

**TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL**

Laura Tammiste

**LIIGIKAASLASTE MÕJU LIBLIKALISTE
MUNEMISKÄITUMISELE**

Bakalaureusetöö
12 EAP

Juhendaja: Toomas Esperk

TARTU 2019

Liigikaaslaste mõju liblikaliste munemiskäitumisele

Paljud loomaliigid on kohastunud valima järglastele arenemiseks võimalikult rohkete ja kvaliteetsete ressurssidega ning ohutu kasvukoha. Kuna paljud putukaliigid on vastestaadiumis herbivoorsed, siis on ka valmikutel kujunenud munemisselektiivus vastsete toidutaimedele. Valik tehakse paljude kriteeriumite alusel ning kätkeb endas toidutaimeliigi äratundmist, mikrokliimaatilisi tingimusi, taime välimust ja keemiat ning ka teiste organismide kohaolu, kus munemiskäitumist võivad oluliselt mõjutada teised liigikaaslased, samal toidutaimel arenevad konkurendid kui ka röövlomad ja parasitoidid. Et liigikaaslaste mõju uurides on leitud vastuolulisi tulemusi ning puuduvad üksikuurimuste tulemusi kokkuvõtvad tööd, siis koondatakse need käesolevas uurimuses ning uuritakse millistel juhtudel eelistavad emasisendid muneda liigikaaslastega taimedele ning millistel juhtudel mitte. Töö tulemusena selgus, et polüfaagsed liigid eelistavad muneda pigem ilma liigikaaslasteta taimedele, oligo- ja monofaagsete liikide puhul on aga munemiskäitumine plastilisem ning munemisvalik sõltub eelkõige keskkonnatingimustest ja võib olla mõjutatud ka populatsioonitihedusest. Tööst ilmneb ka, et liigikaaslaste olemasolu määratakse eelkõige keemilise mitte visuaalse informatsiooni põhjal. Kõige sagedamini kasutatavaks keemiliseks signaaliks liigikaaslaste tuvastamisel osutusid taimede poolt munade ja röövikute kahjustuste mõjul sünteesitud lenduvaid kaitseühendeid. Herbivoor-indutseeritud volatiilseid ühendeid on võimalik kasutada kahjurputukate tõrjeks nii põllumajanduses kui metsanduses.

Märksõnad: Liblikalised, liigikaaslased, kohasus, munemiskäitumine, herbivoor-indutseeritud taimevolatiilid, koevolutioon

CERCS: B250 Entomologia, taimede parasitoloogia

The effects of conspecifics on ovipositing behaviour in Lepidoptera

Many animal species are adapted to choose safe and resource-rich environment for the development of their progeny. As many of the insect species are herbivorous in their larval stage, the adults have developed oviposition selectivity on larval foodplants. Numerous criteria alter the ovipositing site selection: the recognition of the right plant species, microclimatic requirements, plant appearance and chemistry, other organisms like conspecifics and other species of herbivores on the potential oviposition plants, as well as predators and parasitoids. Conspecific cues have been found to have different impact on females while choosing the ovipositing site, but the causes of this phenomenon is still lacking an overview. In focusing on the oviposition behaviour in Lepidoptera, this dissertation gives an overview of the influences of conspecifics on ovipositing behaviour and explores the potential causes and consequences related to it. The results indicate, that while the polyphagous species prefer to oviposit on plants without conspecifics, oligo- and monophages have more plasticity in their oviposition choice. The selectivity is possibly dependent on the environmental conditions and may be influenced by the population density. Based on the studies, the ovipositioning decisions of lepidopterans are mostly based on the chemical not visual cues. Plants emit protective volatiles induced by eggs and larvae of herbivores what females use to detect conspecific as well as plant quality. Herbivore-induced plant volatiles can be used in agriculture and forestry to repel insect pests.

Keywords: Lepidoptera, conspecifics, fitness, ovipositing behaviour, herbivore-induced plant volatiles, coevolution

CERCS: B250 Entomology, plant parasitology

Sisukord

Sissejuhatus.....	6
1. Liblikaliste munemiskäitumine.....	9
2. Liigikaaslaste mõju munemiskäitumisele.....	13
2.1. Munade mõju.....	16
2.1.1. Liigikaaslaste munadeta taimede eelistamine.....	18
2.1.2. Liigikaaslaste munadega taimede eelistamine.....	19
2.2. Röövikute ja röövikute tegevusjälgede mõju.....	22
2.2.1. Kahjustusteta taime eelistamine.....	24
2.2.2. Liigikaaslastega taimede eelistamine.....	28
3. Taimede ja putukate vaheline kommunikatsioon.....	33
Kokkuvõte.....	37
Summary.....	39
Tänuavaldused.....	41
Kasutatud kirjandus.....	42

Sissejuhatus

Elusorganismide ümbritseb füüsikaline ja bioloogiline ruum, mille tingimustega suhestudes on liigid kujunenud selliseks nagu nad on loodusliku valiku kaudu. Iga liik on evolutsioneerunud oma elutsükli läbimiseks mingis kindlates kriteeriumitega elupaigas. Keskkonnatingimused võivad aga elupaigas olla heterogeensed, mistõttu on ka elupaigasiseselt võimalik teha valikuid, mis aitavad tõsta isendi ellujäämistõenäosust ja sigimisedukust. Mida rohkem on isend võimeline panustama järglaspõlvkondadesse, seda kõrgema kohasuse (alleeli või geeni koostise arv järglaspõlvkondade genofondis) ta saavutab. Kohasuse suurendamiseks on oluline eelkõige ellu jääda, leida kasvamiseks ja sigimiseks kvaliteetseid ressursse, sigida kvaliteetse partneriga ning samuti tagada järglastele sobiv arengukeskkond, et neist võimalikult paljud areneksid sigimisvõimelisteks täiskasvanud isenditeks. Paljudel loomadel on paremate valikute tegemiseks arenenud meeleelundid, mille kaudu saadud abiootilise (nt. temperatuur, niiskus) ja biootilise (nt. toidusubstraat, liigikaaslased, konkurendid ja röövlomad) informatsiooni alusel proovitakse langetada parim võimalik otsus antud keskkonnas, et tagada turvaline ja kvaliteetne elukeskkond endale ja arenemispaik järglastele.

Putukate puhul sõltub järglaste elukäik suuresti sellest, kuhu valmik muneb. Liblikaliste puhul, kes kõik on röövikustaadiumis taimetoidulised, on emasisendid tihti kohastunud munema röövikutele sobivale toidutaimele ning liblikatel on seetõttu evolutsioneerunud ka sobivat toidutaime ära tundvad meeleelundid. Munemiskoha valiku ja ka meeleelundite spetsiifilisus aga sõltub suuresti vastsete toitumisstrateegiast, mis võib piirduda vaid ühel taimeperekonnil tootumisega (monofaagid) või ulatuda tootumiseni mitme eri sugukondadesse kuuluvatel taimedel (polüfaagid). Eelnevast tulenevalt leidub emasliblikate hulgas ka erinevat munemisselektiivsust – monofaagid on munemisel reeglina selektiivsemad kui polüfaagid (Davis jt 2016; Holm jt 2018).

Kriteeriumeid munemistaimede valikule on palju ning need kätkevad endas nii taime füüsikalisi kui keemilisi aspekte, füsioloogilis-morfoloogilisi taimetunnuseid kui ka muid bioloogilisi mõjureid nagu teised liigikaaslased, teistest liikidest konkurendid, röövlomad ja parasitoidid (röövparasiidid). Emaliblika viljakuse ja liikumisvõime ning munemistaimede eelistuse spetsiifilisuse vahel esineb lõivusuhe (Davis jt 2016) ning võib arvata, et mida spetsiifilisem on emaliblika munemiseelistus ja röövikute toidutaime eelistus, seda kõrgem võib olla ka iga üksiku rööviku elumus ja kvaliteet näiteks mõõdetuna vastsete kasvukiiruses või saavutatud nukukaalus. Kui valmik ei kasuta energiat suures koguses munade tootmiseks, siis saab ta

panustada enam arenenuma närvisüsteemi üleval hoidmiseks, mis keskkonnas leiduvat infot töötleb. Nii võimaldavad rohkem spetsiifilisi tunnuseid ära tundvad meeleelundid üles leida munade arenemiseks ja röövikute elutegevuseks võimalikult sobiva paiga kiiremini ja efektiivsemalt.

Keskkonnas leiduvat informatsiooni, mis pärineb teistelt elupaigas elavatel liikidel, nimetatakse sotsiaalseks ning seda liiki teave on olulise tähtsusega hindamiseks elupaigas toimuvat. Nii mõjutab sotsiaalne informatsioon ka munemisvalikuid. Röövloomad ning parasitoidid mõjutavad oma saakloomade käitumist ning vähendavad isendite viljakust ja seega liigid, kellel esineb kõrgem munemisselektiivsus, väldivad munemist kohtadesse, kus on röövluse või parasitismi oht kõrge (Buchanan jt 2017). Liigikaaslaste ja konkurentide mõju pole nii ühene, sest erinevates uurimustes on leitud, et nende olemasolu taimel võib olla munemistaime otsivale emasele nii tõrjuva kui ka ligimeelitava mõjuga. Kuna tegemist on mahuka teemaga, keskendutakse käesolevas töös just liigikaaslaste mõjule liblikaliste munemisotsuse kujunemisel.

Liigikaaslaste mõju võib olla munemistaime otsivale liblikale negatiivne või positiivne. Mida suurem on populatsioonitihedus (nt. röövikute arv toidutaimel), seda suurem on järglaste vaheline toidukonkurents ning kannibalismi oht, mistõttu osad isendid võivad jääda nälga või süüa väiksemaid liigikaaslaseid. Samuti võivad suuremad munakurnad ja röövikute kogumikud põhjustada suurema hulga röövloomade ja/või parasitoidide koondumise. Mõnel juhul võib suurema grupina elamisest tulev kasu siiski eelnevalt toodud negatiivsed liigikaaslaste mõjud üles kaaluda. Näiteks toimib suuremas hulgas elamisel lahjendusefekt, mille tõttu tõenäosus röövloomade saagiks langeda väheneb grupis olevate isendite arvu kasvuga. Samuti võib grupis elamine anda positiivseid külgi taime sünteesitud kaitseühenditega toime tulemiseks. Kuigi üksikuurimusi liigikaaslaste mõjust munemiskäitumisele on läbi viidud palju, siis siiani puuduvad kokkuvõtavad tööd, mis koondaksid saadud tulemusi ja seega on ka veel ebaselge, millest täpselt liigikaaslaste mõju oleneb – millisel juhul on liigikaaslaste mõju positiivne ja millisel juhul negatiivne ning kui sage on üht või teistpidi munemiseelistus liblikate ja ka teiste putukate seas? Samuti on vähe teada, millise informatsiooni alusel munemistaime valitakse ning kuidas detekteeritakse liigikaaslaste olemasolu taimel. Kas eelnev on seotud rohkem visuaalse informatsiooniga või keemiliste signaalidega?

Liblikalised on headeks mudelorganismideks, kuna tegemist on võrdlemisi sarnase ökoloogiaga putukatega (pea eranditult on kõik seltsi esindajad vastsestaadiumis

herbivoorsed), kuid samas leidub taksonisiseselt väga erineva elukäiguga liike sõltuvalt röövikute toidutaimede spetsiifilisusest ning emasliblikate selektiivsusest munemistaimede valikul. Lisaks on tegemist ajalooliselt võrdlemisi hästi tuntud ja uuritud putukarühmaga ning leidub ka piisavalt uurimusi munemiskäitumisest, et üksikuurimuste põhjal oleks võimalik kokkuvõtet teha. Liblikaliste hulgas on ka palju liike, kes põhjustavad majanduslikku kahju metsa-, põllu- ja haljastuskultuuridele. Seega uurides nende liikide ökoloogiat ja munemiskoha valikut, saab luua näiteks biotõrjesüsteeme, mis on loodussõbralikumad kui praegu laialt kasutuses olevad pestitsiidid, mis avaldavad elurikkusele negatiivset mõju (Desneux, Decourtye, Delpuech 2007). Taimede ja putukate vahelisi suhteid uurides võib leida uusi huvipakkuvaid seoseid ning rakendada neid teaduslikke tulemusi näiteks põllumajanduses ja metsanduses.

Käesoleva töö käigus antakse ülevaade töödest, kus on hinnatud liigikaaslaste mõju munemiskäitumisele ning seejärel uuritakse, milliste kriteeriumite põhjal otsustavad liblikad muneda liigikaaslaste munade või röövikutega toidutaimedele ning millistel juhtudel mitte. Täpsemalt tahetakse teada, millest oleneb liigikaaslastega taimede eelistamine või vältimine ning millist keskkonnas leiduvat informatsiooni (visuaalset või keemilist) liblikas munemisotsusel kasutab.

1. Liblikaliste munemiskäitumine

Liblikate munemistaimede valik on mitme-etapiline detailne ja keerukas protsess, mis kätkeb endas elupaigalaigus sobiva mikroelupaiga leidmist, kus leidub röövikute toidutaim, taime kvaliteedi hindamist visuaalse ja keemilise informatsiooni põhjal nii juba distantsilt kui ka taimele maandudes ning sobivate tunnuste olemasolul viimaks taime aktsepteerimist munemise näol (Renwick, Chew 1994; Carrasco, Larsson, Anderson 2015). Taimekudedes aga sünteesitakse herbivooride rünnaku vastu kemikaale, mis võivad olla toituvatele putukatele mürgised, ning seepärast on tihti liblikaliigid spetsialiseerunud mingile kindlale taimerühmale, millele omaste keemiliste ühenditega on röövikud evolutsiooni käigus kohastunud metaboolselt toime tulema. Mõnel juhul on vastav kohastumus putukatel avanud uue ökoloogilise niši, mis on võimaldanud ka uue fülogeneetilise liini tekkimist ja evolutsiooni. Näiteks arvatakse, et koerlibliklaste hulka kuuluva perekonna *Heliconius* ühisel esivanemal tekkis võime toime tulla tsüanogeensete glükosiidühenditega ning seega avas nii võimaluse toituda röövikustaadiumis kannatuslille (*g. Passiflora*) perekonna taimedel (de Castro jt 2018). Põualibliklaste (*Pieridae*) röövikutel on aga kohastunud toime tulema ristõieliste taimede sinepiõlidega (Wheat jt 2007). Eelnevate näidete puhul tunnevad valmikud vastavate taksonite taimi keemilise informatsiooni põhjal ära ning eelistavad neid ka munemistaimedena.

Liblikate munemistaimede eelistus sõltub suuresti sellest, millistel taimeliikidel röövikud toituvad ning kui suur on röövikutele sobivate toidutaimede amplituud. Kõige kitsama toidutaimede eelistusega on monofaagsed liigid, kes toituvad vaid ühest kindlast taimeliigist või -perekonnast, oligofaagsed liigid võivad toituda taimedest, mis kuuluvad ühte sugukonda ning polüfaagsed toituvad mitmesse eri sugukonda kuuluvatest taimeliikidest (Chapman, de Boer 2012). Mida kitsama toidutaimede eelistusega on röövik (mono- või oligofaagsus), seda tõenäolisemalt on ka valmikul arenenud vastavate taimede suhtes munemise eelistus (Carrasco, Larsson, Anderson 2015). Sel juhul kattub emasliblika munemistaimede eelistus enamasti taimedega, mis tagavad vastsetele kõrgema kohasuse ning kindlustavad kasvamise vastestaadiumist nukkumisealiseks (Gripenberg jt 2010). Samas laiemal toidutaimede spektriga (polüfaagsetel) liblikaliikidel võib munemistaim olla juhuslikum (Holm jt 2018) ning emasliblika munemistaimede eelistus ei pruugi tagada röövikute kõrgeimat kohasust (Gripenberg jt 2010). Laialt polüfaagsete liikide emasliblikad võivad muneda juhuslikesse kohtadesse ning munemiskoha eelistus võib täiesti puududa (nt. perekonna külmavaksik (*Operophtera*) liigid). Äärmuslikuks näiteks on siin viljapuutupslane (*Orgyia antiqua*), kelle

emasliblikatel on tiivad redutseerunud, mis tingib emasliblikate vähese liikuvuse. Valmikud ei toitu ja kasutavad vaid röövikustaadiumis talletatud energiat ning vähene liikuvus kompenseeritakse suure munakurna munemisega pärast nukust koorumist nukuvõrgendi peale või selle vahetusse lähedusse (Tammaru, Esperk, Castellanos 2002). Väheselektiivse munemiseelistusega liigile omaselt toituvad viljapuu-tupslase röövikud polüfaagselt erinevatel pöõsa- ja puuliikidel (ibid.).

