

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

Pääsu Zingel

**SOOLISED ERINEVUSED PÄEVALIBLIKATE
LEVIMISES**

Bakalaureusetöö

Juhendajad: Auli Veske ja Tiit Teder

TARTU 2025

Infoleht

Soolised erinevused päevaliblikate levimises

Elupaikade hävimise ning killustumise tagajärjel on vähenenud nende ühendatus, mistõttu on ohustatud looduslikud kooslused ja mitmed liigirühmad. Siia alla kuuluvad ka päevaliblikad, kes omavad ökosüsteemides tähtsat rolli. Killustunud maastikel sõltub liikide käekäik suuresti sellest, kui edukalt suudavad päevaliblikad elupaigalaikude vahel levida. Seejuures sõltub aga uute elupaigalaikude asustamine just emaste levimisest. Käesoleva töö eesmärgiks oli uurida soolisi erinevusi päevaliblikate levimises ning analüüsida, milliste tunnustega need vastavuses olid. Töö tulemusena ei selgunud, et emased ja isased erineksid levimises märkimisväärselt. Sugupooled erinevad küll morfoloogia ja ökoloogia poolest, kuid tundub, et need erinevused ei kajastu nii olulisel määral liblikate levimises. Siiski täheldati, et emaste levimine võib teatud tingimustel või liikidel olla võrreldes isastega rohkem pärsitud, mistõttu tuleks populatsioonide kaitses ikkagi arvestada sooliste eripäradega päevaliblikate levimises.

Märksõnad: *päevaliblikad, levimine, soolised erinevused.*

Sex-based differences in butterfly dispersal

Habitat destruction and fragmentation have led to a decline in landscape connectivity, threatening natural communities and various taxonomic groups. This includes butterflies, which play an important role in ecosystems. In fragmented landscapes, species persistence largely depends on the ability of individuals to disperse between habitat patches. Notably, the colonization of new habitat patches depends primarily on female dispersal. The aim of this study was to examine sex-based differences in butterfly dispersal, analyzing the traits associated with these differences. The results did not indicate significant differences in dispersal between the sexes. Although the sexes differ in terms of morphology and ecology, these differences do not appear to be strongly reflected in dispersal behavior. Nevertheless, female dispersal may, under certain conditions or in specific species, be more constrained compared to male dispersal. Therefore, when developing conservation strategies for butterfly populations, it is important to consider sex-specific differences in dispersal.

Keywords: *butterflies, dispersal, sex-based differences*

Sisukord

Infoleht.....	2
1. Sissejuhatus.....	4
2. Kirjanduse ülevaade ja tööhüpoteesid	6
2.1. Mis on levimine?.....	6
2.2. Levimise põhjused.....	7
2.3. Soolised erinevused päevaliblikate levimises ja tööhüpoteesid.....	9
<i>Tiivasiruulatus</i>	10
<i>Toidutaimakasutus</i>	11
<i>Munemiskäitumine</i>	12
3. Materjal ja meetodid.....	13
4. Tulemused.....	17
4.1. Levivam sugu	17
4.2. Soolised erinevused levivuses sugukonniti ja liigi piires.....	17
4.3. Tiivasiruulatuse seos sooliste erinevustega levivuses.....	19
4.4. Toidutaimakasutuse seos sooliste erinevustega levivuses	20
4.5. Munemiskäitumise seos sooliste erinevustega levivuses.....	21
4.6. Soolised erinevused levivuses ja selle seos levimisel läbitud vahemaaga	22
5. Arutelu	24
Kokkuvõte.....	28
Sex-based differences in butterfly dispersal	29
Tänuavaldused	31
Kasutatud allikad	32
Lisad.....	42
Lihtlitsents.....	46

1. Sissejuhatus

Globaalse kliimamuutuse ja elupaikade hävimise ning killustumise koosmõjul on ohustatud paljud liigid ja populatsioonid. Seetõttu on üha olulisem mõista organismide levimist, sest ohustatud populatsioonide käekäik sõltub ennekõike sellest, kui ühendatud on omavahel elupaigad ning milline on liikide levimisvõime (Stevens jt, 2010). Selles mängivad suurt rolli nii elupaikade isoleeritus ja suurus, millest tuleneb elupaigalaikude asustamise ning laikudest lahkumise tõenäosus (Bowler ja Benton, 2005), kui ka liikide liikuvust mõjutavad omadused, milleks on päevaliblikate puhul näiteks isendite kehasuurus ja tiivasiruulatus (Harrison, 1980). Eelnimetatust hoolimata esinevad teadmistes siiski lüngad – paljutki on teadmata elupaikade vahelisest levimisest ja selle põhjustest, muutes populatsioonide kaitsmise keerulisemaks (Bowne ja Bowers, 2004). Senini puudub terviklik raamistik, mis seletaks organismide liikumise ajendeid, mehhanisme ja ruumilisi mustreid (Nathan jt, 2008), muutes levimise uurimise ning mõistmise raskendatuks.

