

Tartu Ülikool
Botaanika ja ökoloogia instituut
Botaanika õppetool

Maarja Samel

Eesti taimede õievärvuste spekter

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Meelis Pärtel

Tartu 2006

Sisukord

1. Sissejuhatus	3
2. Teoreetiline ülevaade	5
2.1. Õite värvusi põhjustavad pigmendid	5
2.2. Õite värvuse muutused taime arengu käigus	10
2.3. Tolmeldajad — õite värvuse mõjutajad evolutsioonis	11
2.4. Õievärvuste seosed keskkonnaga	19
2.5. Õievärvuste geograafilised eripärad	21
3. Materjal ja meetodika	24
4. Tulemused	26
4.1. Eesti flora värvispekter	26
4.2. Eesti flora värvispekter võrrelduna teiste maade flooradega	27
4.3. Õievärvuste jagunemine suuremates sugukondades	27
4.4. Õievärvuste jagunemine suuremates perekondades	29
4.5. Erinevate keskkonnatingimuste seos taimede õievärvustega	30
4.6. Eesti taimede õievärvuste jaotus levikupiiri, võõrliikide, kultuurisuhte ja looduskaitsega	33
5. Arutelu	36
6. Kokkuvõte	40
7. Summary	42
8. Tänuavaldused	44
9. Kasutatud kirjandus	45

1. Sissejuhatus

Evolutsioon on loonud väga erinevaid organisme ning oluline roll selles mitmekesisuses on ka värvustel. Taimeriigis on eriliselt värvirikkad taimede õied ja eelkõige on erinevad õievärvused signaaliks tolmeldajatele. Lisaks näeb putukas sageli õisi hoopis teisti kui inimene. Definitsiooni kohaselt on värvus valguse omadus tekitada silmas lainepikkusest olenevalt erinevaid nägemisaistinguid. Kui valgus langeb läbipaistmatule kehale, siis osa lainepikkusest see keha neelab, osa peegeldab tagasi. Tagasipeegeldunud lainepikkus määrabki ära, mis värvust silm eristab. Erinevaid värvusi eristab üksteisest nende toon, küllastumus ja heledus. Toon on see, mida enamasti värvuseks peetakse (näiteks punane, sinine või kollane). Küllastumus näitab värvuse puhtust. Kui mingit puhast värvust segada suurema või väiksema hulga valge värvusega, saame suure hulga uusi värvusi, seejuures värvuse toon jääb samaks, kuid värvuse küllastumus muutub. Saadud värvustel on palju erinevaid heledusi. Värvuse heledus oleneb värvusele langeva valgusenergia hulgast (Encyclopædia Britannica Online 2004).

Erinevaid õievärvusi on looduses väga palju, nii et terve värvispekter on esindatud. Selline suur varieeruvus on põhjustatud paljudest faktoritest. Juba õitele värvi andvate värvipigmentide arv on märkimisväärselt suur, samas kuuluvad need pigmendid vaid kolme suurde rühma. Lisaks mõjutavad nende pigmentide poolt antavat värvitooni veel mitmed tegurid, näiteks rakumahla pH. Kirjanduses on mainitud ka mitmete keskkonnafaktorite, näiteks temperatuuri ja niiskuse mõju õievärvusele.

Taime õis kui selline on suhteliselt lai mõiste. Mõnel taimeliigil on üksikud õied nii väikesed, et inimese silmale paistab kogu õisik ühe suure õiena. Ka tolmeldaja ligi meelitamiseks toimib sellistel juhtudel kogu õisik. Lisaks ei pruugi alati olla kroonlehed need, mis värvilised on. Vahel on erksat tooni hoopis kõrglehed või muud taime osad (Trass, 1965).

Õievärvuste spektril võib olla biogeograafilisi erinevusi. Nii on Uus-Meremaal näiteks ebatavaliselt suur hulk valgete õitega taimeliike (Godley, 1979; Lloyd, 1985).

Eri keskkondades on evolutsiooniliselt kasulik omada erinevat värvi õisi. Antud valdkonda — keskkonna mõju õievärvusele — pole eelnevalt palju uuritud, seetõttu olen mõningate teooriate kohta, näiteks niiskuse mõju kohta õievärvusele, artiklites ainult paar konkreetset viidet leidnud.

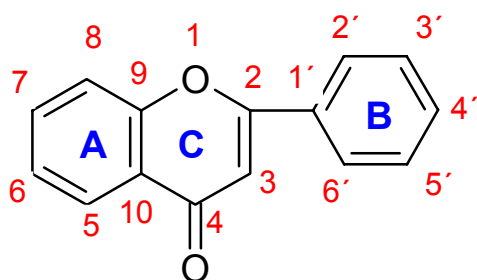
Käesoleva töö eesmärk on (1) anda ülevaade erinevatest õite värvipigmentidest ja sellest, kuidas nende pigmentide hulga varieeruvus või teiste ühenditega erinevate kompleksühendite moodustamine mõjutab värvipigmentide poolt õitele antavat värvust; (2) kirjeldada õievärvuse seotust erinevate keskkonnafaktoritega ning tolmendava fauna mõju taimeliikide õievärvustele; (3) uurida, milline on Eesti flora õievärvispekter, kuidas erineb see muu maailma flora värvispektrist ja kuidas jagunevad õievärvused Eestis suuremates sugukondades ja perekondades ning välja selgitada värvuste poolest mitmekesisemad sugukonnad ja perekonnad Eestis ning (4) uurida välja Eestis kasvavate taimede õievärvuse seoseid liigi levikupiiri, looduslikkuse, kultuurisuhte ja looduskaitse staatusega.

2. Teoreetiline ülevaade

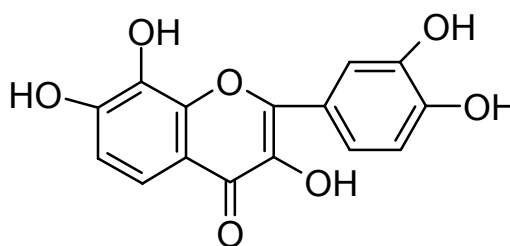
2.1. Õite värvusi põhjustavad pigmendid

Suure hulga värvuste taga on tegelikult väike arv pigmentide rühmi — flavonoidid, karotenoidid ja klorofüllid, mis esinedes erinevates suhetes, annavadki õitele nende värvused (Becker, 1996).

Kõige olulisemateks õievärvust määravateks pigmentideks on flavonoidid (Joonis 1). Tüüpiline flavonoidide süsiniku skelett koosneb viieteistkümnest süsinikust — kaks aromaatselt tuuma ühendatud kolmesüsinikulise sillaga (Taiz & Zeiger, 1991). Flavonoidid esinevad arvatavasti kõigis katteseemnetaimedes ja ka teistes hõimkondades (Raven *et al.*, 1999). Flavonoidide erksad toonid meelitavad putukaid õisi tolmendama ja ka lihakaid vilju sööma (Sankawa, 1999). Lisaks õitele leidub neid ka muudes taime osades — viljades, juurtes, õietolmus ja puidus (Steglich, 2000). Nii näiteks kaitsevad nad lehtedes nukleiinhappeid ja valke UV-kiirguse eest (Weevers, 1952). Raku vakuoolides esinevad flavonoidid enamasti glükosiidide kujul. Glükosüleerimata kujul on nad vees lahustumatud ning esinevad eeterlikes õlides ja ka puidus ja lehtedes (Sankawa, 1999).



Flavoon

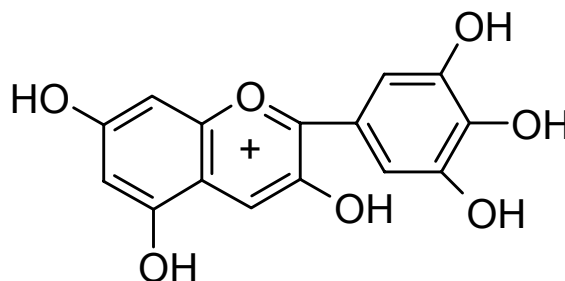
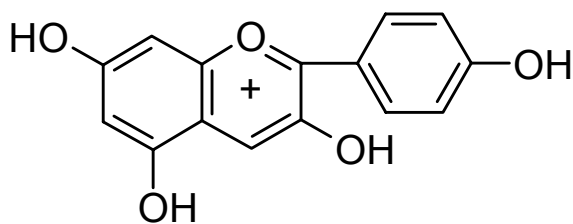


Flavonool

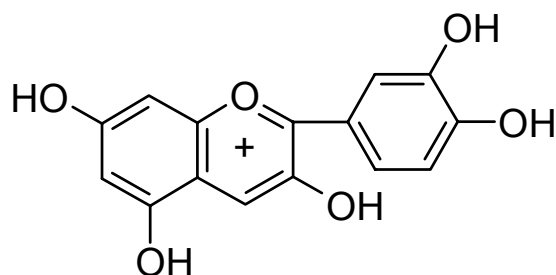
Joonis 1. Flavonoid

Üheks peamiseks õievärvuste põhjustajateks on flavonoidide hulka kuuluvad antotsüaanid (Joonis 2). Need on glükosiidid, millel on suhkrumolekulid enamasti kolmandas positsioonis, harva ka mujal. Ilma suhkrumolekulita antotsüaanane nimetatakse antotsüanidiinideks (Taiz & Zeiger, 1991). Kolmeks laiemalt levinud antotsüaaniks on pelargonidiin, tsüanidiin ja delfinidiin, mis erinevad üksteisest vaid hüdroksüülrühmade arvu poolest. Nii on pelargonidiinil üks, tsüanidiinil kaks ja delfinidiinil kolm hüdroksüülrühma (Weevers, 1952). Mida rohkem hüdroksüülrühmi, seda sinisem pigment on, nii et esimene pigment värvib õied punaseks, teine violetseks ja kolmas siniseks. Kuna antotsüaanid annavad õitele ja viljadele nende värvuse, siis on neil oluline roll loomade ligimeelitamisel nii tolmendamiseks kui ka seemnete levitamiseks (Taiz & Zeiger, 1991).

Pelargonidiin



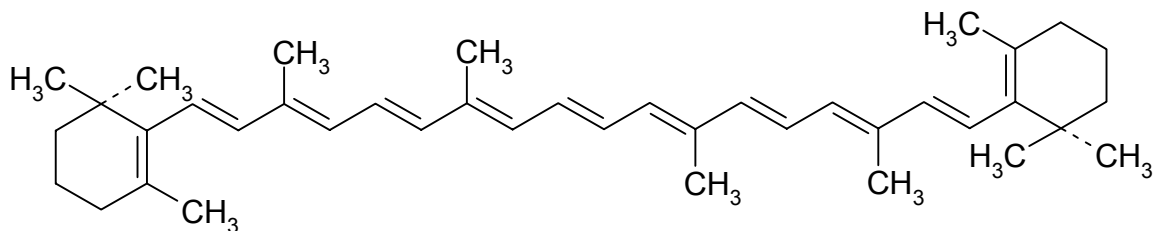
Delfinidiin



Tsüanidiin

Joonis 2. Antotsüaanid.

Olulisteks pigmentideks on ka karotenoidid, mis annavad paljudele õitele oranži ja kollase tooni (Joonis 3). Karotenoidid osalevad kaaspigmentidena fotosünteesis ja lisaks kaitsevad fotosünteesis osalevaid rakke fotooksidatsiooni eest (Taiz & Zeiger, 1991). Oma erksate värvide tõttu toimivad nad taimede õites ja viljades peibutusena lindudele ja loomadele. Osa õites esinevaid lõhnaaineid on karotenoidide metaboliidid (Sankawa, 1999). Erinevalt antotsüaanidest, mis on veeslahustuvad pigmendid ja asuvad vakuoolis, lahustuvad karotenoidid rasvas ja asetsevad plastiidides.



Joonis 3. β -karoteen.

Vees lahustuv on ka taimede rohelistele osadele, näiteks lehtedele ja sageli ka õiepungadele, värvi andev klorofüll (Joonis 4; Becker, 1996). Kõrgemate taimede klorofüll ei ole homogeenne aine, vaid *a* ja *b* tüüpi klorofüllide segu. Viimane on esimese oksüdatsiooniprodukt ning seda leidub looduses ca kolm korda vähem kui *a* tüüpi klorofüll. Klorofüll *a* on sinakasroheline, klorofüll *b* kollakasroheline (Sankawa, 1999). Klorofüll on pakitud kloroplastidesse, mida võib leiduda ka kroonlehtedes. Tavaliselt on sellised kloroplastid mõnevõrra väiksemad ja kollaka tooniga (Trass, 1965).