Tihti on polüfaagsete liikide röövikud suurema liikumisvõimega kui mono- või oligofaagide röövikud ning otsivad toitumiseks sobiliku substraadi vastsenäise, liikudes taimelt taimele omal jõul või mõnede liikide puhul levides ka tuulega (*ballooning*, Bell jt 2005). Teises äärmuses on aga liblikad, kelle vastsed toituvad vaid mõnest üksikust taimeliigist või kindlast taimesugukonnast ning seepärast peab emasliblikas otsima elupaigamaatriksist munemiseks just neid õigeid röövikutele sobivaid taimeliike. Varusigijate (*capital breeders*) ja tulusigijate (*income breeders*) telg tekibki lõivsuhtest emasliblikate viljakuse ja liikuvuse vahel (Doughty, Shine 1997; Jönsson 1997). Telje ühes otsas on varusigijatest liblikaliigid, kes paarituvad ja munevad vaid vastsestaadiumis kogutud energia varudest. Tulusigijatest liblikad toituvad ka valmikustaadiumis ning munetud munade arvu mõjutab see, kui palju on emasliblikas eelnevalt toitunud, millest järeldub, et valmikustaadiumis on neile oluline liikuvus. Enamik liblikaliike aga asuvad tulu- ja varusigijate telje äärmuspunktide vahel ning ka nendele omased munemisstrateegiad ei ole seega nii äärmuslikud. Tihti on küll varusigijatest liigid polüfaagid, valmikud vähese liikuvusega ning suurema munetud munade arvuga (Davis jt 2016) ning neil esineb ka rohkem hulgisigimist (Tammaru, Haukioja 1996). Samas ei pruugi alati ka kitsama toidutaime eelistusega liblikaliikidel valmikute munemistaime eelistus ja röövikute toidutaime eelistus kokku minna (Soler jt 2012a; Tiitsaar jt 2016; Hufnagel jt 2017), mis viitab sellele, et munemistaime eelistusele lisanduvad röövikutele sobivaima toidutaime leidmise kaalutlustele ka muud argumendid (nt. mikroelupaiga tingimused, taime keemia mõju).

Lisaks taimega seotud tunnustele võivad liblikad munemisel arvestada ka elupaiga ruumiliste omadustega. Eelistatakse muneda substraadile, mille mikrokliima on soodne munade koorumiseks ja röövikute arenguks. Putukad on kõigisoojased loomad ja nende aktiivsus sõltub välistemperatuurist ning seepärast eelistatakse kõrgematel laiuskraadidel ka munemiseks paikasisid, mis on piisavalt eksponeeritud päikesele ja seega soojusele, kuid kus on samal ajal ka piisavalt varjulisust ning vajalikud niiskustingimused. Seega saab mingil määral ennustada, kuhu täpsemalt võivad liblikad muneda elupaigalaigus paiknevatele

toidutaimedele. Suur-mosaiikliblika (*Euphydryas maturna*) valmikud eelistavad muneda maapinnast 1,5–3 m kõrgusele röövikute toidutaimeks olevatele noortele saarepuudele (*Fraxinus excelsior*), mis kasvavad valgusküllases puistus või puisniidul – nii on tagatud piisav soojusvoog päikesekiirguselt, kuid samas varjuline ning piisavate niiskustingimustega mikroelupaik (Freese jt 2006). Röövikustaadiumis mitmetel kõrreliste liikidel toituv vareskaera-aasasilmik (*Coenonympha hero*) eelistab oma elupaigas mitte niivõrd kindlaid taimeliike, vaid peab olulisemaks röövikute toiduks kõlbliku taimeliigi morfoloogiat - eelistatakse taimi, millel on peened niitjad lehed nagu näiteks aruheintel (*Festuca*) ning nii on munad ja röövikud taimetele munemisel hästi valgusele eksponeeritud; samas on oluline ka põõsaste lähedus, mis varju andes tagavad piisavad niiskustingimused (Tiitsaar jt 2016). Ainuüksi sobivate mikroelupaikade paiknemisega elupaigas ei ole aga võimalik liblike munemispaike valikut täielikult seletada.

Munemisotsus põhineb paljudel sensoorselt tajutavatel tunnustel, mida emane liblikas kasutab taime valiku erinevates etappides (Renwick, Chew 1994; Bruce, Wadhams, Woodcock 2005). Lisaks taime suurusele, kujule ning muudele visuaalselt tajutavatele tunnustele teevad putukad munemisotsuseid ka neile tuntud keemiliste ühendite põhjal, mida nad võivad tajuda nii distantsilt (taimede volatiilsed ehk lenduvad ühendid) kui ka kontaktil taimega (Renwick, Chew 1994; Bruce, Wadhams, Woodcock 2005; Juma jt 2016). Näiteks esineb ka suhteliselt vähese kemosensoorsete rakkudega kiletüüpi lehevaablattel taimespetsiifiline munemiskäitumine. Lehevaablane *Nematus oligospilus* valib munemiseks vaid sellise taime, kus ta tunneb kontaktil taimega lehe kutikulaarkihis ära vastsete toidutaimetele omased vahahendid. Kui kindlad fenoolglükosiidsed ühendid puuduvad, siis taime munemiseks ei valita (Fernández jt 2019). Ka liblikaliste hulka kuuluv Euroopa varreleedik (*Ostrinia nubilalis*) kasutab munemisotsuse tegemisel kontaktil taime lehega saadud keemilist informatsiooni, tundes ära teatud (alifaatseid ehk ilma benseenituumata) n-alkaane taimelehe epikutikulaarkihis (Udayagiri, Mason 1997). Samas esineb ka munemistaime otsimisele kulunud aja ning isendi viljakuse vahel lõivusuhe - mida valikulisem on emane liblikas, seda vähem viljakam ta on võrreldes teiste liigikaaslastega (Jaumann, Snell-Rood 2017). Närvisüsteemi üleval hoidmine on kulukas ning seega mida rohkem sensoorseid signaale see töötlemiseks peab, seda vähem saab isend panustada energiat munade tootmisesse. Seega tuleb munemiskohta otsivatel isenditel teha tihti kompromiss koha kvaliteedi ja selle otsimisele kulunud aja ning munetud munade arvu vahel. Väike-kärbtiiva (*Polygona c-album*) puhul on näidatud, et laiema toidutaimete eelistusega populatsioonidest pärit isenditel kulub rohkem aega

sobiva munemistaimede leidmiseks kui rohkem spetsialiseerunuma toidutaimede spektriga isenditel (Janz 2003). Nii võib toidutaimede otsimiseks kuluvat aega vähendada arenenum närvisüsteem ning spetsiifilisemad sensoorsed mehhanismid, mis on enam levinud spetsialistidest liikidel (Andersson, Löfstedt, Newcomb 2015; Montgomery, Montague Merrill, Ott 2016).

Taimede volatiilsed ühendid kui ühed keskkonnas leiduvatest informatsiooni allikatest võivad olla putukatele munemistaimede valikul ligitõmbava või tõrjuva mõjuga ning nii saab putukas teha juba distantsilt otsuse, kas hinnata põhjalikumalt taime sobivust munemiseks või pöörduda kohe järgmise taime otsingule sel viisil aega ja energiat säästes (Carrasco, Larsson, Anderson 2015). Taimede omased keemilised ühendid toimivad tihti atraktantidena, olles munemistaimede otsingutel oluliseks informatsiooniks emasliblikatele visuaalse info kõrval (Wheat jt 2007; de Castro jt 2018). Samas eritavad taimed herbivooride kahjustustele vastusena keemilisi ühendeid, millel on kaitsev ja hoiatav funktsioon, tõrjudes eemale järgnevat munemistaimede otsivaid valmikuid, ja lisaks annavad lenduvad ühendid kõrval olevatele taimedele teada, et peatselt võib ka neid herbivoor rünnata (De Moraes, Mescher, Tumlinson 2001; Carrasco, Larsson, Anderson 2015), muutes munemistaimede otsiva emasliblika jaoks ka kõrvalolevad ilma kahjustusteta taimed vähem atraktiivsemaks (Ali jt 2013). Mõnel juhul võivad taime herbivoor-indutseeritud lenduvad ühendid meelitada ligi ka röövlõõmi või parasitoide, andes nii teavet saakloomade asukohast (Reisenman jt 2012). Seega võib emane liblikas röövikutele olulistest taimeomadustest tähtsamaks pidada seda, kus on röövikutel vähim tõenäosus röövlõõma saagiks langeda (Shiojiri, Takabayashi 2003; Soler jt 2012a; Shiojiri, Sabelis, Takabayashi 2015). Ka teistes putukarühmades esineb sarnaseid tendentse. Nii eelistasid punaka-männivaablase (*Neodiprion sertifer*) emased muneda rohkem madalakvaliteedilistele taimedele, kus röövikud ei olnud röövlõõmade poolt ohustatud, võrreldes kvaliteetsemate, kuid kõrgema röövlõõmusriskiga taimedega (Björkman, Larsson, Bommarco 1997).

2. Liigikaaslaste mõju munemiskäitumisele

Lisaks eelmises peatükis toodud munemispaika mõjutavatele teguritele, mõjutavad liblikat munemisotsuse tegemisel ka zoobioloogilised mõjurid ning neilt pärinev sotsiaalne informatsioon. Nendeks mõjuriteks võivad olla liigikaaslased, teistest liikidest, kuid sama taime toidutaimena kasutavad liigid (nii liblikalised kui ka teistest rühmadest putukad nt. lehetäid), nii generalistidest röövloomad (nt sipelgad, putuktoidulised linnud) kui ka spetsialiseerunud parasitoidid (nt. juuluklased perekonnast *Cotesia*).

Käesoleva uurimuse käigus koguti andmeid kaheksateistkümnest artiklist, mis käsitlesid liigikaaslaste mõju emasisendite munemiskäitumisele, ning koondati need allolevasse tabelisse (tabel 1). Lisaks tabelis kajastatud töodes leiduvatele tulemustele kanti tabelisse iga liigi juurde ka valmikute kehasuurused ning röövikute toitumistüübid, et uurida, kas need võivad olla seotud liigikaaslaste eelistusega munemistaimel või mitte. Tabelis on toodud ka signaaltunnus (keemiline või visuaalne), mille põhjal liblikas munemisotsuse tegi, kui see selgus samast tööst.

Tabelist 1 johtub, et emased liblikad suudavad teha vahet liigikaaslaste ning teiste liikide munadel, röövikutel ja nende tegevusjälgedel. Samuti eristavad mõned liblikad mehhaanilisi kahjustusi röövikukahjustusest ning seda taime volatiilide kaudu. Munemiskohta otsivaid emaseid liblikaid mõjutavad oluliselt ka taimel olevad liigikaaslaste munad ja neist koorunud röövikud ning seega ka liigisisene sotsiaalne informatsioon. Enamik töodes uuritud liblikaliikidest on majanduslikult olulise tähtsusega, kuna võivad põhjustada põllu- või haljastuskultuuridele suuri kahjustusi.

Tabel 1: Liigikaaslaste mõju liblikaliste munemiskäitumisele. Allolevas tabelis on toodud käsitletud uurimustes liigikaaslaste munade, röövikute või nende tegevusjälgedega/tegevusjalgede imitatsioonidega tehtud katsete tulemused. Tabelisse on märgitud katsetes kasutatud menetlusrühm, mida võrreldi enamikel juhtudel kontrolljuhuga ehk ilma töötlemata taimega (nt ilma munadeta või röövikukahjustusteta taim). Neil kordadel, kui aga võrreldi omavahel kaht eri tüüpi menetlusrühma, on mõlemad neist tabelisse märgitud. Valimi suuruseks loeti vastavate menetlusrühmadega läbi viidud katsetes kasutatud valmikute arvu.

Sugukond	Liik	Kehasuurus ¹	Toitumistüüp	Menetlusrühm võrreldud kontrollrühmaga	Valimi suurus ²	Munemis-eelistus	Signaalannus ⁴	Viide
Rohuleediklased (Crambidae)	<i>Cydalima perspectalis</i>	40-45 (siruulatus) ^b	monofaag	naturaalsed röövikute väljajehted	90	0	väljajehtedes leiduvad volatiilsed ühendid	Molnár jt, 2017
				sünteeiline väljajehtet imiteeriv volatiilide segu	90	-	väljajehtedes leiduvad volatiilsed ühendid	Molnár jt, 2017
				sünteeiline väljajehtet imiteeriv volatiilide segu vs naturaalsed väljajehted	90	-	väljajehtedes leiduvad volatiilsed ühendid	Molnár jt, 2017
	Aasia varreleedik (<i>Ostrinia furnacalis</i>)	20-30 (siruulatus) ^c	polüfaag	röövikukahjustus	10	-	Herbivoor-indutseeritud taimevolatiilid	Huang jt, 2009
				röövikukahjustusega vs mehhaanilise kahjustusega	10	0	Herbivoor-indutseeritud taimevolatiilid	Huang jt, 2009
Euroopa varreleedik (<i>Ostrinia nubilalis</i>)	20-34 (siruulatus) ^d	polüfaag	röövikukahjustust imiteerivad volatiilid	10	-	Herbivoor-indutseeritud taimevolatiilid	Huang jt, 2009	
Vaksiklased (Geometridae)	Kevad-samblikuvaksik <i>Ectropis obliqua</i>		monofaag	röövikukahjustus	48	+	Herbivoor-indutseeritud taimevolatiilid	Sun jt, 2014
Öölased (Noctuidae)	Päikeseeõlane <i>Heliothis virescens</i>	13-14 ^e	polüfaag	röövikukahjustus	18	-	Herbivoor-indutseeritud taimevolatiilid	De Moraes jt, 2001
				röövikukahjustusi imiteeriv lenduvate ühendite segu	18	-	Herbivoor-indutseeritud taimevolatiilid	De Moraes jt, 2001
	Kapsaõlane (<i>Mamestra brassicae</i>)	36-45 ^a	polüfaag	röövikukahjustus (<i>Brassica oleraceae</i>)	40	0	keemiline	Rojas, 1999
				röövikukahjustus (<i>Chrysanthemum spp</i>)	50	0	keemiline	Rojas, 1999
				mehhaaniline kahjustus (<i>B. oleraceae</i>)	50	+	keemiline	Rojas, 1999
				mehhaaniline kahjustus (<i>Solanum lycopersicum</i>)	80	-	keemiline	Rojas, 1999
	Egiptuse puuvillaõlane (<i>Spodoptera littoralis</i>)	35-42 ^a	polüfaag	röövikukahjustus	192	-	Herbivoor-indutseeritud taimevolatiilid	Zakir jt, 2013
				röövikukahjustus (suured taimed, 3.-4. vastsejärg)	168	-	keemiline	Anderson & Alborn, 1999
				röövikukahjustus (suured taimed, 6. vastsejärg)	120	-	keemiline	Anderson & Alborn, 1999
				röövikukahjustus (väiksed taimed, 3.-4. vastsejärg)	144	+	keemiline	Anderson & Alborn, 1999
röövikukahjustus (väiksed taimed, 6. vastsejärg)				152	+	keemiline	Anderson & Alborn, 1999	
Pintselõlane (<i>Trichoplusia ni</i>)	30-37 ^a	polüfaag	munad	26	+	taimevolatiilid	Guapio jt, 2016	
			röövikukahjustus	30	-	taimevolatiilid	Guapio jt, 2016	

Tabel 1 jätk

Sugukond	Liik	Kehasuurus ¹	Toitumistüüp	Menetlusrühm võrreldud kontrollrühmaga	Valimi suurus ²	Munemis-eelistus	Signaaltunnus ⁴	Viide
Koerliblikased (Nymphalidae)	<i>Heliconius cydno</i>	38-43 ^f	oligofaag	munad (<i>Passiflora oerstedii</i>)	217 muna	-	visuaalne	Williams & Gilbert, 1981
				pestud munadega vs roheliste munadega (<i>Passiflora oerstedii</i>)	66 muna	-	visuaalne	Williams & Gilbert, 1981
				munad (<i>Passiflora oerstedii</i> , lõhnatud munad)	115 muna	-	visuaalne	Williams & Gilbert, 1981
				munad (<i>Passiflora oerstedii</i> , rohelistes munad)	80 muna	0	visuaalne	Williams & Gilbert, 1981
				munade mimikriga vs eemaldatud mimikriga <i>Passiflora cyanea</i> taimed	690 muna	-	visuaalne	Williams & Gilbert, 1981
	Tähnik-vörkliblikas (<i>Melitaea cinxia</i>)	30-41 ^a	oligofaag	munad (<i>Plantago lanceolata</i>)	27	0	?	Singer jt, 2017
				munad (<i>Veronica spicata</i>)	35	+	?	Singer jt, 2017
				röövikukahjustus (<i>Plantago lanceolata</i>)	29	+	?	Singer jt, 2017
				Röövikukahjustus (<i>Veronica spicata</i>)	22	+	?	Singer jt, 2017
				Naeriliblikas (<i>Pieris napi</i>)	34-45 ^a	oligofaag	munad	57
Põualiblikased (Pieridae)	Väike-kapsaliblikas (<i>Pieris rapae</i>)	39-48 ^a	oligofaag	röövikukahjustus	538 muna	-	keemiline	Sato jt, 1999
				röövikukahjustus vs mehhaaniline kahjustus	505 muna	-	keemiline	Sato jt, 1999
				röövikukahjustus	30	-	?	Shiojiri jt, 2015
				röövikukahjustus vs <i>Plutella xylostella</i> röövikukahjustus	30	-	?	Shiojiri jt, 2002
Plutellidae	Kapsakoi (<i>Plutella xylostella</i>)	11-15 ^a	oligofaag	röövikukahjustus	180	+	taimevolatiilid	Shiojiri jt, 2003
				röövikukahjustus vs <i>Pieris rapae</i> röövikukahjustus	60	-	keemiline	Shiojiri jt, 2002
Surulased (Sphingidae)	<i>Manduca sexta</i>	50,18 ^g	oligofaag	Indutseeritud kaitsereaktsiooniga taim (metüül-jasmonaat)	29	0	Herbivoor-indutseeritud taimevolatiilid	Reisenman jt, 2012
				röövikukahjustus (<i>Datura discolor</i>)	20	0	Herbivoor-indutseeritud taimevolatiilid	Reisenman jt, 2012
				röövikukahjustus (<i>Datura wrightii</i>)	43	0	Herbivoor-indutseeritud taimevolatiilid	Reisenman jt, 2012
				röövikukahjustus (<i>Solanum lycopersicum</i>)	38	-	Herbivoor-indutseeritud taimevolatiilid	Reisenman jt, 2012
Mähkurlased (Tortricidae)	<i>Choristoneura freemani</i>	9-13 ^h	oligofaag	munad	20	0	?	Leyva jt, 2003

¹ Mõõdetud valmikute esitiiva pikkusena (mm) või eestiibade siruulatusena (täpsustus "siruulatus" vastavas lahtris). Kasutatud allikad: ^a Silvonon, Top-Jensen, Fibiger 2014; ^b Nagy jt 2017;

^c http://www.pestnet.org/fact_sheets/maize_asian_corn_borer_115.pdf; ^d Capinera 2008;

^e <http://pnwmoths.biol.wvu.edu/browse/family-noctuidae/subfamily-heliothinae/heliothis/heliothis-virescens/>;

^f http://tolweb.org/Heliconius_cydno/72251; ^g O'Hara, Palazotto 2012;

^h http://idtools.org/id/leps/tortai/Choristoneura_occidentalis.htm.

