, 321-328.
- Pansarin, E. R., Pansarin, L. M., & Alves-dos-Santos, I. (2015). Floral features, pollination biology, and breeding system of *Comparettia coccinea* (Orchidaceae: Oncidiinae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 217, 57-63.
- Pansarin, L. M., Pansarin, E. R., & Sazima, M. (2008). Reproductive biology of *Cyrtopodium polyphyllum* (Orchidaceae): a *Cyrtopodiinae* pollinated by deceit. *Plant Biology*, 10, 650-659.
- Pauw, A. (2006). Floral syndromes accurately predict pollination by a specialized oil-collecting bee (*Rediviva peringueyi*, Melittidae) in a guild of South African orchids (*Coryciinae*). *American Journal of Botany*, 93, 917-926.
- Pedron, M., Buzatto, C. R., Singer, R. B., Batista, J. A., & Moser, A. (2012). Pollination biology of four sympatric species of *Habenaria* (Orchidaceae: Orchidinae) from southern Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 170, 141-156.
- Peter, C. I., & Johnson, S. D. (2013). Generalized food deception: colour signals and efficient pollen transfer in bee-pollinated species of *Eulophia* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171, 713-729.
- Peter, C. I., Coombs, G., Huchzermeyer, C. F., Venter, N., Winkler, A. C., Hutton, D., ... & Johnson, S. D. (2009). Confirmation of hawkmoth pollination in *Habenaria epipactidea*: Leg placement of pollinaria and crepuscular scent emission. *South African Journal of Botany*, 75, 744-750.

- Phillips, R. D., Xu, T., Hutchinson, M. F., Dixon, K. W., & Peakall, R. (2013). Convergent specialization—the sharing of pollinators by sympatric genera of sexually deceptive orchids. *Journal of Ecology*, 101, 826-835.
- Rasmussen, H. N. (2002). Recent developments in the study of orchid mycorrhiza. *Plant and soil*, 244, 149-163.
- Robertson, J. L., & Wyatt, R. (1990). Evidence for pollination ecotypes in the yellow-fringed orchid, *Platanthera ciliaris*. *Evolution*, 44, 121-133.
- Roche, S. A., Carter, R. J., Peakall, R., Smith, L. M., Whitehead, M. R., & Linde, C. C. (2010). A narrow group of monophyletic *Tulasnella* (*Tulasnellaceae*) symbiont lineages are associated with multiple species of *Chiloglottis* (*Orchidaceae*): implications for orchid diversity. *American Journal of Botany*, 97, 1313-1327.
- Rodríguez-Robles, J. A., Meléndez, E. J., & Ackerman, J. D. (1992). Effects of display size, flowering phenology, and nectar availability on effective visitation frequency in *Comparettia falcata* (*Orchidaceae*). *American Journal of Botany*, 1009-1017.
- Roy, M., Watthana, S., Stier, A., Richard, F., Vessabutr, S., & Selosse, M. A. (2009). Two mycoheterotrophic orchids from Thailand tropical dipterocarpacean forests associate with a broad diversity of ectomycorrhizal fungi. *BMC biology*, 7, 51.
- Rutgrink, A. (2016). Sexual deception in flowering plants.
- Salzmann, C. C., Cozzolino, S., & Schiestl, F. P. (2007). Floral scent in food-deceptive orchids: species specificity and sources of variability. *Plant Biology*, 9, 720-729.
- Schiestl, F. P., & Ayasse, M. (2002). Do changes in floral odor cause speciation in sexually deceptive orchids? *Plant Systematics and Evolution*, 234, 111-119.
- Schiestl, F. P., & Schlüter, P. M. (2009). Floral isolation, specialized pollination, and pollinator behavior in orchids. *Annual Review of Entomology*, 54, 425-446.
- Schiestl, F. P., Ayasse, M., Paulus, H. F., Löfstedt, C., Hansson, B. S., Ibarra, F., & Francke, W. (2000). Sex pheromone mimicry in the early spider orchid (*Ophrys sphegodes*): patterns of hydrocarbons as the key mechanism for pollination by sexual deception. *Journal of Comparative Physiology A*, 186, 567-574.