Kõige sagedamini määrab õievärvuse siiski ära see, millist antotsüanidiini on pigmentide hulgas kõige rohkem (Raven *et al.*, 1999). Oluline on ka see, kui palju antotsüaanide kvantitatiivselt õies leidub. Õie pigmenteerunud osades varieerub antotsüaanide sisaldus 0,01%-st kuni 15%-ni kudede kuivkaalust (Margna, 1989). Nii võivad isegi sama perekonna või liigi esindajad erineda antotsüaanide sisalduse poolest koguni sadu kordi.

Väga suurt mõju taimede õievärvusele omavad antotsüaanide kompleksid erinevate kaaspigmentidega. Need on mitmesugused orgaanilised ühendid nagu parkained ja kaneelhape derivaadid, kuid kõige sagedamini on need antotsüaanidele lähedased ühendid mõnest teisest flavonoidide klassist (Sankawa, 1999). Üksikult rakus esinedes kaaspigmentid kunagi mingit värvi ei anna, kuid antotsüaanidega kompleksis olles võivad oluliselt mõjutada nende pigmentomadusi, samal ajal suurendades antotsüaanide püsivust (Margna, 1989). Ilma kaaspigmentideta sinist värvi õisi ei esineks ja värvigamma õites varieeruks punasest violetseni (Weevers, 1952). Värvide mõjutavad kaaspigmentid sel moel, et nihutavad antotsüaanide neeldumismaksimumi valgusspektri pikemalainelise osa poole (Aida *et al.*, 2000). Näiteks sisaldavad punased roosid ja rukkililled (*Centaurea cyanus*) sama antotsüaanide ja rakumahla pH on rukkilille õites kõrgem kui roosidel. Sinisel toonil lasevad rukkililledes tekkida kompleksühendid antotsüaanide ja polüsahhariidide vahel. See on põhjuseks, miks isegi siis, kui rakumahla pH on 4,9, võib õis veel sinist värvi olla (Weevers, 1952).

Sageli moodustavad antotsüaanid kompleksühendeid mitmesuguste metalliioonidega, näiteks raua, alumiiniumi, magneesiumi ja molübdeeni ionidega (Toyama-Kato *et al.*, 2003). Veel on leitud kompleksühendeid tsingi, kaltsiumi ja kaaliumiga (Margna, 1989).

Et kompleksühendite tekkeks on vajalik katioonide teatav kontsentratsioon rakumahlas, siis võib ka taime mineraaltoitumine olla teguriks, mis mõjutab õievärvust (Margna, 1989; Toyama-Kato *et al.*, 2003).

Lisaks metalliioonidele omavad suurt rolli ka antotsüaanide kompleksühendid mitmete rakus esinevate orgaaniliste ühenditega. Vahel on leitud koos antotsüaanidega taimedest vees lahustuvaid kollaseid pigmente — flavoone ja flavonoole (Aida *et al.*, 2000). Need flavonoidid neelavad valguskiirgust lühematel lainepikkustel kui antotsüaanid ja pole

seetõttu inimsilmale nähtavad (Taiz & Zeiger, 1991; Justesen *et al.*, 1997). Flavoonid ise on helekollase või rohekaskollase tooniga ained, mis enamasti esinevad glükosiidses vormis, seotuna ühe või kahe suhkruga (Margna, 1989; Weevers, 1952). Nende värv muutub aluselises keskkonnas intensiivsemaks. Flavoone leidub näiteks papli (*Populus*) pungades. Flavonoolid on veidi tumedama kollase tooniga ja annavad värvi näiteks noortele hariliku hobukastani (*Aesculus hippocastanum*) õitele (Vardja, 1971).

Õievärvust mõjutab oluliselt ka rakumahla pH (Becker, 1996). Happelises keskkonnas on kõik antotsüaanid punase tooniga. Aluselises keskkonnas muutub nende värvus siniseks või lillaks (Vardja, 1971, Yoshida *et al.*, 2003). Flavonoidid asetsevad taimedes kihiti — antotsüaanid kaaspigmentide vahel ja kogu seda mehhanismi hoiavad koos metalliioonid. Raku pH reguleerib kihtide vahelist kaugust ja vahe suurenedes või vähenedes muutub õievärvus. Näiteks 1/10 pH muutuse tulemusel lähevad petuunial (*Petunia*) õied sinisest punaseks (Becker, 1996).

Enamasti on kroonlehtede rakumahl kergelt happeline ja sellistes tingimustes on kõik antotsüaanid punast värvi ja ebastabiilsed (Yoshida *et al.*, 2003). Õie arengu jooksul võib aga pH tase rakkudes oluliselt varieeruda. Nii võivad õiepungad olla roosad, avatud õis aga sinine (Weevers, 1952; Becker, 1996). Ka lehtertapi (*Ipomea*) õied muutuvad päeva jooksul punasest siniseks, kuigi sisaldavad ainult üht tüüpi pigmentmolekule — *Heavenly blue* antotsüaani (Yoshida *et al.*, 2003). Hortensiate (*Hydrangea*) õied on mulla pH 6.0 juures roosad, pH 5.5 juures aga sinised. Mulla pH otseselt küll rakumahla pH-d ei mõjuta, kuid happelises keskkonnas alumiiniumi lahustuvus paraneb ja seetõttu saab see taime tungida (Becker, 1996; Yoshida *et al.*, 2003). Tekib kompleksühend alumiiniumi ja antotsüaani vahel ja õied muutuvad roosast punaseks.

2.2. Õite värvuse muutused taime arengu käigus

Põhilisteks teguriteks, mis põhjustavad õievärvuse muutumist, on muutused õie biokeemias. Lisaks mängib aga rolli ka õie osade liikumine. Nii näiteks on *Bauhinia monandra* (sämplehiku liik) õied noorena valged punase täpiga ühel kroonlehel. Õie vananedes liigub täpiga kroonleht nii, et täpp jääb varju ja terve õis omandab roosaka

tooni. Sellist õie osade ümber paigutumist on kirjeldatud ka liigil *Delonix regia* (kuning-leekpuu) (Weiss, 1995). Kui pH muutused kajastuvad kogu taime välimuses, siis seda sorti õie osade ümberpaigutumised tähendavad vaid lokaalseid muutusi õievärvuses.

Õievärvuse muutusi õie arengu käigus esineb vähemalt 20% õistaimede sugukondadest (77/387) (Weiss, 1995). Sage nähtus on see sellistes alamklassides nagu Rosidae ja Asteridae, harva aga primitiivsemates Magnoliidae, Caryophyllidae ja Hamamelidae alamklassides. Värvuse muutmise võime ei ole ühtlaselt jagunenud pere- või sugukonnas, isegi ühe liigi siseselt võib mõni isend muuta oma õievärvust, teine mitte. Nii näiteks *Lobularia maritima* (kivikilbik) mõnel taimel muutuvad tolmukaniidid rohelisest tumepunaseks, samas kui teistel jääb värvus kogu taime arengu vältel samaks. Perekonna ja sugukonna sees võib erineda ka õie osade hulk, mis värvi muudavad. Nii näiteks muudab *Lantana camara* (ogaline lantaan) õis tervikuna värvi, samas kui sama perekonna kahel teisel liigil *L. hirta* ja *L. montevidense* muudab värvi vaid õie keskpaik. Põhjus on ilmselt selles, et õie osad, mis ühel liigil perekonnas on hästi märgatavad, on teisel peidus ja seega pole mõtet ka nende värvust muutma hakata, sest et enamasti on värvuse muutus siiski tolmeldajale suunatud (Weiss, 1995).

2.3. Tolmeldajad — õite värvuse mõjutajad evolutsioonis

Õievärvustel on oluline roll taimede ja tolmeldajate vahelisel suhtlemisel. Tolmeldamine on õietolmu kandumine tolmukailtemakasuudmeile või seemnealgmeile (Masing, 1992).

Erinevatel tolmeldajatel on erinevad eelistused õievärvuse ja kuju suhtes (Joonis 5). Näiteks eelistavad mesilased siniseid ja kollaseid õisi, millel on soovitavalt ka maandumisplatvorm. Linnud eelistavad punast värvi õisi ohtra nektariga. See, kas õis sealjuures ka lõhnab pole oluline. Ööliblikaid tõmbavad seevastu ligi just heledad, tugeva lõhnaga õied. Ka nahkhiired tolmendavad eelkõige heledaid või täiesti valgeid õisi (Raven *et al.*, 1999).

Suhted õite ja tolmeldajate vahel
(Faegri ja van der Pijli, 1971 järgi)

Õie tüüp	Tolmeldajad	Õie eelivärvus
Ratasjas; kausjas	mardikad	pruun
Kellukjas, kup- jas	herilased	hallikaspruun
Pintseljas (tol- mukad pikalt väljas)	kärbsed nahkhiired	valge
Huuljas	kimalased, mesilased	kollane
Liblikjas	ööliblikad päevaliblikad	sinine, lilla erepunane
Putkjas (pika putkega)	linnud	ererohteline

Joonis 5. Suhted õite ja tolmeldajate vahel (Masing, 1979, lk. 205).

Näitena sobivad sõsarliigid *Mimulus lewisii* (Lewisi pärdiklill) ja *M. cardinalis* (käre pärdiklill), millest on esimene spetsialiseerunud kimalastele ja teine koolibritele. *M. lewisii* õied on roosad ja *M. cardinalisel* punased. Lisaks erinevale värvusele on siiski ka mõningasi ehituslikke erinevusi kahe liigi esindajate vahel (*M. lewisii* — laiem õis, kroonlehed moodustavad maandumisplatvormi putukatele, vähem nektarit ja *M. cardinalis* — kitsam õis, rohkem nektarit) (Schemske & Bradshaw, 1999; Bradshaw & Schemske, 2004).

Erinevatel putukaliikidel on erinevad eelistused õievärvuse suhtes (Kevan & Baker, 1983). Nii näiteks tõmbavad mesilasi ligi eelkõige kollase, sinise ja sinakas- või punakaslillaka varjundiga õied. Ka kägukärblased eelistavad siniste õitega õisi teistele. Liblikad tolmeldavad kõige meelsamini roosade ja violetsete õitega taimi, ööliblikad valgeid, tugevalt lõhnavad õisi (Kevan & Baker, 1983).

Taimede ja tolmeldajate suhted põhinevad peamiselt vastastikusel kasu saamisel. Eestis kasvavaid õistaimi tolmeldavad peamiselt putukad. Selleks, et putukaid ligi meelitada, peavad taimed neile midagi vastu pakkuma — õietolmu või nektarit. Tolmeldajad õpivad nii evolutsiooni käigus ja ka elu jooksul omandatud isikliku kogemuse põhjal seostama õietolmu ja nektarit õie endaga (Menzel & Shmida, 1993). Taimede tolmeldamisega soodustavad putukad taimede seemnelist paljunemist ja seega tagavad sellega sisuliselt toidubaasi ka oma järglastele (Masing, 1991).

Putukad külastavad õisi nektari ja õietolmu saamise eesmärgil. Õie värv, kuju ja lõhn on tolmeldajale pigem vihjeks, mille abil putukad teavad ühtesid õisi teistele eelistada (Bosch *et al.*, 1997). Taimede ja tolmeldajate vahelisi suhteid võib kujutada ka kui turgu, kus õietolm ja nektar on tooted, õievärvus reklaam ning tolmeldajad ostajad (Gumbert *et al.*, 1999). Sellisel juhul on muidugi väga oluline, et “tooted” oleksid tarbija jaoks üksteisest selgelt eristatavad, sest ainult sellisel juhul saab ta jääda kindlaks ühele tootele. Samade taimeliikide tolmeldamine samade putukaliikide poolt on vajalik selleks, et võõras õietolm ei kataks kinni tolmeldatava taime emakasuudmeid (Gumbert *et al.*, 1999). Samuti võib suvaliselt erinevate taimeliikide vahel tiirutav putukas osa õietolmu lihtsalt teel ära kaotada. Seetõttu on putukad reeglina ühele taimeliigile trued. Erandiks on siin haruldased taimeliigid, millel on pigem kasulik sarnaneda välimusest mõne sagedamini esineva liigiga.