Levimisel esinevad sageli soolised erinevused, st üks sugupool võib levida suurema tõenäosusega või kaugemale kui teine (Trochet jt, 2016). Põhjusi, miks sugupooled levimisel erinevad, on mitmeid: põhjenduseks on toodud levimise hinna ja kasu erinev avaldumine sugupooltele (Nathan jt, 2008), nähtus on seostatud ka sugulastevahelise konkurentsi vähendamise, inbriidingu vältimise ja keskkonna kandevõime varieerumisega (Li ja Kokko, 2018). Soopõhine levimine on laialdaselt tuntud ja uuritud lindudel ning imetajatel, kuid ülejäänud taksonite sooliste levimismustrite kohta teatakse üldiselt vähem (Beirincx jt, 2006) ja vastav info on koondamata.

Putukaid, eriti liblikaid, peetakse organismide levimise uurimisel ideaalseks mudelorganismiks: päevaliblikate (*Lepidoptera: Rhopalocera*) levimist on uuritud ja dokumenteeritud rohkem kui ühegi teise loomarühma puhul (Stevens jt, 2010), mistõttu on päevaliblikate põhjal võimalik efektiivselt uurida soolisi erinevusi organismide levimises. Päevaliblikad omavad seejuures suurt tähtsust ökosüsteemides, olles taimede tolmeldajad (Mukherjee jt, 2024), samas on paljud päevaliblikaliigid järjest killustunumates maastikes ohustatud, kus nende populatsioonide hea käekäigu tagamiseks on hädavajalik mõista nende levimist. Seejuures on oluline arvestada soolisi erinevusi levimises, sest pidevalt muutuvates maastikes sõltub uute ja hõivamata elupaigalaikude asutamine ennekõike just emaste levimisest (Teder jt, 2025).

Käesoleva töö eesmärgiks on anda ülevaade soolistest erinevustest päevaliblike levimises ning kaardistada, milliste ökoloogiliste ja morfoloogiliste tunnustega need erinevused seostuvad. Töös hinnatakse, kas soolised erinevused levimises seostuvad sugudevaheliste erinevustega tiivasirulatuses, samuti emaste päevaliblike munemiskäitumise ja röövikute toidutaimekasutusega. Kuna populatsioonide hea käekäik sõltub ennekõike elupaigalaikude vahelisest levimisest, siis töös vaadeldakse päevaliblike levimist just selles kontekstis, võttes fookusesse isendite valmiduse olemasolevalt elupaigalaigult lahkuda, mida edaspidises tekstis tähistatakse terminiga levimisvalmidus ehk levivus (ingl. k. *emigration propensity*). Töö käigus uuritakse soolisi erinevusi levivuses, päevaliblikatel üldiselt ja sugukondade kaupa, samuti seda, kuidas sooliste erinevuste mustrid levivuses on liigisiselt järjekindlad.

2. Kirjanduse ülevaade ja tööhüpooteid

2.1. Mis on levimine?

Levimine on ökoloogias ja evolutsioonibioloogias üks olulisemaid nähtusi (Bonte jt, 2011): Benton ja Bowler (2012) defineerivad seda kui liikumist, mis viib populatsioonidevahelise geenisiirdeni. Levimist defineeritakse ka kui isendite liikumist algsest elupaigalaigust uude elupaigalaiku (O'Sullivan jt, 2013). Levimine ei ole fikseeritud tõenäosusega sündmus, mis tingimata igal üksikisendil ühtemoodi esinema peab (Benton ja Bowler, 2012), ning levimisega võib, aga ei pea kaasnema sigimine uues elupaigas (Clobert jt, 2012). Levimise juures on oluline tegur selle hind organismile, sest levimise peale kulub alati mingi hulk ressursi (Bonte jt, 2011). Suure energia- ja ajakulu (Bonte jt, 2011) tõttu ei pruugi levimine õnnestuda, mistõttu on tegemist riskantse tegevusega. Levimisel läbitava vahemaa suurenemisel suureneb ka riski hind, mis võib mõjutada seda, kas organism otsustab oma elukohast lahkuda või mitte (Benton ja Bowler, 2012). Hinnast hoolimata on levimine organismile kasulik, kui sellest tulenev kasu on suurem kui levimisele kuluv hind (Bonte jt, 2011). Näiteks on tume-tähniksinitiiva (*Phengaris nausithous*) ja luha-tähniksinitiiva (*Phengaris teleius*) juures täheldatud, et pärast levimist on järglastel vähenenud konkurentsi tõttu suurem ellujäämise tõenäosus, mistõttu on emastel liblikatel kasulik enne munemist levida (Nowicki ja Vrabec, 2011). Üldiselt on levimine kasulik, kui selle tagajärjel tõuseb isendi kohasus (Vandewoestijne jt, 2008).