² Katses osalenud valmikute arv või katse jooksul munetud munade arv, kui valmikute arv ei selgunud samast tööst (vastavates lahtrites täpsustusena märgitud „muna”);

³ "+" – eelistatult muneti menetlusühma taimele, "-" – eelistatult muneti kontrollrühma taimele, "0" – statistiliselt olulist erinevust menetlusrühma ja kontrollrühma eelistatuse vahel ei ilmnenud;

⁴ Tunnuse tüüp (keemiline või visuaalne), mille alusel emane liblikas munemisotsuse tegi (märgitud on munemisotsust mõjutavate keemiliste ühendite päritolu ja nimetused, kui need selgusid samast tööst); küsimärgiga on märgitud tööd, kus signaaltunnust ei uuritud.

2.1. Munade mõju

Võrreldes röövikute mõjuga munemistaimede eelistusele, on munade mõju uuritud vähem, kuid nagu tabelis toodud artiklite tulemustest selgub, on ka liigikaaslaste munadel oluline osa munemistaimede valiku kujunemisel. Viis artiklit käsitlesid liigikaaslaste munade mõju liblikate munemiskäitumisele (vt tabel 1). Kahe liigi puhul (mähkurlane *Choristoneura freemani* ja koerlibliklane *Heliconius cydno*) leiti, et liblikad eelistavad muneda ilma liigikaaslaste munadeta taimedele. Naeriliblika (*Pieris napi*) ja pintselöölase (*Trichoplusia ni*) puhul leiti, et emased eelistasid muneda liigikaaslaste munadega taimedele. Tähnik-võrkliblikas (*Melitaea cinxia*) eelistas muneda ühe rööviku toidutaimede puhul liigikaaslaste munadega taimedele ning teise taime puhul ei ilmnenu statistiliselt olulist vahet munemiseelistuses.

Taimede munetud munad võivad mõjutada taime füsioloogiat ning kutsuda esile taime kaitsereaktsiooni (Hilker, Fatouros 2014), millega munemistaimede otsiv liblikas peab munemisotsust langetades arvestama. Munadega taime valikul kaalutakse, kas ja mismoodi võib liigikaaslastest munade ja tulevaste röövikute olemasolu taimel mõjutada liblika enda järglaste elumust. Munemisel nii liigikaaslaste eelistavate kui vältivate strateegiade puhul olid esindatud erineva kehasuuruse ja toitumistüübiga liigid ning seega ei tulnud antud tööde põhjal välja ühest tendentsi munemiseelistuse ja kehasuuruse või toitumistüübi vahel. Praeguste tööde põhjal jääb valim väikseks (5 liiki) ning ka nende tööde hulgas ei ole uuritud võrdselt eri toitumistüübi või kehasuurusega liike, kelle munemiseelistusi saaks kallutamatu kõrvutada. Et saaks teha järeldusi, kas kehasuurus või toitumistüüp võib mõjutada munadega taime eelistatust munemistaimedele või mitte, tuleks lisaks tabelis toodud töödele uurida rohkemate liblikaliikide munemisotsuse kujunemist mõjutatult liigikaaslaste munadest.

Olemasolevast andmestikust võib aga siiski järeldada, et liigikaaslaste munadega või munadeta taimede eelistus munemisotsuse tegemisel võib eelkõige oleneda keskkonnatingimustest ehk täpsemalt öelduna isendite plastilisusest muuta munemisvalikut vastavalt keskkonnast tulevatele mõjuritele (nt. sõltuvalt toidutaimede liigist, populatsioonitihedusest, röövloomadest ja parasitoidide ohu suurusel). Käitumusliku plastilisuse tõttu võivad samad isendid käituda erinevates keskkondades erinevalt (Kappeler, Kraus 2010). Nii on tabelis 1 toodud tulemuste põhjal näha, et üks liik võib mõnel juhul eelistada munemistaimedele, kus on juba liigikaaslaste munad ees ja teisel juhul mitte (Coapio jt 2016; Singer, Kuussaari, van Nouhuys 2017). Seega võib arvata, et liigikaaslastega taimede eelistatus/mitte-eelistatus on plastiline tunnus, mis võib muutuda ajas koos keskkonnatingimuste muutustega vastavalt sellele, milline strateegia tagab antud keskkonnas

järglastele eeldatavalt suurima kohasuse. Mõnede toidutaimede puhul on oluline hinnata liigikaaslaste (jt. konkureerivate herbivooride) olemasolu taimel, kuid teiste taimeliikide puhul mitte. Valik võib juba oleneda sellest, kuidas vastav taim kaitseb end herbivoori kahjustuse eest – kas näiteks teiste herbivooride/liigikaaslaste olemasolu aitab taime kaitsekemikaalidega paremini toime tulla või kas taim eritab kaitsekemikaale, mis kutsub kohale röövloomi ja parasitoide.

Seega kui munemiseelistus on plastiline tunnus, siis võib munemisotsus erineda sama liigi liblikate vahel erinevates keskkonnatingimustes ja sõltuda näiteks toidutaimede eelnevast okupeeritusest (populatsioonitihedusest) või röövloomade ja parasitoidide arvukusest. On teada, et ühe liblikaliigi areali piires võib olla populatsioonidel tihti erinev röövikute toidutaimede ja ka munemistaimede eelistus (nt. suur-mosaikliblikas, Dolek jt 2013), kuid pole veel uuritud, kas munemiseelistus võib muutuda ka liblika eluaja jooksul keskkonnatingimuste muutudes. Üheks võimaluseks munemiskäitumise plastilisuse mõõtmiseks oleks metapopulatsioonilise struktuuriga liikide puhul uurida emigratsiooni uutele elupaigalaikudele. Tähnik-vörkliblika puhul võib arvata, et väiksema selektiivsusega isenditel puudub vajadus emigreeruda uutesse elupaigalaikudesse, sest nad leiavad neile sobiva munemistaimede ka elupaigalaigust, kus parasjagu viibitakse ning seega ei toimu ka uute alade hõivamist nii sageli kui võiks see toimuda selektiivsematel isenditel (Singer, Kuussaari, van Nouhuys 2017). Emasisendid väldivad röövloomi ja parasitoidide ka munemisel (Buchanan jt 2017), kuid liigikaaslastega taimede aksepteerimine võib kasvada näiteks suuremal populatsioonitihedusel. Liigikaaslased mõjutavad suurel määral munemistaimede valikut, kuid kuna alati pole ühene, kas nende mõju röövikute toidutaimel on negatiivne või positiivne, siis võib sõltuda just kasulike ja kahjulike mõjurite vahekorra ning nende surve suurusest ka antud keskkonnatingimustes tehtav munemisotsus.

Kuigi toitumisstrateegiate ja munemiseelistuse vahel korrelatsiooni ei leitud, näitasid Leyva, Clancy ja Price (2003), et hulgisigimisega liigil nagu *C. freemani* on tõepoolest väiksem valikulisus munemistaimede osas kui latentse sigimisega liikidel, mis sobitub hästi ka varu- ja tulusigijate teljele (Tammaru, Haukioja 1996; Davis jt 2016). Emased *C. freemani* isendid vältisid küll munemist liigikaaslaste munade vahetusse lähedusse, kuid munesid siiski liigikaaslaste munadega taimede. *C. freemani* valmikud munevad sügisel suured munakogumikud toidutaimede vanadele lehtedele, mis ei ole siis enam röövikutele söömiskõlblikud. Seetõttu ei toitu röövikud ka enne talvitumist, vaid levivad hoopis võrgendiniitide abil (*ballooning*) munemistaimelt tuulega edasi. Seega emane ei pruugi valida

munemiskohta toidutaimede kvaliteedi järgi ning *C. freemani* puhul ei ole arenenud seost munemistaimede eelistuse ja röövikute elumuse vahel (Leyva, Clancy, Price 2003). Kas see tendents kehtib ka teiste samasuguse sigimisstrateegiaga liikidel, vajab aga edasist uurimist.

2.1.1. Liigikaaslaste munadeta taimede eelistamine

Liigikaaslaste munadeta taimi võidakse munemiseks eelistada, et vältida potentsiaalset konkurentsi ning kannibalismi ohtu röövikustaadiumis (Williams, Gilbert 1981). Samuti võivad liblikad munemistaimede otsingul vältida liigikaaslaste munadega taimi, et mitte muneda juba taimedele, millel on eelnevad liigikaaslaste munad esile kutsunud taime kaitsereaktsiooni (Hilker, Fatouros 2014), mis alandab toidutaimede kvaliteeti peatselt kooruvatele röövikutele. Lisaks võivad taimede õhku paisatud lenduvad ühendid ligi meelitada röövloomi ja parasitoide (Sato jt 1999; Shiojiri jt 2002; Shiojiri, Sabelis, Takabayashi 2015; Singer, Kuussaari, van Nouhuys 2017) ning suured kogumikud visuaalselt rohkem looduslike vaenlaste tähelepanu äratada kui üksikult munetud munad.

Williamsi ja Gilberti (1981) uurimuses kasutati kahte liiki kannatuslille perekonna taimi *Passiflora oerstedii* ning *P. cyanea*, millest esimene on üheks liblikaliigi looduslikuks röövikute toidutaimeks. Teise taime looduslik areaal ei kattu küll *H. cydno* omaga, kuid kasvab piirkonnas, kus leidub teisi *Heliconius* perekonda kuuluvaid liblikaid. *P. cyanea* moodustab aga oma abilehtedest *Heliconius* perekonna koerlibliklaste munasid imiteerivaid struktuure (mimikri) ning töös uuriti, kas need struktuurid mõjutavad *H. cydno* munemiseelistust või mitte. Koerlibliklane *H. cydno* väldib munemist liigikaaslaste munadega taimedele, mis on ilmselt tingitud liblikaliigi suuremate röövikute kannibalistlikust loomust (Jiggins 2017). Selleks, et vähendada munade ja röövikute suremust konkurentsi ja üksteisega kokku puutumise tõttu, proovib emane muneda kohtadesse, mis on teistest liigikaaslaste munetud munadest võimalikult kaugel. Samas võivad *Heliconius* perekonna liikide röövikud oma peremeestaimede suuri kahjustusi põhjustada, mis võib viia harvemale õite moodustumisele ning juurehaiguste sageduse suurenemisele (Williams, Gilbert 1981). Ilmselt seepärast on kannatuslille perekonna taimedel arenenud evolutsiooni käigus mitmeid kohastumusi, mille abil *Heliconius* perekonna liblikaid munemistaimede otsingul eemale tõrjuda. Üheks selliseks kohastumuseks on *P. cyanea* taimedel arenenud abilehtedest liblikamune meenutavad struktuurid. Williamsi & Gilberti 1981 katsetulemusted näitasid, et vastav mimikri, kus taim jäljendab liblikamunasid, on tõhus ning *H. cydno* valmikud väldivad tõepoolest munemist nii munadega kui ka munade jäljendusega (mimikriga) taimedele. Leiti,

et liblikas teeb otsuse eelkõige visuaalse informatsiooni põhjal, sest kuigi keemiline mõju on munemisel samuti oluline (de Castro jt 2018), vältis emane munemist taimedele, kus olid pestud munad, millelt oli eemaldatud munadele omane lõhn, ning liblikad munesid võrdset taimedele, kus ei olnud mune ja kus olid roheliseks värvitud munad. Emased liblikad otsisid munade või mimikriga taimede puhul tunduvalt kauem sobivat munemiskohta kui ilma mimikri või munadeta taimede puhul ja seega mida suurem on populatsioonitihedus ning mida rohkem munemiskohti on juba hõivatud, seda enam kulub aega sobiva munemiskoha otsimiseks. Mida rohkem leidub taimel munasid või mune meenutavaid struktuure, seda väiksem on *H. cydno* munemissagedus vastavatele taimetele (Williams, Gilbert 1981), mis on ilmselt ka taimepoolse mimikri eesmärk.

Koerlibliklaste sugukonna *Heliconiinae* alamsugukonna liblikate ja kannatuslille perekonna taimede vahelist koevolutsiooni on uuritud pikaajaliselt ning lisaks munade mimikrile on taimeliikide *P. caerulea*, *P. platyloba* ja *P. maliformise* abilehtedest evolutsioneerunud röövikuid ning sipelgaid meenutavad struktuurid (Lev-Yadun 2009). Samas on aga leitud, et emastel *Heliconiinae* alamsugukonna liblikatel on evolutsiooni käigus arenenud vastusena taimede kaitsekohastumustele väga head sensoorsed võimed, mis võimaldab neil taimede visuaalset mimikrit ära tunda ning hinnata taimede sobivust ka teiste meelelundite kaudu (Montgomery, Montague Merrill, Ott 2016; de Castro jt 2018). Seega võib arvata, et mida pikem on taime ja liblikaliigi vaheline koevolutsioon, seda spetsiifilisem võib olla taime kaitsereaktsioon herbivooride munadele ning samas seda täpsemad võivad olla liblikate sensoorsed võimed ära tunda sobivat munemistaimet.

2.1.2. Liigikaaslaste munadega taimede eelistamine

Liigikaaslaste munadega taimedele munemine võib anda järglastele ka eeliseid. Üheks võimaluseks, kuidas putukad taime kaitsereaktsioonidele taimekudedes mõnel juhul tõhusamalt vastu saavad, on muneda suuremate kurnadena mitte üksikult (Hilker, Fatouros 2014). Samuti võib liigikaaslaste munadega (aga mitte vastsetega) taimedele munemine tekitada sarnase vanusega röövikute kogumiku, mis tähendab, et röövikud arenevad sünkroonselt ning toidutaimel puuduvad seega suuremad röövikud, kes muidu võivad luua suurema toidukonkurentsi ja olenevalt liigist ka suurema kannibalismi ohu noorematele arengujärkudele (Fincke, Hadrys 2001). See võib seletada Coapio jt (2016) katsetulemusi, kus eelistati muneda liigikaaslaste munadega taimetele, kuid mitte röövikutega taimedele. Suuremate kogumikena munemine võib tekitada ka lahjendusefekti, mil väheneb üksikisendi

tõenäosus röövlooma või parasitoidi saagiks langeda. Näiteks munevad paljud röövparasiidid ühe munakurna/taime kohta vaid väikse arvu munade/röövikute sisse ning seega munedes liigikaaslaste munadega taimedele, satuvad munad suurematesse kogumikesse, kus tõenäoliselt parasitoidi rünnaku risk väheneb (Shiojiri, Takabayashi 2003).