Taimede erinevad õievärvused ja putukate nägemismeel on evolutsiooni käigus oluliselt mõjutanud teineteise arengut. Et putukate ja inimeste nägemismeeled erinevad teineteisest oluliselt (Joonis 6), siis on sageli kasulik kirjeldada taimede õievärvuseid nende putukate nägemismeele seisukohast, kellele signaal on suunatud (Menzel & Shmida, 1993). Putukad näevad värve üldiselt vahemikus ultravioletist umbes 300 nm kuni kollaseni 650 nm. Nende nägemisulatus on nihutatud värvispektril umbes 100nm võrra lühemate lainepikkuste poole võrreldes inimesega. Paljud putukad tajuvad tundlikult UV-d, sinist-rohelist ja kollast värvust (Kevan & Baker, 1983). Kärbeste seas on leitud deuteranoopseid esindajaid, kes ei suuda eristada sinist kollasest, küll aga tunnevad ära UV. On ka putukarühmi, kes muid värvusi peale musta ja valge üldse ei näe (Kevan & Baker 1983).

Nagu ka varem sai mainitud, eristab inimene erinevaid värvusi, tehes vahet nende toonil, küllastumusel ja heledusel. Mesilased, herilased ja kärbsed pole võimelised heleduse järgi värve eristama (Kevan *et al.*, 1996). Seetõttu on neil ja raske märgata õisi, mis eristuvad taustast ainult heleduse poolest.

Lindude poolt tolmeldatavad taimeliigid on sageli punast värvi ja nektaririkka õiega. Enamasti seletatakse seda nähtust sellega, et punast värvust pole mesilased võimelised nägema ja nii tänu sellele pole ohtu, et putukad nektari minema kannaksid (Rodriguez-gironés & Santamaria, 2004). Tänapäeval tuleb seda teooriat revideerida.

Tegelikult tolmeldavad mesilased ka selliseid punaste õitega taimeliike, mille õied ei peegelda UV-kiirgust (Rodriguez-gironés & Santamaria, 2004). Näiteks on kirjanduses toodud *Ipomopsis aggregata* (sabalill) ja *Mimulus cardinalis* (käre pärdiklill) välja kui liigid, mida vaatamata punasele õievärvusele regulaarselt külastavad erinevad mesilaseliigid

Vaidlused teemal, kas putukad näevad punast värvust, on kestnud juba pikka aega. Juba möödunud sajandil olid eri teadlastel selle kohta eri tulemused, kuid valdavaks sai lõpuks siiski teooria, et mesilased punast värvust ei näe (Chittka & Waser, 1997).

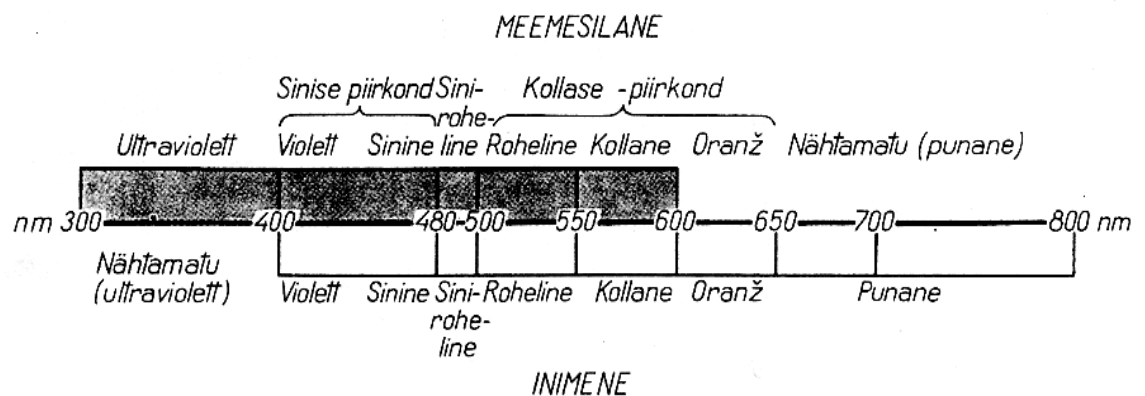
Kuigi punaste õitega taimed pole putukatele küll päris nähtamatud, on neil siiski üsna raske punast värvust märgata. Õie nähtavus sõltub nii tema kontrastsusest võrreldes taustaga kui ka “rohelise kontrastist” (mesilase roheliseretseptori poolt tekitatud signaali erinevus õie ja tema tausta vahel) (Chittka & Waser, 1997).

Mesilastel on kolme sorti nägemiseretseptoreid, mille tundlikkus on suurim vastavalt 340 nm, 430 nm ja 540 nm piirkonnas. Piisavalt intensiivne valguse puhul võib punane valgus mõjutada 540 nm retseptoreid mesilase silmas. Seetõttu on ka mesilased võimelised punaseid objekte märkama (Rodriguez-gironés & Santamaria, 2004).

Seega pikka aega valitsenud arvamus, et erinevad tolmeldajad näevad vaid üksikuid värvusi, pole õige. Tegelikult reageerivad loomad paljudele värvustele ja kasutavad neid vihjetena toidu leidmiseks ning ka ohtude vältimiseks (Chittka & Waser, 1997).

Mesilased suudavad väga hästi eristada värvusi spektris lühilainelises osas ja näevad ka inimese silmale nähtamatut ultravioletti (Frisch, 1974). Ultravioletti muude värvidega segades saab hulga uusi huvitavaid toone. Näiteks mesilase purpur, mis on segu kollasest värvist ja ultravioletist, või sinivioleti ja ultravioletti segamisel saadav mesilasviolett (Frisch, 1974; Menzel & Shmida, 1993). UV on väga oluline lainepikkuste vahemik eelõige kõrgeltarenenud tolmeldajatele nagu mesilased, kuid seda suudavad näha ka isegi deuteranoopsed (rohepimedad) kärbsed (Kevan & Baker, 1983).

On leitud, et üldiselt on kõigil putkarühmadel sarnane kogum värvireseptoreid, kuid esineb ka mõningasi kõrvalekaldeid. Kõige sagedasem muutus putukate värvireseptorites on punase värvi nägemine lisaks sinisele, rohelisele ja UV-le. Faktorit, mis suunab looduslikku valikut punase värvi tekkimise või kadumise suunas, pole suudetud veel kindlaks teha. Selliseid punase värvi nägemise retseptoreid arvatakse olevat mõnel kimalase liikidel ja ka osadel liigi *Bombus terrestris* (karukimalane) saartel elavatel populatsioonidel (Briscoe & Chittka, 2001).



Joonis 6. Meemesilase ja inimese silma värvustundlikkuse võrdlus (Maavara, 1992, lk. 451).

Erineva kliimaga kohtades on peamised tolmeldajate rühmad erinevad. Alpidest põhja pool väheneb kiletiivaliste tähtsus ja suureneb tolmendavate liblikate osakaal. Troopilises kõrbes on peamisteks tolmeldajateks sipelgad ja troopilise Ameerika

mägedes on suurim roll koolibritel. Kõige kaugemal põhjas on tolmeldajateks karvased kimalased ja kärbsed (Masing, 1979).

Tolmeldajad jagunevad funktsionaalsetesse rühmadesse, näiteks kas tolmendavad linnud või väikesed nektarit koguvad mesilased (Fenster *et al.*, 2004). Kõik ühte sellisesse gruppi kuuluvad loomad käituvad sarnaselt, avaldades taimele selektiivset survet. Taim vastab sellisele mõjutamisele mingi muutusega oma anatoomias, näiteks kujuneb tal evolutsiooni käigus maandumisplatvorm või hakkab taim eksponeerima õietolmu mingil tavapärasest erilisemal viisil (Fenster *et al.*, 2004).

Enamasti on taimeliigi õie morfoloogia märksa vähem aldis vastama nii tolmeldaja kui ka keskkonna poolsele valikule kui tema värvus. Et taimel on kergem muuta õievärvust kui selle ehitust, siis on ka sugukonniti erinevused õievärvuses olulisemalt suuremad kui morfoloogiline varieeruvus (Del Moral & Standley, 1979). Kuigi taolisi funktsionaalseid rühmi võib olla raske kindlaks teha, on need spetsialiseerumise koha pealt sageli märksa informatiivsemad kui liiginimekirjad (Fenster *et al.*, 2004).

Kui taimeliik on spetsialiseerunud ühele kindlale tolmeldajale võib juhtuda, et enne, kui sümbioos korralikult toimima hakkab, sekkub asjasse mõni uus ja efektiivsem tolmeldaja ning taim jääb mitme erineva selektiivse surve alla. Seega on taimeliigil tihti oluliselt kasulikum olla generalist (Wilson *et al.*, 2004). Sügomorfse õieehitusega taimed on sageli kitsamalt spetsialiseerunud kui aktinomorfse õiega taimed, sest sellistele õitele on raskem ligi pääseda ja nende tolmendamisega saavad hakkama vaid vähesed putukad. Seega suureneb õie kompleksuse kasvades ka taimede spetsialiseerituse tase (Fenster *et al.*, 2004).

Samas on viidatud (Waser & Chittka, 1998), et kuna enamik tolmeldajaid näevad paljusid värve, siis ei ole nad tegelikult ka nii rangelt spetsialiseerunud erineva õievärvuse ja ehitusega taimedele. Pigem mõjuvad erinevad toonid reklaamina, mille peale vahel lennatakse kohale, vahel mitte. Põhjused, miks tolmeldaja eelistab mingit konkreetset tüüpi õit, võivad olla erinevad. Võimalik, et putukal on varasem kogemus seda tüüpi taimedega, või siis taim lihtsalt meenutab välimuselt mõnda teist taimet, millega on olnud positiivne kogemus. Teiseks saavad loomad tolmendada ainult neid

õisi, millele nad ligi pääsevad. Lisaks on mõned õied lihtsalt kergemini märgatavad kui teised, näiteks ereda värvuse või suurema läbimõõdu tõttu (Waser & Chittka, 1998).

Tolmeldaja efektiivsuse hindamisel on olulised tolmemdamise tihedus ja tõhusus. Sageli on mingi taimeliigi kõige sagedasem tolmeldaja ühtlasi ka kõige efektiivsem tolmeldaja, kuid alati ei pruugi see nii olla (Fenster *et al.*, 2004). Nii näiteks on peekerlille liigi *Penstemon strictus* tolmeldajateks nektarit koguvad kimalased, õietolmu koguvad kimalased ja koolibrid. Kõige efektiivsemad tolmeldajad on kimalased, kes eemaldavad tunduvalt rohkem õietolmu kui teised tolmeldajad (Wilson *et al.*, 2004). Loomad, kes külastavad taime tihti, kuid kes tolmeldajana pole kuigi efektiivsed, on taimetele pigem parasiidid, sest nad eemaldavad õietolmu, mille efektiivsemad tolmeldajad emakasuudmele viiksid (Fenster *et al.*, 2004).

Taimeliigi õis võib olla spetsialiseerunud ka mitmele tolmeldajarühmale korraga. Sabalille liigi *Ipomopsis aggregata* õied muutuvad õitsemise vältel roosast valgeks. Esimesed õied tolmeldatakse koolibrite poolt ja kui need lahkuvad, siis muudavad õied värvust, et muutuda ligitõmbavamaks surulastele (Paige & Whitman, 1985).

On ka taimi, mis muudavad õievärvust peale tolmemdamist. Nii näiteks muutuvad Aasias kasvava *Weigela middendorffiana* (Middendorffi veigela) õied peale tolmemdamist kollasest punaseks (Ida & Kudo, 2003). Nõiahamba liigi *Lotus scoparius* kollased õied muutuvad peale tolmemdamist oranžiks (Kevan & Baker, 1983). Ka hariliku hobukastani õied on noorena kollased ja peale tolmemdamist muutuvad nad roosaks või punakaks. Sellistena kannavad endas signaali tolmeldajatele, et õies on juba käidud ja nektarit sealt enam ei leia. Selline mehhanism on kasulik nii taimetele kui ka tolmeldajale, sest sama õie korduv külastus poleks kasulik kummalegi poolele (Vardja, 1971). Samas on vanad õied vahel ka kasulikud, sest et aitavad taimel välja paista ja nii suureneb noortel õitel võimalus saada tolmemdatud (Ida & Kudo, 2003). Kopsurohu liigi *Pulmonaria collina* õied muutuvad aja jooksul punasest siniseks, andes sellega putukatele teada, et tegu on vanade õitega, mida tõenäoliselt on tolmeldaja juba külastatud (Oberrath & Böhning-Gaese, 1999). See kohastumus mõjub küll vaid lühikese vahemaa pealt, kõrgel lennu pealt ei suuda mesilased vanu õisi uutest eristada. Hobukastani valgete kroonlehtede keskel olev oranž laik muutub õie vananedes punaseks. Sirelased eelistavad voolme-ristirohu (*Senecio jacobaea*) kollase

õiesüdamikuga noori õisikuid pruuni keskosaga vanadele õisikutele (Kevan & Baker, 1983). Veel on leitud, et erinevatele tolmeldajate poolt külastatud õied muudavad oma värvust erinevalt — surulaste ja nahkhiirte poolt tolmendatavatel taimedel muudab värvust kogu õis, samas kui mesilaste, liblikate ja kärbeste poolt tolmendatavatel õitel muudab värvust vaid mingi konkreetne osa taimest. Sealjuures lokaalsed värvimuutused ei taba kunagi neid õie osi, mis asuvad tolmukatest, emakast või nektariumidest eemal, nagu näiteks kroonlehe tipp või tupplehe alumine pool (Weiss, 1995).