Üldiselt võib levimine oma olemuselt olla väga lihtne tegevus, nagu seemne kukkumine taime küljest, kuid tihti on tegemist keerulise protsessiga, mis hõlmab mitmeid käitumismustreid (Matthysen, 2012), seejuures täidab isendi liikumine reeglina rohkem kui ainult ühte funktsiooni (Benton ja Bowler, 2012). Levimisega sarnane tegevus on ränne, mis on indiviidide perioodiliselt erisuunaline asukohapõhine massiline liikumine (Stevens jt, 2010), nagu näiteks monarhliblika (*Danaus plexippus*) põlvkondade ränded Põhja-Ameerikas ja admiralil (*Vanessa atalanta*) ränded Aafrikast Euroopasse. Levimisega sarnanevad ka mitmed muud käitumismustrid, näiteks toidu otsimine või elupaiga korrapärase läbimine, kuid nagu Stevens jt (2010) esile toovad, siis sellised tegevused võib liigitada elupaigalaigu siseste liikumismustrite alla.

Levimine on keskse tähtsusega metapopulatsioonide teoorias (Nowicki jt, 2007). Selle teooria kohaselt koosneb liigi jaoks keskkond elupaigalaikudest ja elupaigana sobimatust maatriksist,

mis elupaiku ümbritseb ja üksteisest eraldab (Hanski, 2001). Nendel üksteisest ruumiliselt eraldatud elupaigalaikudel eksisteerivad osapopulatsioonid, mis toimivad võrgustikuna (metapopulatsioonina), mille vahel toimub isendite levimine (Hanski, 2001). Ilma isendite levimiseta isoleeruksid elupaigad täielikult ja osapopulatsioon sureks pikas perspektiivis välja ja asustamata elupaigalaigud jääks taastasustamata (Hanski, 2001).

Levimist elupaikade vahel võib jagada järgnevateks etappideks: algsest elupaigast lahkumine ehk emigreerumine, elupaikade vahelises maatriksis liikumine ja uude elukohta elama asumine ehk immigratsioon (Clobert jt, 2009). Nii enne levima asumist, levima asumise hetkel, levimise käigus kui ka pärast levimist realiseerub organismile vastava etapi kohaselt erinev hind (Bonte jt, 2011). Näiteks kulub putukatel enne levima asumist energiat tiibade arengu peale ning pärast levimist kulub aega optimaalse elupaiga otsimise peale (Bonte jt, 2011).

2.2. Levimise põhjused

Levimise põhjuste seletamiseks on erinevaid teooriaid ja käsitlusi. Informeeritud levimise põhimõtte kohaselt koguvad ja vahetavad organismid informatsiooni eri levimise etappides, kasutades selleks erinevaid indikaatoreid (Clobert jt, 2009). Otsus levida põhineb seega mitmetel, nii sisemistel kui ka välimistel, signaalidel (Benton ja Bowler, 2012). Sisemised signaalid võivad olla seotud isendi füsioloogilise seisundi, morfoloogia ja elukäigutunnustega, mida mõjutavad omakorda välised signaalid, mis tulenevad ümbritsevast keskkonnast, eriti teistelt organismidelt (Clobert jt, 2009)

Bowleri ja Bentoni (2005) käsitluses jaotatakse levimise põhjused evolutsioonilisteks (ing. k. *ultimate*) ja vahetuteks (ing. k. *proximate*). Levimise evolutsioonilised põhjused on seotud loodusliku valiku ning adaptiivsete eelistega, mis soosivad isendite liikumist sünnikohast eemale. Bowler ja Benton (2005) toovad peamiste evolutsiooniliste levimise põhjustena järgmised:

