

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

Daniel Valdma

**Karvasus kui röövikute enesekaitsestrateegia:
fülogeneetiline uurimus rööviku karvasuse seosest
hoiatusvärvuse, toitumistüübi ja termoregulatsiooniga**

Magistritöö

Juhendaja: Siiri-Lii Sandre

TARTU 2016

Infoleht

Magistritööle “Karvasus kui röövikute enesekaitsestrateegia: fülogeneetiline uurimus karvasuse seosest hoiatusvärvusega, toitumistüübiga ja termoregulatsiooniga”. Röövikud on toiduallikaks mitmetele erinevatele loomadele. Näiteks putuktoidulised linnud, seemnetoiduliste lindude pojad, erinevad röövtoidulised putukad *etc.* Röövikutel on mitmeid erinevaid kaitsestrateegiaid röövloomade vastu. Kaitsestrateegiaks võivad olla keemiline kaitse, mehaaniline kaitse, käitumuslik kaitse või hoiatavad signaalid. Tavaliselt on keemiline kaitse esindatud läbi aposemaatilise värvuse. Karvad, harjased ja ogad on efektiivsed kaitsemeetmed lindude ja putukate vastu, aga osad linnud ja parasitoidid on spetsialiseerunud hästi kaitstud karvastele röövikutele. Käesolev fülogeneetiline analüüs näitab, et röövikute karvu enamasti signaliseeritakse aposemaatilise värvusega. Hoiatusvärvid on näitamaks, et karvased röövikud on söögiks kõlbmatud või ohtlik toiduallikas. Hoiatusvärvid karvastel röövikutel ei näita ainult potentsiaalse keemilise kaitse olemasolu vaid annavad märku karvadest kui mehaanilisest kaitsest. Vaatamata sellele, et karvad võivad pakkuda röövikule termoisolatsiooni ning karvased röövikud on pigem mustade toonidega, ei olnud röövikuna talvitumise ja rööviku karvasuse vahel seost.

Märksõnad: kaitsestrateegiad, karvasus, aposematism, termoregulatsioon, toitumistüüp,
B250 Entomoloogia, taimede parasitoloogia

Abstract

Of the masters thesis “Setae as a defence strategy in caterpillars: phylogenetic analysis of the correlative evolution of setae and warning colours, diet breadth, thermoregulation”. Caterpillars are a food resource for a variety of animals, such as insectivorous birds, younglings of the seed-eating birds, insects *etc.* Caterpillars have many different types of defence strategies against predators. Those defence strategies can be chemical, mechanical, behavioural or warning signals. Usually chemical defences have been displayed through aposematic signals. Hairs, bristles and spines of the caterpillars have been shown to be effective defences against birds and insects, however some of the bird species and parasitoids specialize in hairy well-defended caterpillars. Our study shows that setae of caterpillars are also signaled by aposematic coloration as unpalatable/ dangerous food resource. Caterpillar's warning colours do not only reflect potential chemical defence but also indicate setae as a mechanical defence. There was no correlation between overwintering as larvae and their hairiness in spite of thermal insulation potentially provided by hairiness. However, hairy caterpillar had a higher probability to be black than smooth caterpillar.

Keywords: defence strategies, hairy, spines, aposematism, thermoregulation, diet breadth
B250 Entomology, plant parasitology

Sisukord

1. Sissejuhatus.....	4
2. Kirjanduse ülevaade.....	8
2.1 Primaarne kaitse.....	8
2.1.1 Aposematism ja krüpsis	8
2.1.2 Maskeraad	11
2.1.3 Katkestav värvus	11
2.1.4 Hirmutav väljanägemine	12
2.2 Sekundaarne kaitse.....	12
2.3 Karvasuse funktsioonid röövikutel	15
2.3.1 Karvasus kui kaitsestrateegia.....	15
2.3.2 Kõrvetavad karvad	16
2.3.3 Mehhanoretseptorid	19
2.4 Termoregulatsioon	21
3. Materjal ja meetodid	23
3.1 Diskreetsete tunnuste võrdlev analüüs.....	23
3.2 Fülogeneetiline üldistatud lineaarne mudel	25
4. Tulemused.....	27
5. Arutelu	29
Kokkuvõte.....	33
Summary	34
Tänuavaldused	35
Lisa.....	50
Lisa 2.....	51

1. Sissejuhatus

Saakloomadel on röövloomade vastu evolutsiooniliselt välja kujunenud erinevad enesekaitsestrateegiad, mille abil tõstetakse oma ellujäämise tõenäosust. Kaitsestrateegiana võidakse kasutada näiteks röövloomale mürgiseid aineid (Dyer 1995), röövlooma eemale peletavaid aineid (Byers 2015), värvust kui hoitavat signaali (Poulton 1890; Ruxton et al. 2004) või sulandumist taustaga (Cott 1940; Ruxton et al. 2004), käitumuslikke meetmeid (McClure & Despland 2011) ja ka otseseid mehaanilisi kaitsevahendeid (Battisti et al. 2011). Ühel liigil võib kaitsestrateegiaid olla mitmeid ning need võivad üksteisega kattuda. Liigi kaitsemeetmete evolutsiooniline väljakujunemine, kuid ka isendi jaoks kohaseima kaitsemeetme valik konkreetsetes oludes sõltub erinevatest ökoloogilistest teguritest: keskkonnatemperatuurist (Cury de Barros et al. 2010) kuni liigikaaslaste arvukuseni (Despland & Simpson 2005). Peamiselt jaotatakse kaitsestrateegiad kaheks: primaarne kaitse ja sekundaarne kaitse. Primaarse kaitse funktsiooniks on vähendada looma avastamise võimalust kiskja poolt või esitleda teda ebameeldiva toiduna. Sekundaarseks kaitseks on tunnused või käitumine, mis takistavad rünnakut või vabastavad röövlooma käest (Edmunds 1974; Ruxton et al. 2004).

Enimkasutatavateks ja ka uuritumateks enesekaitsestrateegiateks loomariigis on aposematism ja krüpsis. Aposematismi ja krüpsise ning keemilise kaitse kohta on avaldatud palju erinevaid artikleid nii empiirilisi (Massuda & Trigo 2009; Stevens & Ruxton 2012) kui ka teoreetilisi (Speed & Ruxton 2007; Stevens & Ruxton 2012; Summers et al. 2015). Vähem on enesekaitsestrateegiaid uuritud võrdlev-fülogeneetiliste meetodidega (Prudic et al. 2007; Lichter-Marck et al. 2015).

Krüpsiseks loetakse looma käitumist, morfoloogiat ja teisi tunnuseid, mis aitavad tal jääda röövloomale märkamatuks (Ruxton 2009). Selleks on näiteks rööviku värvuse sulandumine ümbritseva taustaga või liikumine ajal, millal röövloom pole aktiivne. Aposemaatiline organism annab kiskjale märku endast kui ebameeldivast toidust, kasutatades selleks erinevaid hoiatussignaale. Signaalideks võivad olla silmatorkav värvus (punased, kollased toonid), helid, lõhnad või mõni muu tunnus, mis on röövloomale selgesti mõistetav (Poulton 1890; Ruxton et al. 2004). Aposemaatiline signaal võib anda röövloomale teada saaklooma mürgisusest, kättesaamatusest kiire liikumise tõttu, ogadest etc (Ruxton et al. 2004). Keemiline kaitse esineb sageli spetsialistidest liblikaröövikutel, kelle toidutaim sisaldab röövloomale mürgiseid või eemaletõukavaid keemilisi ühendeid (Dyer 1995).

Mehaaniliseks kaitseks on röövikutel ogad, karvad, harjased, jätked ja ka peakapslid. Mehaaniline kaitse võib toimida kui primaarne kaitse – teravad ogad peletavad röövloomad eemale, kuid samas võib see toimida ka sekundaarse kaitsena – kõrvetavad ja teravad ogad vigastavad ründajat. Võrreldes hoiatusvärvusega ja keemilise kaitsega on mehaanilisele kaitsele pööratud vähem tähelepanu (Inbar & Lev-Yadun 2005). Karvasus võib-olla ka üheks võimalikuks aposematismi evolutsioonilise tekke põhjuseks. Nimelt on püstitatud hüpotees, et aposemaatiline värvus evolveerus tõmbamaks röövlooma tähelepanu saaklooma poolt enesekaitseks kasutatavatele mehaanilistele kaitsemeetmetele- ogad või karvad (Speed & Ruxton 2005).

Röövikute karvasust uuritakse lisaks evolutsioonilis ökoloogilisele ka epidemioloogilises kontekstis. Inimestele võivad haigusi põhjustada röövikud 12-st sugukonnast. Osade liblikaliikide röövikute karvad või toksiline hemolümf, kas otsesel kokkupuutel röövikuga või läbi õhu levides, põhjustavad inimestel dermatiiti (Diaz 2005). Näiteks 1972. aastal oli Shanghais dermatiidi epideemia, põhjuseks peetakse tugevatest tuultest ja kuivast ilmast tingitud luiklainelase (*Euproctis similis*) rööviku karvade levikut (De-Long 1981). Meditsiinilise terminiga lepidopterism nimetatakse süsteemset haigust, mis on põhjustatud kokkupuutest rööviku, kookoni või valmiku karvade või kehavedelikega või ogadega ja mis väljendub sümptomitena: urtikaaria ehk nõgesetõbi, peavalu, silma sidekesta põletik, neelupõletik, iiveldus, oksendamine, bronhospasm ja harva õhupuudus (Diaz 2005).

Lisaks on kirjeldatud veel viit peamist sündroomi, mis tekivad kokkupuutel liblikatega:

- sõlmeline oftalmia (*ophthalmia nodosa*)
- dissemineeritud intravaskulaarne koagulatsioon (vere hüübimissüsteemi aktiveerumise häire, mille tagajärjel kulutatakse ära vere hüübimistegurid)
- ataksia ehk tasakaalu- ja kõnehäired
- kokkupuutel männikedriku (*Dendrolimus*) röövikuga põhjustatud dermatiit ja kõhrepõletik
- kontaktist karuslase *Premolis semirufa* röövikuga põhjustatud liigesepõletikud koos sügeluse või valuliku dermatiidi ja liigese deformeerumisega (Hossler 2009).

Liblikate poolt tekitatud haigustele otsitakse täpseid põhjuseid, kuidas osalevad karvad nende haiguste tekkel ning ravi nende vastu (Boas et al. 2015).

Alates 1970. aastast on üle kogu maailma kasvanud röövikutega seonduvate nahahaiguste, kopsuhaiguste ja allergiajuhtude arv (Diaz 2005). Brasiilias on maismaaloomade tekkelistest mürgitustest 4% ja surmadest 1% põhjustatud röövikute poolt (Chippaux 2015).

Putukate termoregulatsioon võib mõjutada aposemaatilise signaali tugevust nagu on seda näidatud teelehe-karuslase (*Parasemia plantaginis*) peal (Lindstedt et al. 2009). Lindude seisukohast on punane ja oranž värvus mustaga võrreldes tunduvalt stabiilsemad signaalid muutlikes valgustingimustes ning on kontrastsemad taustaga (roheline ja pruunikas) (Arenas et al. 2014). Samas soojenevad mustad kehad kiiremini kui punane ja oranž ning seega osaleb must värvus putukate termoregulatsioonis. Külmaoludes annab must värvus eelise termoregulatsioonis ning tugevama aposemaatilise signaaliga hoiatusvärvuse laik on väiksem (Lindstedt et al. 2009) aga kõrgete temperatuuride juures võib-olla aposemaatiline värvus jahutavaks teguriks (Nice & Fordyce 2006). Temperatuur võib mõjutada ka käitumusliku kaitse valikut loomal. Näiteks sisalikel mõjutab see otsust, kas põgeneda või rünnata ohuallikat (Cury de Barros et al. 2010).

Enesekaitsestrateegiate valikut mõjutavad lisaks füüsilisele keskkonnale ka erinevad biotilised interaktsioonid. Röövikud on paljudele erinevatele loomadele toiduks, näiteks putuktoidulistele lindudele (Payne 2005; Wesołowski & Rowiński 2014; Barbaro & Battisti 2011) ja paljud seemnetoidulised linnud võivad toita oma järglasi röövikutega (Allport 2003). Lisaks lindudele tuleb röövikutel ennast kaitsta teiste putukate eest nagu kilplutiklased (*Pentatomidae*) (De Menezes et al. 2013) ja palveritsikad *Tenodera sinensis* (Rafter et al. 2013) etc. Röövikud võivad olla kolmik-interaktsioonis koos toidutaime ja parasitoidiga (Lampert et al. 2011). Neil tuleb toime tulla ka herbivooride vastaste kaitsevahenditega taimedel (Musser et al. 2012). Lisaks on putukatel kaitset vaja viiruste, bakterite, algloomade (*Protozoa*) ja seente vastu (Fan et al. 2013; Myers & Cory 2016).

Käesolevas töös uuritakse fülogeneetilise analüüsi abil kirjandusest leiduvate andmete põhjal, kas karvaste röövikutega liblikaliigid on sagedamini värvunud aposemaatiliselt kui krüptiliselt, võimendades nõnda karvade aposemaatilist signaali ja esitledes mehaanilist kaitset kui ausat tunnust enesekaitsest. Erinevalt keemilisest kaitsest, kus aposemaatilise signaali tugevus värvuse näol ei pruugi alati peegeldada

rööviku mürgisuse taset vaid esineb ka petmist- Batesi mimikri, ei ole karvaste röövikute puhul selline petmine võimalik.

Teiseks uuritavaks teemaks on karvasuse seotus termoregulatsiooniga. Röövikute karvad võivad toimida soojusisolaatorina (Kevan et al. 1982). Erinevate liblikamäärajate ning internetis leiduvate liblikaliste morfoloogiat ja ökoloogiat kirjeldavate andmebaaside põhjal (vt andmestiku koostamiseks kasutatud allikate loendit Lisas) koostatud andmestiku põhjal, kas röövikuna talvitujad on pigem karvased kui siledad. Karvad kui termoregulaatorid aitaksid röövikutel kiiremini reageerida temperatuuri muutustele, mis omakorda võimaldaks neil esimestena jõuda nooremate ja värskemate taimedeni ning läbida varasemad kasvujärgud enne kui suureneb oht langeda röövloomade saagiks (Ronnås & Dalin 2014).

Kolmandaks uuritakse karvasuse ja monofaagia vahelist interaktsiooni. Kas lisaks karvadele signaliseeritakse veel ka keemilist kaitset, kui karvased röövikud on aposemaatilised? Nagu eelpool mainitud, seostatakse keemilise kaitse olemasolu röövikutel monofaagiaga, kuna eeldatavalt vajab toidutaimi mürgi tolereerimine või toidutaimest pärit ühenditest toksiinide sünteesimine konkreetse taimega kohastumist (Bernays & Graham 1988). Karvaste röövikute spetsialiseerumine kindlatele toidutaimedele võib seletada ärritavate karvade toksilisuse.