On ka näiteid, kus taime ja looma vahelisest suhtest saab kasu üksnes taim. Tolmeldajad ei saa enne õide sisenemist teha kindlaks, kas õies üldse nektarit või õietolmu leidub ja seetõttu saavad taimed tolmeldajaid petta, jättes nektari üldse tootmata (Thakar *et al.*, 2003). Neil juhtudel taim küll tolmendatakse, kuid putukas või muu tolmeldaja oma eesmärgi ei saavuta. Näiteks on hariliku ädalalille (*Parnassia palustris*) õies nektarita moodustised, mis eritavad suhkruta näärmevedelikku (Masing, 1991). See vedelik meelitab putukaid ligi, kes tolmendavad õisi, ilma et sellest mingit kasu saaksid. Taimele on selline strateegia väga kasulik, sest nektari tootmine on taimele suhteliselt kulukas. Selliseid isendeid esineb isegi muidu nektarit tootvate liikide seas. Siiski võivad tolmeldajad õppida selliseid liike vältima ja sellisel juhul osutub selline petustrateegia pikemas perspektiivis taimeliigile kahjulikuks (Thakar *et al.*, 2003).

Paljudel taimedel on märgid (*nectar guides*), mis näitavad putukatele, kus õietolm või nektar asub. Sellised märgid mõjuvad väikesele grupile tolmeldajatest ja on sageli inimese silmale hoopis nähtamatud (Dafni & Kevan, 1996). Sageli erineb õie keskosad kroonlehtedest vaid UV kiirguse peegeldamise hulga poolest (Dafni *et al.*, 1996). Õie välised ja sisemised visuaalsed kontuurid täiendavad teineteist sel viisil, et tolmeldaja võtab mõlemaid vaheldumisi arvesse.

Katsed on näidanud, et mesilased eelistavad kiirjaid elemente ringikujulistele ja ebakorrapäraselt paiknevatele elementidele ning sümmeetrilisi kujundeid vähem sümmeetrilistele või ebasümmeetrilistele kujunditele (Dafni & Kevan, 1996). Sobivate õite otsimine põhineb fotomeetrilistel eredusel ja on vahendatud putuka silmas paiknevate roheliseretseptorite poolt. Seetõttu peavad taimede õied ja ka õite keskosad olema kontrastset tooni võrreldes taustaga värvispektri rohelises osas (Dafni & Kevan, 1996).

Ontogeneesi käigus on õite sisekontuurid omandanud väliskontuuridega sarnased jooned (Dafni & Kevan, 1996). Selle eesmärgiks on tagada, et putukad juba esimesel korral õit külastades leiaksid nektari või õietolmu üles. Nektari leidnud putukas seostab oma saaki õie ja õie keskosa välimusega ning suure tõenäosusega külastab ka edaspidi sama taimeliigi õisi (Dafni & Kevan, 1996).

2.4. Õievärvuste seosed keskkonnaga

Laiemalt, koosluse tasemel võttes võivad õievärvust mõjutada ka mitmed muud tegurid. Näiteks on kirjeldatud kasvukoha kõrguse mõju õievärvusele. Uurimus Jaaval näitas, et tugeva ultraviolettkiirguse tõttu on mäestikes kasvavates taimedes sinine pigment intensiivsem. Madalatel lagendikel leiti siniseid õisi harva (Weevers, 1952). Päriselt aga ei olda kindlad, kas ja kui, siis mis määral on see nähtus mõjutatud temperatuuri ja valguskiirguse poolt. On välja pakutud, et aidates kaasa mutatsioonide tekkele, võib intensiivne valguskiirgus siiski õite värvust kaudselt mõjutada. Samas töös oli ära ka toodud, et Jaava saarel asuval Pangerango mäel kasvasid 1000 m kõrgusel valge ja sinise õiega päsmaslilled (*Ageratum*) koos, 1800 m kõrgusel leiti valgeid vähe ja 2400 m oli veel ainult siniste õitega taimi. Autori arvates võisid taolised tulemused olla seletatavad sellega, et tegu oli kahe geneetiliselt erineva vormiga, millistel sinine domineerib kõrgematel aladel või siis on tegu ühe vormiga, mis muudab värvi vastusena keemilistele ja füüsilistele mõjutustele.

Palju on kirjeldatud ka temperatuuri ja valguse mõju õievärvusele. Ere valgus ja madalad temperatuurid võivad mõjutada õievärvuse kujunemist (Becker, 1996). Näiteks olid nõgeselehisel kellukal (*Campanula trachelium*) kasvahoones kasvades õied valged ja külmemas keskkonnas kasvades sinised. Seda nähtust seletati taimede kiirema kasvuga kõrgemal temperatuuril ja seoses sellega antotsüaanide kontsentratsiooni langusega õites. Samas on katsetes taime vegetatiivsete osadega saadud ka teistsuguseid tulemusi, mis viitavad sellele, et temperatuuri muutus märkimisväärset mõju taime värvusele ei avalda. Antotsüaanide tootmine võib kõrgematel temperatuuridel kiireneada, kuid kuna korraga toodetava pigmendi hulk on oluliselt väiksem kui madalatel

temperatuuridel, siis kokkuvõttes jääb taime värvus samaks (Weevers, 1952). Kas eelnev kehtib ka õite värvuse kohta, pole päris selge.

Liigisisest õievärvuse varieerumist on kirjeldatud ka kukekannuse liigil *Delphinium variegatum* San Clemente saarel Kalifornia juures (Dodd & Helenurm 2000). Ca 20 km pika saare põhjaosas on valgete õitega populatsioonid, lõunaosas valdavalt siniste õitega populatsioonid, vahepeal aga segunenud ja vahepealsete toonidega populatsioonid. Huvitaval kombel ei ole õievärvus seotud muude morfoloogiliste parameetritega, mistõttu on töös selle taksoni geneetiline uurimine.

Väga oluline on, et õis ja selle taust oleksid kontrastset tooni. Seetõttu on varjulises kohas kasvavatel taimedel enamasti heledad õied ja avamaastikel kasvavatel taimedel, mille taustaks on taevas, sageli tumedamad õied (Kevan & Baker, 1983). Uuringu tulemused Lääne-Kaskaadidel Washingtonis näitasid ka, et väga halvasti valgustatud kohtades oli nii taimeliikide, nende õite värvuse, kui ka üldine morfoloogiline mitmekesisus madal (Del Moral & Standley, 1979). Peamiseks põhjuseks on ilmselt see, et hämaras ja tumedal taustal paistavad heledad õied tolmeldajatele, kelleks on neis kohtades peamiselt väikesed kärbsed, lihtsalt paremini välja.

Kaudselt võib kasvukoha valgustatus ka teistmoodi mõjutada taimede õievärvi. Nii selgus vaatlusel Kalifornia avatud rohumaadel, et 45% seal kasvavatest taimedest olid kollast värvi õitega, samas kui seal lähedal paiknevas metsatukas oli 91% taimedest roosade või valgete õitega (Kevan & Baker, 1983). Wasatchi mägede hästi valgustatud paikades kollaste õitega taimede hulk liigirikkuse kasvades vähenes, samas kui siniste õitega taimede hulk kasvas. Seda seletati spetsialiseerunud tolmeldajate mõjuga — suur tähtsus oli antud paigas mesilastel (Kevan & Baker, 1983). Kuna mesilased eelistavad kollast värvi õitega taimi, siis on avatud rohumaadel seda värvi õitega taimeliikidel teiste ees eelis.

Kaudselt mõjutab erinevate värvide esinemise sagedust ka niiskus (Del Moral & Standley, 1979). Seda peamiselt seetõttu, et erinevatel perekondadel on erinevad nõudlused mulla- ja õhuniiskuse suhtes — kuivades kasvukohtades on ühed liigid eelisseisundis, niisketes aga teised. Kahjuks polnud artiklis mainitud, mis värvi niiskes kasvukohas kasvavad taimed olid ja kas mõni värvus ka tugevalt teiste üle domineeris.

Õievärvuse polümorfism on enam levinud selliste taimeliikide seas, mille õied sisaldavad roosasid, punakaslillasid või siniseid antotsüanidiini pigmente (Warren & Mackenzie, 2001). On leitud, et antotsüanidiinide hulk õies võib olla mõjutatud keskkonnamõjude varieeruvuse ja ka stressi taluvuse poolt. Need taimed, mille õied olid pigmentatsiooniga, kasvasid edukamalt veepuuduses. Ilma pigmentita õitega taimed kasvasid värviliste õitega taimedest paremini keskmise niiskusega pinnasel. Selle nähtuse täpne mehhanism on teadmata, kuid arvatakse, et antotsüanidiini süntees võib olla markeriks muude flavonoidühendite sünteesist. Need ühendid aitavad likvideerida stressiga tekkinud vabu radikaale ja seetõttu on neil oluline mõju taime võimele kasvada karmides tingimustes (Warren & Mackenzie, 2001). Selline polümorfism säilib tänu keskkonna heterogeensusele, sest antotsüanidiinide tootmine on kasulik stressi tingimuses, kuid soodsamates kasvutingimustes taimele pigem koormaks.

2.5. Õievärvuste geograafilised eripärad

Mõnele piirkonnale maailmas on omane väga omapärane õievärvuste spekter. Tšiilis Juan Fernandesi saartel on 41% taimedest rohelist värvi õitega, samas kui enamikes paikades maailmas ei ületa roheliste õitega taimeliikide arv 7-8% kõigist taimeliikidest (Weevers, 1952; Bernardello *et al.*, 2001). Seda eripära on seletatud ookeanisaartele omase tolmeldavate putukate vähesusega. 47%-le sealsest floorast on omane tuultolmlemine, 9% liikidest on lindude poolt tolmeldatavad (Bernardello *et al.*, 2001). Putukaliike on saarel suhteliselt vähe ja pole kindel, kas ükski saarel kasvavatest taimeliikidest on üldse putukate poolt tolmeldatav.

Pikaajalise eraldatuse, ookeaniline kliima, uute ja kauaaegselt seal elanud liikide kooseksisteerimise tulemusel on kujunenud väga omanäoliseks ka Uus-Meremaa flora (Webb & Kelly, 1993). Uus-Meremaal on kõigist õitest 60% valget värvi (Godley, 1979; Lloyd, 1985). Ainult mäestike flooras võib valgete õite osakaal veel suurem olla — 78% (Swenson & Bremer, 1997). Samas Briti saartel on sama näitaja kõigest 25%. Punast, violetset ja sinist tooni õisi leidub Uus-Meremaal harva. Nii on see ka

perekondades, millede esindajad mujal maailmas on enamasti eredavärvilised, näiteks *Gentiana* (emajuur) ja *Myosotis* (lõosilm) (Webb & Kelly, 1993). Sellist nähtust on kirjeldatud ka mujal maailmas. Nii on suurt valgete õite osakaalu mainitud veel Galapagose saartel, Tierra del Fuegol ja ka Lõuna-Andides (Lloyd, 1985).

Uus-Meremaa floora teisteks iseloomulikeks joonteks on veel:

1. Lihtne õie ehitus. Õied on enamasti radiaalse sümmeetriaga või tunduvalt harvem bilateraalse sümmeetriaga (Lloyd, 1985).
2. Tolmukad õietolmuga on tolmeldajatele kergesti ligipääsetavad. Sama kehtib ka õienektari kohta, mida esineb õites tavaliselt väikestes kogustes (Webb & Kelly, 1993).
3. Kellukjas, kupjas ja putkjas on enim esinevateks õieehitustüüpideks (Godley, 1979; Kalda, 1970).
4. Õied on enamasti väikesed, mis muudab nad tolmeldajatele veelgi raskemini märgatavamateks. Sellest hoolimata on risttolmlemine Uus-Meremaal sama sagedasti esinev kui mujal maailmas (Lloyd, 1985).
5. Ebatavaliselt suur protsent on ühekojalisi ja polügaamseid taimi (Godley, 1979). Ka paljude selliste liikide ja perekondade esindajad, mis mujal on kahekojalised, on Uus-Meremaal ühekojalised. Godley andmetel on Uus-Meremaal kasvavatest taimeliikidest koguni 12 -13% ühekojalised. Nii kõrget dimorfismi taset esineb mujal maailmas harva.
6. Tavalisest rohkem esineb lihakate viljadega taimi. Selliseid taimi esinebki saartel sagedamini ja arvatakse, et lihakate viljade, lindude poolt seemnete levitamine ja lahksugulisuse tavapärasest kõrgema taseme vahel on seos (Webb & Kelly, 1993).