- sugulastevahelised interaktsioonid: levides isendid väldivad konkureerimist lähisugulastega, eriti just hõimuvaliku kontekstis (Gandon ja Michalakis, 1999);
- inbriidingu vältimine – sünnikohast lahkumine on efektiivne viis vältida sugulastega ristumist (Bengtsson, 1978). Tegelikult rakenduvad mõlemad põhjused

samaaegselt, olenemata sellest, kumb omab evolutsiooniliselt suuremat tähtsust, sest levimise tagajärjel väheneb nii sugulastevaheline konkurents kui ka ristumise tõenäosus. Samas piisab sugulastega ristumise vältimiseks sellest, kui sünnikohast lahkub ainult üks sugupool (Beirinckx jt, 2006). Näiteks emigreeruvad violetja kuldtiiva (*Lycaena helle*) emased tihti just siis, kui sugulastevaheline konkurents on kõrgeim (Plazio ja Nowicki, 2021);

- keskkonna kandevõime varieeruvus, mis avaldub läbi populatsioonidünaamika ja elupaigalaigu kvaliteedi. Populatsiooni tiheduse muutused võivad mõjutada elupaiga kvaliteeti negatiivselt isegi siis, kui kvaliteet on tegelikult stabiilne. Tavapärasest suurem tihedus võib sundida organisme levima, sest ressursid on vähem kättesaadavad, esineb kõrgem konkurents ja levib rohkem haigusi (Benton ja Bowler, 2012). Näiteks on luha-tähniksinitiiva puhul täheldatud, et kõrge populatsiooni tiheduse juures emigreeruvad liblikad rohkem (Gao jt, 2015). Samas muutub elupaikade kvaliteet ajas stohhastiliselt erinevate häiringute tulemusena ja levimine võib toimuda ka vastusena sellele. Näiteks kui elupaik on muutunud häiringute tagajärjel killustatuks, siis see põhjustab liigi luha-tähniksinitiiva sagenenud emigreerumist (Gao jt, 2015).

Evolutsiooniliste levimise põhjuste kõrval on olulised ka vahetud levimise põhjused ehk tegurid, mis mõjutavad otseselt mingi indiviidi levimist (Bowler ja Benton, 2005). Bowler ja Benton (2005) jagavad erinevates levimise etappides organisme mõjutavad tegurid järgnevalt:

- emigreerumist mõjutab vahetult toidu kättesaadavus, interaktsioonid teiste organismidega (st nii liigikaaslaste kui ka kiskjate või parasiitidega), sugude arvukus, sugulussuhted, elupaiga suurus, isoleeritus ja elupaika ümbritsev keskkond. Näiteks piirab ratsulibliklase *Parnassius clodius* levimist servaepekt, st liblikad väldivad metsaservi (Auckland jt, 2004). Stepi-võiliblika (*Colias myrmidone*) puhul on täheldatud, et elupaiga pindala vähenedes suureneb liblikate – eriti emaste – emigreerumine märkimisväärselt (Sielezniew jt, 2019). Samas on osade päevaliblikate puhul täheldatud vastupidist: suur-mosaiikliblikas (*Euphydryas maturna*) emigreerub rohkem just suurema pindalaga elupaikadest (Cizek ja Konvicka, 2005).
- elupaikade vahel liikudes mõjutab organismi otseselt läbitav keskkond, uue elupaiga otsimise strateegia ja sobiva elupaiga indikaatorid (st nende esinemine ja ära tundmine);

- immigrerumisel on kõige olulisemateks vahetuteks põhjusteks uue elupaiga suurus ja isoleerituse tase.

Levimine võib tuleneda ka juhuslikust liikumisest (Benton ja Bowler, 2012), näiteks ressursside kasutamise kõrvalproduktina (Van Dyck ja Baguette, 2005). Samuti võib levimine sõltuda suuresti indiviidi omadustest ja hetkeseisundist: levivuses (st levimisvalmiduses) esineb varieeruvus tulenevalt isendi soost, vanusest kui ka kehasuurusest (Bowler ja Benton, 2005). Eri arengufaasides on levimisel eri hind ja esineb erinev surve levida (Bowler ja Benton, 2005), näiteks levivad päevaliblikad peamiselt just valmikuna. Kehasuuruse erinevused põhjustavad samuti levimist: kui isaste osakaal populatsioonis on suur, siis väiksema kehasuurusega isased on võrreldes suuremate isastega sunnitud rohkem levima, kuna jäävad konkurentsias alla (Lawrence, 1987).