Kõik analüüsid viiakse läbi kasutades võrdlev-fülogeneetilisi meetodeid, et vältida tunnuste tinglikke seoseid, mis võivad tekkida liikide fülogeneetilistest seotustest (Felsenstein 1985). Võrdlev-fülogeneetiliste meetodidena on kasutusel Pageli diskreetsete tunnuste võrdlev analüüs (Pagel 1994) ja PGLS (Phylogenetic Generalized Least Squares) (Pagel 1997).

2. Kirjanduse ülevaade

2.1 Primaarne kaitse

Primaarse kaitse funktsiooniks on vähendada looma avastamise võimalust kiskja poolt või esitleda teda ebameeldiva toiduna. Primaarse kaitse alla kuuluvad peamiselt aposematism krüpsis, maskeraad ja mimikri (Ruxton et al. 2004).

2.1.1 Aposematism ja krüpsis

Aposematism on hoiatussignaal, mis annab teada saaklooma ohtlikusest ja ebasobilikkusest röövloomale. Lisaks visuaalsetele hoiatussignaalidele kasutatakse ka helisid. Helid on pimedas efektiivsemad signaalid kui värvid. Näiteks kevadpaabusilma *Saturnia pyri* rööviku puhul on näidatud, et ta signaliseerib oma mürgisusest ultrahelisignaalidega. Heliga kaasneb nahkhiirtele ebameeldivate keemilisteühendite eritamine keha pinnale ja nii õpib nahkhiir vältima teatud heli tekitavaid loomi (Bura et al. 2009). Surulane *Manduca sexta* signaliseerib ka oma ohtlikusest hääle abil, lisades sinna juurde oksendamise ning ka käitumusliku kaitse: hammustamine, keha äkiline liigutamine ja väänlemine (Bura et al. 2012). Aposemaatilised signaalid on efektiivsemad lindude vastu, kui lisaks esineb ka käitumuslik kaitse (Lichter-Marck et al. 2015).

Hoiatusvärvus ei näita alati looma mittesöödavust vaid võib demonstreerida hoopis saaklooma võimet ära põgeneda röövloomade eest. Andes nõnda märku röövloomale, et ei tasu kulutada energiat jälitamisele (Pinheiro et al. 2016). Välja käidud on idee, et paigal seisev loom võib-olla aposemaatiline, kuna muster joonistub kontrastselt välja aga liikuv objekt on röövloomade jaoks krüptiline, kuna liikuva objekti mustri värvid sulanduvad nägija jaoks (Ruxton et al. 2004). Samas on näidatud, et mustri liikuv röövik on linnule raskemini kättesaadav kui ühevärviline, kuid veel ei osata seletada seda nähtust (Hämäläinen et al. 2015). Erinevad aposemaatilised mustrid ei pruugi tõsta liblika ellujäämust rünnaku korral, kuid keerukamad mustrid võivad olla raskemini avastatavad. Oluline oli seejuures röövloomade eelnev kogemus ja õppimiskeskkonna valgustingimused (Rojas et al. 2014). Nõrgad hoiatussignaalid võivad olla head kaitstud saakloomale, kui röövloomadel on erinev arusaam saaklooma söödavusest (Endler & Mappes 2004).

Aposemaatilised signaalid võivad pakkuda võimalust loomal liikuda rohkem ringi. Salelöövlane (*Paederus fuscipes*) on sümbioosis bakteriga, mis toodab putukatele mürgist ühendit pederiini. Selline kaitse võimaldab neil vabamalt liikuda, kui nendele sarnased mitte-toksilised liigid, kes varjuvad ohu korral (Tabadkani & Nozari 2014).

Aposemaatilise signaali teke oleneb ka ümbritsevast keskkonnast. Pääsusaba (*Papilio*) näitel on leitud, et aposemaatiline värvus on pigem seotud kitsaleheliste ja pehmete taimedega, kui laialehiste ja puude ning põõsastega (Prudic et al. 2007). Seda seletatakse aposemaatilise värvuse kahetise iseloomuga sel liigil, nimelt on tegemist eemalt vaadates kitsaleheliste taimede seas taustaga sulanduva värvusega ja lähedalt vaadates hoiatusvärvusega (Tullberg et al. 2005). Keskkonnateguriks, mis mõjutab hoiatusvärvuse kasutamist, on ka aeg. Hoiatusvärvust esineb rohkem päevase kui õhtuse eluviisiga liblikataksionites, kuna värvid on paremini eristatavad päevaajal (Merilaita & Tullberg 2005). Kaitsestrateegia kujunemist mõjutab ka röövlooma aktiivsuse periood. Lindude pesitsemisperioodil esineb vähem hoiatusvärvusega röövikuid, peale pesitsemisperioodi suureneb aposemaatiliste röövikute osakaal. Põhjendatakse taolist nähtust sellega, et naiivsed linnupojad alles õpivad ise toitu hankima ning mõistma aposemaatilise värvuse tähendust (Ojala 2006). Samas Wiklund ja Järvi näitasid oma katses, et naiivsed linnud vältisid suures osas aposemaatiliselt värvunud röövikuid (eemaletõukava maitsega). Nende katsete põhjal ka päris suures osas (84%) röövikuid pääsesid enam-vähem elusalt naiivse linu käest (Wiklund & Järvi 1982).

Aposematismi algseks evolutsiooniks on pakutud mitmeid hüpoteese. Tavaliselt seletatakse aposematismi evolutsiooni läbi aposemaatilise looma esinemissageduse ja aposemaatilise tunnuse õppimise kiiruse röövloomadel. Hoiatussignaalidega loomade tõusuga suureneb ka aposemaatiliste isendite ellujäämustõenäosus, kuna aposemaatiliste isendite rohkus võimaldab röövloomadel kiiremini hoiatussignaali tähendus selgeks õppida ning signaali pidevalt hoida relevantsena. Nõnda väheneb isendi kohta risk langeda röövlooma saagiks, isegi kui osad aposemaatilised isendid langevad naiivsete loomade söögiks. Paraku tähendab see seda, et tunnuse esmase õppimise käigus sureb teatud hulgal aposemaatilisi isendeid. Nõnda on keeruline seletada aposematismi algset evolutsiooni, kuna esmased aposemaatilised isendid lihtsalt oleksid kergesti märgatavad võrreldes krüptiliste loomadega ning langeksid suure tõenäosusega röövlooma ohvriks. Selline olukord ei võimaldaks

aposemaatilisusel kui tunnusel fikseeruda populatsioonis (Ruxton et al. 2004). Üheks hüpoteesiks on aposematsimi teke läbi karvasuses, kus värvid tõstavad karvade silmatorkavust andes nõnda selgemini märku looma ohtlikusest (Speed & Ruxton 2005). Uueks alternatiivseks aposematismi tekke hüpoteesiks on CRS (Concurrent reciprocal selection), kus sündmus toimub signaali-edastaja ja signaali-vastuvõtja vahel. Saakloom avaldab valikusurvet nende signaali-vastuvõtjate vastu, kes ei erista signaale (nad kas saavad vigastada või surevad mürgituse tagajärjel). Röövloomal toimub valik signaali-edastajate vastu, keda ei ole lihtne ära tunda (ebaselge signaaliga saakloomad süüakse ära). Selline vastastikuline valikuline interaktsioon tõstab ellujäämist eristamisvõimelistel signaali-vastuvõtjatele, kes väldivad signaali-edastajaid ja äratuntavatel signaali-edastajatel, kes on välditud signaali-vastuvõtjate poolt (Weldon & Burghardt 2015).

Krüpsise ja krüptilise käitumise korral jääb saakloom kiskjale märkamatuks. Loomadel võivad kaitsestrateegiad isendi elu jooksul või liigi siseselt muutuda ühest teise. Grupieluviisiga aposemaatilistele putukatele on sageli iseloomulik see, et nad liiguvad aeglaselt. Üheks hüpoteesiks nähtuse seletuseks on see, et aeglaselt liikuvad loomad jäävad osale kiskjatest märkamatuks. Röövloomad, nagu konnad, maod ja palveritsikad, on orienteeritud liikumisele ehk liikumatut või väga aeglaselt liikuvat objekti nad saagiks ei tunnista ja seega ei ründa (Hatle et al. 2002). Krüptilisus võib sõltuda vahemaast saagi ja röövloomade vahel ehk esineb mingi optimaalne kaugus, mille jooksul ollakse täielikult krüptiline. Sellest kaugusest lähemal või kaugemal olles on isend vähem krüptilisem. Aposemaatiline värvus võib muutuda teatud vahemaa tagant krüptiliseks (Tullberg et al. 2005). Sarnane efekt võib juhtuda ka rööviku suuruse muutuse käigus. Rohuleediklasel *Saucrobotys futilalis* esineb nii käitumuslik kui ka morfoloogiline muutus. Röövik on esimeses kolmes järgus krüptiline, järgnevates järkudes aga aposemaatiline ja omab sekundaarset kaitset. Viienda järgu röövikud on pärast rünnakut liikumatud kauem kui varasemad järgud ning esitlevad oma poolkuu sarnast kaitseasendit, esimeste järkude röövikud aga roomavad ohust eemale (Grant 2007).

Heterogeenses keskkonnas on kohasem olla pigem lihtsalt sarnane, kui üritada täielikult sobituda keskkonda (Merilaita & Dimitrova 2014). Kaitsestrateegiaks on ka aktiivsena olemise aeg. Pimedas on röövikutele rünnake oht väiksem (Seifert et al. 2016).

Röövloomade käitumine erineb krüptilise ja hoiatusvärvusega saakloomade suhtes. Putuktoiduline lind teeb vahet aposemaatilisel ja krüptilisel saagil aga kellele putuktoit on kõrvaltoit see ei ole õppinud neid eristama (Exnerová et al. 2003).

2.1.2 Maskeraad

Maskeraad on see, kui loom meenutab söödamatut objekti (Skelhorn, Rowland, Speed, et al. 2010; Skelhorn, Rowland & Ruxton 2010). Maskeraadi enesekaitsestrategiana kasutatavatel liikidel on keha suurenedes suurem tõenäosus olla polüfaag. Sellist seost ei leitud krüptiliste liikide vahel. Puitunul toidutaimel kasvavad maskeraadi kasutavad röövikud talvituvad tihtipeale röövikuna. Seevastu krüptilised talvituvad nukkudena. Mitu generatsiooni aastas esineb maskeraadiga röövikutele sagemini kui krüptilistel (Higginson et al. 2012). Maskeraad on efektiivne lindude vastu, kes on tuttav imiteeritava objektidega. Naiivse linnu korral toimib krüptilisus paremini, kuna tal puuduvad kogemused imiteeriva objektiga. Kaitsestrategia võib samaaegselt olla nii krüpsis kui ka maskeraad. Toidutaimega ühte värvi olev röövik võib taimel mõjuda krüptilisena aga toidutaimest eraldi maskeerituna (Skelhorn & Ruxton 2011). Looma võib ennast maskeerida ka lõhna abil. Näiteks nahktiivalise *Labidura riparia* kaitsestrategiaks sisalike vastu on kasutada keemilist kaitset, mis mimikeerib tõenäoliselt roiskunud liha (Byers 2015).

Ka maskeraadi puhul võib kaitset täiendada käitumuslik kaitse. Kõverdunud mustvalge röövik meenutab rohkem lindude väljaheidet kui sirge isend (Suzuki & Sakurai 2015). Osad autorid on arvanud ka, et surude *Eumorpha phorbis* ja *Eumorpha labruscae* ogad jäljendavad pilgutavat silma. Neil ei esine lihtsalt silma kujutis vaid viimases kasvujärgus on oga moondunud ning seda liigutades mimikeeritakse silmapilgutust (Hossie et al. 2013). Röövikutel võib elu jooksul esineda nii krüptilisust, maskeraadi kui ka aposematismi. Viljapuutupselase (*Orgyia antiqua*) esimeste kasvujärgude röövikud tõenäoliselt imiteerivad lindude väljaheidet. Keskmise suurusega viimaste kasvujärgude röövikud on aposemaatilised, aga suurimad isendid on tausta suhtes krüptilised (Sandre et al. 2007).

2.1.3 Katkestav värvus

Muster võib toimida ka nii, et ta kaotab ära looma piirjooned. See tähendab seda et muster saab sisaldada ka kontrastseid värve, mis eraldi võetuna peaks mõjuma aposemaatilisena (Honma et al. 2015). Kamufleerimise mõju ellujäämisele oleneb sellest,

kui hästi välditakse esmast avastamist röövlooma poolt ning tema õppimisvõime kiirusest (Troscianko et al. 2013).

2.1.4 Hirmutav väljanägemine

Maskeraadi, krüptilisuse ja aposemaatilise kõrvale on välja pakutud uus mõiste- hirmutav olemine (ingl. k *deimatic*), kus saakloom meenutab röövloomale tema vaenlast või tekitab muul moel tunde, et looma elu on kohe ohus, peatades nõnda rünnaku röövlooma poolt (Skelhorn et al. 2016). Mappes ja Umbers ei nõustu eelmainitu definitsiooniga ning pakuvad välja oma seletuse- hetkeline, mööduv, tähelepanu püüdev signaal, mis põhjustab röövloomal ehmatuse või koormab meeled üle signaalides pärineva infoga, mis põhjustab röövlooma peatumise, aeglustumise või rünnaku peatamise (Umbers & Mappes 2016). Oma olemuselt võiks hirmutava väljanägemise liigitada sekundaarse kaitse alla, kuna mitte kõik liigid ei eksponeeri ausalt oma kaitset (keemilist kaitset). Ritsiklane *Acripeza reticulata* reageerib puudutustele hirmutav olemisega (Umbers & Mappes 2015). Värvuline *Acanthiza pusilla* imiteerib teiste lindude häirekutseid, mis annavad teada suurest röövlinnust, peletades nõnda eemale pisemad röövlinnud (Igic et al. 2015). Hirmutavat väljanägemist ei ole veel põhjalikult uuritud.

2.2 Sekundaarne kaitse

Sekundaarseks kaitseks on tunnused või käitumine, mis takistavad rünnakut või vabastavad kiskja käest (Edmunds 1974). Sekundaarse kaitse alla kuuluvad erinevad käitumuslikud kaitse nagu röövikul enese kukutamine lehelt, keemilised kaitse ja mehaaniline kaitse. Mehaaniline kaitse on looduses laialt levinud. Mehaaniline kaitse võib-olla nii sekundaarne kaitse kui ka täita primaarset kaitse funktsiooni, sest morfoloogilised struktuurid on nägemismeelt kasutavale röövloomale silmatorkavad ning eksponeerivad saaklooma kaitsevõimet. Mehaaniliseks kaitseks on organismidel erinevad vahendid: ogad, karvad, harjased, sarved ja harvem ka muud struktuurid.