- Shefferson, R. P., Taylor, D. L., Weiß, M., Garnica, S., McCormick, M. K., Adams, S., ... & Yukawa, T. (2007). The evolutionary history of mycorrhizal specificity among lady's slipper orchids. *Evolution*, *61*, 1380-1390.
- Shefferson, R. P., Weiß, M., Kull, T., & Taylor, D. (2005). High specificity generally characterizes mycorrhizal association in rare lady's slipper orchids, genus *Cypripedium*. *Molecular Ecology*, *14*, 613-626.
- Singer, R. B. (2002). The pollination mechanism in *Trigonidium obtusum* Lindl (*Orchidaceae: Maxillariinae*): sexual mimicry and trap-flowers. *Annals of Botany*, *89*, 157-163.
- Singer, R. B., & Cocucci, A. A. (1997). Pollination of *Pteroglossaspis ruwenzoriensis* (Rendle) Rolfe (*Orchidaceae*) by beetles in Argentina. *Plant Biology*, *110*, 338-342.
- Singer, R. B., Flach, A., Koehler, S., Marsaioli, A. J., & Amaral, M. D. C. E. (2004). Sexual mimicry in *Mormolyca ringens* (Lindl.) Schltr. (*Orchidaceae: Maxillariinae*). *Annals of Botany*, *93*, 755-762.
- Smithson, A. (2009). A plant's view of cheating in plant–pollinator mutualisms. *Israel Journal of Plant Sciences*, *57*, 151-163.
- Suetsugu, K., & Fukushima, S. (2014). Bee pollination of the endangered orchid *Calanthe discolor* through a generalized food-deceptive system. *Plant Systematics and Evolution*, *300*, 453-459.
- Suetsugu, K., & Tanaka, K. (2013). Pollination of *Sedirea japonica* (*Orchidaceae*) by *Bombus diversus diversus* (*Hymenoptera: Apidae*). *European Journal of Entomology*, *110*, 545.
- Sugiura, N., Fujie, T., Inoue, K., & Kitamura, K. (2001). Flowering phenology, pollination, and fruit set of *Cypripedium macranthos* var. *rebunense*, a threatened lady's slipper (*Orchidaceae*). *Journal of Plant Research*, *114*, 171-178.
- Zimmer, K., Meyer, C., & Gebauer, G. (2008). The ectomycorrhizal specialist orchid *Corallorhiza trifida* is a partial myco-heterotroph. *New Phytologist*, *178*, 395-400.
- Taylor, D. L., Bruns, T. D., Leake, J. R., & Read, D. J. (2002). Mycorrhizal specificity and function in myco-heterotrophic plants. In *Mycorrhizal Ecology* (pp. 375-413). Springer, Berlin, Heidelberg.

- Taylor, D. L., Bruns, T. D., Szaro, T. M., & Hodges, S. A. (2003). Divergence in mycorrhizal specialization within *Hexalectris spicata* (Orchidaceae), a nonphotosynthetic desert orchid. *American Journal of Botany*, 90, 1168-1179.
- Thien, L. B. (1969). Mosquito pollination of *Habenaria obtusata* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 232-237.
- Vale, Á., Rojas, D., Álvarez, J. C., & Navarro, L. (2013). Distribution, habitat disturbance and pollination of the endangered orchid *Broughtonia cubensis* (Epidendreae: Laeliinae). *Botanical journal of the Linnean Society*, 172, 345-357.
- Whigham, D. F., & McWethy, M. (1980). Studies on the pollination ecology of *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *American Journal of Botany*, 550-555.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Anne Merzin

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Tolmeldajatele ja mükoriisale spetsialiseerituse mustrid ja põhjused orhideedel“, mille juhendaja on Pille Gerhold,
 - 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, **22.05.2018**