Kuigi on arvatud, et eelnevalt munetud munad võivad anda märku heast toidutaime või -substraadi kvaliteedist ning seega võib liigikaaslaste olemasolu olla omamoodi sotsiaalseks informatsiooniks, mida liblikas võib munemisotsusel kasutada, usaldades nii eelmise emase tehtud valikut ja säästes munemistaime otsingule kuluvat aega ja energiat, siis pole sellele hüpoteesile piisavat kinnitust leitud (Davis, Nufio, Papaj 2011; Raitanen jt 2013). Liigikaaslaste munad ei pruugi olla märgiks paremast vastsete toidukvaliteedist, vaid emasisendi selektiivsus munemiskoha suhtes võib olla kõrgemas populatsioonitiheduses lihtsalt väiksem. Näiteks on leitud kirjutiiblaste kärbseliste hulka kuuluva liigi *Rhagoletis juglandise* puhul, et liigikaaslased vähendavad emasisendi valikulisust munemiskoha kvaliteedi suhtes ning munevad liigikaaslaste munadega vastsete toidusubstraadile parema meelega, mida rohkem vihjeid liigikaaslaste olemasolust elupaigas on (Davis, Nufio, Papaj 2011). Selle töö tulemuste põhjal ei olnud suurem toidusubstraadi aksepteerimine seotud mitte eelmise emase otsuse usaldamisega, vaid populatsioonitihedusest tuleneva olukorraga, kus tuleb leppida suurema konkurentsiga ning aksepteerida ka emasele madalama kvaliteediga taimi, kus on liigikaaslased juba ees. Niisiis on munemistaime valikul väga oluline aspekt see, kui palju teisi liigikaaslasi parasjagu munemistaime otsimas on ja kui paljud munemistaimed on juba elupaigas hõivatud.

Naeriliblikate puhul aga leiti, et munade rohkus ja seega populatsioonitihedus ei pruugi emasliblikate munemiskäitumist mõjutada. Raitanen jt (2013) töös uuriti lisaks munemiseelistusele liigikaaslaste munadega taimede ka seda, kas eelnevalt munetud munade rohkus taimel mõjutab munemisvalikut, kasutades metskerssi (*Rorippa sylvestris*) taimi, millest ühtedel oli taime peale kolm ning teistel viisteist muna, imiteerides nii madalat ja kõrget populatsioonitihedust. Taheti teada saada, kas populatsioonitihedus ning keskkonnas leiduv munade rohkus kui üks selle indikaatoritest võivad mõjutada emaste munemisotsust ning munetud munade arvu. Selgus, et liblikad eelistasid muneda liigikaaslaste munadega taimedele nii madala (3) kui ka kõrge (15) munade tiheduse korral ning emaste viljakus (munetud munade arv) ei erinenud menetlusrühmade vahel. Seega eelistati muneda liigikaaslaste munadega taimedele, sõltumata eelnevalt taimedel olnud munade arvust, mis võib viidata sellele, et konkurentide negatiivne mõju järeltulevale põlvkonnale ei ole nii suur

kui agregeerumisest saadav potentsiaalne kasu (Raitanen jt 2013). Samas on varasemalt näidatud nii suur-kapsaliblika (*Pieris brassicae*) kui ka väike-kapsaliblika (*Pieris rapae*) liigikaaslaste munade tõrjuvat mõju munemistaimel valikul (Schoonhoven 1990), mis näitab, et ka taksonoomilistel lähedastel liikidel võib olla erinevaid strateegiaid munemistaimel valikul.

Tähnik-vörkliblika puhul viidi läbi munemiseelistuskatsed kahe eri röövikute toidutaimel liigiga. Varem tehtud uurimustes on teada saadud, et kassisabal (*Veronica spicata*) kasvades on röövikute suremus väiksem, kasv kiirem ning saavutatud mõõtmed suuremad kui süstlehisel teehehel (*Plantago lanceolata*) (Saastamoinen jt 2007). Munemiseelistuskatses eelistasid liblikad muneda liigikaaslaste munadega kassisabale, kuid suboptimaalse röövikute toidutaimel süstlehise teehehe puhul olulist erinevust munadega ja munadeta taimede eelistuse vahel ei ilmnenud (Singer, Kuussaari, van Nouhuys 2017). Taimede erinev eelistatus võib olla tingitud tähnik-vörkliblika metapopulatsiooni struktuurist, mida on palju uuritud selle liigi puhul Ahvenamaa saarestikus (nt. Castelo, van Nouhuys, Corley 2010; Singer, Kuussaari, van Nouhuys 2017). Sealsetes *M. cinxia* elupaigalaikudes on kassisaba harvemini levinud kui süstlehine teeheht ning liigile mitte sobivates elupaigalaikudes puudub taimeliik hoopis. Liblikad munevad ühe taime kohta proportsionaalselt rohkem mune kassisabale võrreldes süstlehise-teehehega, mis toob kaasa suurema herbivoorsuse riski just kassisaba taimedele. Castelo jt (2010) töös leiti, et kassisaba kaitsereaktsioon vastusena herbivoori munetud munadele meelitab ligi parasitoide, kuid süstlehise teehehe puhul vastavad volatiilid ligitõmbavat mõju ei omanud. Lenduvad kaitseühendid võivad seega olla kohastumuseks *V. spicata* taimedele kõrge herbivoorsusriskiga toime tulemiseks ning võiks arvata, et kassisabale munetud munakurnadel on suurem parasitoidide rünnaku määr kui süstlehisel teehehel. Van Nouhuys ja Hanski (1999) on leidnud, et elupaigalaikudes, kus on esindatud mõlemad röövikute toidutaimed, on tõenäolisem parasitoidi saagiks langeda kassisabal võrreldes süstlehise-teehehega. Ilmselt kaalub siiski suuremas grupis elamine ja paremaks toidutaimelks oleval kassisabal toitumine üles potentsiaalse konkurentsi ja parasitoidide suurema rünnakumäära tõenäosuse. Nii on ka munemistaimel valides oluline arvestada röövikute võimalikke ohtusid eri taimeliikidel.

2.2. Röövikute ja röövikute tegevusjälgede mõju

Enamik tabelis esitatud töödest (15 tööd 18st) käsitlesid röövikute mõju liblikate munemiskäitumisele, nende tegevusjälgede mõju näol (söömiskahjustused, väljaheidet) või kajastasid röövikute tegevusjärgi imiteerivaid mõjusid (mehhaaniline kahjustus, röövikukahjustusi imiteerivad taimevolatiilid). Tabelis toodud artiklites uuriti kokku üheteistkümne eri liigi röövikute söömiskahjustuste mõju munemiskäitumisele, võrreldes ilma kahjustusteta taimedega. Ühele liblikaliigile keskendunud töös võidi erinevates katsetes varieerida röövikute toidutaimeliikide, nende suuruse ja röövikute kasvustaadiumitega. Kolme liigi puhul (kevad-samblikuvaksik *Ectropis obliqua*, kapsakoi (*Plutella xylostella*), tähnik-võrkliblikas) eelistati muneda liigikaaslastega taimetele, ilma kahjustuseta taimetele viie liigi puhul (Aasia varreleedik (*Ostrinia furnacalis*), Euroopa varreleedik (*Ostrinia nubilalis*), päikeseöölane *Heliothis virescens*, pintselöölane, väike-kapsaliblikas) ning ühe liigi, kapsaöölase (*Mamestra brassicae*) puhul ei eristunud munadega ja munadeta taimete eelistatus. Kahe liblikaliigi (Egiptuse puuvillaöölane (*Spodoptera littoralis*) ja surulane *Manduca sexta*) puhul leiti vastavalt menetlusrühmale erisuunalisi tulemusi. Mehhaanilise taimekahjustuse mõju võrreldes röövikukahjustuse mõjuga uuriti kolme liigi puhul (väike-kapsaliblikas, Aasia varreleedik, kapsaöölane) ning esimesel juhul ei eelistanud emane liblikas muneda röövikukahjustusega taimetele vaid mehhaaniliselt kahjustatud taimetele (Sato jt 1999) ning teise liblikaliigi puhul ei eristunud emane liblikas mehhaanilist kahjustust röövikukahjustusest (Huang jt 2009) või vähemalt ei sõltunud munemiseelistus menetlusrühmadest. Kapsaöölase puhul sõltus munemiseelistus mehhaaniliselt kahjustatud taimetele taimeliigist (Rojas 1999). Indutseeritud taimevolatiilide või nende imitatsioonide mõju munemisotsusele uuriti kolme liblikaliigi puhul (Aasia varreleedik, *H. virescens*, *M. sexta*) ning tulemused ühtisid kõigil kolmel liigil ka päris röövikukahjustustega taimedega läbi viidud katsete tulemustega. Väljaheidete või neile omaste volatiilide tõrjuv mõju leiti ühe liblikaliigi, rohuleediklase *Cydalima perspectalis* puhul.

Tabelis 1 toodud töödes on uuritud munemistaimete eelistuse sõltuvust liigikaaslaste röövikutest enim polüfaagsete liblikate puhul (6 liiki), kuid mitte palju vähem ka oligofaagsete (4) liikide korral, monofaagsete liikide munemiseelistust on uuritud vaid kahe liigi puhul. Kuuest polüfaagsest liigist neli eelistasid muneda liigikaaslastest röövikuteta taimedele (Aasia varreleedik, Euroopa varreleedik, *H. virescens*, pintselöölane). Ülejäänud kahe liigi puhul ei tulnud eelistust munemistaimedele osas välja (kapsaöölane) või saadi katsetes kahesuunalisi tulemusi (Egiptuse puuvillaöölane). Ükski polüfaagne liik ei eelistanud

munemist liigikaaslastega taimedele. Pintselloolane eelistas küll muneda liigikaaslaste munadega taimedele, kuid mitte röövikukahjustustega taimedele. Oligofaagsetest liikidest kaks, tähnik-vörkliblikas ja kapsakoi, eelistasid muneda liigikaaslastega taimedele ning üks liik (väike-kapsaliblikas) ilma röövikukahjustusteta taimedele. *M. sexta* puhul saadi kahesuguseid tulemusi, millest järeldub, et eelistus sõltub keskkonnatingimustest (toidutaimeliigist). Monofaagide *E. obliqua* ja *C. perspectalis* puhul leiti, et esimene liik eelistas muneda liigikaaslastega taimedele, ning teise liigi puhul leiti, et välditi munemist värskete röövikute tegevusjälgedega taimedele. Seega antud tööde põhjal võib järeldada, et polüfaagsed liigid eelistavad muneda rohkem ilma röövikukahjustusteta taimedele, kuid oligo- ja monofaagide eelistus sõltub enam keskkonnatingimustest. Kehasuuruse ning liigikaaslastega munemistaimeliigistatuse vahel korrelatsiooni ei leitud – samasuguse kehasuurusega liblikad võisid eelistada või vältida liigikaaslaste röövikute toidutaimedele munemist (tabel 1).

Eelnevalt toodud tulemused võivad olla seotud tendentsiga, kus polüfaagsete liikide puhul ei pruugi olla liblika- ja taimeliigi vahel evolutsioneerunud nii tugevat mõlemapoolset ökoloogilist interaktsiooni võrreldes mono- või oligofaagsete liikidega. Nii ei ole polüfaagne liik spetsialist ühelegi taimeliigile ning ka taim ei ole kohastunud polüfaagse herbivooriga niivõrd hästi toime tulema kui mõne oligo- või monofaagse herbivoori kahjustuste ära tundmisega ja sellele vastusena liigispetsiifiliste kaitsemehhanismide evolutsiooniga. Seetõttu võib ka juba nõrgem taimeliigi kaitsereaktsioon olla polüfaagse liigi vastasele takistuseks taimeliigile toitumisel. Kui eeldada, et enamasti suureneb taimeliigi kaitsereaktsioon temast toituvate herbivooride arvuga (ei pruugi olla nii kõikide liikide puhul, vt. Shiojiri jt 2010), siis võib polüfaagsetel liikidel suurema kohasuse tagada agregeerumise vältimine ning seega ka liigikaaslaste munade ja röövikute vältimine munemistaimeliigil. Polüfaagsetel liikidel on mitmekesistes elupaikades kergem leida munemistaimeliigi kui mono- või oligofaagsetel liikidel, kuna laia toidutaimeliigiga liigil on enamasti valida paljude taimeliigide vahel, samas kui kitsama toidutaimeliigiga liik peab elupaigast kindlat taimeliiki otsima ning sellele omajagu aega ja energiat kulutama või eelistama elupaikasid, kus leidub rohkelt õiget toidutaimeliigi. Mõlemad tööd uuritud monofaagsed liigid on tugevalt spetsialiseerunud oma röövikute toidutaimeliigile ning on taimeliigide kahjurid (*E. obliqua* teepõõsal ja *C. perspectalis* haljastuses kasutatavatel pukspuudel) ning seega ilmselt eelistavad antud liigid elada ka monokultuursetes elupaikades, kus toidutaimeliigi kättesaadavus ei piira paljunemist.

Tihti suudavad kindlatele taimeliigile või perekondadele spetsialiseerunud liigid taimeliigi kaitsekemikaalidest teha kehaomased ühendid, mis teevad röövikud röövloomadele mitte

isuäratavateks või mürgisteks. Nii on ka mürgisuse eest hoiatav erk värvus (aposemaatilisus) levinud tihti liikidel, kes suudavad taime kemikaalidest sünteesida enesekaitseks mürgiseid ühendeid (Moore, Brown, Rothschild 1990). Nii on leitud, et kitsama toidutaim-eelistusega liikidel on generalistidest röövloomade röövluse oht väiksem kui laia toidutaimeringiga liikidel, sest röövloomad väldivad halvamaitselisi ning mürgiseid saakloomi (Bernays 1988). Samas aga spetsialistidest herbivoore ohustavad rohkem kitsale peremeheringile spetsialiseerunud parasitoidid (Zvereva, Kozlov 2016). Aposematism on levinud enam liblikaliikidel, kelle röövikud kasvavad suuremates gruppides (Sillén-Tullberg 1988) ning seega võiks eeldada, et oligo- ja monofaagsetel liikidel, kes kasvavad taimedel, mis nõuavad taime mürgiste sekundaarsete metaboliitidega toimetulemist, on aposematism ja ühe taime peal koondunult röövikute kasvamine enam levinud kui polüfaagsetel liikidel. Eelnevast lähtuvalt võiks arvata, et kui muud mõjurid välja arvata, siis võivad ka enam hoiatusvärvust kasutavad mono- ja oligofaagsete röövikutega liigid eelistada munemist teiste liigikaaslastega taimedele, kuid polüfaagsed liigid mitte. Polüfaagsete liikide suurimaks negatiivseks kohasuse mõjutajaks võivad seepärast olla just generalistidest röövloomad ning seega pole ka üllatuslik, et neil on arenenud kohastumused, kuidas end just sellise röövluse eest kaitsta. Nimelt on just polüfaagide hulgas näiteks enam levinud söögiks mittekõlblike objektide jäljendamine (maskeraad) (Higginson jt 2012), mis aitab keskkonda sulanduda ning nii vaenlastele märkamatuks jääda.

2.2.1. Kahjustusteta taime eelistamine

2.2.1.1. Toidukonkurents, kannibalism

Toidukonkurents röövikute vahel on oluline mõjur, mida kaaluvad emased liblikad ka munemistaimede valimisel (De Moraes, Mescher, Tumlinson 2001; Harmon, White, Andow 2003; Huang jt 2009; Coapio jt 2016; Molnar, Tóth, Kárpáti 2017). Toidukonkurents mõjutab eelkõige hilisemates kasvujätkudes röövikuid (Campbell, Stastny 2015), kus üks toidutaim ei pruugi enam kõikidele isenditele piisavalt toitu pakkuda. Sel juhul, eriti kui samal ajal võivad areneda mitme eri põlvkonna liblikad, võidakse eelistada ilma liigikaaslasteta taime või taime, millel on samas arengustaadiumis isendid (munad). Näiteks pintselöölane munes kontrolltaimedega võrreldes eelistatult liigikaaslaste munadega kui ka teisest liigist (uitöölane *Spodoptera frugiperda*) munadega taimele, kuid mitte röövikukahjustuse ega mehhaanilise kahjustusega taimedele (Coapio jt 2016). Seega lisaks liigikaaslaste või teise liblikaliigi

olemasolule taimel võib olla munemisotsuse tegemisel oluline ka see, mis arenguetapis parasjagu teised potentsiaalsed konkurendid on.

On teada, et samal toidutaimel kasvavad vanemas kasvujärgus röövikud võivad nooremaid ohustada kannibalismi teel, kus nad võivad süüa nii nooremaid röövikuid (*O. nubilalis* (Harmon, White, Andow 2003) kui ka mune (väike-kapsaliblikas nii liigikaaslaste kui ka kapsakoi mune (Sato et al. 1999), *H. cydno* liigikaaslaste mune ja röövikuid (Williams, Gilbert 1981)) ning sel juhul eelistavad emased liblikad pigem muneda ilma liigikaaslasteta taimedele. Kuigi võiks eeldada, et toidukonkurents mõjutab kõiki samal taimel toituvaid röövikuid ning et see võiks olla röövikute kohasuse kõige suuremaks mõjutajaks, siis kaaluvad toidukonkurentsi (kuid ilmselt mitte kannibalismi – Williams & Gilbert 1981) mõju üles tihti muud grupis elamise aspektid.