Osad loomad kasutavad mehaanilise kaitse kilpe. Näiteks on uuritud kahte poilase (*Chrysomelidae*) liiki, kellest üks valmistab kõhukilbi ainult oma kestast, teine liik teeb kompaktse kilbi fekaalidest. Mõlemad kilbid toimivad efektiivse kaitsevahendina hariliku kõrvahargi (*Forficula auricularia*) vastu. Kõrvahark eelistab süüa ilma kilbita poisid. Kestast moodustatud kilp ei kaitse täiskasvanud seitsetäpp-

lepatriinude (*Coccinella septempunctata*) eest, kuid nende vastu toimib paremini fekaalkilp (Müller 2002). Leediklaste *Lepidomys* röövikud ehitavad endale kaitseks varjendi (Abarca & Boege 2011). Kääbuskaruslase *Uraba lugens* röövikud kasutavad kaitseks peakapsleid, mis asetuvad kestumisel üksteise peale ning erinevalt enamusest liblikaliikidest ei eemaldata keha küljest (Low et al. 2016). Võrajoosikul *Calosoma maximowiczi* on näidatud, et rööviku karvad võivad olla füüsiliseks takistuseks, mis tagab nende kaitse. Karuslase *Lemyra imparilis* pikad karvad aitasid võrajoosiku vastu, isegi kui võrajoosikul õnnestus lõpuks ära süüa röövik, võttis see kauem aega ja rohkem katseid kui siledate ja lühikarvaste korral (Sugiura & Yamazaki 2014). Sinilibliklasel *Liphyra brassolis* on kirjeldatud kolme uut tüüpi karva, mis võivad toimida kaitsena sipelga vastu, kellel nad parasiteerivad (Dupont et al. 2016).

Käitumusliku kaitsena kiskjate vastu on saakloomadel kasutusel röövloomade eest põgenemine, talle vastuhakkamine või agregatsioon. Vastavalt kiskjale võivad loomad vahetada kaitsestrateegiaid. Ühe kaitsemeetme kasutamine võib pakkuda kaitset konkreetse kiskja vastu, aga samal ajal suurendada ohtu langeda teiste kiskjate ohvriks. Suur mudatigu (*Lymnaea stagnalis*) põgeneb kiskja eest sügavale oma koja sisse, mille käigus peab ta ka hemolümfi väljutama. Ohu mööduses asendab mudatigu kaotatud vedeliku ümbritseva veega, mis paraku aga suurendab võimalust nakatuda parasitidega (Ruxton et al. 2004). Rõngakedriku *Malacosoma disstria* röövikute puhul on näidatud reageeringuid erinevatele röövloomadele. Röövikud vältisid kilplutiklasi, kuid ämblike korral esines kasvujärkude vahel erinevusi käitumises. Teise kasvujärgu röövikud klammerdusid oma tehtud siidi külge, kui ämblik neid kätte ei saanud siis ta jättis nad rahule. Neljanda kasvujärgu röövikud hakkasid agressiivselt ämblikule vastu. Parasitoididele hakati vastu agregeerunult ning kõigutati pead ja hammustati. Samas suurem grupp suurendas parasitoidide poolseid rünnakuid ja sealjuures edukaid rünnakuid. Indiviidi kohta ohu risk vähenes suures grupis (McClure & Despland 2011). Röövikud kasutavad toidutaimest saadud keemilisi ühendeid parasitoidide vastu. N.ö. ravimiks kasutatavad taimed on parasitoidispetsiifilised (Smilanich et al. 2011).

Efektiivseks sekundaarseks kaitseks on keemiline kaitse, kus saakloom muudab ennast mürgiseks röövloomale. Enamasti on keemiline kaitse levinud pigem spetsialistidest röövikutel kui generalistidel. Põhjuseks on tõenäoliselt see, et kui röövik on spetsialiseerunud toituma taimest, mis sisaldab toksiine, siis on ta evolutsiooni käigus omandanud võime kasutada mürgi enesekaitse eesmärgil või

sünteesida toksiine mõnest taimes leiduvast komponendist (Dyer 1995). Osad röövikud on interaktsioonis toidutaimel ja parasitoidiga. Taimed eritavad aineid, mis meelitavad kohale parasitoidid ja samas rööviku enda keemiline kaitse taimel toksiinide vastu võib aidata parasitoidide vastu (von Fragstein et al. 2013; Wilson & Woods 2015). Röövikutel on oma ühendid ja starteediad (Pentzold et al. 2014), kuidas ohtlike aineid elimineerida (Yang et al. 2013). Generalistidest herbivoorid valivad taimel uue koha, kui eelmises toitumiskohas on hakatud tootma toksiine (Perkins et al. 2013).

Koerlibliklased *Methona themisto* puhul toimus hoiatusvärvus ja keemiline kaitse koos lindude vastu, kuid ei avaldanud mõju sipelgatele ja ämblikele (Massuda & Trigo 2009). Karuslase *Grammia incorrupta* ja sipelga *Aphaenogaster cockerelli* puhul näidati, et mitmel toidutaimel toitumine võimendas kaitset sipelgate vastu (Mason et al. 2014). Toksilisuse tõusuga tõuseb rööviku võimalus pääseda linnu käest (Skelhorn & Rowe 2006). Zvereva ja Kozlov on oma uurimuses näidanud, et keemiline kaitse on efektiivne generalistist röövloomade vastu. See ei ole tõhus kaitse spetsialistist röövlooma või generalistist parasitoidi vastu. Keemiline kaitse tõstab riski saada parasiteeritud spetsialistist parasitoidi poolt. Seda tüüpi kaitse on efektiivsem selgroogsete kui selgrootute vastu. Enda keemilise kaitse esitlemine läbi hoiatusvärvuse suurendas mõju ainult selgroogsete röövloomade vastu (Zvereva & Kozlov 2016).

2.3 Karvasuse funktsioonid röövikutel

2.3.1 Karvasus kui kaitsestrateegia

Putukate kehad on üldjuhul suuremal või vähemal määral kaetud karvadega. Karvu on mitut erinevat tüüpi: puutetundlikest kõrvetavate karvadeni. Karvadel võib-olla mitmesuguseid funktsioone, näiteks võivad need toimida puute- ja maitsmisretseptoritena, osaleda termoisolatsioonis ning kui karvakesed on ühenduses mürgipaunaga, on nad efektiivne kaitse röövlooma vastu. Karv moodustub, kui epidermi rakud saavad signaali muutuda SOP (*sense organ precursor*) rakuks, mis muutub seejärel kaheks tütarrakuks. Üks tütarakkudest jaguneb edasi trihhogeenseks ja teine tormogeenseks rakuks, millest saavad karvarakk ja pesarakk. Karva muutumisel tundeorganiks jaguneb teine tütarakk neuroniks ja tuperakuks (Ghiradella 2010; Chapman 1998).

Mehhaaniline kaitse on levinud enesekaitseviisi röövikute hulgas. Katsed Ameerika põhjatihase (*Parus atricapillus*) ja erinevate liblikaröövikutega näitasid, et tihased ei puutu eredalt värvunud, karvaseid, harjaselisi või ogadega röövikuid. Kuid olukorras, kus tihastel on väga suur nälg ja pole muud toitu, on nad nõus toituma karvadega kaetud röövikust (nt noolöölaste (*Acronicta*) röövikud). Linnud söövad sel juhul ainult sisu ning jätavad kesta puutumata (Heinrich & Collins 1983). Ka sinitihaste (*Cyanistes caeruleus*) puhul võib sama täheldada ning rasvatihased (*Parus major*) eemaldavad röövikult karvad enne rööviku söömist (D. Valdma pers obs). Karvased röövikud on sipelgate vastu paremini kaitstud kui karvutud (Dyer 1995). Nii röövlutiklased (*Reduviidae*) kui ka herilased (*Polistes*) eelistavad ilma ogadeta röövikuid. Röövlutikalised suudavad vahet teha röövikutel, kes on kaetud ogadega, ja neil, kellel on ogasid vähem. Alati eelistavad lutikad röövikuid, kellel on vähem ogasid (Murphy et al. 2010).

Mitmed katsed näitavad, et kõrvetavad karvad tagavad röövikule efektiivse kaitse imetajate ja lindude vastu, kuid leidub siiski ka erandeid – nahkhiired (Fenk et al. 2007) ja käod, kelle magudest on leitud suurel hulgal karvaste röövikute jääke (Gill 1980). Rasvatihase (*Parus major*) ja teelehe-karuslase (*Parasemia plantaginis*) interaktsioonis karvasus ei suurendanud ellujäämist. Enamik rasvatihaseid on piisavalt kogenud ning teavad, et enne rööviku söömist tuleb karvad välja kiskuda. Musta värvi karvase rööviku puhul on linnu latentsusperiood (aeg avastamisest

rünnakuni) siiski pikem, kui karvadeta musta rööviku puhul. Linnud toituvad pigem väikestest karvastest hoiatusmustriga, kui ilma karvadeta mustadest röövikutest, samas kiirendab karvasus vältimise õppimist. Karvasus tõstab krüptilise saagi kaitse efektiivsust (Lindstedt et al. 2008).

Karvased, hoiatusvärvuseta ja grupilise eluviisiga röövikud on ohustatud vastsekiinlaste (*Tachinidae*) poolt. Võrreldes karvutute röövikutega esineb neil sagedamini ja rohkem liike vastsekiinlasi. Ogadega röövikud kannatavad võrreldes karvadega kaetud röövikutega vähem kiinlaste parasitismi all (Stireman III & Singer 2003). Spetsialistist parasitoidile on tähtis, et nende peremehed oleks võimelised omastama toksiine, tagades nõnda kaitse oma järglastele. Röövikud peaksid olema karvased, sest parasitoidil on vaja, et peremees püsiks pikemat aega elus. Rööviku parem kaitse nii, mehhaaniline kui keemiline, on soodne parasitoidi järglaste ellujäämusele (Gentry & Dyer 2002; Murphy et al. 2014).

Generalistist parasitoidide vastu tõenäoliselt toimivad tihedad karvad, mis takistavad munemist rööviku kehasse (Hawkins & Sheehan 1994). Risk saada parasiteeritud parasitoidi poolt on kõrgem puuladvas kui alusmetsas (Connahs et al. 2011).

2.3.2 Kõrvetavad karvad

Mehaaniline kaitse esineb tihti koos teiste kaitsemeetmetega. Röövikute mehaanilise kaitse funktsiooni täitvatel karvadel ja ogadel on tihti ka nahka ärritav mõju. Taolised nn kõrvetavad karvad võib morfoloogia alusel jagada kolmeks: päriskarvad (ingl k *true setae*), mis on kergesti eralduvad, modifitseeritud karvad (ingl k *modified setae*), mis kõvad karvad, ja ogad, mis on keerukama ehitusega, seest õõnsad ning täidetud sekreediga (Battisti et al. 2011). Üldiselt on modifitseeritud karvad ja ogad putukatel hõredamalt jaotunud kui päriskarvad ja tavaliselt ei ole neid võimalik ka õhku lennutada.

Modifitseeritud karvadel on tõmp alus ja need on ühendatud kutiikuliga: neuraalne ühendus puudub, kuid oletatakse, et on olemas rakud, mis täidavad sekretoorset funktsiooni. Modifitseeritud karva suurus varieerub (pikkus on kuni 1 mm), kuid on tavaliselt suurem kui päriskarval. Seda tüüpi karvad on pigem kõvad, distaalselt väga teravad ning varre küljes on erinevas suuruses ogasid. Modifitseeritud karvad murduvad kinnituskohast kergesti ja sisenevad nahka distaalset otsapidi ning võivad olla ühenduses mürgipõiega (Kawamoto & Kumada 1984).

Päriskarvad on lühikesed (enamasti 100-500 µm pikad ja diameetriga 3-7 µm), vars on kaetud ogadega ja esineb spetsiifilistes kehapiirkondades, mida nimetatakse peegliteks (ingl k *mirrors*). Peeglid on oma nime saanud iseloomulikust eredusest ja valguse peegeldamisest. Peeglite arv ja suurus võib suurenda iga rööviku kestumise käigus. Uus karv moodustub igal kestumisel uuesti. Karvade tihedus võib olla väga kõrge, näiteks tutlase *Thaumetopoea pityocampa* röövikul on 60 000 karva mm² kohta. Karvad võivad peeglitelt väga kergesti eralduda ning levida mitmete kilomeetrite kaugusele, kusjuures karvad võivad keskkonnas toksilisena püsida pikka aega (Battisti et al. 2011). Tutlaste *Thaumetopoea pityocampa* ja *Thaumetopoea pinivora* puhul on näidatud, et väiksemad karvad võivad levida kuni 5 korda kaugemale kui pikemad karvad (Petrucco Toffolo et al. 2014). Kedriklase *Streblote panda* ärritava aparaat on moodustatud kahte gruppi jaotunud karvade poolt, mis asuvad keskriindmiku ja tagariindmiku pealispinnal. Igal segmendil on rohkem kui tuhat karva, mis paiknevad kattest moodustunud voldi sisemistel seinadel, ning suletuna moodustavad sügava poolkuu sarnase prao. Puhkeolekus on näha ainult pragu, mille servades on mõned karvad. Kaitseaparaadi avanedes paljastuvad kõik karvad. Karva kohta on kuskil 400 poori ning karvad on kergesti murduvad.(Faucheux 2012).

Päriskarvad koosnevad kitiinist ning kui karv siseneb nahka, siis kitiin käivitab kaskaadi, mis viib põletiku ja immuunvastuse tekkeni. Tegemist pole aga kohese vastusega, vaid see viibib kuni 12 tundi. Täpselt pole teada, kuidas päriskarvad võivad kaitsevahendina toimida (Battisti et al. 2011)

Ogad on võrreldes teiste karvatüüpidega keerukama ehitusega. Nende pikkus on väga varieeruv, kuid üldiselt on oga läbimõõt suurem kui päriskarvadel või modifitseeritud karvadel. Ogad on võimelised reageerima mehaanilisele ärritusele. Need esinevad tihti kutiikuli väljakasvude (*scolus*) ümber, mis arvult ja suuruselt iga kestumise järel suurenevad. Ogad võivad esineda koos modifitseeritud karvadega, aga mitte päriskarvadega. Ogad on sekretoorsete rakkudega ühenduses ning võimelised toksiini väljatama (Lamdin et al. 2000; Battisti et al. 2011).

Röövikute mürk toodetakse nahaalustes näärmelistes epiteelirakkudes. Mürk ringleb hemolümfis ja koguneb kõbrukestesse, kutiikuli väljakasvudesse (*scolus*) või kõrvetavatesse karvadesse. Röövikuid, kellel mürk asetseb kõrvetavates karvades, nimetatakse fanerotoksilisteks ja selliseid, kellel mürk ringleb ainult hemolümfis, nimetatakse krüptotoksilisteks (Mebs 2002). Mürgi võivad röövikud ise sünteesida

või saada selle otse taimelt, kusjuures nad on kohastunud toime tulema taimest saadavate toksiinidega (Barbehenn & Peter Constabel 2011).