Enamasti põhjendatakse nii suure hulga valgete õite esinemist ja ka muid morfoloogilisi iseärasusi kohalikus flooras, Uus-Meremaal elavate spetsialiseerumata tolmeldajate rohkusega (Godley, 1979). Vähe esineb näiteks pikasuiselisi mesilasi, surulasi ja liblikaid. Need vähesed mesilaste liigid mis esinevad, on kõik lühikeste suistega ja suhteliselt primitiivsed. Peamisteks tolmeldajateks ongi Uus-Meremaal kimalased ja herilased.

Palju on arutletud, kas valgeõielised liigid on olnud kunagi märksa laiemalt levinud ja nüüd ainult Uus-Meremaale kasvama jäänud või ongi nad seal tekkinud ja evolutsioneerunud. Asja teeb veel segasemaks fakt, et lähedal asuvatel saartel on

paljudel liikidel eredavärvilised õied, kuigi nende lähedased sugulased Uus-Meremaal on valgete õitega. Samas on neil saartel veel vähem putukaliike kui Uus-Meremaal (Swenson & Bremer, 1997). Selle kohta, miks see nii on, on püstitatud erinevaid hüpoteese. Uus-Meremaa ja selle lähedal asuvate saarte floora kladistiliste analüüside põhjal otsustades tundub siiski kõige tõenäolisem versioon, et valgeõielised taimed on tekkinud ja arenenud Uus-Meremaal (Swenson & Bremer, 1997).

3. Materjal ja metoodika

Eesti flora on defineeritud “Eesti taimkatte” (Kukk, 1999) järgi. Eesti NSV Flora ning Eesti taimede määraja (Eichwald, 1956, 1959, 1969, 1971, 1978, 1984; Eilart, 1973; Leht, 1999) ja interneti otsingute abil tegin kindlaks Eestis leiduvate pärismaiste ja Eestis naturaliseerunud taimede õite värvused ja sisestasin need Eesti flora tabelisse. Tabelist jätsin välja puud, sõnajalgtaimed, kõrrelised, lõikheinalised ja muud taimed, millel väljapaistev õis puudub. Lisaks jäid veel tabelist välja taimed, mille õis on mitmevärviline, näiteks võõrasema (*Viola wittrockiana*). Põõsastest jäi välja harilik sarapuu (*Corylus avellana*), millel emas- ja isasõied on erinevat värvi. Taimede puhul, millel on mitut erinevat värvi õisi, märkisin tabelisse kõige sagedamini esineva õievärvuse. Välja jäid tabelist ka need paar liiki, mille õit määrajates pruunina kirjeldati. Üheks selliseks oli näiteks harilik porss (*Myrica gale*). See metoodika kattub oma printsiipidelt väheste õievärvispektri uuringutega (Weevers, 1952).

Interneti andmeid kasutasin õite värvuste hindamisel neil juhtudel, kui kasutatud määrajates info taimede õievärvuse kohta puudus või andsid erinevad määrajad värvuse kohta vastukäivat infot. Nii näiteks on väike käopõll (*Listera cordata*) “ENSV flora” järgi violetjaspunane, kuid “Eesti taimede määrajas” on õievärvuseks märgitud punakasroheline. Liivatee-võrmi (*Cuscuta epithimum*) õied on “ENSV flora” järgi valged, “Eesti taimede määrajas” on neid heleroosadena kirjeldatud. Sellistel juhtudel otsisin internetist konkreetse taimede pildi ja kandsin sobivamana tundunud värvuse tabelisse, antud näite puhul valge.

Andmete analüüsimiseks tuli mõned värvused liita. Nii läksid kollakasroheline kirja rohelisena ja tumepunane punasena. Kokku jäi tabelisse seitse värvust — valge, kollane, roheline, punane, roosa, sinine ja violetne.

Eesti flora õievärvuste spektrit võrdlesin teiste maade floorade värvispektritega (Weevers, 1952).

Värvuste jaotuse mitmekesisuse arutamisel sugukondades ja perekondades kasutasin eri värvuste arvu, Simpsoni indeksit ning ühtluse indeksit (Begon *et al.*, 1996).

Simpsoni indeks $D = 1 / \text{SUM } (p_i^2)$, kus p_i on värvi osakaal vastava sugukonna või perekonna liikide hulgast. Kõik esinenud värvused summeeritakse 1 kuni S. Kui kõiki värvuseid on ühepalju, siis on D võrdne värvuste koguarvuga S.

Ühtluse valem $E = D/D_{\text{max}}$ ehk $E = D/S$. Ühtlus saab varieeruda nulli ja ühe vahel, ühtlus on võrdne ühega, kui kõiki värvuseid on täpselt ühepalju.

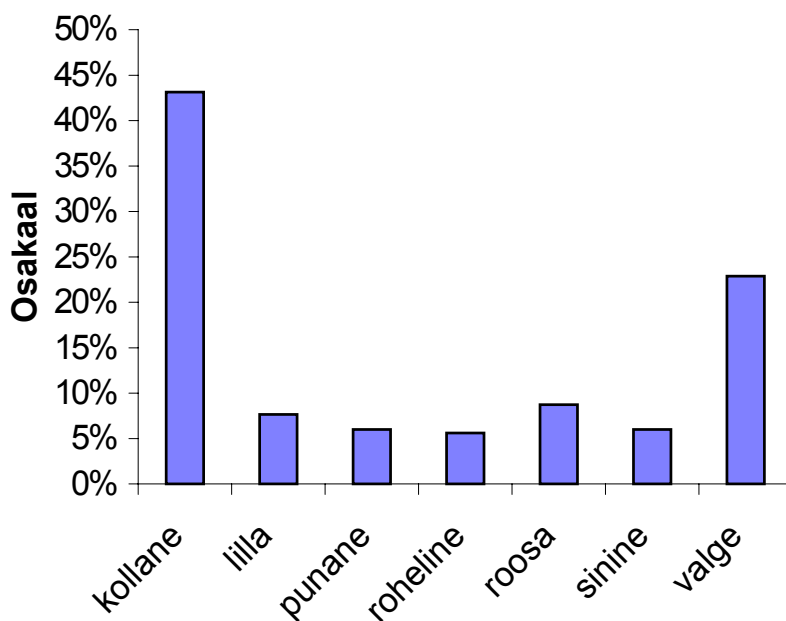
Ühtluse valem on sõltumatu värvuste arvust, Simpsoni valem on mõjutatud nii värvuste arvust sugukonnas või perekonnas kui ka nende ühtlusest (Begon *et al.*, 1996).

Selleks, et selgitada välja taimeliikide õievärvuse seost erinevate keskkonnatingimustega, leidsin eri kasvukohatingimuste kohta eri värvuste osakaalud, mis seostasin korrelatsiooni abil Ellenbergi indikaatorväärtustega (Ellenberg, Weber *et al.*, 1991). Hii-ruut testi kasutasin, et uurida, kas taimeliigi õievärvusel ja tema kuulumisel teatavasse kultuurisuhtetüüpi, looduskaitse aluste liikide või punaseraamatu liikide hulka, on seos.

4. Tulemused

4.1. Eesti floora värvispekter

Eesti floorast leiti õievärvused 1221 liigi kohta. Jooniselt 7 on näha, et Eestis kasvavatest taimeliikidest väga suurel osal (43%) on kollased õied. Selle põhjuseks on suur hulk võilille (*Taraxacum*) ja hunditubaka (*Hieracium*) liike. Ka valgete õitega taimi on suhteliselt palju — ca 23%. Seevastu teisi õievärvuseid — sinist, rohelist, lillat, roosat ja punast, esineb Eesti õistaimedel tunduvalt vähem. Kõigi nende värvuste osakaal Eesti flooras kõigub vahemikus 5...10 %. Kogu Eesti floora Simpsoni indeks on 3,8 ja ühtlus 0,55.



Joonis 7. Eesti floora õievärvuste spekter.

4.2. Eesti floora värvispekter võrrelduna teiste maade flooradega

Võrreldes teiste maade flooradega on Eestis rohkem kollaste õitega taimi (Tabel 1). Veidi vähem kui mujal maailmas esineb meil roheliste ja valgete õitega taimi. Sinist ja erinevaid punase varjundeid oli Eesti flooras enam-vähem sama palju kui mujal maailmas. Enim erineb Eesti floora õie värvuste spekter Jaava ja Troopilise Aafrika õievärvuste spektritest.

Tabel 1. Eesti floora õievärvuste spekter (%) võrrelduna floora spektritega mujal maailmas. Iga riigi juures on antud valimi suurus.

Värvus	Eesti (1221)	Prantsusmaa (2375)	Holland (1000)	Šveits (1825)	Rootsi (1350)	Jaava (1900)	Troopiline Aafrika (5500)
Roheline	6	6	8	7	8	7	8
Valge	23	27	27	26	26	30	26
Kollane	42	31	32	31	33	30	27
Punane- roosa- lilla	23	30	29	30	28	30	33
Sinine	6	6	6	6	6	3	6

4.3. Õievärvuste jagunemine suuremates sugukondades

Tabelis 2 on esitatud kümne suurema Eestis esindatud sugukonna värvuste arv ja värvuste jagunemise ühtlus sugukondades. Kõige suurem värvuste ühtlus on käpaliste sugukonnas, kus on esindatud kõik vaadeldud värvused peale sinise. Korvõieliste sugukonnas, kus on esindatud kõik seitse õievärvust, on ühtlus väga väike. Siin väljatoodud sugukondadest on suhteliselt suur ühtlus veel roosõieliste ja huulõieliste sugukondades.

Tabelis 3 on näidatud, palju erineva õievärvusega taime liike neis sugukondades esineb. Erinevatesse sugukondadesse kuuluvate taimeliikide õitel võib olla väga erinev värvispekter. Kui korvõieliste sugukonda kuuluvatel liikidel esineb kõiki tabelis toodud värve, siis sarikaliste sugukonda kuuluvatel liikidel esineb ainult kolme värvi õisi: valgeid, kollaseid ja rohelisi.

Tabel 2. Õievärvuste arv, nende Simpsoni mitmekesisuse koefitsient ja ühtlus Eesti suuremates taimesugukondades.

Sugukond	Värvuste arv	Simpson	Ühtlus
sarikalised	3	1,3	0,42
korvõielised	7	1,3	0,19
ristõielised	5	2,4	0,47
nelgilised	6	1,9	0,31
liblikõielised	6	3,7	0,62
huulõielised	6	4,3	0,72
käpalised	6	5,6	0,93
tulikalised	4	2,2	0,55
roosõielised	5	4,0	0,81
mailaselised	6	3,9	0,64

Tabel 3. Õievärvused liigiti Eesti suuremates sugukondades.

Sugukond	Kollane	Lilla	Punane	Roheline	Roosa	Sinine	Valge	Kokku
sarikalised	3			1			32	36
korvõielised	331	9	12	1	3	10	15	381
ristõielised	29	2		2	1		26	60
nelgilised	2	1	4	1	7		37	52
liblikõielised	28	12	7		11	1	6	65
huulõielised	2	13	6		7	6	2	36
käpalised	5	8	6	3	5		5	32
tulikalised	28	6				1	10	45
roosõielised	23		7	19	19		39	107
mailaselised	12	6		1	3	14	3	39

4.4. Õievärvuste jagunemine suuremates perekondades

Tabelis 4 on näidatud õievärvuste mitmekesisus viieteistkümnes suuremas perekonnas. Kõige suurem on ühtlus perekonnas ristik, kus kõik neli selles perekonnas esinevat õievärvust jagunevad suhteliselt ühtlaselt (kollane — 25%, punane — 25%, roosa — 33% ja valge — 17%). Suhteliselt suur on ühtlus ka perekondades kortsleht, kannike, kurereha ja kirburohi, kus ühtlus jääb küll alla 0,9, kuid on siiski suur võrreldes teiste perekondadega. Hoopis väike on ühtlus perekondades mailane, põisrohi, oblikas ja maran, kus ühtlus kõigub kõigest 0,5 juures.

Tabelis 5 on näidatud, palju erineva õievärvusega taime liike nendes perekondades esineb. Välja on jäetud need perekonnad, kus esineb ainult üks värvus. Näiteks on perekonnas võilill 166 liiki, kuid kõik need on kollaste õitega.