2.2.1.2 Röövloomade ja parasitoidide vältimine

Nii taimetele munetud herbivooride munade kui ka röövikute söömiskahjustuse mõjul sünteesivad taimed lenduvaid ühendeid, mis võivad meelitada ligi nii herbivooridest toituvaid röövloomi kui ka munade ja röövikute parasitoidide (Hilker, Fatouros 2014). Näiteks on leitud, et juuluklasest parasitoidi *Apanteles sp.* meelitab ligi herbivoor-indutseeritud taimevolatiil (Z)-3-heksenaal, mida taim sünteesib vastusena *E. obliqua* röövikukahjustustele (Sun jt 2014). Kapsaliblikatele spetsialiseerunud parasitoid *Cotesia glomerata* kasutab peremeesliigi röövikute poolt induitseeritud volatiilseid ühendeid efektiivsemaks ning kiiremaks peremeesrööviku leidmiseks (Shiojiri jt 2002). Ilmselt seetõttu, lisaks ka kannibalismi ja toidukonkurentsi vältimisele, eelistavad väike-kapsaliblikad muneda liigikaaslaste röövikukahjustusteta taimedele, vältides munemist kõrge vaenlase (*C. glomerata*) ohuga alasse (Sato jt 1999; Shiojiri jt 2002; Shiojiri, Sabelis, Takabayashi 2015). Samuti võrreldi Shiojiri jt (2002) uurimuses munemiseelistust liigikaaslaste ja teise liblikaliigi röövikute vahel. Vastupidiselt liigikaaslaste röövikukahjustustega taimedele eelistab väike-kapsaliblikas muneda kapsakoi röövikukahjustustega taimedele (ibid.). Samast tööst selgus, et parasitoidi *C. glomerata* emased isendid eelistasid enama röövikukahjustusega taimi (30% taimelehtedest röövikute poolt söödud) kui väiksema röövikukahjustusega taimi (10% lehtedest söödud). Seega võib järeldada, et taimedel, kus on ees väike-kapsaliblika röövikupõlvkond ning taimekahjustus juba olemas, on suurem tõenäosus langeda *C. glomerata* saagiks. Mida hõredam on isendite tihedus elupaigas, seda väiksem tõenäosus on väike-kapsaliblika röövikutel langeda parasitoidi rünnaku ohvriks.

Maavitsalistel toituva surulase *M. sexta* puhul leiti, et emased liblikad vältisid munemist söömiskahjustustega tomatitaimedele, mis on ilmselt samuti seotud röövloomade vältimisega (Reisenman jt 2012). Röövikukahjustuste mõjul tõusis tomatitaimede eritav (-)-linalooli hulk, millel on *M. sexta* emastele munemisositsuse tegemisel tõrjuv mõju. Kuna on leitud, et (\pm)-linalooli molekulid meelitavad ligi ka generalistidest röövloomi, kes toituvad *M. sexta* munadest, on röövikukahjustustega taimede vältimine liblika jaoks ilmselt adaptiivne.

Maisitaimede kahjuri Euroopa varreleedikuga läbi viidud katsetes selgus, et emasisendid eelistasid muneda ilma liigikaaslaste röövikukahjustusteta taimedele ning samuti leiti, et eelistati vähem muneda taimedele, kus olid suured lehetäi *Rhopalosiphum maidis* kolooniad (Harmon, White, Andow 2003). Liigikaaslastest röövikute vältimine munemistaimede otsingul on ilmselt jällegi seotud parasitoididest ja entomopatogeenidest hoidumisega. Lehetäide kogumikud võivad meelitada ligi generalistidest röövloomi, kes ohustavad nii *O. nubilalise* munasid kui ka röövikute noorjärke (ibid.). Lisaks sellele on röövikutel lehetäide eritatavasse kleepuvasse vedelikku kerge kinni jääda ning see suurendab veelgi varreleediku *O. nubilalise* röövikute suremust.

2.2.1.3. Lenduvate ühendite tõrjuv mõju

Taimede sünteesitud volatiilsed ühendid võivad olla liblikatele tõrjuva mõjuga, kuna lisaks konkurentidest teada andmisele ja suurenenud röövluse riskile, annavad herbivoorindutseeritud volatiilid teada taimede suurenenud kaitsevõimest ning toksiliste ühendite sünteesist, mistõttu liblikas võib vältida nendele taimedele munemist (Unsicker, Kunert, Gershenzon 2009). Röövikukahjustusega taim saab indutseerida oma volatiilidega ka naabertaimi, mille mõjul võivad ka ilma kahjustusteta taimed sünteesida herbivoore tõrjuvaid ühendeid. Nii võivad õhku paisatud volatiilid panna herbivoore vältima ka ilma kahjustusteta taimi või ei leia seetõttu herbivoorid segavate volatiilide tõttu sobivat munemistaimet üles. Naabertaimede poolt sünteesitud volatiilid võivad vähendada ka ilma kahjustusteta taime sobivust munemistaimeks, suurendades nii taime resistentsust herbivooridele (Ali jt 2013). Egiptuse puuvillaööölase (*S. littoralise*) röövikute toitumiskahjustustuse mõjul sünteesitud taimevolatiilid vähendasid märgatavalt valmikute munemistaimede eelistust kõrval olevatele tervetele ilma kahjustusteta puuvillapõõsa taimedele (*Cossypium hirsutum*). Liblikad munesid rohkem mune puuvillataimede, mille naabertaimeks olid ilma kahjustusteta puuvillataimed. Seega vältisid emased *S. littoralise* isendid munemist ka röövikukahjustusega taime lähedusse, sest röövikukahjustusega taime kõrvalolev taim on juba mõjutatud

röövikukahjustusega taime volatiilidest, mis madaldab taime kvaliteeti röövikute jaoks (Ali jt 2013). Seega võib elupaigas piisata vaid üksikutest indutseeritud kaitsereaktsiooniga taimedest, et tagada ka ümberkaudsete taimede suurem vastupanuvõime herbivooridele ning sellist mehhanismi on võimalik kasutada ka biotõrjes (priming, Dudareva, Pichersky 2008).

Samas ei sõltu munemisotsus tihti vaid taimevolatiilidest, vaid munemistaime valikut võib mõjutada näiteks ka röövikute väljaheidetest eralduv lõhn. Pea kõigis tabelis 1 toodud katsetes (va. Molnar, Tóth, Kárpáti 2017) välistati röövikute enda kohalolu ning samuti paljudel juhtudel eemaldati enne katset taimedelt röövikute võrgendid ja väljaheited, et saada teada just taimede volatiilide mõju munemistaime valikule. Rohuleediklase *C. perspectalise* puhul uuriti aga just väljaheidete mõju munemistaime valikule ning leiti, et emased liblikad munesid statistiliselt vähem värsket väljaheidet imiteeriva sünteetilise lenduvate ühendite seguga taimetele (Molnar, Tóth, Kárpáti 2017). Naturaalne röövikute väljaheidete lõhn hajub kiiresti ning leiti, et liblikaid tõrjuvad vaid värsked väljaheited või neid imiteeriv lõhn ning seega on väljaheidetel looduses tõrjuv mõju vaid lühikese aja jooksul. Kui elusaid röövikuid taimel ei toitu, siis ei teki ka uusi väljaheiteid ning emane liblikas võib muneda taimetele, kus on ka röövikute vanemad, kuivanud väljaheited. Miks täpsemalt liblikad vältisid munemist liigikaaslastega taimetele, tööst ei selgunud, kuid ilmselt võib olla see samuti seotud kas toidukonkurentsi või röövloomade ja parasitoidide rünnaku vältimisega.

Neid teadmisi volatiilide mõjust emasisendi munemisvalikule on võimalik rakendada põllumajanduses ja ka metsanduses, kus putukad põhjustavad tihti suurt majanduslikku kahju. Näiteks saab kasutada herbivoor-indutseeritud taimevolatiile ning ka näiteks värsket väljaheidet imiteerivaid sünteetilisi volatiilide segusid võimalike tõrjevahenditena, et munemispaika otsivaid emaseid kultuurtaimedest eemale peletada (Molnar, Tóth, Kárpáti 2017; Reisenman jt 2012). Samuti on võimalik aretada taimesorte, mis eritavad munemistaime otsivatele liblikatele tõrjuvaid volatiile (Dudareva, Pichersky 2008). Herbivoor-indutseeritud taimevolatiilidel on kahesugune negatiivne mõju liblikate munemiskäitumisele, kus lisaks otseselt eemale tõrjuvale mõjule kutsuvad herbivoor-indutseeritud volatiilid kohale ka kahjuri looduslikke vaenlasi, kes võivad oluliselt alandada kahjurliigi isendite elumust muna ja vastestaadiumites. Muidugi toimib see vaid liikide puhul, kes väldivad munemist liigikaaslastega taimedele ning liikidele, kel esinevad antud piirkonnas looduslikud vaenlased. Efektivsem on kaitse ilmselt siis, kui kahjurliigile on spetsialiseerunud kindlad röövloomad või parasitoidid. Seega näiteks võõrliikidest kahjurite tõrjeks, kelle kahjustuste mõjule pole spetsialiseerunud kohalikke vaenlasi, antud volatiilsed

ühendid nii mõjusad ei ole, kuigi taimekaitsereaktsiooni peale võivad kohale tulla ka generalistidest röövloomad. Samas on oluline arvestada sellega, et volatiilide õhkupaiskamine oleks sünkroniseeritud kahjurite esinemisaja ja ööpäevase aktiivsusrütmiga. Samuti peaksid volatiilid olema sellised, mis ei omaks teistele herbivooridele ligitõmbavat ja tolmeldajatele kahjulikku mõju (Dudareva, Pichersky 2008).

Lisaks on oluline arvestada sellega, et liikide munemiskäitumine võib olla plastiline ning nii võivad mõnedel tingimustel emased muneda ka taimedele, mida eelnevalt peeti madalakvaliteedilisteks (antud juhul tõrjuvate volatiilide olemasolu). Seega tuleks selliste tõrjevahendite kasutamisel veenduda, et kultuurtaimede kõrval oleks ka kahjurliikidele sobivat looduslikku elupaika, kus leidub liigile sobilikke looduslikke röövikute toidutaimi, et kultuurtaimelt eemale tõrjudes saaks siiski emasliblikas valida talle kvaliteetsemana tunduva munemispaiaga. Valiku puududes on võimalik, et emasliblikas võib siiski ka tõrjuvate volatiilidega taimedele muneda vähenenud munemisselektiivsuse tõttu. Samuti tagab mosaiikne, väikesemõõtmeliste kultuurtaimede alade ning looduslike aladega liigendatud maastik pideva looduslike vaenlaste leviku, mis hoiab ka muidu kahjurite arvukuse madala.

2.2.2. Liigikaaslastega taimede eelistamine

2.2.2.1 Lahjendusefekt

Suuremas grupis elades on isenditel väiksem tõenäosus langeda röövlooma saagiks lahjendusefekti tõttu, kus tõenäosus tabatud saada väheneb indiviidide arvu suurenedes (Davies, Krebs 1993). Näiteks eelistasid emased *E. obliqua* valmikud muneda liigikaaslaste röövikutega taimedele ning leiti, et suurema grupina elamine hajutab röövikute riski langeda looduslike vaenlaste rünnaku alla: suuremas grupis elanud röövikutest (90 isendit) langes suhteliselt väiksem osa parasitoidi *Apanteles sp.* ohvriks kui väiksemas grupis (60 isendit) elanud röövikutest (Sun jt 2014). On leitud, et lahjendusefekti efektiivsus on kõrgem röövikute hoiatusvärvuse (Gamberale, Tullberg 1998) ja mürgisuse (Winters jt 2014) korral. Samas töötab aposematism eelkõige vaid generalistidest röövloomade kaitseks (nt putuktoidulised linnud ja sipelgad) (Dyer, Deane Bowers 1996), kuid mitte spetsialiseerunud parasitoidide vastu (Zvereva, Kozlov 2016) ja seega võib sellest tingituna lahjendusefekti mõju jääda väikeseks ka hoiatusvärvusega ja muude aposemaatiliste tunnustega röövikute jaoks. Tabelis 1 toodud tööde seas ei olnud ühtegi artiklit, mis oleks uurinud otseselt aposematismi olemasolu röövikustaadiumis ja selle seost munemisotsuse langetamisega, kuid on võimalik, et tegu on olulise aspektiga, mis vääriks edasist uurimist. Hulgakesi ühel taimel

elamine võib soodustada röövikute kohasust, kui eri kasvujärgus röövikutel on erinev toitumisstiil ning enesekaitsestrateegia röövloomade kaitseks ning seda eriti juhtudel, kui nad on röövloomadele mürgised või mittesöödavad ning signaaliseerivad seda hoiatusvärvusena. Rohuleediklase *Uresiphita reversalis* puhul on leitud, et eri vanuses aosemaatiliste röövikute toimumisel samal taimel paraneb noorjärkude jaoks taimekvaliteet, kuna vanemad liigikaaslastest röövikud aitavad noorematel taime kaitsekemikaalidega paremini toime tulla ning samas aitavad ka vältida teisest liikidest herbivooride konkurentsi ning vähendavad röövloomade rünnakuid (Campbell, Stastny 2015).

Kapsakoi valmikud eelistavad muneda liigikaaslaste röövikutega taimedele, kuna sel juhul on parasitoidismi oht väiksem, sest parasitoidi *Cotesia plutellae* ründamiste arv ei sõltunud röövikute arvust vaid püsis sama 10 ja 30 röövikuga taimel (Shiojiri, Takabayashi 2003). Seega on *P. xylostella* röövikutel mõttekam elada suuremas grupis, kuna siis on võimalus parasitoidi rünnakuks väiksem lahjendusefekti tõttu. Samuti eelistasid kapsakoi emasliblikad muneda enam väike-kapsaliblika röövikutega taimedele kui ilma kahjustusteta taimedele, mehhaaniliselt kahjustatud taimedele ning ka liigikaaslastest röövikutega taimedele (Shiojiri jt 2002). *C. plutellae* parasitoidism vähenes, kui taimedel olid nii kapsakoi kui ka väike-kapsaliblika röövikud võrreldes vaid peremeesliigi kapsakoi röövikutega. Seega valivad kapsakoi valmikud munemistaimeks eelistatult selle taime, kus on väike-kapsaliblika röövikud, et parasitoidismi määr oleks väiksem. Parasitoidi saagiks langemise vältimine kaalub nii ilmselt üles toidukonkurentsi mõju väike-kapsaliblika röövikutega ning ka võimaluse, et väike-kapsaliblika röövikud söövad kapsakoi röövikuid (või mune) (ibid.; Shiojiri, Takabayashi 2003).

Lisaks tabelis 1 toodud katsetele uuriti ka röövloomade potentsiaalset mõju munemiskäitumisele ja röövikute elumusele. Näiteks kapsakoi ja väike-kapsaliblika röövikuid kasvatati samadel taimedel ning selgus, et sipelgaliigid *Lasius japonicus*, *Pristomyrmex pungens* ja *Paratrechina flavipes* eelistasid toituda kapsakoi mitte väike-kapsaliblika röövikutest (Shiojiri, Sabelis, Takabayashi 2015). Seega ei suurene väike-kapsaliblika puhul oluliselt röövlooma saagiks langemise oht, kui kasvatakse samal taimel kapsakoi röövikutega. Võib eeldada, et kõige enam eelistab väike-kapsaliblikas muneda ilma kahjustusteta taimedele, kuid kui liblikal on valida vaid liigikaaslase või kapsakoi röövikukahjustusega taimede vahel (võib juhtuda kõrgel populatsioonitihedusel), siis eelistab ta muneda viimasele, et vältida nii sipelgaliikide röövlust (ibid.). Seega võib emasele väike-kapsaliblikale

munemisvalikul olla olulisem, mil määral mõjutab ta järeltulijaid röövlus mingil taimel ning alles seejärel arvestatakse röövikute vahelist toidukonkurentsi mõju.