Lainelase (*Lymantriidae*) röövikul sopistub mehaanilise ärrituse peale tagakehal selgmiselt välja näsa, millest eritub sipelgaid peletav sekreet. Arvatakse, et näsad täiendavad karvatuttide kaitselist võimekust. Näsad tekivad alates teisest järgust, esimese järgu röövik on tihedalt kaetud lendkarvadega (ingl k *balloon hairs*) või muude harjastega (Deml & Dettner 2001). Lendkarvad arvati algselt olevat röövikute tuulega levimise hõlbustamiseks, kuid praeguseks on kindlaks tehtud, et lendkarvad on seest õõnsad ja täidetud nikotiini sisaldava sekreediga ning toimivad pigem kaitsemehhanismina lüljalgsete kiskjate ja parasiitide vastu. Nikotiin mõjub sipelgatele ja muudele putukatele eemaletõukavalt ning parasitoididele arengut pärssiva ja tervist kahjustavana. Nikotiini sünteesib röövik ise ning seda võib leida ka tema hemolümfis (Deml & Dettner 1995).

Enamasti esinevad kõrvetavad karvad röövikutel, kuid neid on leitud ka osade liblikaliikide valmikutel, näiteks lainelaste ja paabusilmlaste sugukondades. Paabusilmlase *Hylesia metabus* emaste valmikute tagakehal asetsevad mürgikarvad, millega nad katavad oma munad. Sellega nii varjavad kui ka kaitsevad valmikud mune füüsiliselt kiskjate eest. Isastel valmikutel kõrvetavaid karvu ei ole leitud. (Rodriguez et al. 2004).

Varajastes järkudes tutlase *Thaumetopoea* röövikud on ilma ärritavate karvadeta, kuid rakuline aparaat, mis neid toodab, on juba olemas (Lamy 1990). Karvad hakkavad arenema kolmandas järgus ja nende arv suureneb iga kestumise järel. Paabusilmlaste *Lonomia obliqua* röövikutel seevastu on ogad olemas juba esimeses järgus (Carrijo-Carvalho & Chudzinski-Tavassi 2007). Tema puhul on teada ka seda, et temal ei esine mürginääret, vaid mürk pärineb sekretoorsest epiteelist. (Veiga et al. 2001). Tutlaste (*Notodontidae*) röövikute pea piirkonna karvade esinemine erinevates järkudes on liigiti erinev ning osadel liikidel ka muutuv elujooksul (Dolinskaya 2013). Lainelaste perekonna (*Euproctis*) mõned esindajad võivad kookonist võtta karvu ja kasutada neid munade kaitseks või lisada sinna veel karvu, mis on tekkinud ainult sellel eesmärgil. Vastkoorunud röövikud kannavad kaitseks kõrvetavaid karvu, mis algselt kaitsesid mune, kuna röövikud ise ei suuda karvu toota (Battisti et al. 2011).

Mürginäärmega varustatud karvad võivad kasvada rööviku hilisemates kasvujärkudes, nagu näiteks tutlasel *Thaumetopoea processionea* kellel need arenevad mürgised karvad välja kolmandaks järguks (Fenk et al. 2007). Pääsusaba (*Papilio*

machaon) on alates esimesest kasvujärgust kuni eelviimase järguni kaetud ogadega. Varasemates järkudes jäljendab röövik ilmselt lindude väljaheidet. Iga kasvujärguga on karvad kehaga võrreldes aina vähem domineerivad ning ka värvus muutub heledamaks ehk rohelist tooni tuleb rohkem sisse. Viimases kasvujärgus neil enam ei ole ogasid ning on alles ainult keemiline kaitse näärme näol, mis on pea taga peidus ning ohu korral paljastatakse see ning toimib kaitsena sipelgate vastu (Eisner & Meinwald 1965).

2.3.3 Mehhanoretseptorid

Enamik pikemaid karvu putuka kehapinnal on mehhanoretseptorid. Mehhanoretseptorite abil tunneb putukas mehaanilist liikumist kehas. Mehhanoretseptori liikumist põhjustab tema kokkupuude mingi objektiga või kokkupõrge vibratsiooniga, mis on kandunud läbi õhu, vee või substraadi. Mehhanoretseptorite üheks funktsiooniks võib olla kuulmine. Putukatel on struktuurselt kolme tüüpi mehhanoretseptoreid: kutikulaarne struktuur bipolaarsete neuronitega, subkutikulaarne struktuur bipolaarse neuroniga, mida teatakse kui kordotonaal organit, ja sisemised multipolaarsed neuronid, mis töötavad kui venitust tajuvad retseptorid. Kutikulaarsed mehhanoretseptorid jagunevad peamiselt kaheks: kutiikulist välja ulatuv seest õõnes karv või kupli moodi kampaniformne sensilla (ingl *k campaniform sensilla*). Puutetundlikud karvad paiknevad laialdaselt üle kogu keha. Mitmed kontaktkemoretseptorid täidavad ka mehhanoretseptori funktsiooni (Chapman 1998).

Karvad võivad olla ka kiskjate signaalide vastuvõtjad ja sellega esile kutsuda vastava kaitsekäitumise. Kapsaöölase (*Mamestra brassicae*) röövikul on helisid vastuvõttev karv – sensillum. Röövik tajub heli sagedusel 32–1000 Hz. Madalad sagedused kutsuvad röövikul esile kolme tüüpi käitumise: 1. roomav röövik tõmbub kiiresti tagasi ja peatub; 2. paigalseisev röövik tõmbub kokku (ainult tugeva stiimuliga); 3. röövik keerdub ja kõik jalad kaotavad kontakti pinnasega, mis looduslikus keskkonnas tähendaks lehe pealt alla kukkumist (Markl & Tautz 1975).

Tupslane *Orgyia leucostigma* on võimeline karvade abil eristama röövlooma tüüpi. Karvade abil eristatakse röövlooma tüüp ning vastavalt saadud signaalile, kas kukutatakse ennast lehelt alla või liigutakse ohuallikast eemale (Castellanos et al. 2011).

Karuslase *Euchaetes egle* rööviku karvad aitavad tal ohu korral maanduda lehe pealt alla kukkudes. Selline käitumine võimaldab röövikul peale kukkumist varju põgeneda või leida uus toidutaim. Kukkumine jaotatakse kolme faasi: kukkumise algus, langemine ja maandumine. Langemise faasis on suur tähtsus kehakontuuril, mis on kujundatud karvade poolt. Kukkumisel aitab püstist asendit hoida voolujoonelisus, mis on saavutatud tagakeha selgmiste võlvjate karvade abil. Külgedel kehast eemal asetsevad karvatutid toimivad väikeste tiibadena, raskuskese hoitakse allpool keskjoont või külgmiste karvatutide kinnituskohdade tasandit. Need morfoloogilised iseärasused mitte ainult ei aita hoida püstist asendit, vaid võimaldavad seda ka saavutada (Frings 1945).

Mehhanoretseptoritel on oluline roll sinilibliklaste (*Lycaenidae*) ja sipelgate vahelistes mürmekofiilsetes suhetes. Üle kogu rööviku keha asuvad sekretoorsed poorid, mis eritavad keemilisi ühendeid rahustamiseks sipelgaid, et nad ei ründaks röövikut (Pierce et al. 2002). Sekretoorsed poorid paiknevad tihedamalt hingeavade ja– selgmise nektariorgani lähedal. Sinilibliklaste röövikutel on mitmeid erinevaid karvatüüpe. Enamik neist on morfoloogiliselt seotud DNO-ga (*the dorsal nectary organ*). Sipelgad stimuleerivad oma tundlatega DNO ümber asetsevaid spetsiaalseid harjaseid, mille tõttu hakkab eralduma suhkru- või aminohapeterikas segu (Tautz & Fiedler 1992). Vastutasuks sipelgad toidavad sinilibliklaste röövikuid või kaitsevad neid mitmete erinevate looduslike vaenlaste ja parasiitide eest, niisiis tõstavad röövikute ellujäämist (Saarinen & Daniels 2006).

Mõned liblikaröövikud täiendavad oma mehhanosensorseid harjaseid väliste abivahenditega. Röövikud perekonnast *Brenthia* (selts: Liblikalised) ehitavad endale siidist varjendi, mis katab suures ulatuses lehepinda, kuhu on ka uuristatud auk, mida kasutatakse ohu korral põgenemiseks. Rööviku keha tagaosas on pikemad harjased, mis on kinnitunud siidivõrgustikuga. Röövik tunnetab võrgustikuga seotud harjaste abil, kui keegi varjendit puudutab. Harjased jäävad võrgustikuga kinnitatuks ka siis, kui röövik põgeneb lehe teisele küljele. Ohu kadumisel läheb röövik oma varjendisse tagasi. Röövik suurendab harjaste ja võrgustiku ühenduse kaudu oma tajumisvälja (Rota & Wagner 2008).

2.4 Termoregulatsioon

Putukate seas on kaks viisi, kuidas tulla röövikuna talvitudes toime. Ühed on need, kes taluvad läbikülmumist ja teised on need, kes väldivad külmumist. Karuslaste *Pyrrharctia Isabella* röövikute karvad võivad abistada talvitumisel. Karvad aitavad kontrollida veetilkade jäätumist, kuna röövikute kehavedelike jäätumine hakkab pihta kokkupuutel jääga (Kabay & Layne 2010). Nad on võimelised taluma nädala jooksul temperatuure -20°C . Külmumine tõstab röövikute hemolümfis proliinide, aminohapete ja valkude hulka, mis aitavad üle elada külmumist. Rakkudele pakub kaitset glütserool (Yi & Lee 2015), mis võimaldab agregeerida jääkriksalle moodustavate polüpeptiide ning seda kõrgematel temperatuuridel. Tänu sellele suudab põualiblikas (*Aporia crataegi*) üle elada -85°C külma (Li 2012).

Peamiselt kasutavad putukad talvel energiaallikana rasvu ja mõningal määral süsivesikuid ning valke. Hetkel ei ole veel teada, kuidas mõjutab talvitumine järgnevat kasvuperioodi ja millised on lõivsuhted külmakaitsega (Sinclair 2015). Lume peal talvituvad röövikud kulutavad vähem energiat madalama temperatuuri ja külmumisohu tõttu, kui lume all talvituvad röövikud (Marshall & Sinclair 2012).

Suurematel röövikutel on kõrgem kehatemperatuur ning pelgupaigad ülekuumenemise eest pakuvad neile enam jahutust kui väiksematele (Nielsen & Papaj 2015). Surulase *Manduca sexta* kehatemperatuur kasvab iga järguga. Varasemates kasvujärgudes sarnaneb kehatemperatuur lehe pinnatemperatuuriga, mis on veidi madalam keskkonnatemperatuurist. Iga uue kasvujärguga muutub kehatemperatuur sarnasemaks ja lõpuks ületab väliskeskkonna temperatuuri. Varasemates järgudes röövikud varjavad ennast otsese päikesevalguse eest (Woods 2013). Röövikute poolt ehitatud võrgendid võivad toimida kui kaitsevahendid, kuid ka termoregulatsiooni elemendina, mis hoiab sobivat keskkonda röövikute jaoks (Fitzgerald et al. 2012). Varakevadistel madalatel temperatuuridel kedrikased *Malacosoma disstria* moodustavad kogumikke. Kogumikes olles kasvab nende kehatemperatuur võrreldes üksikute röövikutega (McClure et al. 2011). Sama võib täheldada ka tutlase *Thaumetopoea pinivora* kolooniate vahel, kus suuremas koloonias on röövikute kehatemperatuur ja ellujäämus suurem kui väiksemas koloonias (Ronnås et al. 2010).

Ebasoodsate keskkonnatemperatuuridega toimetulekuks võidakse kombineerida koos käitumist ja morfoloogiat. Ülekuumenemise tingimustes esineb

ratsuriliblikate *Battus philenor* seas rohkem punaselt värvunud kui mustalt värvunud röövikuid. Lisaks röövikud ise vahetavad asukohta, mis asub toidutaimest eemal (Nice & Fordyce 2006). Lainelane *Gynaephora groenlandica* otsib talvitumiseks kivise koha, arvatasti sellepärast, et sealt sulab lumi esimesena (Bennett et al. 2003).

Paljudel liblikaröövikutel võtavad karvad osa termoregulatsioonist, toimides isolaatorina ja vähendades soojuse kadumist kehast, ilma et vähendataks soojuse vastuvõttu (Casey & Hegel 1981). Kuu-villkäpa (*Gynaephora rossis*) karvase rööviku kehatemperatuur kui ka epidermi temperatuuri oli kuskil 2 °C võrra kõrgem, kui sama massiga karvutul röövikul. Karvadeta röövikul oli madalam epidermi temperatuur, kui rööviku kestumisel maha heidetud kestal (Kevan et al. 1982). Rööviku kehatemperatuuri tõus ei ole suur, kuid see vähendab siiski rööviku arengule kuluvat aega. Kiirem areng vähendab võimalust saada tabatud röövloomade või parasitoidide poolt (Casey 1992). Monarhiliblika (*Danaus plexippus*) röövikud ei suuda kestumise ajal kontrollida termoregulatsiooni (Serratore et al. 2013). Kehatemperatuuri mõjutab ka karvade pigmentatsioon, näiteks teelehe-karuslasel (*Parasemia plantaginis*), kellel on erinevates suurustes signaallaigud – pruuni värvi karvad mustade karvade taustal. Väiksema signaallaigu korral on musta värvi karvade osakaal suurem kui suure signaallaigu puhul. Tumedam pind soojeneb kiiremini ning seetõttu kasvab väikse signaallaiguga isend madalatel temperatuuridel suuremaks ja areneb kiiremini kui suure signaallaiguga isend, lisaks nad on ka aktiivsemad (Lindstedt et al. 2009), kuid suurem signaallaik kiirendab lindude õppimisvõimet röövikute ohtlikkuse kohta (Lindstedt et al. 2008). Rästikute *Moontivipera* peal on näidatud, et võib esineda keerukas lõivsuhe krüptilisuse ja termoregulatsiooni vahel (Rajabizadeh et al. 2015).

Melaniin osaleb lisaks termoregulatsioonile ka entomopatogeenide vastases võitluses (Wilson & Woods 2015; Wilson et al. 2001) ja tugevdab putukatel kutiikuli (Riley 1997).

3. Materjal ja meetodid

Sissejuhatuses püstitatud hüpoteeside testimiseks viidi erinevatest kirjandusallikatest pärit öölaste morfoloogiliste ja ökoloogiliste tunnuste andmestikuga fülogeneetilised analüüsid. Fülogeneetilise analüüsi metoodikat on taolise liikidevahelise võrdluse puhul vajalik kasutada, et vältida näilisi tunnustevahelisi seoseid, mis on põhjustatud liikide fülogeneetilisest seotusest (Felsenstein 1985). Fülogeneetilisteks analüüsideks kasutati Zahiri ja teiste poolt loodud öölaste fülogeneesipuud, mis oli leitud analüüsides 1 mitokondriaalset geeni ja 7 tuumageeni (Zahiri et al. 2010). Artiklis suurima tõepära meetodil leitud fülogeneesipuu esitati fülogrammina. Fülogrammi harude pikkused mõõdeti, kasutades selleks Adobe Illustrator 10 (Adobe Systems Inc.) joonlaua funktsiooni.