Tabel 4. Õievärvuste arv, nende Simpsoni koefitsent ja ühtlus suuremates perekondades.

Perekond	Värvuste arv	Simpson	Ühtlus
kortsleht	2	1,7	0,85
hanemalts	2	1,2	0,61
pajulill	2	1,2	0,61
madar	2	1,4	0,70
kurereha	4	3,3	0,83
kirburohi	2	1,7	0,84
maran	2	1,1	0,57
tulikas	2	1,6	0,79
kibuvits	3	1,3	0,43
oblikas	2	1,1	0,57
põisrohi	4	1,8	0,45
ristik	4	3,8	0,95
mailane	3	1,4	0,48
hiirehernes	2	1,4	0,71
kannike	2	1,6	0,82

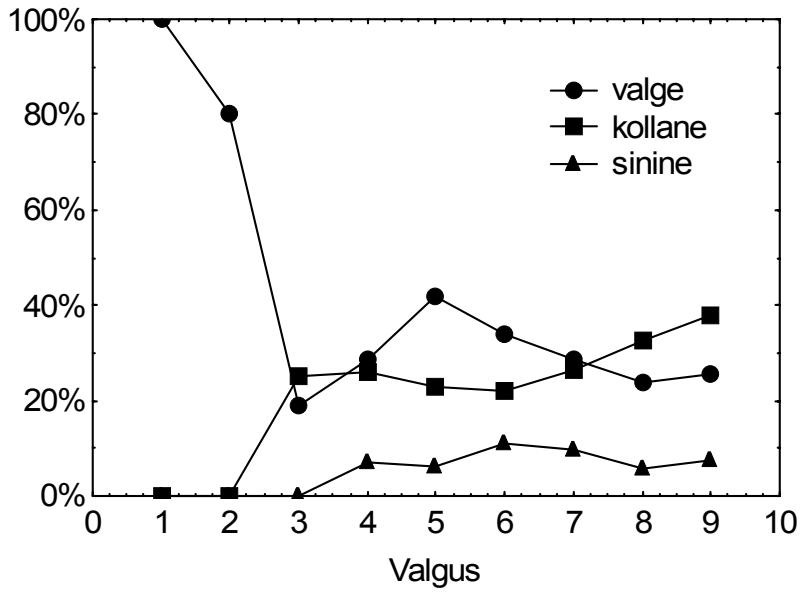
Tabel 5. Õievärvused liigiti Eesti suuremates perekondades.

Perekond	Kollane	Lilla	Punane	Roheline	Roosa	Sinine	Valge	Kokku
kortsleht	7			17				24
hanemalts			1	9				10
pajulill			1		9			10
madar	3						14	17
kurereha		2	4		3	1		10
kirburohi					4		10	14
maran	14		1					15
tulikas	19						6	25
kibuvits			1		14		1	16
oblikas			14	1				15
põisrohi			1	1	1		8	11
ristik	3		3		4		2	12
mailane		2				14	1	17
hiirehernes		9					2	11
kannike		14				5		19

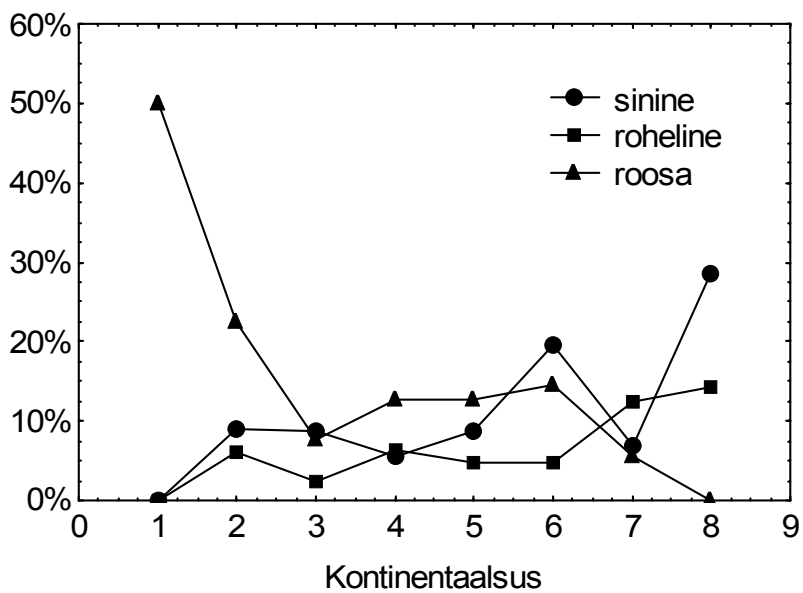
4.5. Erinevate keskkonnatingimuste seos taimede õievärvustega

Joonistel 8-12 on näha erinevat värvi taimeliikide jagunemist erinevate keskkonnatingimuste vahel. Joonistel on toodud vaid need õievärvused, mille tähtsus oli statistiliselt oluline.

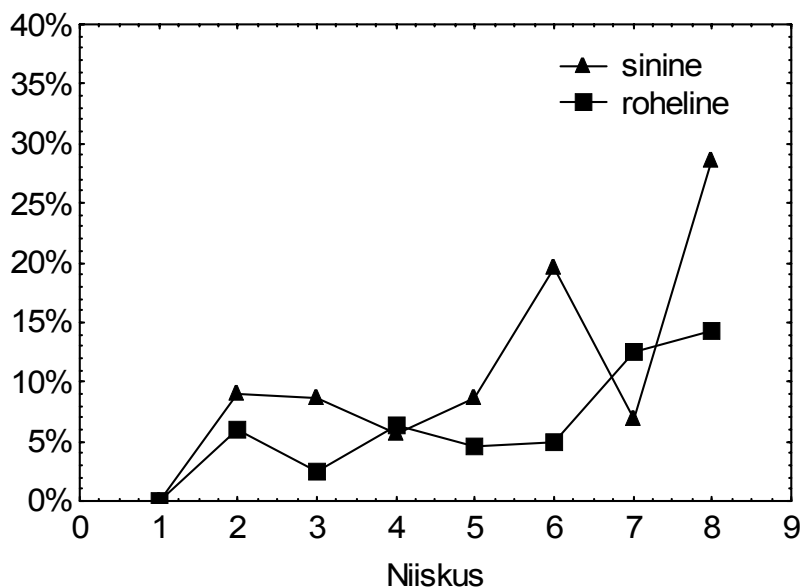
Päris varjus kasvavaid taimeliike on vähe, kõige enam on nende hulgas valgete õitega taimeliike (Joonis 8). Hästi valgustatud kasvukohtades on oluliselt rohkem kollaste ja siniste õitega taimeliike kui varjulistes kasvukohtades. Siniste ja roheliste õitega taimeliike esineb kõige enam kontinentaalsemas kasvukeskkonnas (Joonis 9). Roosade õitega taimed kasvavad sagedamini merelisema kliimaga paikades. Siniste ja roheliste õitega taimeliike leidub rohkem niisketes kasvukohtades (Joonis 10). Valgete õitega taimeliigid kasvavad sagedamini happelisel mullal, roheliste ja kollaste õitega taimeliike leidub rohkem aluselisel mullal (Joonis 11). Roheliste õitega taimeliike kasvab rohkem toitainerikkal mullal (Joonis 12).



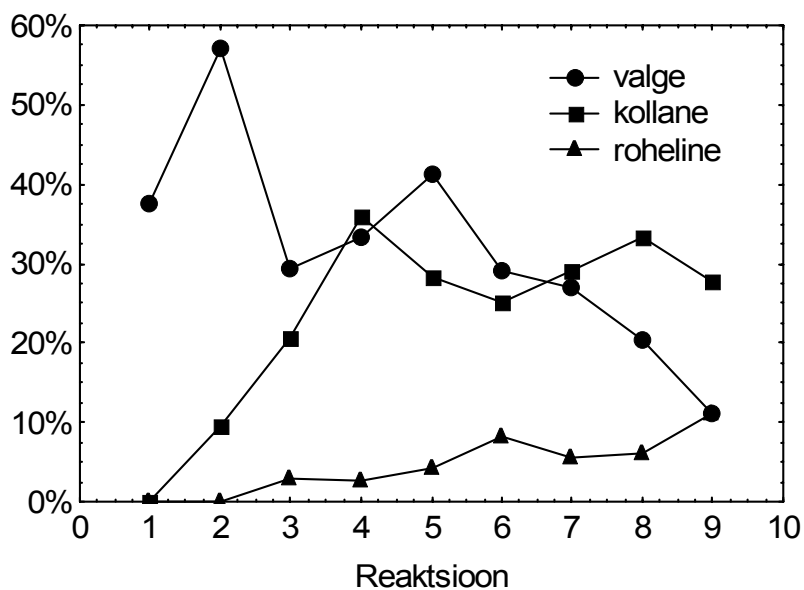
Joonis 8. Valget, kollast ja sinist värvi taimeliikide jagunemine Eesti erineva valgustatusega kasvukohtade vahel. Korrelatsioonid: valge $r=0,71$, $P=0,0031$; kollane $r=0,86$, $P=0,003$; sinine $r=0,76$, $P=0,017$.



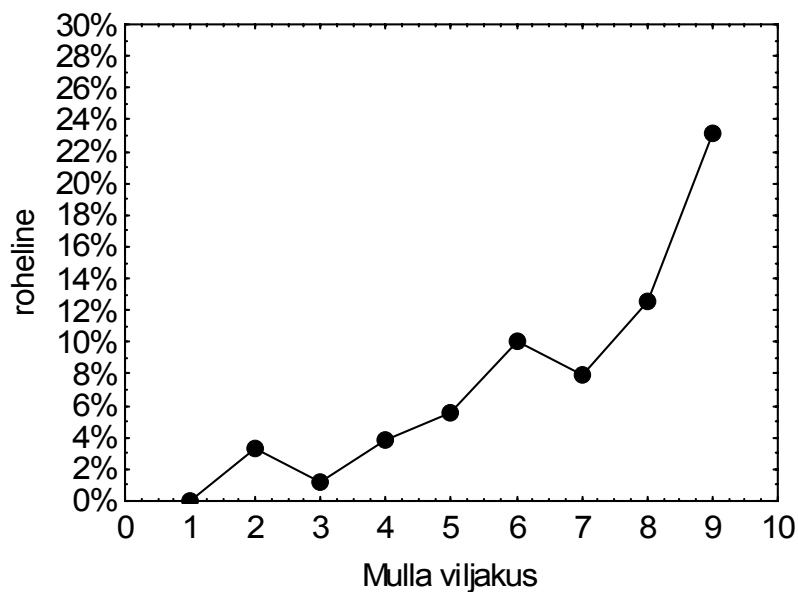
Joonis 9. Sinist, rohelist ja kollast värvi õitega taimeliikide jagunemine Eesti erineva kontinentaalsusega kasvukohtade vahel. Korrelatsioonid: sinine $r=0,73$, $P=0,039$; roheline $r=0,83$, $P=0,009$; roosa $r=0,78$, $P=0,021$



Joonis 10. Sinist ja rohelist värvi taimeliikide jagunemine Eesti erineva niiskusega kasvukohtade vahel. Korrelatsioonid: sinine $r=0,73$, $P=0,039$; roheline $r=0,84$, $P=0,009$



Joonis 11. Valget, kollast ja rohelist värvi õitega taimeliikide jagunemine Eesti erineva happelisusega kasvukohtade vahel. Korrelatsioonid: valge $r=0,78$, $P=0,012$; kollane $r=0,74$, $P=0,022$; roheline $r=0,92$, $P=0,001$



Joonis 12. Rohelist värvi õitega taimeliikide jagunemine erineva toitainesisaldusega kasvukohtade vahel Eestis. Korrelatsioon: $r=0,9$, $P=0,001$

4.6. Eesti taimede õievärvuste jaotus levikupiiri, võõrliikide, kultuurisuhte ja looduskaitsega

Erineva õievärvusega taimeliigid on Eesti territooriumil jõudnud erinevate levikupiirideni (Tabel 6). Selgemalt eristub, et valgete ja siniste õitega taimeliikide levikupiir on põhjakaares, roosa, kollase ja lilla õiega taimeliikide oma kirdes.

Kõige rohkem on pärismaiseid taimi kollaste õitega taimeliikide hulgas (Tabel 7). Valgete ja roosade õitega taimeliikide hulgas on mõnevõrra rohkem naturaliseerunud liike kui muud värvi õitega taimeliikide hulgas.