2.2.2.2 Mikrokliima

Tähnik-võrkliblika röövikud loovad talvitumiseks võrgendi ning mida vastupidavam see on, seda paremini elavad nad talve üle. Röövikute elumus oleneb otseselt võrgendi tugevusest ning selliseid võrgendeid võivad röövikud vaid suurtes gruppides moodustada (Duploux jt 2018). Ilmselt seetõttu eelistasid ka tähnik-võrkliblika emasliblikad röövikukahjustustega valikukatsetes just taimi, millel olid olemas eelnevad söömiskahjustused (Singer, Kuussaari, van Nouhuys 2017). Samas on teada, et käguvaablasest parasitoidi *Hyposoter horticola* meelitavad ligi munadega kassisaba taimed, kuid teise rööviku toidutaimede süstlehis-teelehe puhul seda ei täheldatud. Elupaikades, kus asuvad mõlemad röövikute toidutaimed, on kassisaba taimedel kasvavatel röövikutel suurem parasitoidiga nakatumise määr kui süstlehis-teelehel kasvades. Samuti suurtes gruppides elades on röövikute vahel suurem toidukonkurents ning Singer jt (2017) on vaadelnud, et diapausi-eelsed suurtes gruppides elavad röövikud söövad taime lehtedest tühjaks ning seejärel nälgivad. Lisaks suureneb koos elavate röövikute arvuga oht langeda parasitoidi *Cotesia melitaearumi* saagiks (Van Nouhuys, Hanski 1999).

Tähnik-võrkliblika elumus kasvab aga grupi suurusega vaatamata sellele, et isendite arvu kasvuga suureneb ka konkurentsi ja parasitoidismi oht. Lisaks parematele mikroklimaatilistele tingimustele võib võrgendis elamine kaitsta otsese barjäärina röövikuid parasitoidide rünnaku eest (Dolek jt 2013). Sõltuvalt eelnevatest seostest võib arvata, et suuremas populatsioonitiheduse korral väheneb emaste liblikate valikulisus munemistaimede suhtes ning nii muutuvad mõlemad röövikute toidutaimed (kuid eriti kassisaba, mis on röövikutele optimaalsem toidutaim) tähnik-võrkliblikale meelepärasemateks munemistaimedeks (Singer, Kuussaari, van Nouhuys 2017). See aga, milliseid taimi peab liblikas munemiseks sobivaks, mõjutab liblikate emigratsiooni elupaigalaikude vahel ning ka uute elupaigalaikude hõivamist. Seega mida suurem on juba koloniseeritud taimede aktsepteerimine munemisel (tuleb ette kõrgel populatsioonitihedusel), seda väiksem on emigratsioon kõrgel ning seda suurem madalamal populatsioonitihedusel (ibid.). Nii on röövikute agregeerumine lisaks mikrokliima optimaalsetele tingimustele loomisele ilmselt oluline osa ka metapopulatsiooni dünaamikas.

2.2.2.3 *Seotus taimekeemia ja röövikute kõrgema kohasusega*

Liigikaaslaste söömiskahjustustega taimede eelistatus võib oleneda vaadeldavatest taimeliikidest, sest eri liiki taimed toodavad kahjustuste mõjul ka erinevaid kemikaale, mis võivad mõjuda munemiskohta otsivale liblikale tõrjuvalt, ligimeelitavalt või ka üldse mitte mõju avaldada. Kapsaöölase munemiseelistus söömiskahjustustega taimedele olenes katses kasutatavast taimeliigist, kus kapsataime (*Brassica oleraceae*) puhul eelistati nii rööviku- kui ka mehhaanilise kahjustustega taimi, tomatitaimi (*Solanum lycopersicum*) puhul aga ilma mehhaanilise kahjustusteta taimi ning krüsanteemi *Chrysanthemum sp.* puhul ei ilmnunud munemiseelistuses olulist vahet kahjustusteta taimede ning röövikukahjustustega taimede vahel. Ilmselt sünteesivad tomatitaimed kahjustusejärgselt ühendeid, mis on munemist tõrjuva toimega (Rojas 1999), kuid kapsataimed mitte (Coleman, Barker, Fenner 1996) või ei tõrju kahjustustest indutseeritud ühendid liblikaid munemistaimi otsingutel.

Ka teiste liikide põhjustatud taimekahjustused võivad mõjutada taimekvaliteeti. Näiteks mõjutavad lehetäid maisitaimi vastust herbivooride kahjustustele, muutes taime toiteainelist väärtust ning nii langetades kaudselt varreleediku *O. nubilalise* elumust, mille tõttu eelistab emasliblikas ilmselt mitte muneda lehetäide kolooniate lähedusse (Harmon, White, Andow 2003). Kapsakoi puhul aga arvatakse, et üheks põhjenduseks miks emased eelistasid muneda just väike-kapsaliblikatega taimedele oli see, et teisest liigist röövikud mõjutavad taimekeemiat nii, et selle järel on taimest saadud ühendid röövikutele paremini omastatavad (Shiojiri jt 2002). Suur-kapsaliblika röövikud eelistasid toituda samuti eelnevalt lehetäi *Brevicoryne brassicae* poolt koloniseeritud kapsataimedest (Soler jt 2012a) ning on leitud, et *B. brassicae* isenditega nakatunud taimedel kasvavad suur-kapsaliblika röövikud kiiremini ja suuremaks kui mitte nakatunud taimedel. Selle põhjuseks on ilmselt asjaolu, et lehetäidega taime kaitsereaktsioon ei ole nii tugev, sest need segavad molekulaarsel tasemel taimepoolset suur-kapsaliblika liigispetsiifilist kahjustuste äratundmist (Soler jt 2012b). Samas ei eristanud emased suur-kapsaliblika valmikud omavahel lehetäi söömiskahjustustega ja ilma kahjustusteta kapsataimi ning valisid munemiseks mõlemat tüüpi taimi proportsionaalselt sama palju (Soler jt 2012a). Seega ei pruugi mõnel juhul olla emasliblikad spetsialiseerunud taimekvaliteedil vahet tegema isegi siis, kui see võib mõjutada nende kohasust. Emasliblikad teevad küll olulise otsuse, valides kuhu nad munevad, kuid röövikud teevad antud keskkonnas edasisi valikuid. See eeldab aga vastkoorunud röövikute suhteliselt suurt liikumisvõimet. Soler jt (2002a) arutlevad, et võibolla on röövikud suuremal määral tundlikumad taimede liigisisestele erinevustele ning valmikud tunnetavad rohkem taimeliikide või -perekondade

vahelisi erinevusi. Näiteks võivad röövikud tunda kontaktil taimega keemilisi ühendeid, mis on madala volatiilsusega ning mis ei levi kaugemale ning mida valmikud seepärast hästi ei saa ka distantsilt tunda. Näiteks kevad-samblikuvaksiku *E. obliqua* puhul leiti, et röövikute kohasuses ei olnud vahet, kas areneti röövikukahjustustega või kahjustuseta taimel, kuid emased eelistasid muneda just röövikukahjustustega taimedele, et vähendada parasitoidi rünnaku alla sattumise riski (Sun jt 2014).

Liigikaaslastega grupis elamine võib mõnel juhul soodustada röövikute kiiremat arengut, millest on kirjutatud põhjalikult eespool. Hilisemates kasvujärgkudes muutub liigikaaslaste mõju aga negatiivseks omavahelise konkurentsi tõttu ning siis eelistavad röövikud kasvada omaette (Reader, Hochuli 2003). Nii on näiteks nii kireslase *Doratifera casta* (Sutherland 1997) kui ka nõgeseliblika (*Araschnia levana*) (Ruf 2002) puhul, kelle röövikud kasvavad varases kasvujärgkudes suurte gruppidega, kuid hilisemates hajuvad laiali. Mõlema liigi puhul aitab suuremas grupis elamine toime tulla taime kaitsemehhanismidega ning nii on varastes kasvujärgkudes röövikute kohasus suurem grupis kui omaette elades .

Lisaks eelnevale võivad aga mõnel juhul suuremate söömiskahjustustega taimed kutsuda esile hoopis tugevama kaitsereaktsiooni ning meelitada niimoodi ligi ka rohkem röövloomi. Egiptuse puuvillaöölasega tehtud katsetes leiti, et emasisendite munemiseelistus sõltus olulisel määral kahjustusega taime vanusest ja eelistuse tugevus vastsete kasvujärgust. Kahjustusega taime välditi munemiseks vanemate röövikukasvujärgkude puhul. See võib olla põhjustatud sellest, et pikema aja vältel (st vanema kasvujärgu puhul) annab taim tugevama vastuse herbivoori kahjustusele, mis võib olla ka efektiivsem röövloomade ligimeelitamiseks. Samuti sõltus Egiptuse puuvillaöölase munemiseelistus taime vanusest. Nii nooremate (3-4) kui ka vanemate (6) kasvujärgkude puhul eelistasid emasliblikad muneda noorematele kahjustustega taimedele, kuid vanemate taimede puhul ilma kahjustusteta taimedele. Tulemused on ilmselt mõjutatud taimede vanusest tulenevast erinevusest nii, et vanem taim võib anda röövikukahjustustele tugevama vastuse (Anderson, Alborn 2003).

3. Taimede ja putukate vaheline kommunikatsioon

Liikudes elupaigamaatriksis ringi, on liblikas justkui visuaalsete signaalide ja keemiliste ühendite detektor, kelle käitumist mõjutavad nii nägemise kaudu saadud informatsioon, õhus leiduvad liigikaaslaste ja röövlomade feromoonid kui ka taimede volatiilsed ühendid. Tabelis 1 kajastatud uurimustes mõjutas liblikate munemisotsuseid enamikel juhtudel just keemiline informatsioon. Tabeli põhjal võib öelda, et taimevolatiilid, mis olid kas herbivoorindutseeritud või lihtsalt taimetele omased keemilised ühendid, on olulised potentsiaalse munemistaime leidmiseks ning selle kvaliteedi hindamiseks distantisilt. Vaid *H. cydno* puhul leiti, et ilmselt teeb liblikas munemisotsuse just peamiselt visuaalse info põhjal (Williams, Gilbert 1981; de Castro jt 2018).

Liblikad leiavad sobiva munemistaime üles teiste taimede seast mitte kindlaid lenduvaid ühendeid ära tundes, vaid reageerides üldlevinud lenduvate ühendite omavahelisele kompositsioonile, mis on tihti iseloomulik kindlatele taimeliikidele (Bruce, Wadhams, Woodcock 2005; Huang jt 2009). Samas on putukatel olemas ka spetsialiseerunud retseptoreid, mis tunnevad ära kindlaid ühendeid. Nende seas on enamasti liigikaaslaste feromoonide tunderetseptorid, kuid kitsa toidutaime eelistusega liikidel võivad olla ka taime sünteesitud ühendite spetsiifilised retseptorid (Andersson, Löfstedt, Newcomb 2015). Munemistaime sobivuse määramiseks kasutatakse ka taimelehe epikutikulaarsete vahade keemilist kompositsiooni (pikaahelalised alkaanid ja alkoholid, flavonoidid, fenoolhapped, glükosinolaadid), mis võivad toimida stimuleerivalt ka munemisele (Fernández jt 2019).

Keemilisi ühendeid ära tundvad kemoretseptorid asuvad putukate kehapiinal tundekarvakestena ning liblikatel paiknevad maitset tundvad retseptorid imilondil, jalgadel, tiibadel ning emastel ka munetil (Isono, Morita 2010). Lenduvaid ühendeid detekteerivad retseptorid asuvad peamiselt tundlatel ja suiste alalõual (Li, Liberles 2015). Need kemoretseptorid annavad keemilise ühendiga seondudes edasi elektriimpulsi kesknärvisüsteemi, andes sellega putukale teada keskkonnas leiduvast keemilisest informatsioonist (Fleischer jt 2018). Tihti on teatud aineid ära tundvad retseptorid omased mingile taksonoomilisele rühmale (ibid.).

Munemisel jääb muna ümber emase putuka munajuhast pärinev sekretsioon, mis lisaks sellele, et see aitab kaasa munade viljastamisele ning väljutamisele, võimaldab ka muna taime lehele kinnitada ja kaitseb välismõjurite eest (ilmastik, mikroorganismid, röövlomad, parasitoidid) (Hilker, Fatouros 2014). Neid sekretsioonis leiduvaid ühendeid võib taim ära

tunda ning selle põhjal aru saada, et tema lehele on munetud (ibid.). Järgneb taime kaitsereaktsioon, mille käigus muutub munade ümber paiknevate lehekudede füsioloogia ja kujuneb ümber ka taimelehe epikutikulaarsete vahade omavaheline vahekord. Samuti võib taim anda hüpersensitiivse vastuse, mille käigus tekib muna ümber nekrootiline kude (Shapiro, DeVay 1987) ning munade mõjul sünteesivad taimed lenduvaid ühendeid, mis võivad mõjuda järgmistele emastele putukatele eemaletõrjuvalt (Fatouros jt 2012) ja/või meelitada omakorda ligi munaparasitoide ning hoiatada teisi naabruses kasvavaid taimi peatse võimaliku herbivoori rünnaku eest (Hilker, Fatouros 2014). Vastavad muna ümber olevad sekreetsed ühendid võivad olla liigispetsiifilised ning taim võib neid kasutades ära tunda kindla putukaliigi muna ning anda siis ka herbivoorse putuka liigispetsiifilise vastuse, mis kutsub ligi sellele kindlale liigile spetsialiseerunud munade röövparasiite. Seda on näiteks kirjeldatud suur-kapsaliblika munade puhul, mille mõjul sünteesis must-kapsasrohi (*Brassica nigra*) volatiile, mis meelitasid ligi röövparasiite *Trichogramma brassicae* ja *Cotesia acuminata*, kuid generalistist kapsaöölase munade puhul taimed selliseid volatiile ei sünteesinud (Fatouros jt 2012). Parasitoidid kasutavad peremeesliigi leidmiseks mitut viisi: nii munade mõjul sünteesitud taimevolatiile kui ka peremeesputukale iseloomulikke feromoonid (Dicke jt 2008). Samuti jälitavad mõned munade parasitoidid valmikuid seni, kuni nad munevad, et parasitoid saaks värskest munetud munadesse muneda (ibid.).

Lisaks hüpersensitiivsele vastusele ja volatiilide sünteesile võib taim kasvatada ka muna alla uue koe - neoplasmid, mis irdub peagi koos muna endaga, või pressib taim rakkude suunatud kasvuga munad puruks (Desurmont, Weston 2011). Kuigi nii hulgana kui ka üksikult munetud munad kutsuvad esile taime kaitsekemikaalide tootmist, siis mõnel juhul väheneb taime kaitsevõime koos taimele munetud munade arvu suurenemisega (Hilker, Fatouros 2014; Desurmont, Weston 2011). Seega üheks võimaluseks, kuidas putukad taime kaitsereaktsioonidele taimekudedes vastu saavad, on muneda suuremate kurnadena mitte üksikult.

Kannatuslille perekonna (g. *Passiflora*) ja *Heliconius* perekonna liblikate vahelisel koevolutsioonil on lisaks munade mimikrile (Williams, Gilbert 1981) evolutsioneerunud ka erikujuga taimelehed, mis on ilmselt tekkinud eesmärgiga sarnaneda teiste kõrval kasvavate taimeliikide lehtedega, et munemistaime otsiv emane liblikas munemiseks sobivat taime teiste taimede seas ei märkaks (de Castro jt 2018). Samuti sünteesivad kannatuslille perekonna taimed erinevaid keemilisi ühendeid nagu alkaloidid, flavonoidid, saponiinid, tanniinid, fenoolsed ühendid ja tsüanogeensed glükosiidühendid, mida taimed küll ilmselt algselt

sünteesid vastusena röövikukahjustusele, kuid mis tõrjuvad ka munemiseks sobivaid taimi otsivaid liblikaid (de Castro jt 2018). Aja jooksul on röövikutel tekkinud võime antud ühenditega toime tulla ning neid lagundada ohututeks komponentideks või kasutada alkaloidseid ja tsüanogeenseid ühendeid, et sünteesida neist ise kehaomaseid röövloomadele mürgiseid ühendeid (ibid.). Emastel *Heliconiinae* alamsugukonna liblikatel on aga arenenud enamikest liblikatest laiem nägemisspekter ilmselt nii efektiivsemaks liigikaaslaste kui ka munemistaimede leidmiseks. Siiski kasutab emane lisaks visuaalsele infole munemistaimede otsingutel ka kemosensoorset informatsiooni, kuid seda peamiselt kontaktil saadud info põhjal. Haistmismeel on neil liblikatel rohkem arenenud ära tundma liigikaaslaste feromooni kui munemistaimi (ibid.). Suhteliselt hästi arenenud närvisüsteemist tingituna on nad võimelised siiski suurt kogust närviimpulssi vastu võtma ja töötleva (Montgomery, Montague Merrill, Ott 2016), mis võimaldab neil elu jooksul õppida tundma muuhulgas ka munemiseks sobivaid taimi ning vaatamata erikujulistele kannatuslille perekonna taimelehtedele, suudavad nad kujusid meelde jätta ning neid munemistaimena ära tundma õppida (de Castro jt 2018).