3.1 Diskreetsete tunnuste võrdlev analüüs

Analüüsi kaasati 106 liiki (analüüsi kaasatud liikide nimekirja vt. joonis 1) öölaste fülogeneesipuult (Zahiri et al. 2010), kes paiknevad nii Euroopas, Aasias, Põhja- ja Lõuna-Ameerikas ning Aafrikas. Tunnuste omavahelisi seoseid, uuriti kasutades Pagel'i juurutatud analüüsi diskreetsete tunnuste jaoks. Antud analüüsis võrreldakse kahte mudelit: ühte, kus tunnuste vahel toimub sõltumatu evolutsioon (nullhüpotees) ja teine, kus on lubatud tunnuste korreleeruv evolutsioon (alternatiivne hüpotees). Diskreetsed tunnused esitatakse binaarsel kujul ning omavahel saab võrrelda tunnuseid ainult paari kaupa (Pagel 1994).

Uurimaks seost kaitsevõruse tüübi ja mehaanilise kaitse olemasolu vahel jagati värvused: aposemaatiliseks (34 liiki) ja krüptiliseks (72 liiki) ning mehaanilise kaitse poolest: kas mehaaniline kaitse on olemas (mehaanilise kaitsega liike on andmestikus kokku 36, neist 6 on määratud ogadeks ja 3 on muud jätked ja ülejäänud karvased) või ei ole). Aposemaatiliseks värvunuteks loeti kõik need isendid, kellel esines punast, kollast, musta või nende värvide kombinatsioone. Mehaanilise kaitsega varustatud röövikuteks loeti need, kellel olid karvad, ogad või jätked (viimaseid oli kolmel liigil 36-st). Mehaanilise kaitsega röövikute liikide seas oli aposemaatilisi röövikute liike rohkem kui mehaanilise kaitseta röövikute liikide seas (tabel 1).

Tabel 1 Mehaanilise kaitse ja värvustüübi tunnuste jaotused

	Karvane	Sile
Aposemaatiline	24,5 %	7,6 %
Krüptiline	9,4 %	58,5 %

Lisaks testiti hüpoteesi, kas mehaanilise kaitse ja toitumistüübi vahel on seost. Selleks kasutati tunnustepaari: mehaanilise kaitse olemasolu (sarnaselt eelmisele analüüsile) ja toitumistüüp: monofaag või polüfaag. Monofaagideks loeti röövikud, kellel toidutaimed olid pärit samast perekonnast (selliseid liike oli 25). Ülejäänud olid polüfaagid ja oligofaagid (81st liigist 15 olid oligofaagid). Polüfaage esines mehaanilise kaitse ja mehaanilise kaitseta rööviku liikide seas rohkem (tabel 2).

Tabel 2 Mehaanilise kaitse ja toidutüübi tunnuste jaotused

	Karvane	Sile
Monofaag	8,5 %	15,1 %
Polüfaag	25,5 %	50,9 %

Uurimaks seost musta värvuse ja mehaanilise kaitse olemasolu vahel analüüsiti tunnusepaare must või muu värvus ja mehaaniline kaitse olemas või mitte. Mustadeks loeti neid röövikuid, kellel domineeris must värvus või must oli silmapaistvalt kontrastne teiste värvidega. Mehaanilise kaitsega rööviku liikidel esines musta värvust sagedamini kui mehaanilise kaitseta rööviku liikidel (tabel 3).

Tabel 3 Mehaanilise kaitse ja mustavärvi tunnuste jaotused

	Karvane	Sile
Must	23,6 %	12,3 %
Ei ole must	10,4 %	53,7 %

Tunnused leiti liikidele kirjanduse abil ning võimalusel kasutati iga liigi korral mitut allikat (kasutatud allikate nimekiri on lisas).

Analüüsid viidi läbi kasutades R i386 3.2.0 (r-project.org). Kasutati pakette Phytotools (Revell 2012), Geiger (Harmon et al. 2008) ja APE (Paradis et al. 2004).

3.2 Fülogeneetiline üldistatud lineaarne mudel

Fülogeneetiline üldistatud lineaarne mudel hindab fülogeneesi põhjal eeldatud liikide omavahelise korrelatsiooni tugevust, mis on põhjustatud liikide evolutsioonilisest seotusest ning see võetakse arvesse vähimruutude meetodi regresiooni arvutamisel (Pagel 1997; Symonds & Blomberg 2014). Testimaks hüpoteesi, kas talvituvad röövikud on sagedamini karvased kui karvutud, kasutati vaid Eesti öölaste andmestikku. Seda põhjusel, et laia levikuga liikide puhul võivad erinevates piirkondades erineda nende talvitumisstaadiumid. Kuna Eesti liblikate terviklikku fülogeneesipuud ei ole koostatud siis kasutati analüüsides sama fülogeneesipuud, mida eelmiste analüüside puhul (Zahiri et al. 2010). Seetõttu jäid analüüsist välja liigid sugukondadest kirilased (*Edromidae*), koerlibliklased (*Nymphalidae*), põualibliklased (*Pieridae*), paabusilmalased (*Saturniidae*), kedriklased (*Lasiocampidae*) ja punnpealased (*Hesperidae*). Analüüs viidi läbi perekondade tasandil, kaasatud oli 52 perekonda (analüüsi kaasatud perekondade nimekiri lisa 2). Tunnuste väärtused määrati kirjanduslike allikate abil, võimalusel mitmest eri allikast. Tunnustest uuriti:

- talvitumine: järk, milles liik talvitub
- karvasus: karvaseks loeti vaid kõik tihedamalt karvased (sellised, mis autori hinnagul võiksid anda termoisolatsiooni efekti), üksikuid jätkeid ja hõredalt karvased ei võetud arvesse
- aeg, millal liblikad esinesid röövikuna, ehk mitmel kuul aastas olid nad röövikustaadiumis

Talvitumise ja karvasuse tunnust väljendati läbi vastava tunnuse esinemissageduse antud perekonnas. Tunnust aeg väljendati perekonnas olevate liikide röövikuna oldud kuude keskmist arvu. Tunnus talvitumine oli 52-st perekonnast 46-l perekonnal selline kus kõikidel perekonda kuuluvatel liikidel oli tunnuse väärtus sama. Karvasuse tunnuse puhul oli 52-st perekonnast 50, sellised, kus kõikidel perekonda kuuluvatel liikidel oli tunnuse väärtus sama. Perekonna tasemel talvitusid röövikuna pigem karvased röövikud kui karvutud röövikud (tabel 4). Sarnast tendentsi on märgata ka liigi tasemele suurema Eesti liblikate andmestikuga (tabel 5).

Andmestikku analüüsiti PGLS (Phylogenetic Generalized Least Squares) abil (Pagel 1997), sõltuvaks tunnuseks oli talvitumine ning sõltumatuteks tunnusteks olid karvasus ja aeg. Analüüsid viidi läbi kasutades programmi R i386 3.2.0 (r-

project.org). Pakketidest olid kasutusel Geiger (Harmon et al. 2008), APE (Paradis et al. 2004) ning caper (Orme et al. 2013).

Tabel 4 Röövikuna talvitujad perekonniti, mida kasutati analüüsis

	Karvased	Siledad	Kõik kokku
Perekondade arv	12	45	57
Röövikuna talvituvate perekondade arv	7 (58,3 %)	16 (35,6 %)	23 (40,4 %)

Tabel 5 Röövikuna talvitujad Eesti liblikate andmestiku järgi

	Karvased	Siledad	Kõik kokku
Liikide arv	125	457	582
Röövikuna talvituvate liikide arv	82 (65,6 %)	185 (40,5 %)	267 (45,9 %)

4. Tulemused

Aposemaatilisus ja karvasus on statistiliselt oluliselt omavahel seotud. Karvasus ja must värvus on omavahel statistiliselt oluliselt seotud. Karvasuse ja monofaagia vahel ei leitud statistiliselt olulist seost (Tabel 6 ja Joonis 1).

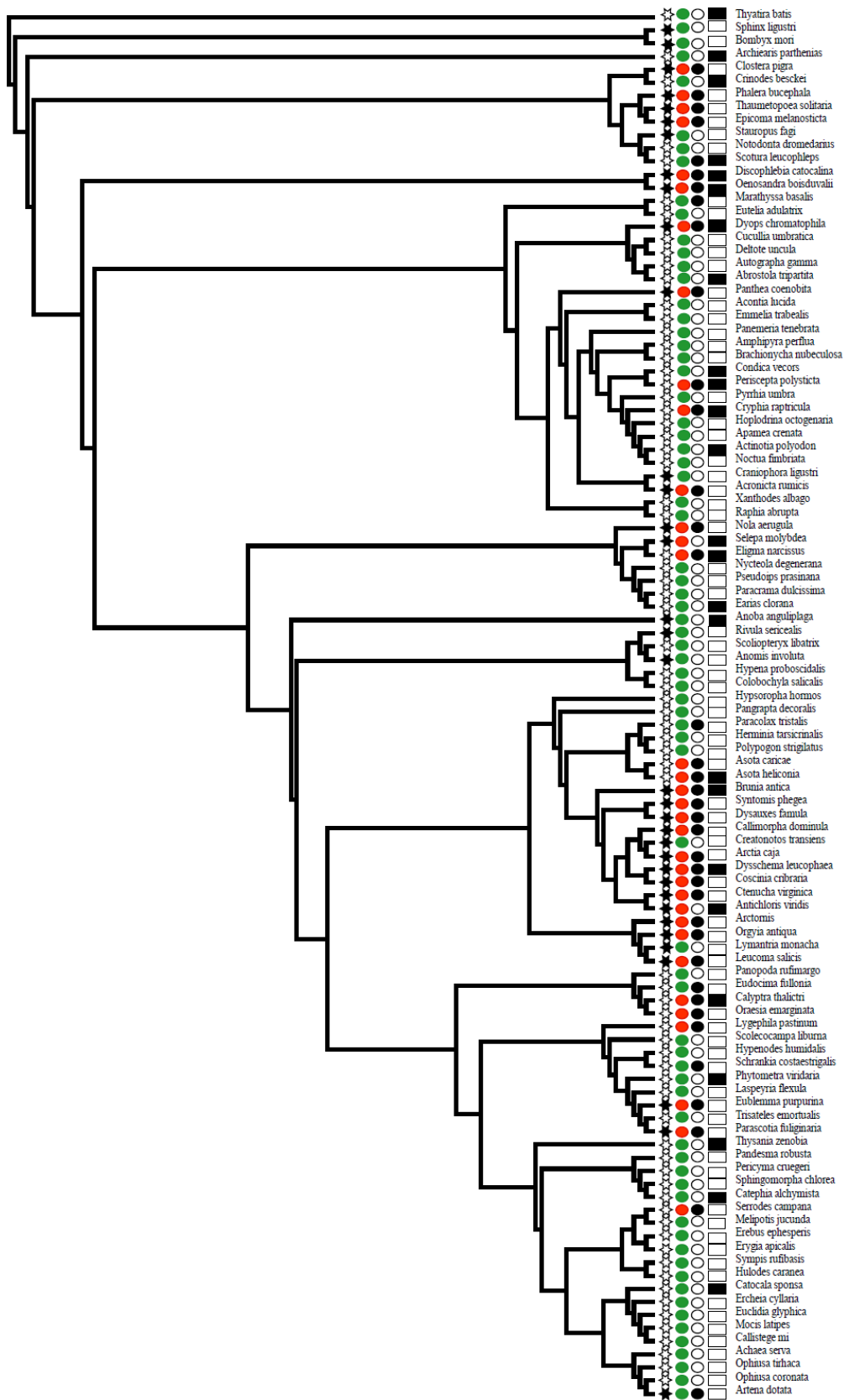
Tabel 6 Diskreetsete tunnuste võrdleva analüüsi tulemused. Paarisvõrdlused tunnuste mehaaniline kaitse ja hoiatusvärvus, must värv ning toidutüübi vahel.

	Log-tõepära sõltumatu	Log-tõepära sõltuv	Tõepära suhe	p
Karvasus ja aposemaatilisus	-104,317	-91,237	26,159	<0,001
Karvasus ja must värv	-112,900	-102,072	21,655	<0,001
Karvasus ja dieet	-106,122	-104,733	2,777	0,596

Röövikuna talvitumise ja karvasuse vahel ei leitud statistiliselt olulist seost. PGLS analüüsi tulemustest ilmneb ootuspäraselt, et röövikuna talvitujate röövikuperiood on pikem (Tabel 7 ja Joonis 1). Analüüsi eelduse jääkide normaaljaotuse kohta võib lugeda täidetuks.

Tabel 7 PGLS analüüsi tulemused. PGSL analüüsis uuriti tunnust röövikuna talvitumine ja rööviku karvasus ning röövikuna talvitumine ja röövikuperioodi pikkus.

	Estimate	Standardviga	R ²	F _{1,50}	λ	p
Talvitumine ja karvasus		0,173	0,047	3,518	0,930	0,067
Karvasus	0,304	0,162				
Talvitumine ja röövikuperiood		0,967	0,890	412,8	1	<0,001
Röövikuperiood	0,132	0,007				



Joonis 1 Kladogramm diskreetsete tunnuste analüüsis kasutatud liikidest koos tunnustega.

☆-mehaanilise kaitseta, ★-mehaaniline kaitse, ●-krüptiline, ●- aposemaatiline, ○-mitte must, ●- must, □-polüfaag ja ■- monofaag.

5. Arutelu

Uurimuse tulemustest ilmneb, et karvasemad röövikud tõesti signaliseerivad oma mehaanilist kaitset hoiatusvärvidega. Mehaanilise kaitse ja hoiatusvärvuse koosinemisel muutub aposemaatiline signaal tugevamaks. Aposemaatilisus peaks andma röövikutele suurema vabaduse liikuda ringi ning tagama parema kaitse kiskja vastu. Karvasuse ja hoiatusvärvuse kombinatsioon võrreldes keemilise kaitse ja aposemaatilisuse kombinatsiooniga on tunduvalt ausam signaal ja samas konservatiivsem. Nimelt on keemilise kaitse korral on võimalik, erinevalt mehaanilisest, võimalik kasutada petvat aposemaatilist signaali Batesi mimikri näol. Lisaks esineb keemiliselt kaitstud röövikutel varieerumine optimaalse toksilisuse ümber, mis võimaldab osadel isenditel maksta väiksemat lõivusuhet toksilisuse ja toksiinide vastase resistentsuse vahel. Seega saab, erinevalt karvasusest, keemilise kaitse puhul kohastuda erinevate tingimustega. Karvasus on nii konkreetne kaitse kui ka visuaalne signaal sellest kaitsest. Mehaanilist kaitset nagu karvasus on keeruline jäljendada või sellega üritada petta röövloomade. Karvasusest tulenevat lõivusuhet on selletõttu keerulisem vähendada. Samas hetkel ei ole põhjalikult uuritud erinevate karvatüüpide, mille varieeruvus on suur, mõju kiskja-saaklooma interaktsioonides. Iga karvatüüp võib-olla kohastunud kindlatele keskkonna- ja ökoloogilistele faktoritele. Karvasuse ja keemilise kaitse võrdluses oleks huvitav teada saada, kas esineb erinevus ellujäämuses naiivse linnu rünnaku korral. Intuitiivselt võiks eeldada, et mehaaniline kaitse võiks tagada parema ellujäämuse lindude esmase rünnaku puhul, kui just ei ole tegemist spetsialiseerunud linnuga. Mis omakorda tähendaks seda, et nende liikide isenditel oleks väiksem tõenäosus surra aposemaatilise signaali õppeperioodil. Samas on näidatud, et ka keemilise kaitsega röövikud võivad suure tõenäosusega üle elada naiivse linnu rünnaku (Wiklund & Järvi 1982). Antud töös saadud tulemus viitab sellele, et tõesti üks aposematismi evolutsioonilise tekke võimalusi on seotud röövikute karvasusega (Speed & Ruxton 2005).