Erinevat tüüpi kultuurisuhetega taimed erinevad oma värvilt oluliselt (Tabel 8). Apofüütide, hemeradiafooride ja antropofüütide hulgas on enamik taimeliike kollast või valget värvi õitega. Hemerofobsete taimeliikide hulgas esineb kõiki õievärvusi enam-vähem võrdselt.

Palju looduskaitse all olevatest taimeliikidest on roosade, lillade või valgete õitega (Tabel 9). Kollast värvi õitega taimeliikide hulgas on kaitse all olevaid taimi tunduvalt vähem.

Tabel 6. Erinevat värvi õitega taimeliikide levikupiirid Eestis. $\chi^2=126,8$, $df=36$, $P < 0,001$

Piir	Valge	Lilla	Kollane	Roheline	Punane	Sinine	Roosa	Kokku
Lääne-loode	14	3	11	4	6	3	6	47
Ida	8	2	14	2	5	4	2	37
Edela-Lõuna-kagu	17	3	17	10	2	3	6	58
Endeem	9	3	65	1	0	0	1	79
Põhja	30	10	20	4	8	10	6	88
Kirde	17	12	29	5	7	4	16	90
Kokku	95	33	156	26	28	24	37	399

Tabel 7. Erinevat värvi õievärvusega taimeliikide hulk Eestis pärismaiste ja naturaliseerunud taimeliikida hulgas. $\chi^2 = 317,3$, $df=6$, $P=0,008$

Staatuse Eestis	Valge	Lilla	Kollane	Roheline	Punane	Sinine	Roosa	Kokku
Pärismaine	246	89	498	64	69	66	91	1123
Naturaliseerunud	32	6	27	4	4	7	15	95
Kokku	278	95	525	68	73	73	106	1218

Tabel 8. Erinevat värvi õievärvusega taimeliikide hulk Eestis erinevate kultuurisuhtega taimeliikideda hulgas. $\chi^2=64,5$, $df=18$, $P < 0,001$

Kultuurisuhe	Valge	Lilla	Kollane	Sinine	Roheline	Roosa	Punane	Kokku
Apofüüt	79	24	128	27	17	25	26	326
Hemeradiafoor	131	48	195	27	37	49	30	517
Hemerofoob	25	10	26	5	4	12	2	84
Antropofüüt	43	11	170	14	10	20	12	280
Kokku	278	93	519	73	68	106	70	1207

Tabel 9. Erinevat värvi õitega taimeliikide looduskaitse alla kuulumine Eestis.

$\chi^2 = 31,5$, $df=6$, $P < 0,001$

LK	Valge	Lilla	Kollane	Sinine	Roheline	Roosa	Punane	Kokku
Ei ole LK all	244	71	493	64	61	92	62	1087
On LK all	34	22	31	9	7	14	10	127
Kokku	278	93	524	73	68	106	72	1214

5. Arutelu

Eesti flora õitevärv on kirev. Kõige enam on Eestis kollaste õitega taimi (Joonis 7). Enamik kuulub neist ühte kahest suurest perekonnast — võililled ja hunditubakad. Selline suur hulk kollaste õitega taimi on ka üks Eesti flora peamisi erinevusi, võrreldes värvispektrit teiste maade omadega. Näiteks on Jaaval kõigest 30% taimedest kollaste õitega Eesti 43% vastu (Weevers, 1952). Valget värvi õisi on Eesti flooras, võrreldes teiste vaadeldud maadega, pisut vähem. Teiste värvuste jaotuse osas nii suuri erinevusi märgata ei ole. Sinised ja punase erinevad toonid olid kõigis vaadeldud floorades suhteliselt sarnase jaotusega. Valgete õitega taimeliike tolmeldavad peamiselt kärbsed, nahkhiired ja õõliblikad (Masing, 1979). Kindlasti tasuks uurida, kas valgete õitega taimeliikide nappuse taga võiks olla ka vastavate tolmeldajaliikide vähesus Eestis. Võimalik on ka, et Eestis on ööd suviti niivõrd valged, et tolmeldavad putukad näevad ka muid heledaid õisi ja seetõttu on meil valgeid õisi mõnevõrra vähem kui soojema kliima ja pimedamate suveöödega piirkondades.

Saadud tulemusi võis mõjutada kollast värvi õitega taimeliikide suur hulk Eesti flooras. Kui jätsin analüüsides välja kolm suuremat kollaste õitega perekonda võilill, hunditubakas ja karutubakas, jäi olulisuseniivo alla 0,05 kultuurisuhte ja levikupiiri analüüsides puhul. Staatus Eestis, looduskaitse ja punase raamatu analüüsides olulisus langes. Ellenbergi tabelis pole pisiliike eraldi arvestatud, nii et neid analüüses kollast värvi õitega mikroliikide suur hulk mõjutada ei saanud. Lisaks on Eesti flooras ka muud värvi õitega liigiohtraid perekondi, mis mõnevõrra tasakaalustavad perekond võilille ja teiste suurte kollast värvi õitega perekondade mõju.

Internetist võetud õievärvuste puhul tuleb mängu ka subjektiivsus. Kui sinise ja punase värvuse eristamisega probleeme ei teki, siis erinevate lillat värvi toonide puhul on sageli raske otsustada, mis värvus lõpuks kirja panna. Seda oli märgata ka erinevate määrajate kasutamisel, kus sageli üks koostaja oli pannud ühe, teine teise värvuse. Selle kohta on toodud näide meetoodika osas. Suurim probleem ongi erinevate üleminekutoonide

eristamine. Väga suuri erinevusi värvuste eristamisel erinevates määräjates siiski ei kohanud.

Vaadeldud maadest on kõige sarnasemalt Eesti floora õievärvused jaotunud Rootsiiga (Tabel 1). Küllaltki sarnaselt on värvused jaotunud veel Šveitsi ja Hollandiga. Kõige rohkem erineb Eesti taimede õievärvuste jaotus troopilise Aafrika omast. Saadud tulemused on loogiliselt seletatavad geograafilise kaugusega vaadeldud maadest. Et Rootsi asub Eestile tunduvalt lähemal kui Aafrika, siis on suhteliselt loogiline, et ka Rootsi floora on Eesti flooraga sarnasem kui teises kliimavööndis asuva Aafrika taimestik.

On suhteliselt ootuspärane, et liigirikkamas sugukonnas esineb ka rohkem õievärvuseid, samas liikide arv sugukonnas või perekonnas ei ole üldjuhul seotud ühtlusega (Tabelid 3, 5). Seda, et perekonna suuruse ja perekonnas esindatud õievärvuste jaotuse vahel erilist seost ei ole, näitlikustab hästi perekond võilill, milles on 166 liiki, kuid kõik need on kollast värvi õitega.

Samuti tuleb tulemustest selgelt välja, et kui ühtedes sugukondades ja perekondades on õite värvused suhteliselt ühtlaselt jaotunud, siis teistes on ühtlus väike. Nii näiteks on korvõieliste sugukonnas esindatud kõik vaadeldud värvused kuid nende värvuste jagunemise ühtlus liikide vahel on madal, sest selles sugukonnas on ebaproportsionaalselt palju kollaste õitega taimi (87%). Suure hulga kollaseid õisi annab korvõieliste sugukonnale võilille ja hunditubaka perekond. Suhteliselt suur on ühtlus käpaliste sugukonnas, kus õievärvuste jagunemise ühtlus on üle 0,9 (Tabel 2).

Vaadeldud perekondadest on suurim õievärvuste ühtlus perekonnas ristik, milles kõik esindatud neli õie värvust jagunevad suhteliselt ühtlaselt (Tabel 4).

Valget värvi õitega taimeliigid eelistavad teistest hämaramat kasvukeskkonda (Joonis 8). Ka loetud kirjanduses on mitmes kohas märgitud, et valgete ja heleroosade õitega taimed eelistavad kasvada varjulistes kasvukohtades, sest tumedal taustal paistavad nad tolmeldajatele paremini silma (Kevan & Baker, 1983). Kasvukoha valgustatus oli kõige olulisem kollase ja sinise õitega taimeliikidele (Joonis 8). Need on sageli tüüpilised

niidutaimed, mille tolmeldajateks on mesilased (Kevan & Baker, 1983; Raven *et al.*, 1999).

Siniste ja roheliste õitega taimeliike leidub Eestis kõige rohkem niisketes kasvukohtades (Joonis 10). Kirjanduses (Warren & Mackenzie, 2001) oli küll mainitud, et pigmenteerunud õitega taimed taluvad valgete õitega taimedest paremini veepuudust, kuid Eesti floorat uurides ei õnnestunud sellele väitele kinnitust leida.

Kõige happelisemat kasvukohta eelistavad Eestis valgete õitega taimeliigid ning kõige aluselisemat mulda vajavad kasvamiseks roheliste ja kollaste õitega taimeliigid (Joonis 11). Lubjarikkamad kasvukohad (näiteks loopealsed, loometsad) on enamjaolt ka valgemed, soojemad ning kuivemad. Sellist tüüpi kasvukohas on mesilased ja kimalased peamisteks tolmeldajateks. See võiks seletada suure arvu kollast värvi õitega taimeliikide kasvumist aluselisel mullal. Kõige toitainerikkamat mulda vajavad Eestis samuti rohelist värvi õitega taimeliigid (Joonis 12). Põhjuseks võib olla see, et roheliste õitega taimeliikide hulka kuulub Eestis palju prahipaiga taimi, näiteks hanemalts ja kõrvenõges. Sellistes kasvukohtades ongi sageli suhteliselt toitainerikas ja aluseline muld. Roheliste õitega on ka mitmed põlluumbrohud, näiteks maltsad. Suure osa roheliste õitega taimeliikidest kuuluvad kortsleheliste perekonda, mis eelistavad kasvada suhteliselt viljakatel niitudel ja karjamaadel.

Pärismaistel taimedel domineerib tugevalt kollane värvus ja palju on ka valgete õitega taimi, naturaliseerunud taimede hulgas esinevad erinevad värvid suhteliselt võrdsel hulgal (Tabel 7). Suurem osa kollaste õitega pärismaistest taimeliikidest kuulub kindlasti perekondadesse võilill, karutubakas ja hunditubakas.

Väga paljud looduskaitse all olevatest liikidest on roosade, lillade või valget värvi õitega (Tabel 9). Suur osa nendest looduskaitse all olevatest taimeliikidest kuulub käpaliste hulka, seetõttu on ka antud värvitoonid kõige enam esindatud. Siin võib olla ka mõjutajaks inimese maitse-eelistused erinevate õievärvide suhtes, sest võrreldes kollast värvi õitega taimedega, leidub eesti flooras roosat ja lillat värvi õitega taimi tunduvalt vähem ja seetõttu ehk tunduvad erilisemad.

Õievärvused on osa mitmekesisusest ja nende jaotuse ning seoste analüüs võimaldab bioloogilist mitmekesisust paremini mõista ja kaitsta.

6. Kokkuvõte

Töö teoreetilise osa eesmärgiks oli anda ülevaade erinevatest õite värvipigmentidest ja sellest, kuidas nende pigmentide hulga varieeruvus või siis teiste ühenditega erinevate kompleksühendite moodustamine mõjutab värvipigmentide poolt õitele antavat värvust. Samuti on kirjeldatud õievärvuse reageerimist erinevate keskkonnafaktorite muutumisele ning tolmeldava fauna mõju taimeliikide õievärvusele. Eraldi on välja toodud regionaalsed floorad, kus on muu maailmaga võrreldes suur valgete õite osakaal.

Uurimistöö osa eesmärgiks oli uurida, kuidas jagunevad erinevad õievärvused Eesti flooras üldiselt ning kuidas on värvused jagunenud suuremates sugukondades ja perekondades. Lisaks võrreldi Eesti floora värvispektrit mõnede teiste maade värvispektriga. Saadud tulemustest ilmneb, et suur hulk (43%) Eestis kasvavatest taimeliikidest on kollase õiega. Kollaste õitega taimeliikide rohkus ongi peamine erinevus Eesti ja teiste vaadeldud maade floorade värvispektrite vahel. Kõige suurema värvide mitmekesisusega on Eestis sugukonnad Orchidacea ja Laminacea ning perekonnad *Trifolium* ja *Geranium*.

Uurides keskkonnatingimuste seost taimede õievärvusega ilmnes, et suur osa varjus kasvavatest taimeliikidest on valget värvi õitega. Hästi valgustatud kasvukohtades on oluliselt rohkem kollaste ja siniste õitega taimeliike kui varjurikastes kasvukohtades. Siniste ja roheliste õitega taimeliike esineb kõige enam kontinentaalsemas kasvukeskkonnas, samas kui roosade õitega taimed kasvavad sagedamini merelisema kliimaga paikades. Siniste ja roheliste õitega taimeliike leidub kõige enam niisketes kasvukohtades. Valgete õitega taimeliigid kasvavad sagedamini happelisel mullal, roheliste ja kollaste õitega taimeliike leidub rohkem aluselisel mullal. Roheliste õitega taimi kasvab kõige rohkem toitainerikkal mullal.