Röövikute söömiskahjustused on taimetele negatiivse mõjuga, tekitades otsest kahju taimekudedele. Taimed tunnevad ära ka röövikute suistest erituvaid ühendeid, mille järel hakkavad nad tootma kaitsekemikaale, mis mõjutavad röövikute toidutaimete omastamisefektiivsust (kuni selleni, et see on vastsetele toksiline) või meelitavad eritunud volatiilid ligi herbivoori vaenlasi (Dicke jt 2008), sarnaselt herbivoori munade poolt indutseeritud kaitsereaktsioonidele. Kusjuures mehhaaniline vigastus ei pruugi imiteerida alati röövikukahjustusi (Howe, Jander 2008; Coapio jt 2016) – taim võib küll sünteesida samu kaitseühendeid nagu röövikukahjustuse puhul, kuid nende vahetõrje ja kontsentratsioonid võrreldes röövikukahjustustega võivad olla erinevad (Huang jt 2009). Nagu munade puhulgi, võib kaitseühendite kompositsioon olla liigispetsiifiline, andes teada peremeesliigi asukohast spetsialistidest parasitoididele (Shiojiri jt 2002), kuid võib meelitada ligi ka generalistidest röövloomi (Reisenman jt 2012; Harmon, White, Andow 2003).

Taimede sünteesitud kaitseühendid võivad ööpäeva lõikes omada erinevaid funktsioone. Surulase *M. sexta* puhul leiti, et pimedal ajal tõrjub röövikute söömiskahjustuste mõjul sünteesitud (-)-linalool *M. sexta* valmikuid munemisest ning on teada, et sama ühend meelitab ligi valgusel ajal aktiivseid röövikutest toituvaid röövloomi (Reisenman jt 2012). Päikeseöölase *H. virescens* puhul leiti, et liblikad väldivad munemist röövikutega taimedele, mis toodavad

kahjustustest indutseerituna öösel sünteesitavaid lenduvaid ühendeid (De Moraes, Mescher, Tumlinson 2001).

Munadest indutseeritud taimevastused võivad olla olulised putukherbivooride ja peremeestaimede omavahelisele evolutsioonile, mõjutades toidutaimede eelistust, toidutaimede eelistuse muutusi, toidutaimede spetsiifilisust, ja isegi liikide lahknemist/teket (Hilker, Fatouros 2014; de Castro jt 2018). Liblikad võivad eelistada munemiseks taimi, millel on munade munemisele nõrk kaitsereaktsioon ning jätta kõrvale taimed, kus võivad röövikud küll kasvada kiiremini ja suuremaks, kuid kus esineb kõrgem röövloomade või röövparasiitide saagiks langemise oht (Hilker, Fatouros 2014).

Selle kohta, kui palju on eelnevalt kirjeldatud liblikate informatsioonikasutus seotud sotsiaalse õppimisega st. keskkonnas leiduva teistelt isenditelt/liikidelt pärineva informatsiooni põhjal käitumise kopeerimisega, võib hetkel ainult spekuloida. Keskkonnas leiduv sotsiaalne informatsioon mõjutab oluliselt munemiskäitumist, kuid ilmselt mitte sel määral, et emasliblikad usaldaksid eelmise emase tehtud taimevalikut ning muneksid samasse kohta, kuhu eelminegi liblikas vaid seetõttu, et säästa aega ja energiat. Keerukad sensoorsed mehhanismid annavad põhjust arvata, et keskkonnas leiduvad keemilised informatsiooniallikad on putukatele oluliseks munemisotsuse langetamisel, mis on otseselt seotud isendi ennustatava kohasusega. Mida paremini oskab vanem oma järglastele munemiskohta valida, seda parem võib olla järglaste elukäik ning suurem nende ellujäämus. Osalt on tegemist geneetiliselt piiratud mehhanismiga, kus käitumine võib varieeruda vaid teatud piirides, mille seab ette fülogenees ning sellest tulenevad morfoloogilised ja füsioloogilised piirangud, kuid erinevad keskkonnatingimused võivad esile kutsuda eri valikuid ja seega käitumuslikku plastilisust.

Kokkuvõte

Liigikaaslaste munad ja röövikud mõjutavad oluliselt munemistaime otsiva liblika munemiskäitumist. On teada, et nende olemasolu võib kas meelitada liblikaid munema või vältida liblikad munemist liigikaaslastega taimedele, kuid erineva munemiseelistuse põhjused on siiani ebaselged ning puuduvad ülevaatlilikud tööd olemasolevast andmestikust. Samuti on teada, et liblikad teevad munemisotsuse nii keemilise kui visuaalse informatsiooni põhjal, kuid kui suurt osa kumbki munemiskoha valikul omab, on teadmata. Käesoleva töö eesmärk on koondada liigikaaslaste mõjuga seotud üksikuurimused liblikaliste munemiskäitumisest, uurida nende põhjal, kui levinud on munemine liigikaaslastega ja liigikaaslasteta taimedele, ning analüüsida eelistuste kvalitatiivseid põhjuseid. Samuti on eesmärgiks leida, mil määral tehakse munemisotsus visuaalse ning mil määral keemilise informatsiooni põhjal.

Käsitletud tööde põhjal selgus, et polüfaagsed liigid eelistasid muneda ilma röövikukahjustusteta taimedele. Selle käitumise täpne põhjus on teadmata, kuid võib olla seotud röövikute toidutaime parema kättesaadavusega keskkonnas ning ilmselt munemistaime ja liblikaliigi vahelise koevolutsiooni puudumisega. Teiste toitumistüüpide ja kehasuuruste ning munemiseelistuse vahel selgeid seoseid ei leitud ning seega tundub see sõltuvat muudest keskkonnateguritest. Eelkõige on liigikaaslastega munemistaime valikul oluline, kuidas taim reageerib munetud munadele või röövikukahjustusele ning kas antud kaitsereaktsioon võib mõjutada järglaste elukäiku taimel. Võib arvata, et liigikaaslastega taimede eelistamine/mitte-eelistamine on plastiline tunnus, mis võib muutuda ühes keskkonnatingimuste muutustega ja sõltuda sellest, kumb strateegia tagab konkreetsetes keskkonnas suurema kohasuse.

Liigikaaslastega taimetele munemist võidi vältida nii munade kui ka röövikute puhul, et eelkõige vähendada kannibalismi ja toidukonkurentsi ohtu järglastele. Liigikaaslaste munade ja röövikukahjustuste poolt indutseeritud taime kaitseühendid võivad mõjuda emasliblikale munemistaime otsides tõrjuvalt ning kaitsereaktsiooni tugevus võib oleneda taime vanusest.. Samuti on liigikaaslasteta taimede eelistamine seotud paljudel juhtudel röövloomade ja parasitoidide vältimisega, sest mida rohkem on taimel herbivoore, seda tugevama taime kaitsereaktsiooni võivad nad vallandada ja nii on suurem tõenäosus, et ka röövloomad ja parasitoidid taime lenduvate ühendite mõjul ligi meelitatakse. Mitmetel juhtudel aga selgus, et liblikad eelistasid muneda liigikaaslastega taimedele. Üheks selle käitumise võimalikuks põhjuseks võib olla see, et suuremas grupis elamine aitab vähendada röövluse ja parasitismi

ohtu lahjendusefekti abil ning seda eriti aposemaatiliste (mittsöödavate/mürgiste) vastsete puhul. Munemiseelistus võib oleneda ka röövikute kasvujärgust – liblikad võivad eelistada munemist munade või varastes kasvujärkudes olevate röövikutega taimedele, kuid mitte vanemate röövikutega taimedele, kus on suurem toidukonkurentsi ja kannibalismi oht. Mõnel juhul võib liigikaaslaste või teiste võimalike konkurentidega samal taimel toitumine soodustada ka kaitseühenditega toimetulekut. Liikidele, kes toituvad ja talvituvad võrgendites, annab suuremas grupis elamine ka võimaluse luua arenguks parem mikrokliima, mis võib suurendada oluliselt elumust diapausis. Need taimede keemia ja putukate munemiskäitumise vahelised seosed annavad uusi teadmisi liikide ökoloogiast ning liikide vahelistest suhetest, näidates putukate ja taimede vahelise koevolutsiooni kompleksust.

Enamik liblikaliikidest teeb munemisotsuse keemilise informatsiooni põhjal ning seda peamiselt taimede poolt sünteesitud herbivoor-indutseeritud volatiilide mõjul. Visuaalne liigikaaslaste tuvastamine ei ole munemisel nii suure tähtsusega kui keemiline. Taimedelt ja seega kaudselt teistelt liigikaaslastelt pärinev sotsiaalne informatsioon annab emasliblikale aimu, kui suur võib olla antud elupaigas populatsioonitihedus näiteks sellega, kui paljud röövikute toidutaimed on juba hõivatud. Liigikaaslastega taimede eelistus on mõnel juhul hoopis tingitud suurenenud populatsioonitihedusest, mil emasliblikate munemisselektiivsus võib langeda keskkonnatingimuste muutudes (antud juhul isendite arvu tõustes elupaigas) ning seega võidakse rohkem eelistada ka liigikaaslastega taimedele munemist. Toidutaimi on elupaigas tihti piiratud arv ning populatsioonitiheduse kasvul võib muutuda ka emaste liblikate munemistaimeselektiivsus madalamaks, kuna kuskile tuleb siiski muneda, et oma geenikoopiaid järgmistesse põlvkondadesse kanda.

Teadmised munemiskäitumist mõjutavatest teguritest võimaldavad leida uusi viise, kuidas kahjurliike munemistaimede otsimisel majanduslikult olulistest taimeliikidest eemale tõrjuda. Nii võivad toimida tõrjevahenditeks näiteks värske röövikute väljaheiteid imiteerivad volatiilsed ühendite segud või ka taime lenduvad kaitseühendid, mis mõlemad võivad tõrjuda liblikaid munemisel. Antud tõrjevahendite mõju võib sõltuda aga oluliselt ökoloogilistest faktoritest ning kahjuri munemiskäitumise plastilisusest, mida peaks kindlasti enne kaitsevahendite kasutusele võtmist uurima ja arvestama.

Summary

The effects of conspecifics on ovipositing behaviour in Lepidoptera

Conspecific eggs and larvae can substantially alter the behaviour of a female searching for the suitable host plant. Conspecifics can either attract or repel ovipositing female, yet the causes and consequences of these contrasting behaviours are still not adequately known as there are no recent attempts to overview the results in the respective case studies. The ovipositing decision is based on both chemical and visual information cues, yet the relative importance of each of them is still unknown. To fill these gaps, the influences of conspecific cues on ovipositing behaviour among Lepidoptera were reviewed in this dissertation with the intention to find how common are the behaviours among the studied species and exploring the potential factors causing them. In addition, information cues (visual or chemical) were analysed to investigate to which extent lepidopterans use them in their oviposition decision.

Based on the studies, it was found that polyphagous species preferred to lay eggs more often on plants without conspecific larval damage. The ultimate reason for that behaviour is unknown, yet it can be connected with the abundance of the host plants in the habitat and perhaps the weak coevolution between the polyphagous Lepidoptera species and their host plants. Correlations between other feeding strategies and body sizes with the oviposition decision were not found, hence the oviposition preference is likely based on other environmental factors. The highest importance for female is to assess how the host plant reacts to the oviposited eggs or the damage made by larvae, and whether these protective plant reactions can alter the fitness of the offspring. In several species, the oviposition decision depended on the environmental conditions and was therefore plastic in its nature. Therefore, oviposition behaviour of the species can change with the environmental conditions and depend on which of the either strategies would potentially ensure higher fitness on certain environments.

The females can avoid ovipositing on plants both with conspecific eggs and larvae to reduce the food competition and cannibalism among progeny. The protective volatiles emitted by herbivore damaged plants could have a deterring effect on females. Furthermore, the emitted volatiles can be attractive to predators and parasitoids, and the amount of volatiles grows with the individual herbivores on the plant as well with the plant age. The higher volatile

concentration gives the enemies better conditions to find their prey and thus by avoiding the plants with conspecifics during oviposition, females can also avoid the enemies.

In contrast, the risk of predation and parasitoids is avoided by dilution effect while living in larger aggregations, whereas its protectiveness is more effective among aposematic caterpillars. The oviposition preference can also depend on the growth stadium of the conspecifics, as the females may prefer plants with eggs or larvae from younger instars instead of older larvae with whom the risk for cannibalism and competition for the food is higher. In some cases, the conspecifics and other potential competitors can facilitate the sequestration of plant secondary metabolites. Furthermore, larvae living in self-spun silk nests can benefit from the nest size as this can provide a better microclimate which substantially increases the survival rate during diapause. The connections between plant chemistry and insect oviposition behaviour can provide new insights to species' ecology and the interspecific relationships while showing the complexity of the coevolution between insects and plants.

The large majority of butterflies make their oviposition decision primarily based on the chemical information of the olfactory cues which they mostly retrieve from plants' herbivore-induced volatiles. Moreover, the same compounds are also most frequently used to detect the presence of conspecific and heterospecific herbivores. Visual detection seems to be less important in inducing these behaviours. In some cases the higher preference for conspecifics is caused by the high population density which decreases the selectivity of the ovipositing female. Thus, the species in high densities can be more prone to oviposit on plants with conspecifics, because in that case the likelihood of the presence of already not occupied high quality host plants in the habitat is low.

The knowledge about ovipositing behaviour can guide us to new ways of how to deter pests from the economically important plants. In particular, the volatile components of the excrements of the conspecific larvae or the compounds of herbivore-induced volatiles can be used as repellents. The effectiveness of these compounds can yet be highly dependent on the ecological factors and the plasticity of the pests' ovipositing behaviour that has to be taken into account when developing pest control measures.

Tänuavaldused

Olen väga tänulik oma juhendajale, Toomas Esperkile, kelle antud juhised ja kommentaarid olid väga põhjalikud ja toetavad ning aitasid kirjutamisele ja teema mõtestamisele palju kaasa. Soovin tänada ka kõiki lähedasi ja sõpru, kes elasid kaasa käesoleva bakalaureusetöö valmimisele ning aitasid oma kommentaaridega tööd viimistleda. Samuti tänan TÜ raamatukogu fonoteeki, mis pakkus meeldivat kirjutamisõhkkonda. Olen õnnelik ka võimaluse üle olla seotud entomoloogia töörühma ja laboriga, kust saadud kogemused ja teadmised on tulnud kasuks ka antud töö kirjutamisel. Selle eest soovin tänada eelkõige professor Toomas Tammaru.

Kasutatud kirjandus

Teadusartiklid ja raamatud:

- Ali Z., Sadek M., Bengtsson M., Hansson B., Witzgall P. (2013). Herbivore-induced plant volatiles provide associational resistance against an ovipositing herbivore. *Journal of Ecology*, 101: lk 410–417.
- Anderson P., Alborn H. (2003). Effects on oviposition behavior and larval development of *Spodoptera littoralis* by herbivore-induced changes in cotton plants. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 92: lk 45–51.
- Andersson M.N., Löfstedt C., Newcomb R.D. (2015). Insect olfaction and the evolution of receptor tuning. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 3: lk 53.
- Bell J.R., Bohan D.A., Shaw E.M., Weyman G.S. (2005). Ballooning dispersal using silk: world fauna, phylogenies, genetics and models. *Bulletin of Entomological Research*, 95: lk 69–114.
- Bernays E.A. (1988). Host specificity in phytophagous insects: selection pressure from generalist predators. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 49: lk 131–140.
- Björkman C., Larsson S., Bommarco R. (1997). Oviposition Preferences in Pine Sawflies: A Trade-Off between Larval Growth and Defence against Natural Enemies. *Oikos*, 79: lk 45–52.
- Bruce T.J.A., Wadhams L.J., Woodcock C.M. (2005). Insect host location: a volatile situation. *Trends in Plant Science*, 10: lk 269–274.
- Buchanan A.L., Hermann S.L., Lund M., Szendrei Z. (2017). A meta-analysis of non-consumptive predator effects in arthropods: the influence of organismal and environmental characteristics. *Oikos*, 126: lk 1233–1240.
- Campbell S.A., Stastny M. (2015). Benefits of gregarious feeding by aposematic caterpillars depend on group age structure. *Oecologia*, 177: lk 715–721.
- Capinera J.L. (Toim) (2008). *Encyclopedia of Entomology*. Springer Netherlands.
- Carrasco D., Larsson M.C., Anderson P. (2015). Insect host plant selection in complex environments. *Ecology * Parasites/Parasitoids/Biological control*, 8: lk 1–7.
- Castelo M.K., van Nouhuys S., Corley J.C. (2010). Olfactory attraction of the larval parasitoid, *Hyposoter horticola*, to plants infested with eggs of the host butterfly, *Melitaea cinxia*. *Journal of insect science (Online)*, 10: lk 53–53.
- Chapman R.F., de Boer G. (2012). *Regulatory Mechanisms in Insect Feeding*. Springer US.
- Coapio G.G., Cruz-López L., Guerenstein P., Malo E.A., Rojas J. (2016). Herbivore Damage and Prior Egg Deposition on Host Plants Influence the Oviposition of the Generalist Moth *Trichoplusia ni* (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Economic Entomology*, 109: lk 2364–2372.
- Coleman R.A., Barker A.M., Fenner M. (1996). Cabbage (*Brassica oleracea* var. *Capitata*) fails to show wound-induced defence against a specialist and a generalist herbivore? *Oecologia*, 108: lk 105–112.
- Davies N.B., Krebs J.R. (1993). *An Introduction to Behavioural Ecology*. Wiley.