Karvasuse ja monofaagia vahel ei leitud seost. Üks selle tulemuse põhjustest võib-olla see, et antud analüüsides koondati üheks tunnuseks kokku nii karvased, jätkete kui ka ogadega liigid. Ogad on nendest kõige keerulisema struktuuriga ning sisaldavad mürgipauna. Seega võib oletada, et äkki tulnuks tulemus erinev kui valimis oleks olnud enam ogadega liike. Tulevikus oleks antud hüpoteesi testimiseks

mõttekas valimisse kaasata koerlibliklased (*Nymphalidae*) või muud ogadega liigid. Antud töö tulemuste valguses saame väita, et ei leidunud seost karvade ja kindlale toidutaimetele spetsialiseerumisel vahel. Samas ei ole see tulemus üllatav, kuna karvastele ja hästi kaitstud röövikutele on tugev surve spetsialiseerunud parasitoidide poolt. Kaitseks mitmete parasitoidide vastu toituvad röövikud erinevatest taimedest, mis eeldaks neilt pigem polüfaagiat (Smilanich et al. 2011). Karvade enda aposemaatilise signaali eraldi ja koos hoiatusvärvusega võimaldavad röövikutel olla liikuvamad ja seega on neil võimalus otsida erinevaid toidutaimi. Suurem liikuvus tähendab aga kohtumist suurema hulga erinevate röövloomadega. Edaspidi oleks seega vajalik uurida erinevate karvatüüpide mõju erinevatele röövloomadele. Kolmandaks võib karvasuse ja toitumistüübi vahelise seose puudumine viidata karvade multifunktsionaalsusele. Siit saaks järeldada, et karvad ei ole lihtsalt keemilise kaitsega seotud, vaid võivad omada mitmeid erinevaid funktsioone nagu termoregulatsioon või otsene füüsiline kaitse röövloomade eest. Andes nõnda vihje, et karvasus võib-olla evolveerunud kindlat tüüpi kiskjate vastu või mitme erineva röövloomade liigi vastu. Näiteks võime ette kujutada olukorda, kus röövikule peavad jahti putukas ja lind. Karvasus võiks pakkuda füüsilist kaitset mõlema röövloomade eest. Keemiline kaitse eraldi ei suudaks sellist kaitset pakkuda, eriti kui keemiline kaitse on suunatud kindla röövloomade vastu, kellelt on tugev surve röövikute ellujäämisele. Selline mõttekäik eeldab aga tugevat biotiliste interaktsioonide mõju ning eeldaks selle faktori arvesse võtmist edasistel röövikute karvasuse kui enesekaitsestrateegia põhjuste uurimustel.

Röövikuna talvitumise ja karvasuse vahel ei leitud statistiliselt olulist seost, mida kinnitab ka Eesti öölaste andmestiku kirjeldav statistika. Eesti liblikate andmestiku (kuhu kuulusid lisaks liigid sugukondadest kirilased (*Edromidae*), koerlibliklased (*Nymphalidae*), põualibliklased (*Pieridae*), paabusilmlased (*Saturniidae*), kedriklased (*Lasiocampidae*) ja punnpealased (*Hesperiidae*)) põhjal leitud osakaalud viitavad seose olemasolule: karvaste röövikute liigid talvitusid röövikuna 65,6 % ja ilma karvadeta 40,5 %. Kuid siin tuleb võtta arvesse, et liikidevahelist fülogeneetilist seost ei ole võetud arvesse. Töös läbiviidud analüüsi põhjal oli näha, et röövikuna talvitumisel oli tugev fülogeneetiline signaal ($\lambda = 0.930$). Kirjanduse põhjal võiks arvata siiski, et karvad osalevad termoregulatsioonis, kuna karvade ja käitumise abil on putukatel võimalik kontrollida oma keha temperatuuri ning nad osalevad ka läbikülmumise protsessis. Karvased röövikud võiksid olla kõige

kiiremad reageerijad välistemperatuuri muutusele. Varasem lumealt väljatulek võiks aidata kokku hoida talvitumiseks kuluvat energiat ja vältida potentsiaalseid röövloomi.

Kolmandaks leiti käesolevas uurimuses, et karvastel röövikutel leidub musta värvust suurema sagedusega, kui karvututel röövikutel. See tulemus võiks jällegi viidata termoregulatsiooni tähtsusele karvasuse evolutsioonis. Karvaste ja mustade röövikute puhul on näidatud, kuidas värvus mõjutab röövikute soojenemise kiirust ning ka jahtumise kiirust. Antud teematikat tasuks uurida edasi. Melaniin võib-olla kaitseks UV-kiirguse eest, mis samas on kaitseks seente eest (Ottati-de-Lima et al. 2014). Melaniin osaleb putukatel kutiikula tugevdamisel, mis võib muuta röövikute karvad jäigemaks (Riley 1997). Nõnda on tumedad/ mustad karvad tugevam füüsiline kaitse röövloomade vastu. Melaniin aitab võidelda entomopatoogenidega (Wilson et al. 2001), mis võib osutada tähtsaks, kui röövikud on polüfaagid, sest nad puutuvad kokku suurema hulga ohtudega. Samas on must värv silmatorkav ning võib esineda lõivsuhe immunoloogilise kaitse ning silmatorkavuse vahel. See võib anda eelduse karvasuse kui kaitsestrateegia tekkeks.

Karvasus ja must värv on nõrgem signaal võrreldes tüüpiliste hoiatusvärvustega. Olukorras, kus röövikutele on suur surve erinevate röövloomade poolt ning kõik kaitsemeetmed ei paku ühtset kaitset kõigi röövloomade vastu (Endler & Mappes 2004) võib-olla, et nõrgem signaal mõjub mitmele erinevale röövloomale ega ole mõistlik kulutada ressursi ühele tugevale aposemaatilisele signaalile, kuna ta ei paku kaitset teiste röövloomade vastu. Samas võib musta värvi aposemaatilise signaal olla tugevam, kui taustaks on näiteks valge lumi (Arenas et al. 2014; Stevens & Ruxton 2012).

Edaspidisel karvasuse uurimisel tuleks uurimise alla võtta karvade seos keskkonnaga ning muude ökoloogiliste faktoritega nagu röövloomade koosluse kirjeldus, elupaik etc.

Viimaseks leiti antud töös, et röövikuna talvitujad veedavad suurema osa aastast röövikuna. Karvunud röövikud on tavaliselt varjunud mingitesse õõnsustesse kõrte ja puidu sees. Pikem röövikuperiood eeldab seda, et röövik peaks olema piisavalt hästi kaitstud erinevate röövloomade ja keskkonna tingimuste eest.

Aposemaatilisus ja krüptilisus ei ole alati selgepiirilised ning võivad ühest kaitsestrateegiast vahetuda teiseks vastavalt tingimustele. Olgu selleks siis liikumine, kaugus vaatlejast, suurus, toidutaime vahetus mürgise toidutaime vastu etc. Veel ei

ole uuritud, kas karvad ise võiksid teatud keskkondades toimida krüpsisena või maskeraadina. Võrreldes tasapinnaliste värvustega on karvad ruumiline element, mis tähendab, et toimiks signaalina erinevalt võrreldes värvusega. Värvide puhul oleneb palju perspektiivist ja vaatelejust. Karvad on jälgitavad mitmest küljest ning võiksid jäljendada küllaltki hästi spetsiifilisi objekte. Samas värvusel põhinev maskeraad või krüpsis oleks efektiivsem heterogeenses keskkonnast kui karvasusel põhinev maskeraad või krüpsis.

Karvasus võib pakkuda ka kaitset varajastest kasvujärgudes, kus rohkem panustatakse kiiremasse kasvu ning selle tõttu ollaks tundlikumad taimede anti-herbivoorsete kemikaalide suhtes (Barbehenn et al. 2013). Kindlasti tasuks uurida ka röövikute karvade arengut läbi kõikide kasvujärgude, kuna looduses esineb näiteid nii sellest, kuidas karvad tekivad hilisemates kasvujärgudes ning ka nende kadumisest röövikute kasvamisel. See võiks anda meile selgema pildi karvade funktsioonist ja nende olulisusest.

Kokkuvõte

Karvasus kui röövikute enesekaitsestrateegia: fülogeneetiline uurimus karvasuse seosest hoiatusvärvusega, toitumistüübiga ja termoregulatsiooniga. Mehaaniline kaitse on vähem uuritud võrreldes aposematismiga, krüpsisega ja keemilise kaitsega. Uuringud on näidanud, et karvad, ogad ja harjased on efektiivne kaitsestrateegia lindude ja putukate vastu, kuid olles hästi kaitstud tõuseb oht saada parasiteeritud spetsialistid parasitoidi poolt. Karvad osalevad ka termoregulatsioonis.

Püstitatud hüpoteese sai kontrollitud kasutades võrdlev-fülogeneetilisi meetodeid: PGLS ja Võrldlev diskreetsete tunnuste analüüs. Andmestik koguti kirjandusest. Termoregulatsiooni korral uuriti seost karvasuse ja röövikuna talvitumisel ning karvasuse ja musta värvi vahel.

Analüüsi tulemused näitasid seost karvasuse ja hoiatusvärvuse vahel. Hoiatusvärvus tõstab karva enda aposemaatilise signaali tugevust. Karvasuse ja toidutüübi vahel ei leitud seost. Korrelatsiooni ei leitud ka karvasuse ja röövikuna talvitumise vahel, kuid teine analüüs näitas seda, et karvasemad röövikuliigid on tumedamad kui ilma karvadeta röövikuliigid. Samas kirjandus toetab ideed, et karvasus osaleb rööviku termoregulatsioonis. Talvituvate röövikute vastsestaadium on pikem, kui mitte röövikuna talvituvatel liblikavastsetel.

Summary

Setae as a defence strategy in caterpillars: phylogenetic analysis of the correlative evolution between setae and warning colours, diet breadth, thermoregulation. Mechanical defences are less researched than aposematism, crypsis or chemical defences. Studies have shown that hairs, bristles and spines are effective defence strategy against birds and insects but being well-defended increases a risk to get parasitized by specialist parasitoid. Setae also takes part in caterpillar`s thermoregulation.

Phylogenetic comparative methods: PGLS and Comparative analysis of discrete traits were used to test our hypotheses. Data were collected from literature. As for thermoregulation, we tested correlation between hairiness and overwintering as caterpillars, and correlation between hairiness and black colour.

Our results showed that there was a correlative evolution between setae and warning colours. Warning coloration enhances the initial aposematic signal of setae. There was no correlation between setae and diet breadth. We found no correlation between overwintering as caterpillar and the hairiness of caterpillar species, but other analysis showed correlative evolution between setae and black colour. On the other hand, literature supports the idea of hairiness as a component of the thermoregulation of caterpillars. Overwintering caterpillar species also tend to have a longer caterpillar stage than other overwintering stages.

Tänuavaldused

Suured tänud mu juhendajale Siiri-Lii Sandrele, kes abistas nii nõu kui tarkusega sellel pikal teekonnal. Eraldi tänaks Vanemuise 21 labori püsielanikke ja küllastajaid, kes andsid nõu ning olid alati valmis ulatama abistavat kätt. Stressi maandamise eest tänusõnad labori koertele. Suured tänuavaldused ka dr. Välile ja tema meeskonnale ning 19. aastasele neiule, tänu kellele ma olen veel tsenseeritud punkt Survival analüüsis.

Kasutatud kirjandus

- Abarca, M. & Boege, K., 2011. Fitness costs and benefits of shelter building and leaf trenching behaviour in a pyralid caterpillar. *Ecological Entomology*, 36(5), lk564–573.
- Allport, S., 2003. *A Natural History of Parenting: A Naturalist Looks at Parenting in the Animal World and Ours*, iUniverse.
- Arenas, L.M., Troscianko, J. & Stevens, M., 2014. Color contrast and stability as key elements for effective warning signals. *Behavioral and Evolutionary Ecology*, 2, lk25.
- Barbaro, L. & Battisti, A., 2011. Birds as predators of the pine processionary moth (*Lepidoptera: Notodontidae*). *Biological Control*, 56(2), lk107–114.
- Barbehenn, R.V. et al., 2013. Allocation of cysteine for glutathione production in caterpillars with different antioxidant defense strategies: a comparison of *Lymantria dispar* and *Malacosoma disstria*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, 84(2), lk90–103.
- Barbehenn, R.V. & Peter Constabel, C., 2011. Tannins in plant–herbivore interactions. *Phytochemistry*, 72(13), lk1551–1565.
- Battisti, A. et al., 2011. Urticating Hairs in Arthropods: Their Nature and Medical Significance. *Annual Review of Entomology*, 56(1), lk203–220.
- Bennett, V.A. et al., 2003. Selection of overwintering microhabitats used by the arctic woollybear caterpillar, *Gynaephora groenlandica*. *Cryoletters*, 24(3), lk191–200.
- Bernays, E. & Graham, M., 1988. On the Evolution of Host Specificity in Phytophagous Arthropods. *Ecology*, 69(4), lk886–892.
- Boas, I.M.V. et al., 2015. A Serine Protease Isolated from the Bristles of the Amazonian Caterpillar, *Premolis semirufa*, Is a Potent Complement System Activator. *PLOS ONE*, 10(3), lke0118615.