Veel uurisin töös Eesti kasvavate taimeliikide õievärvuste jaotust levikupiiri, võõrliikide, kultuurisuhte ja looduskaitse vahel. Erineva õievärvusega taimeliigid on Eesti territooriumil jõudnud erinevate levikupiirideni. Kõige rohkem on pärismaiseid

taimi kollaste õitega taimeliikide hulgas. Erinevat tüüpi kultuurisuhetega taimed erinevad oma värvilt oluliselt. Palju looduskaitse all olevatest taimeliikidest on roosade, lillade või valgete õitega.

Õievärvused on osa mitmekesisusest ning nende jaotuse ja seoste tundmine on suureks abiks bioloogilisest mitmekesisuse mõistmisel ning kaitsmisel.

7. Summary

The colour spectrum of Estonian flowers.

The purpose of this study is to give a review of different colour pigments of flowers and to show how the variability in the amount of those pigments and formation of different complexes with other compounds influences the colour given by those pigments. I also described flower colour response to different environmental factors and the influence of the pollinators on the flower colours. Special attention was paid to the description of the floras of some regions where relatively high proportion of white flowers can be found compared to the rest of the world.

The purpose of the practical part of this study was to examine the distribution of different flower colours in Estonian flora and the distribution of colours among largest families and genera. I also compared Estonian floral colour spectrum to floral colour spectra of some other countries. The results show that most plants in Estonia (43%) have yellow flowers. The abundance of yellow flowers is the biggest difference between the Estonian flora and the floras of other countries that were observed. The greatest colour variety in Estonian flora is in Orchidaceae and Lamiaceae families and in *Trifolium* and *Geranium* genera.

I examined the relation between environment and flower colour. The results of the study show that many flower species that grow in shade have white flowers. Flower species with yellow and blue flowers prefer to grow in well-lighted places. Flower species with blue and green flowers occur most commonly in the continental habitat but flower species with pink flowers are found more often in marine climate. Flower species with blue and green flowers appear more frequently in moist places. Flower species with white flowers grow more frequently in acid soil, flowers with yellow and green flowers are found more often in alkaline soil. Flower species with green flowers occur most commonly in nutritious soil.

I also examined Estonian flower species distribution between the margin of a distribution area, alien species, sensitivity to human impact and protected species. Flower species with different flower colours have reached different margin of a distribution area in Estonian territory. A great majority of native flower species in Estonia are with yellow flowers. Flower species with different sensitivity to human impact differ greatly in their flower colour. Many protected species have pink, lilac or white flowers.

The flower colours are part of the diversity. Knowing their distribution and relation will greatly help us understand and protect that biological diversity.

8. Tänuavaldused

Täna oma juhendajat Meelis Pärtelit suure abi eest selle töö valmimisel.

9. Kasutatud kirjandus

- Aida R., Yoshida K., Kondo T., 2000. Copigmentation gives bluer flowers on transgenic torenia plants with the antisense dihydroflavonol-4-reductase gene. *Plant Science*, **160**: 49-56.
- Becker H., 1996. Plant pigment puzzle complete - genetic engineering of flower pigments. *Agricultural Research Magazine*, **44**: 12-13.
- Begon M., Harper J. L., Townsend C. R., 1996. *Ecology: individual, population and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 876 p.
- Bernardello G., Anderson G. J., Stuessy T. F., 2001. A Survey of Floral Traits, Breeding Systems, Floral Visitors, and Pollination Systems of the Angiosperms of the Juan Fernandez Islands (Chile). *The Botanical Review*, **67**: 255-308.
- Bosch J., Retana J., Cerda X., 1997. Flowering phenology, floral traits and pollinator composition in a herbaceous Mediterranean plant community. *Oecologia*, **109**: 583-591.
- Bradshaw H. D., Schemske D. W. 2004. Allele substitution at a flower color locus produces a pollinator shift in monkeyflowers. *Nature*, **426**: 176-178.
- Briscoe A. D., Chittka L., 2001. The Evolution of Color Vision in Insects. *Annual Review of Entomology*, **46**: 471-510.
- Chittka, L., Waser N. M., 1997. Why red flowers are not invisible to bees. *Israel Journal of Plant Sciences*, **45**: 169-183.
- Dafni A., Kevan, P. G., 1996. Floral symmetry and nectar guides: ontogenic constraints from floral development, colour pattern rules and functional significance. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **120**: 371-377.
- Dafni A., Lehrer M., Kevan P. G., 1996. Spatial flower parameters and insect spatial vision. *Biological Review*, **72**: 239-282.
- Dodd S. C., Helenurm K., 2000. Floral variation in *Delphinium variegatum* (Ranunculaceae). *Madrono*, **47**: 116-126.
- Eichwald K. (koost.), 1956. *Eesti NSV flora 2*. Eesti Riiklik Kirjastus, Tallinn, 528 lk.
- Eichwald K. (koost.), 1959. *Eesti NSV flora 3*. Eesti Riiklik Kirjastus, Tallinn, 534 lk.
- Eichwald K. (koost.), 1969. *Eesti NSV flora 4*. Valgus, Tallinn, 766 lk.
- Eichwald K. (koost.), 1971. *Eesti NSV flora 8*. Valgus, Tallinn, 679 lk.
- Eichwald K. (koost.), 1978. *Eesti NSV flora 6*. Valgus, Tallinn, 614 lk.

- Eichwald K. (koost.), 1984. Eesti flora 9. Valgus, Tallinn, 448 lk.
- Eilart J. (koost.), 1973. Eesti NSV flora 5. Valgus, Tallinn, 737 lk.
- Ellenberg, H., Weber, H. E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W. and Paulißen, D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. - Scr. Geobot. **18**: 1-248.
- Encyclopædia Britannica Online 2004. [<http://www.eb.com/>] 18.november 2004.
- Fenster C.B., Armbruster W. S., Wilson P., Dudash M. R., Thomason J. D., 2004. Pollination Syndromes and Floral Specialization. Annual Review of Ecology and Systematics, **35**: 375-403.
- Frisch K., 1974. Mesilased ja lilled. Eesti Loodus, **6**: 339-349lk.
- Godley E. J., 1979. Flower biology in New Zealand. New Zealand Journal of Botany, **17**: 441-466.
- Gumbert A., Kunze J., Chittka L., 1999. Floral colour diversity in plant communities, bee colour space and a null model. Proceedings of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences, **266**: 1711-1716.
- Ida T. J., Kudo G., 2003. Floral color change in *Weigela middendorffiana* (Caprifoliaceae): Reduction of geitonogamous pollination by bumble bees. American Journal of Botany, **90**: 1751-1757.
- Justesen H., Andersen A. S., Brandt K., 1997. Accumulation of Antocyanins and Flavones during Bud and Flower Development in *Campanula isophylla* Moretti. Annals of Botany, **79**: 355-360.
- Kalda A. (koost.), 1970. Botaanika — õpik kõrgematele koolidele 2. osa, Süstemaatika. Valgus, Tallinn, 767 lk.
- Kevan P. G., Baker H. G., 1983. Insects as flower visitors and pollinators 1. Annual Review of Entomology, **28**: 407-453.
- Kevan P., Giurfa M., Chittca L., 1996. Why are there so many and so few white flowers? Trends in Plant Science, **8**: 280-284.
- Kukk T., 1999. Eesti taimestik. Teaduste Akadeemia Kirjastus, Tallinn. 464 lk.
- Leht M. (toim.), 1999. Eesti taimede määraja. EPMÜ ZBI, Tartu, 447lk.
- Lloyd D. G., 1985. Progress in understanding the natural history of New Zealand plants. New Zealand Journal of Botany, **23**: 707-722.
- Maavara V., 1992. Putukad värvirikkas maailmas. Eesti Loodus, **9/10**: 450-454.
- Margna U., 1989. Antotsüaanid -- looduse värvipaleti alus. Eesti Loodus, **6**: 362-369.

- Masing V. (koost.), 1979. Botaanika — õpik kõrgematele koolidele 3. osa, Taimeökoloogia, taimegeograafia, geobotaanika. Valgus, Tallinn, 414lk.
- Masing V., 1991. Putukad ja õied 1. Eesti Loodus, **7**: 437-440.
- Masing V., 1991. Putukad ja õied 2. Eesti Loodus, **8**: 494-498.
- Masing V. (koost.), 1992. Ökoloogialeksikon. Eesti Entsüklopeediakirjastus, Tallinn, 320 lk.
- Menzel R., Shmida A., 1993. The ecology of flower colours and the natural colour vision of insect pollinators: the Israeli flora as a study case. *Biological Review*, **68**: 81-120.
- Del Moral R., Standley L. A., 1979. Pollination of angiosperms in contrasting coniferous forests. *American Journal of Botany*, **66**: 26-35.
- Oberrath R., Böhning-Gaese K., 1999. Floral color change and the attraction of insect pollinators in lungwort (*Pulmonaria collina*). *Oecologia*, **121**: 383-391.
- Paige K. N., Witham T. G., 1985. Individual and Population Shifts in Flower Color by Scarlet Gilia: A Mechanism for Pollinator Tracking. *Science*, **227**: 315-317.
- Raven P. H., Evert R. F., Eichhorn S. E., 1999. *Biology of Plants*. W. H. Freeman and Company, New York, 775p.
- Rodriguez-Gironés M. A., Santamaria L., 2004. Why Are So Many Bird Flowers Red? *PLoS Biology* 2:e350, www.plosbiology.org
- Sankawa U.(ed.),1999. *Comprehensive Natural Products Chemistry Volume I . Polyketides and Other secondary Metabolites Including Fatty Acids and Their Derivatives*. Elsevier Science Ltd, Oxford, 567p.
- Schemske D. W., Bradshaw H. D., 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proceeding of the National Academy of Sciences, USA*, **96**: 11910-11915.
- Steglich W.(ed.), 2000. *Römpp Encyclopedia Natural Products*. Thieme, New York, 748p.
- Swenson U., Bremer K., 1997. Patterns of floral evolution of four Asteraceae genera (Senecioneae, Blennospermatinae) and the origin of white flowers in New Zealand. *Systematic Biology*, **46**: 407-425.
- Taiz L., Zeiger E., 1991., 1991. *Plant Physiology*. Benjamin Cummings Publishing Company, Redwood City, California, 565 p.
- Thakar J. D., Kunte K., Chauhan A. K., Watve A. V., Watve M. G., 2003. Nectarless flowers: ecological correlates and evolutionary stability. *Oecologia*, **136**: 565-570.

- Toyama-Kato Y., Yoshida K., Fujimori E., Haraguchi H., Shimizu Y., Kondo T., 2003. Analysis of metal elements of hydrangea sepals at various growing stages by ICP-AES. *Biochemical Engineering Journal*, **14**: 237-241.
- Trass H. (koost.), 1965. Botaanika — õpik kõrgematele koolidele 1. osa, Taimetsütoloogia, taimeanatomia ja –morfoloogia. Valgus, Tallinn, 430lk.
- Vardja T., 1971. Flavonoidsed taime-värvained. *Eesti Loodus*, **4**: 225-227.
- Warren J., Mackenzie S., 2001. Why are all colour combinations not equally represented as flower-colour polymorphisms? *New Phytologist*, **151**: 237-241.
- Waser N., Chittka L., 1998. Bedazzled by flowers. *Nature*, **394**: 835-836.
- Webb C. J., Kelly D., 1993. The Reproductive Biology of the New Zealand Flora. *Trends in Ecology and Evolution*, **8**: 442-447.
- Weevers T., 1952. Flower colours and their frequency. *Acta Botanica Neerlandica*, **1**: 81- 92.
- Weiss M. R., 1995. Floral color change: a widespread functional convergence. *American Journal of Botany*, **82**: 167-185.
- Wilson P., Castellanos M. C., Hogue J. N., Thomson J. D., Armbruster W. S., 2004. A multivariate search for pollination syndromes among penstemons. *Oikos*, **104**: 345-361.
- Yoshida K., Toyama-Kato Y., Kameda K., Kondo T., 2003. Sepal Color Variation of *Hydrangea macrophylla* and Vacuolar pH Measured with a Proton- Selective Microelectrode. *Plant Cell Physiology*, **44**: 262-268.