- Davis R., Javoš J., Kaasik A., Õunap E., Tammaru T. (2016). An ordination of life histories using morphological proxies: Capital vs. income breeding in insects. *Ecology*, 97: lk 2112–2124.
- Davis J.M., Nufio C.R., Papaj D.R. (2011). Resource quality or competition: why increase resource acceptance in the presence of conspecifics? *Behavioral ecology : official journal of the International Society for Behavioral Ecology*, 22: lk 730–737.
- de Castro É.C.P., Zagrobelny M., Cardoso M.Z., Bak S. (2018). The arms race between Heliconiine butterflies and Passiflora plants – new insights on an ancient subject. *Biological Reviews*, 93: lk 555–573.
- De Moraes C., Mescher M., Tumlinson J. (2001). Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. *Nature*, 410: lk 577–580.
- Desneux N., Decourtye A., Delpuech J.-M. (2007). The sublethal effects of pesticides on beneficial arthropods. (*Annual Review of Entomology*).
- Desurmont G., Weston P.A. (2011). Aggregative oviposition of a phytophagous beetle overcomes egg-crushing plant defences. *Ecological Entomology*, 36: lk 335–343.
- Dicke M., Fatouros N.E., Mumm R., Hilker M., Meiners T. (2008). Foraging behavior of egg parasitoids exploiting chemical information. *Behavioral Ecology*, 19: lk 677–689.
- Dolek M., Hager A., Geyer A., Balletto E., Bonelli S. (2013). Multiple oviposition and larval feeding strategies in *Euphydryas maturna* (Linné, 1758) (Nymphalidae) at two disjoint European sites. *Journal of Insect Conservation*, 17: lk 357–366.
- Doughty P., Shine R. (1997). Detecting life history trade-offs: measuring energy stores in “capital” breeders reveals costs of reproduction. *Oecologia*, 110: lk 508–513.
- Dudareva N., Pichersky E. (2008). Metabolic engineering of plant volatiles. *Food biotechnology / Plant biotechnology*, 19: lk 181–189.
- Duploux A., Minard G., Lähteenaro M., Rytteri S., Saastamoinen M. (2018). Silk properties and overwinter survival in gregarious butterfly larvae. *Ecology and Evolution*, 8: lk 12443–12455.
- Dyer L.A., Deane Bowers M. (1996). The importance of sequestered iridoid glycosides as a defense against an ant predator. *Journal of chemical ecology*, 22: lk 1527–1539.
- Fatouros N.E., Lucas-Barbosa D., Weldegergis B.T., Pashalidou F.G., van Loon J.J.A., Dicke M., Harvey J.A., Gols R., Huigens M.E. (2012). Plant Volatiles Induced by Herbivore Egg Deposition Affect Insects of Different Trophic Levels. *PLOS ONE*, 7: lk e43607.
- Fernández P.C., Braccini C.L., Dávila C., Barrozo R.B., Araújo M.V.C., Cerrillo T., Gershenson J., Reichelt M., Zavala J.A. (2019). The use of Leaf Surface Contact Cues During Oviposition Explains Field Preferences in the Willow Sawfly *Nematus Oligospilus*. *Scientific Reports*, 9: lk 4946.
- Fincke O.M., Hadrys H. (2001). Unpredictable offspring survivorship in the damselfly, *Megaloprepus coerulatus*, shapes parental behavior, constrains sexual selection, and challenges traditional fitness estimates. *Evolution*, 55: lk 762–772.
- Fleischer J., Pregitzer P., Breer H., Krieger J. (2018). Access to the odor world: olfactory receptors and their role for signal transduction in insects. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 75: lk 485–508.

- Freese A., Benes J., Bolz R., Cizek O., Dolek M., Geyer A., Gros P., Konvicka M., Liegl A., Stettmer C. (2006). Habitat use of the endangered butterfly *Euphydryas maturna* and forestry in Central Europe. *Animal Conservation*, 9: 1k 388–397.
- Gamberale G., Tullberg B.S. (1998). Aposematism and gregariousness: the combined effect of group size and coloration on signal repellence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265: 1k 889–894.
- Gripengberg S., Mayhew P., Parnell M., Roslin T. (2010). Meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. *Ecology Letters*, 13: 1k 383–393.
- Harmon J., White J., Andow D. (2003). Oviposition Behavior of *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Crambidae) in Response to Potential Intra- and Interspecific Interactions. *Environmental Entomology*, 32: 1k 334–339.
- Higginson A., De Wert L., Rowland H., Speed M.P., Ruxton G.D. (2012). Masquerade is associated with polyphagy and larval overwintering in Lepidoptera. *Biological Journal of the Linnean Society*, 106: 1k 90–103.
- Hilker M., Fatouros N. (2014). Plant Responses to Insect Egg Deposition. *Annual Review of Entomology*, 60: 1k 493–515.
- Holm S., Javoš J., Öunap E., Davis R.B., Kaasik A., Molleman F., Tasane T., Tammaru T. (2018). Reproductive behaviour indicates specificity in resource use: phylogenetic examples from temperate and tropical insects. *Oikos*, 127: 1k 1113–1124.
- Howe G.A., Jander G. (2008). Plant Immunity to Insect Herbivores. *Annual Review of Plant Biology*, 59: 1k 41–66.
- Huang C.-H., Yan F.-M., Byers J., Wang R., Xu C.-R. (2009). Volatiles induced by the larvae of the Asian corn borer (*Ostrinia furnacalis*) in maize plants affect behavior of conspecific larvae and female adults. *Insect Science*, 16: 1k 311–320.
- Hufnagel M., Schillmiller A.L., Ali J., Szendrei Z. (2017). Choosy mothers pick challenging plants: maternal preference and larval performance of a specialist herbivore are not linked. *Ecological Entomology*, 42: 1k 33–41.
- Isono K., Morita H. (2010). Molecular and cellular designs of insect taste receptor system. *Frontiers in cellular neuroscience*, 4: 1k 1–43.
- Janz N. (2003). The cost of polyphagy: oviposition decision time vs error rate in a butterfly. *Oikos*, 100: 1k 493–496.
- Jaumann S., Snell-Rood E.C. (2017). Trade-offs between fecundity and choosiness in ovipositing butterflies. *Animal Behaviour*, 123: 1k 433–440.
- Jiggins C.D. (2017). *The Ecology and Evolution of Heliconius Butterflies*. OUP Oxford, 1k 33.
- Juma G., Clement G., Ahuya P., Hassanali A., Derridj S., Gaertner C., Linard R., Le Ru B., Frerot B., Calatayud P.-A. (2016). Influence of Host-Plant Surface Chemicals on the Oviposition of the Cereal Stemborer *Busseola fusca*. *Journal of chemical ecology*, 42: 1k 394–403.
- Jönsson K.I. (1997). Capital and Income Breeding as Alternative Tactics of Resource Use in Reproduction. *Oikos*, 78: 1k 57–66.
- Kappeler P., Kraus C. (2010). Levels and mechanisms of behavioural variability. *Animal Behaviour: Evolution and Mechanisms*. Toim. P. Kappeler. Springer: Berlin, Heidelberg, : 1k 1k 655–684.

- Lev-Yadun S. (2009). Ant mimicry by *Passiflora* flowers? *Israel Journal of Entomology*, 39: lk 159–163.
- Leyva K.J., Clancy K.M., Price P.W. (2003). Oviposition strategies employed by the western spruce budworm: Tests of predictions from the phylogenetic constraints hypothesis. *Agricultural and Forest Entomology*, 5: lk 9–16.
- Li Q., Liberles S.D. (2015). Aversion and Attraction through Olfaction. *Current Biology*, 25: lk R120–R129.
- Molnar B., Tóth Z., Kárpáti Z. (2017). Synthetic blend of larval frass volatiles repel oviposition in the invasive box tree moth, *Cydalima perspectalis*. *Journal of Pest Science*, 90: lk 873–885.
- Montgomery S., Montague Merrill R., Ott S. (2016). Brain composition in *Heliconius* butterflies, posteclosion growth and experience-dependent neuropil plasticity. *Journal of Comparative Neurology*, 524: lk 1747–1769.
- Moore B.P., Brown W.V., Rothschild M. (1990). Methylalkylpyrazines in aposematic insects, their hostplants and mimics. *Chemoecology*, 1: lk 43.
- Nagy A., Szarukán I., Csabai J., Molnár A., Molnár B.P., Kárpáti Z., Szanyi S., Tóth M. (2017). Distribution of the box tree moth (*Cydalima perspectalis* Walker 1859) in the north-eastern part of the Carpathian Basin with a new Ukrainian record and Hungarian data. *EPPO Bulletin*, 47: lk 279–282.
- O'Hara R., Palazotto A. (2012). The morphological characterization of the forewing of the *Manduca sexta* species for the application of biomimetic flapping wing micro air vehicles. *Bioinspiration & biomimetics*, 7: lk 046011.
- Raitanen J., Forsman J., M. Kivelä S., Mäenpää M., Välimäki P. (2013). Attraction to conspecific eggs may guide oviposition site selection in a solitary insect. *Behavioral Ecology*, 25: lk 110–116.
- Reader T., Hochuli D.F. (2003). Understanding gregariousness in a larval Lepidopteran: The roles of host plant, predation, and microclimate. *Ecological Entomology*, 28: lk 729–737.
- Reisenman C., Riffell J., Duffy K., Pesque A., Mikles D., Goodwin B. (2012). Species-Specific Effects of Herbivory on the Oviposition Behavior of the Moth *Manduca sexta*. *Journal of chemical ecology*, 39: lk 76–89.
- Renwick J.A.A., Chew F.S. (1994). Oviposition Behavior in Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 39: lk 377–400.
- Rojas J. (1999). Influence of Host Plant Damage on the Host-Finding Behavior of *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*, 28: lk 589–593.
- Ruf C. (2002). Social life-styles in caterpillars: behavioral mechanisms and ecological consequences. University of Bayreuth.
- Saastamoinen M., van Nouhuys S., Nieminen M., O'Hara B., Suomi J. (2007). Development and survival of a specialist herbivore, *Melitaea cinxia*, on host plants producing high and low concentrations of iridoid glycosides. *Annales Zoologici Fennici*, 44: lk 70–80.
- Sato Y., Yano S., Takabayashi J., Ohsaki N. (1999). *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae) females avoid oviposition on *Rorippa indica* plants infested by conspecific larvae. *Applied Entomology and Zoology*, 34: lk 333–337.

- Schoonhoven L.M. (1990). Host-marking pheromones in lepidoptera, with special reference to two *Pieris* spp. *Journal of Chemical Ecology*, 16: lk 3043–3052.
- Shapiro A.M., DeVay J.E. (1987). Hypersensitivity reaction of *Brassica nigra* L. (Cruciferae) kills eggs of *Pieris* butterflies (Lepidoptera: Pieridae). *Oecologia*, 71: lk 631–632.
- Shiojiri K., Takabayashi J., Yano S., Takafuji A. (2002). Oviposition preferences of herbivores are affected by tritrophic interaction webs. *Ecology Letters*, 5: lk 186–192.
- Shiojiri K., Ozawa R., Kugimiya S., Uefune M., van Wijk M., Sabelis M.W., Takabayashi J. (2010). Herbivore-Specific, Density-Dependent Induction of Plant Volatiles: Honest or “Cry Wolf” Signals? *PLOS ONE*, 5: lk e12161.
- Shiojiri K., Sabelis M., Takabayashi J. (2015). Oviposition preference of cabbage white butterflies in the framework of costs and benefits of interspecific herbivore associations. *Royal Society Open Science*, 2: lk 150524.
- Shiojiri K., Takabayashi J. (2003). Effects of specialist parasitoids on oviposition preference of phytophagous insects: Encounter-dilution effects in a tritrophic interaction. *Ecological Entomology*, 28: lk 573–578.
- Sillén-Tullberg B. (1988). Evolution of gregariousness in aposematic butterfly larvae: a phylogenetic analysis. *Evolution*, 42: lk 293–305.
- Silvonen K., Top-Jensen M., Fibiger M. (2014). Suomen Päivä- ja Yöperhoset - Maastokäsikirja [A Field Guide to the Butterflies and Morths of Finland]. BugBook Publishing: Oestermarie.
- Singer M., Kuussaari M., van Nouhuys S. (2017). Attraction of *Melitaea cinxia* Butterflies to Previously-Attacked Hosts: A Likely Complement to Known Allee Effects? *Annales Zoologici Fennici*, 54: lk 1–4.
- Soler R., Pineda A., Li Y., Ponzio C., van Loon J., Weldegergis B., Dicke M. (2012a). Neonates know better than their mothers when selecting a host plant. *Oikos*, 121: lk 1923–1934.
- Soler R., Badenes-Pérez F.R., Broekgaarden C., Zheng S.-J., David A., Boland W., Dicke M. (2012b). Plant-mediated facilitation between a leaf-feeding and a phloem-feeding insect in a brassicaceous plant: from insect performance to gene transcription. *Functional Ecology*, 26: lk 156–166.
- Sun X., Wang G.-C., Gao Y., Zhang X., Xin Z., Chen Z. (2014). Volatiles Emitted from Tea Plants Infested by *Ectropis obliqua* Larvae Are Attractive to Conspecific Moths. *Journal of Chemical Ecology*, 40: lk 1080–1089.
- Sutherland M. (1997). The nutritional and behavioural ecology of *Doratifera casta* and *Mnesampela privata*. The University of Sydney.
- Zvereva E.L., Kozlov M.V. (2016). The costs and effectiveness of chemical defenses in herbivorous insects: a meta-analysis. *Ecological Monographs*, 86: lk 107–124.
- Tammaru T., Esperk T., Castellanos I. (2002). No evidence for costs of being large in females of *Orgyia* spp. (Lepidoptera, Lymantriidae): larger is always better. *Oecologia*, 133: lk 430–438.
- Tammaru T., Haukioja E. (1996). Capital Breeders and Income Breeders among Lepidoptera: Consequences to Population Dynamics. *Oikos*, 77: lk 561–564.

- Tiitsaar A., Kaasik A., Lindman L., Stanevičs T., Tammaru T. (2016). Host associations of *Coenonympha hero* (Lepidoptera: Nymphalidae) in northern Europe: microhabitat rather than plant species. *Journal of Insect Conservation*, 20: lk 265–275.
- Udayagiri S., Mason C.E. (1997). Epicuticular Wax Chemicals in *Zea mays* Influence Oviposition in *Ostrinia nubilalis*. *Journal of Chemical Ecology*, 23: lk 1675–1687.
- Unsicker S.B., Kunert G., Gershenzon J. (2009). Protective perfumes: the role of vegetative volatiles in plant defense against herbivores. *Biotic Interactions*, 12: lk 479–485.
- Van Nouhuys S., Hanski I. (1999). Host diet affects extinctions and colonizations in a parasitoid metapopulation. *Journal of Animal Ecology*, 68: lk 1248–1258.
- Wheat C.W., Vogel H., Wittstock U., Braby M.F., Underwood D., Mitchell-Olds T. (2007). The genetic basis of a plant–insect coevolutionary key innovation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104: lk 20427–20431.
- Williams K., Gilbert L. (1981). Insects as Selective Agents on Plant Vegetative Morphology: Egg Mimicry Reduces Egg Laying by Butterflies. *Science*, 212: lk 467–469.
- Winters A.E., Stevens M., Mitchell C., Blomberg S.P., Blount J.D. (2014). Maternal effects and warning signal honesty in eggs and offspring of an aposematic ladybird beetle. *Functional Ecology*, 28: lk 1187–1196.

Internetiallikad:

1. Pacific Northwest Moths - *Heliothis virescens* (Fabricius, 1777)
<http://pnwmoths.biol.wvu.edu/browse/family-noctuidae/subfamily-heliothinae/heliothis/heliothis-virescens/> [viimati vaadatud: 21.05.2019]
2. Pacific Pests and Pathogens - Fact Sheets
http://www.pestnet.org/fact_sheets/maize_asian_corn_borer_115.pdf [viimati vaadatud 21.05.2019]
3. Tree of life web project - *Heliconius cydno* (Doubleday 1847)
http://tolweb.org/Heliconius_cydno/72251 [viimati vaadatud: 21.05.2019]
4. TortAI. Tortricids of agricultural importance - *Choristoneura occidentalis*
http://idtools.org/id/leps/tortai/Choristoneura_occidentalis.htm [viimati vaadatud: 21.05.2019]

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Laura Tammiste,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „**Liigikaaslaste mõju liblikaliste munemiskäitumisele**”, mille juhendaja on Toomas Esperk, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Laura Tammiste
23.05.2019