- Bura, V.L. et al., 2012. Defensive Sound Production in the Tobacco Hornworm, *Manduca sexta* (Bombycoidea: Sphingidae). *Journal of Insect Behavior*, 25(2), 114–126.
- Bura, V.L., Fleming, A.J. & Yack, J.E., 2009. What's the buzz? Ultrasonic and sonic warning signals in caterpillars of the great peacock moth (*Saturnia pyri*). *Naturwissenschaften*, 96(6), 713–718.
- Byers, J.A., 2015. Earwigs (*Labidura riparia*) mimic rotting-flesh odor to deceive vertebrate predators. *The Science of Nature*, 102(7-8).
- Carrijo-Carvalho, L.C. & Chudzinski-Tavassi, A.M., 2007. The venom of the *Lonomia* caterpillar: An overview. *Toxicon*, 49(6), 741–757.
- Casey, T., 1992. Biophysical ecology and heat-exchange in insects. *American Zoologist*, 32(2), 225–237.
- Casey, T.M. & Hegel, J.R., 1981. Caterpillar Setae: Insulation for an Ectotherm. *Science*, 214(4525), 1131–1133.
- Castellanos, I. et al., 2011. Contact with caterpillar hairs triggers predator-specific defensive responses. *Behavioral Ecology*, 22(5), 1020–1025.
- Chapman, R.F., 1998. *The insects: structure and function*, Cambridge University Press.
- Chippaux, J.-P., 2015. Epidemiology of envenomations by terrestrial venomous animals in Brazil based on case reporting: from obvious facts to contingencies. *Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases*, 21, 13.
- Connahs, H. et al., 2011. Caterpillar abundance and parasitism in a seasonally dry versus wet tropical forest of Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 27(01), 51–58.
- Cott, H.B., 1940. Adaptive coloration in animals.

- Cury de Barros, F. et al., 2010. Fight versus flight: the interaction of temperature and body size determines antipredator behaviour in tegu lizards. *Animal Behaviour*, 79(1), 1k83–88.
- Deml, R. & Dettner, K., 1995. Balloon hairs' of gipsy moth larvae (*Lep, Lymantriidae*): Morphology and comparative chemistry. *Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry & Molecular Biology*, 112(4), 1k673–681.
- Deml, R. & Dettner, K., 2001. Comparative morphology and evolution of the funnel warts of larval *Lymantriidae* (*Lepidoptera*). *Arthropod Structure & Development*, 30(1), 1k15–26.
- Despland, E. & Simpson, S.J., 2005. Food choices of solitary and gregarious locusts reflect cryptic and aposematic antipredator strategies. *Animal Behaviour*, 69(2), 1k471–479.
- Diaz, J., 2005. The evolving global epidemiology, syndromic classification, management, and prevention of caterpillar envenoming. *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 72(3), 1k347–357.
- Dolinskaya, I.V., 2013. Diversity of the Larval Cranial Setae in Palaearctic *Notodontidae* (*Noctuoidea*) and their Taxonomic Distribution / Разнообразие щетинок головы палеарктических хохлаток (*Notodontidae*, *Noctuoidea*) и их таксономическое распределение. *Vestnik Zoologii*, 47(1).
- Dupont, S.T. et al., 2016. The setae of parasitic *Liphyra brassolis* butterfly larvae form a flexible armour for resisting attack by their ant hosts (*Lycaenidae: Lepidoptera*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 117(3), 1k607–619.
- Dyer, L.A., 1995. Tasty Generalists and Nasty Specialists? Antipredator Mechanisms in Tropical Lepidopteran Larvae. *Ecology*, 76(5), 1k1483–1496.
- Edmunds, M., 1974. *Defence in animals: a survey of anti-predator defences*, Burnt Mill [Eng.]: Longman.

- Eisner, T. & Meinwald, Y.C., 1965. Defensive Secretion of a Caterpillar (*Papilio*). *Science*, 150(3704), 1733–1735.
- Endler, J.A. & Mappes, J., 2004. Predator Mixes and the Conspicuousness of Aposematic Signals. *The American Naturalist*, 163(4), 532–547.
- Exnerová, A. et al., 2003. Reactions of passerine birds to aposematic and non-aposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; *Heteroptera*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 78(4), 517–525.
- Fan, J. et al., 2013. The effect of *Beauveria brongniartii* and its secondary metabolites on the detoxification enzymes of the pine caterpillar, *Dendrolimus tabulaeformis*. *Journal of Insect Science*, 13(1), 44.
- Faucheux, M.J., 2012. The urticating apparatus in the larva of the Lappet Moth, *Streblote panda* Hübner, 1820 (*Lepidoptera: Lasiocampidae*). *Bonn zoological Bulletin* 61 (1)
- Felsenstein, J., 1985. Phylogenies and the Comparative Method. *The American Naturalist*, 125(1), 1–15.
- Fenk, L., Vogel, B. & Horvath, H., 2007. Dispersion of the bio-aerosol produced by the oak processionary moth. *Aerobiologia*, 23(1), 79–87.
- Fitzgerald, T.D., Miller, S. & Smith, M., 2012. Thermal properties of the tent of early instar colonies of the eastern tent caterpillar, *Malacosoma americanum* (*Lepidoptera: Lasiocampidae*). *Journal of Thermal Biology*, 37(8), 615–624.
- Von Fragstein, M. et al., 2013. Weak defence in a tritrophic system: olfactory response to salicylaldehyde reflects prey specialization of potter wasps. *Chemoecology*, 23(3), 181–190.
- Frings, H., 1945. On the Ability of the Caterpillars of the Milkweed-Moth, *Euchaetias egle* Drury, to Land on the Feet After Falling. *American Midland Naturalist*, 34(3), 662–672.
- Gentry, G. & Dyer, L., 2002. On the conditional, nature of neotropical caterpillar defenses against their natural enemies. *Ecology*, 83(11), 3108–3119.

- Ghiradella, H., 2010. Chapter 4 - Insect Cuticular Surface Modifications: Scales and Other Structural Formations. *Advances in Insect Physiology: Insect Integument and Colour*. Academic Press, lk 135–180.
- Gill, B.J., 1980. Foods of the shining cuckoo (*Chrysococcyx lucidus*, Aves: Cuculidae) in New Zealand. *New Zealand journal of ecology*, 3, lk138–140.
- Grant, J.B., 2007. Ontogenetic colour change and the evolution of aposematism: a case study in panic moth caterpillars. *Journal of Animal Ecology*, 76(3), lk439–447.
- Harmon, L.J. et al., 2008. GEIGER: investigating evolutionary radiations. *Bioinformatics*, 24(1), lk129–131.
- Hatle, J., Salazar, B. & Whitman, D., 2002. Survival advantage of sluggish individuals in aggregations of aposematic prey, during encounters with ambush predators. *Evolutionary Ecology*, 16(5), lk415–431.
- Hawkins, B.A. & Sheehan, W., 1994. *Parasitoid Community Ecology*, Oxford University Press.
- Heinrich, B. & Collins, S.L., 1983. Caterpillar Leaf Damage, and the Game of Hide-and-Seek with Birds. *Ecology*, 64(3), lk592–602.
- Higginson, A.D. et al., 2012. Masquerade is associated with polyphagy and larval overwintering in Lepidoptera: Masquerade in the Lepidoptera. *Biological Journal of the Linnean Society*, 106(1), lk90–103.
- Honma, A., Mappes, J. & Valkonen, J.K., 2015. Warning coloration can be disruptive: aposematic marginal wing patterning in the wood tiger moth. *Ecology and Evolution*, 5(21), lk4863–4874.
- Hossie, T.J. et al., 2013. An eyespot that “blinks”: an open and shut case of eye mimicry in Eumorpha caterpillars (Lepidoptera: Sphingidae). *Journal of Natural History*, 47(45-46), lk2915–2926.
- Hossler, E.W., 2009. Caterpillars and moths. *Dermatologic Therapy*, 22(4), lk353–366.

- Hämäläinen, L. et al., 2015. Visual illusions in predator–prey interactions: birds find moving patterned prey harder to catch. *Animal Cognition*, 18(5), 1059–1068.
- Igic, B. et al., 2015. Crying wolf to a predator: deceptive vocal mimicry by a bird protecting young. *Proc. R. Soc. B*, 282(1809), 20150798.
- Inbar, M. & Lev-Yadun, S., 2005. Conspicuous and aposematic spines in the animal kingdom. *Naturwissenschaften*, 92(4), 170–172.
- Kabay, L.B. & Layne, J.R., 2010. Ice nucleating effect of setae from caterpillars of the Isabella Tiger Moth *Pyrrharctia Isabella*.
- Kawamoto, F. & Kumada, 1984. *Insect poisons, allergens, and other invertebrate venoms*, New York: M. Dekker.
- Kevan, P.G., Jensen, T.S. & Shorthouse, J.D., 1982. Body Temperatures and Behavioral Thermoregulation of High Arctic Woolly-Bear Caterpillars and Pupae (*Gynaephora rossii*, *Lymantriidae:Lepidoptera*) and the Importance of Sunshine. *Arctic and Alpine Research*, 14(2), 125–136.
- Lamdin, J.M. et al., 2000. The venomous hair structure, venom and life cycle of *Lagoa crispata*, a puss caterpillar of Oklahoma. *Toxicon*, 38(9), 1163–1189.
- Lampert, E.C., Dyer, L.A. & Bowers, M.D., 2011. Chemical Defense Across Three Trophic Levels: *Catalpa bignonioides*, the Caterpillar *Ceratomia catalpae*, and its Endoparasitoid *Cotesia congregata*. *Journal of Chemical Ecology*, 37(10), 1063–1070.
- Lamy, M., 1990. Contact dermatitis (erucism) produced by processionary caterpillars (Genus *Thaumetopoea*). *Journal of Applied Entomology*, 110(1-5), 425–437.
- Li, N.G., 2012. Relationships Between Cold Hardiness, and Ice Nucleating Activity, Glycerol and Protein Contents in the Hemolymph of Caterpillars, *Aporia Crataegi* L. *Cryoletters*, 33(2), 134–142.
- Lichter-Marck, I.H. et al., 2015. The struggle for safety: effectiveness of caterpillar defenses against bird predation. *Oikos*, 124(4), 525–533.

- Lindstedt, C., Lindström, L. & Mappes, J., 2008. Hairiness and warning colours as components of antipredator defence: additive or interactive benefits? *Animal Behaviour*, 75(5), 1703–1713.
- Lindstedt, C., Lindström, L. & Mappes, J., 2009. Thermoregulation Constrains Effective Warning Signal Expression. *Evolution*, 63(2), 469–478.
- De-Long, S., 1981. Mulberry tussock moth dermatitis. A study of an epidemic of unknown origin. *Journal of Epidemiology and Community Health*, 35(1), 1 – 4.
- Low, P.A., McArthur, C. & Hochuli, D.F., 2016. Head capsule stacking by caterpillars: morphology complements behaviour to provide a novel defence. *PeerJ*, 4, 1714.
- Markl, H. & Tautz, J., 1975. The sensitivity of hair receptors in caterpillars of *Barathra brassicae* L. (Lepidoptera, noctuidae) to particle movement in a sound field. *Journal of Comparative Physiology ? A*, 99(1), 79–87.
- Marshall, K.E. & Sinclair, B.J., 2012. Threshold temperatures mediate the impact of reduced snow cover on overwintering freeze-tolerant caterpillars. *Die Naturwissenschaften*, 99(1).
- Mason, P.A., Bernardo, M.A. & Singer, M.S., 2014. A mixed diet of toxic plants enables increased feeding and anti-predator defense by an insect herbivore. *Oecologia*, 176(2), 477–486.
- Massuda, K.F. & Trigo, J.R., 2009. Chemical defence of the warningly coloured caterpillars of *Methona themisto* (Lepidoptera: Nymphalidae: Ithomiinae). *European Journal of Entomology*, 106(2), 253–259.
- McClure, M., Cannell, E. & Despland, E., 2011. Thermal ecology and behaviour of the nomadic social forager *Malacosoma disstria*. *Physiological Entomology*, 36(2), 120–127.

- McClure, M. & Despland, E., 2011. Defensive responses by a social caterpillar are tailored to different predators and change with larval instar and group size. *Naturwissenschaften*, 98(5), 425–434.
- Mebs, D., 2002. *Venomous and Poisonous Animals* [Medpharm Scientific Publishers: First edition].
- De Menezes, C.W.G. et al., 2013. *Brontocoris tabidus* (Heteroptera: Pentatomidae) Preying on *Podalia walkeri* (Lepidoptera: Megalopygidae) on Eucalypt Plants in Brazil. *Florida Entomologist*, 96(1), 261–263.
- Merilaita, S. & Dimitrova, M., 2014. Accuracy of background matching and prey detection: predation by blue tits indicates intense selection for highly matching prey colour pattern. *Functional Ecology*, 28(5), 1208–1215.
- Merilaita, S. & Tullberg, B.S., 2005. Constrained Camouflage Facilitates the Evolution of Conspicuous Warning Coloration. *Evolution*, 59(1), 38–45.
- Murphy, S.M. et al., 2014. Enemy-Free Space for Parasitoids. *Environmental Entomology*, 43(6), 1465–1474.
- Murphy, S.M. et al., 2010. Stinging spines protect slug caterpillars (Limacodidae) from multiple generalist predators. *Behavioral Ecology*, 21(1), 153–160.
- Musser, R.O. et al., 2012. Caterpillar Labial Saliva Alters Tomato Plant Gene Expression. *Journal of Chemical Ecology*, 38(11), 1387–1401.
- Müller, C., 2002. Variation in the effectiveness of abdominal shields of cassidine larvae against predators. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 102(2), 191–198.
- Myers, J.H. & Cory, J.S., 2016. Ecology and evolution of pathogens in natural populations of Lepidoptera. *Evolutionary Applications*, 9(1), 231–247.
- Nice, C.C. & Fordyce, J.A., 2006. How caterpillars avoid overheating: behavioral and phenotypic plasticity of pipevine swallowtail larvae. *Oecologia*, 146(4), 541–548.

- Nielsen, M.E. & Papaj, D.R., 2015. Effects of developmental change in body size on ectotherm body temperature and behavioral thermoregulation: caterpillars in a heat-stressed environment. *Oecologia*, 177(1), 171–179.
- Ojala, K., 2006. *Variation in defence and its fitness consequences in aposematic animals: interactions among diet, parasites and predators*, University of Jyväskylä.
- Orme, D. et al., 2013. *caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R*, Available at: <https://cran.r-project.org/web/packages/caper/index.html>
- Ottati-de-Lima, E.L. et al., 2014. Liquid production of entomopathogenic fungi and ultraviolet radiation and temperature effects on produced propagules. *Arquivos do Instituto Biológico*, 81(4), 342–350.
- Pagel, M., 1994. Detecting Correlated Evolution on Phylogenies: A General Method for the Comparative Analysis of Discrete Characters. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 255(1342), 37–45.
- Pagel, M., 1997. Inferring evolutionary processes from phylogenies. *Zoologica Scripta*, 26(4), 331–348.
- Paradis, E., Claude, J. & Strimmer, K., 2004. APE: Analyses of Phylogenetics and Evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2), 289–290.
- Payne, R.B., 2005. *The Cuckoos*, OUP Oxford.
- Pentzold, S. et al., 2014. The Multiple Strategies of an Insect Herbivore to Overcome Plant Cyanogenic Glucoside Defence. *PLOS ONE*, 9(3), e91337.
- Perkins, L.E. et al., 2013. Generalist insects behave in a jasmonate-dependent manner on their host plants, leaving induced areas quickly and staying longer on distant parts. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 280(1756), 20122646.
- Petrucco Toffolo, E. et al., 2014. Size and dispersion of urticating setae in three species of processionary moths. *Integrative Zoology*, 9(3), 320–327.

- Pierce, N.E. et al., 2002. The Ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annual Review of Entomology*, 47(1), 1k733–771.
- Pinheiro, C.E.G. et al., 2016. Both Palatable and Unpalatable Butterflies Use Bright Colors to Signal Difficulty of Capture to Predators. *Neotropical Entomology*, 45(2), 1k107–113.
- Poulton, E.B., 1890. *The colours of animals, their meaning and use, especially considered in the case of insects; : Poulton, Edward Bagnall, Sir, 1856-1943*
- Prudic, K.L., Oliver, J.C. & Sperling, F.A.H., 2007. The signal environment is more important than diet or chemical specialization in the evolution of warning coloration. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(49), 1k19381–19386.
- Rafter, J.L., Agrawal, A.A. & Preisser, E.L., 2013. Chinese mantids gut toxic monarch caterpillars: avoidance of prey defence? *Ecological Entomology*, 38(1), 1k76–82.
- Rajabizadeh, M. et al., 2015. Dorsal colour pattern variation in Eurasian mountain vipers (*genus Montivipera*): A trade-off between thermoregulation and crypsis. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 257, 1k1–9.
- Revell, L.J., 2012. phytools: an R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, 3(2), 1k217–223.
- Riley, P.A., 1997. Melanin. *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology*, 29(11), 1k1235–1239.
- Rodriguez, J. et al., 2004. External morphology of abdominal setae from male and female *Hylesia metabus* adults (Lepidoptera: Saturniidae) and their function. *Florida Entomologist*, 87(1), 1k30–36.
- Rojas, B., Rautiala, P. & Mappes, J., 2014. Differential detectability of polymorphic warning signals under varying light environments. *Behavioural Processes*, 109, Part B, 1k164–172.

- Ronnås, C. et al., 2010. Effects of colony size on larval performance in a processionary moth. *Ecological Entomology*, 35(4), 1k436–445.
- Ronnås, C. & Dalin, P., 2014. Evergreen foliage allows early hatching in a pine processionary moth and escape from predation. *Ecological Entomology*, 39(4), 1k445–452.
- Rota, J. & Wagner, D.L., 2008. Wormholes, sensory nets and hypertrophied tactile setae: the extraordinary defence strategies of *Brenthia* caterpillars. *Animal Behaviour*, 76(5), 1k1709–1713.
- Ruxton, G.D., 2009. Non-visual crypsis: a review of the empirical evidence for camouflage to senses other than vision. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1516), 1k549–557.
- Ruxton, G.D., Sherratt, T.N. & Speed, M.P., 2004. *Avoiding attack: the evolutionary ecology of crypsis, warning signals, and mimicry*, Oxford University Press.
- Saarinen, E.V. & Daniels, J.C., 2006. Miami Blue butterfly larvae (*Lepidoptera: Lycaenidae*) and ants (*Hymenoptera: Formicidae*): new information on the symbionts of an endangered taxon. *Florida Entomologist*, 89(1), 1k69–74.
- Sandre, S., Tammaru, T. & Mand, T., 2007. Size-dependent colouration in larvae of *Orgyia antiqua* (*Lepidoptera: Lymantriidae*): A trade-off between warning effect and detectability? *European Journal of Entomology*, 104(4), 1k745–752.
- Seifert, C.L. et al., 2016. Day vs. night predation on artificial caterpillars in primary rainforest habitats - an experimental approach. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 158(1), 1k54–59.
- Serratore, V.R., Zalucki, M.P. & Carter, P.A., 2013. Thermoregulation in moulting and feeding *Danaus plexippus* L. (*Lepidoptera: Nymphalidae*) caterpillars. *Australian Journal of Entomology*, 52(1), 1k8–13.
- Sinclair, B.J., 2015. Linking energetics and overwintering in temperate insects. *Journal of Thermal Biology*, 54, 1k5–11.

- Skelhorn, J., Rowland, H.M., Speed, M.P., et al., 2010. Masquerade: Camouflage Without Crypsis. *Science*, 327(5961), 1k51–51.
- Skelhorn, J., Holmes, G.G. & Rowe, C., 2016. Deimatic or aposematic? *Animal Behaviour*, 113, 1ke1–e3.
- Skelhorn, J. & Rowe, C., 2006. Avian predators taste–reject aposematic prey on the basis of their chemical defence. *Biology Letters*, 2(3), 1k348–350.
- Skelhorn, J., Rowland, H.M. & Ruxton, G.D., 2010. The evolution and ecology of masquerade. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99(1), 1k1–8.
- Skelhorn, J. & Ruxton, G.D., 2011. Mimicking multiple models: polyphenetic masqueraders gain additional benefits from crypsis. *Behavioral Ecology*, 22(1), 1k60–65.
- Smilanich, A.M. et al., 2011. Complex effects of parasitoids on pharmacophagy and diet choice of a polyphagous caterpillar. *Oecologia*, 165(4), 1k995–1005.
- Speed, M.P. & Ruxton, G.D., 2007. How Bright and How Nasty: Explaining Diversity in Warning Signal Strength. *Evolution*, 61(3), 1k623–635.
- Speed, M.P. & Ruxton, G.D., 2005. Warning Displays in Spiny Animals: One (More) Evolutionary Route to Aposematism. *Evolution*, 59(12), 1k2499–2508.
- Stevens, M. & Ruxton, G.D., 2012. Linking the evolution and form of warning coloration in nature. *Proc. R. Soc. B*, 279(1728), 1k417–426.
- Stireman III, J.O. & Singer, M.S., 2003. Determinants of parasitoid–host associations: insights from a natural tachinid–lepidopteran community. *Ecology*, 84(2), 1k296–310.
- Sugiura, S. & Yamazaki, K., 2014. Caterpillar hair as a physical barrier against invertebrate predators. *Behavioral Ecology*.
- Summers, K. et al., 2015. Are aposematic signals honest? A review. *Journal of Evolutionary Biology*, 28(9), 1k1583–1599.

- Suzuki, T.N. & Sakurai, R., 2015. Bent posture improves the protective value of bird dropping masquerading by caterpillars. *Animal Behaviour*, 105, 1k79–84.
- Symonds, M.R.E. & Blomberg, S.P., 2014. A Primer on Phylogenetic Generalised Least Squares. L. Z. Garamszegi, toim *Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, lk 105–130.
- Zahiri, R. et al., 2010. A new molecular phylogeny offers hope for a stable family level classification of the *Noctuoidea* (*Lepidoptera*): Molecular phylogeny of *Noctuoidea*. *Zoologica Scripta*, 40 (2), lk 158- 173
- Zvereva, E.L. & Kozlov, M.V., 2016. The costs and effectiveness of chemical defenses in herbivorous insects: a meta-analysis. *Ecological Monographs*, 86(1), lk107–124.
- Tabadkani, S.M. & Nozari, J., 2014. Relaxed predation hinders development of anti-predator behaviors in an aposematic beetle. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 153(3), lk199–206.
- Tautz, J. & Fiedler, K., 1992. Mechanoreceptive properties of caterpillar hairs involved in mediation of butterfly-ant symbioses. *Naturwissenschaften*, 79(12), lk561–563.
- Troscianko, J. et al., 2013. Defeating Crypsis: Detection and Learning of Camouflage Strategies. *PLOS ONE*, 8(9), lke73733.
- Tullberg, B.S., Merilaita, S. & Wiklund, C., 2005. Aposematism and crypsis combined as a result of distance dependence: functional versatility of the colour pattern in the swallowtail butterfly larva. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1570), lk1315 –1321.
- Umbers, K.D.L. & Mappes, J., 2015. Postattack deimatic display in the mountain katydid, *Acripeza reticulata*. *Animal Behaviour*, 100, lk68–73.
- Umbers, K.D.L. & Mappes, J., 2016. Towards a tractable working hypothesis for deimatic displays. *Animal Behaviour*, 113, lke5–e7.

- Veiga, A.B.G., Blochtein, B. & Guimarães, J.A., 2001. Structures involved in production, secretion and injection of the venom produced by the caterpillar *Lonomia obliqua* (Lepidoptera, Saturniidae). *Toxicon*, 39(9), 1343–1351.
- Weldon, P.J. & Burghardt, G.M., 2015. Evolving détente: the origin of warning signals via concurrent reciprocal selection. *Biological Journal of the Linnean Society*, 116(1), 239–246.
- Wesołowski, T. & Rowiński, P., 2014. Do Blue Tits *Cyanistes caeruleus* synchronize reproduction with caterpillar peaks in a primeval forest? *Bird Study*, 61(2), 231–245.
- Wiklund, C. & Järvi, T., 1982. Survival of Distasteful Insects After Being Attacked by Naive Birds: A Reappraisal of the Theory of Aposematic Coloration Evolving Through Individual Selection. *Evolution*, 36(5), 998–1002.
- Wilson, J.K. & Woods, H.A., 2015. Protection via parasitism: *Datura* odors attract parasitoid flies, which inhibit *Manduca* larvae from feeding and growing but may not help plants. *Oecologia*, 179(4), 1159–1171.
- Wilson, K. et al., 2001. Melanism and disease resistance in insects. *Ecology Letters*, 4(6), 637–649.
- Woods, H.A., 2013. Ontogenetic changes in the body temperature of an insect herbivore. *Functional Ecology*, 27(6), 1322–1331.
- Yang, Z.-W. et al., 2013. Regurgitant Derived From the Tea Geometrid *Ectropis obliqua* Suppresses Wound-Induced Polyphenol Oxidases Activity in Tea Plants. *Journal of Chemical Ecology*, 39(6), 744–751.
- Yi, S.-X. & Lee, R.E., 2015. Cold-hardening during long-term acclimation in a freeze-tolerant woolly bear caterpillar, *Pyrrharctia isabella*. *Journal of Experimental Biology*, 124875.

Lisa

Kasutatud allikate nimestik:

<http://www.nhm.ac.uk/our-science/data/hostplants/>

leps.it

ftp.funet.fi

ukmoths.org.uk

<http://mothphotographersgroup.msstate.edu/>

<http://lepidoptera.butterflyhouse.com.au/>

http://www2.nrm.se/en/svenska_fjarilar/p/

<http://www.lepiforum.de/>

<http://www.pyrgus.de/>

<http://www.lepinet.fr/>

<http://www.acguanacaste.ac.cr/>

<http://www.habitas.org.uk/>

<http://bugguide.net/>

<http://www.mothsofborneo.com/>

<http://www.jpmoth.org/>

<http://www.africanmoths.com/>

<http://www.wildlifeinsight.com/>

<http://www.whatsthatbug.com/>

<http://www.butterfliesandmoths.org/>

<http://pnwmoths.biol.wvu.edu/>

<http://caterpillars.myspecies.info/>

<http://nc.kl.edu.tw/bbs/showthread.php?t=16462>

<http://www.insectsofiowa.com/>

<http://www.biosurvey.ou.edu>

<http://www.ispotnature.org/node/556410>

<http://outdoor.geocities.jp/nabenight/>

<http://www.entomotropica.org/>

<http://www.lepidoptera.eu/>

<http://www.shsgsw.com/html/4735891849.html>

<http://caterpillars.unr.edu>

http://blog.daum.net/_blog/BlogTypeView.do?blogid=07cyz&articlno=15867257&categoryId=763619®dt=20101031194108

<http://blog.naver.com/PostView.nhn?blogId=ipmkorea&logNo=30035423695&parentCategoryNo=2&categoryNo=&viewDate=&isShowPopularPosts=false&from=postView>

<http://www.shsgsw.com/>

<http://www.norfolkmoths.co.uk/>

http://www.cabi.org/phragmites/arch_dis.html

<http://www.biolib.cz/en/image/id137324/>

<http://www.bladmineerders.nl/>

<http://perhoset.perhostutkijainseura.fi/>

<http://www.ukbutterflies.co.uk/>

Remm H. ja Viidalepp J. (1996) Eesti liblikate määraja

Young M. (1997) The Natural History of the moths

Gupta A. ja Smetacek P. (2001) A new larval host record for *Sphingomorpha chlorea* (Cramer) (*Insecta: Lepidoptera: Noctuidae*) from Karnataka, India. Journal of Threatened Taxa; 3(2): 1553

Lisa 2

Analüüsisides kasutatud perekondade nimekiri: vaarika-udeselg (*Thyatira*), sirelisuru (*Sphinx*), sipelgtutlane (*Stauropus*), hammastutlane (*Notodonta*), kääbuskaruslased *Earias* ja *Pseudoips*, varjeöölane (*Nycteola*), kaelusöölane (*Cucullia*), öölane *Acontia*, pisiöölane (*Deltote*), kadakkaeraöölane (*Panemeria*), saareöölane (*Craniophora*), nõgeseöölane (*Abrostola*), võsaöölane (*Amphipyra*), kedriköölane (*Brachionyca*), kuuseöölane (*Panthea*), õieöölane (*Pyrrhia*), kiiröölane (*Actinotia*), keldriöölane (*Scoliopteryx*), pajuöölane (*Colobochyla*), vahulilleöölane (*Phytometra*), kuluöölane (*Trisateles*), paelöölane (*Catocala*), kesaöölane (*Euclidia*), aasaöölane (*Callistege*), kuututlane (*Phalera*), tupslane (*Orgyia*), okkalainelane (*Lymantria*), noolöölane (*Acronicta*), haavatutlane (*Clostera*), nokköölane (*Hypena*), looröölane (*Lygephila*), ohakaöölane (*Eublemma*), vaksiköölane (*Herminia*), tähtöölane (*Autographa*), juureöölane (*Apamea*), mõrsjaöölane (*Noctua*), häguöölane (*Hoplodrina*), ängelheinaöölane (*Calyptra*), harkköölane (*Polypogon*), ojaöölane (*Rivula*), kärssöölane (*Paracolax*), koiöölane (*Hypenodes*), leediköölane (*Schrankia*), torikuöölane (*Parascotia*), sirpöölane (*Laspeyria*), kääbuskaruslane (*Nola*), päevakoer (*Arctia*), piksepeni (*Callimorpha*), nõmmekaruslane (*Coscinia*), lainelane *Arctornis*, pajulainelane (*Leucoma*)

Lihlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Daniel Valdma,

(autori nimi)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihlitsentsi) enda loodud teose
Karvasus kui röövikute enesekaitsestrateegia: fülogeneetiline uurimus karvasuse
seosest hoiatusvärvusega, toitumistüübiga ja termoregulatsiooniga,
(lõputöö pealkiri)

mille juhendaja on Siiri-Lii Sandre,

(juhendaja nimi)

- 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 lihlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **16.05.2016**