2.3. Soolised erinevused päevaliblikate levimises ja tööhüpoteesid

Liikideüleselt ja -siseselt esineb päevaliblikate levivuses suur varieeruvus (Stevens jt, 2010), mis tuleneb mitmetest teguritest, millest üheks on soolised erinevused. Erinevused emaste ja isaste päevaliblikate levimises on eeskätt seotud soorollidest tulenevate erinevustega, sealhulgas – aga mitte ainult – paarumiskäitumisega, soolises dimorfismis ja territoriaalsuses (Trochet jt, 2016). Näiteks on koerlibliklase *Lethe diana* isased territoriaalsed, mistõttu veedavad suure osa päevast oma territooriumit kaitstes (Takeuchi, 2010), piirates isaste liblikate levivust. Erinevusi isaste ja emaste käitumisega soodustab ressursside erinev jaotumine ja kasutamine sugude vahel (Benton ja Bowler, 2012): luha-tähniksinitiiva puhul on täheldatud, et emased lendavad lühikesi vahemaid ja regulaarselt, et tuvastada sobilikke kohti munemiseks, aga isased lendavad ebaregulaarsemalt, kuid läbivad pikemaid vahemaid, et leida emaseid, kellega sigida (Popović jt, 2022). Sugupooli võib mõjutada erinevalt ka populatsioonidünaamika: violetjas kuldtiiva (*Lycaena helle*) isased emigreeruvad rohkem kevadel, mil potentsiaalsete paaritumispartnerite arvukus on madal, ning emased emigreeruvad rohkem suvel, et vältida kõrge emaste arvukusest tulenevat suurenenud sugulastevahelist konkurentsi (Plazio ja Nowicki, 2021). Tähnik-vörkliblika (*Melitaea cinxia*) populatsioonides esineb nähtus, kus kõrgema isaste arvukuse juures emigreeruvad emased rohkem, et vältida isaste soovimatuid katseid sigida (Enfjäll ja Leimar, 2005). Isastel ja emastel päevaliblikatel on levimisel ka erinev ruumieelistus ja -taju, näiteks tume-

tähniksiniitiiva ja luha-tähniksiniitiiva juures on täheldatud, et emased eelistavad levida mööda orge ja nad väldivad üle küngaste liikumist, kuid isaste levimist topograafia ei mõjuta (Plazio jt, 2020a). Sinilibliklase *Euphilotes enoptes* puhul on samuti täheldatud, et emastel on spetsiifiline topograafiline eelistus levimisel: emastel on kalduvus liikuda ülesmärke (Peterson, 1997). Järgnevalt kirjeldatakse faktoreid, mida on sageli seostatud soolitse erinevustega päevaliblikate levimises, ning püstitatakse töös käsitlemist leidvad hüpoteesid.

Tiivasiruulatus

Putukatel esineb sageli sooline dimorfism kehasuuruses ja -ehituses, sealhulgas tiibade siruulatuses ja lennulihas, mis võivad mõjutada nende lennuvõimet ja levimist (Harrison, 1980). Emastel ja isastel päevaliblikatel on tihti ka mõnevõrra erinev tiivakuju, mis samuti võib mõjutada nende lennuvõimet (Betts ja Wootton, 1988). Näiteks sinilibliklase *Tongeia fischeri* emastel on isastega võrreldes suurema pindalaga tiivad, mis on efektiivsed neile iseloomulikul rahulikul lennul, isaste eestiivad on aga emastega võrreldes pikemad ja kitsamad, võimaldades neil tänu paremale lennuvõimele efektiivselt tuvastada potentsiaalseid sigimispartnerid ja peletada eemale konkurente (Jeratthitikul jt, 2013). Ka teiste koerilibliklaste puhul on täheldatud, et isaste eestiiva kuju on emaste omast pikem, võimaldades isastel edukamalt liuelda (Cespedes jt, 2015). Üldiselt on lühikesed ja laiad tiivad kasulikud ruumiliselt piiratud tingimustel (st metsakeskkonnas) lendamiseks, pikad ja kitsad tiivad soosivad aga pikkade vahemaade läbimist (Betts ja Wootton, 1988).

Emastel päevaliblikatel on aga sagedasti isastest suurem keha ning mass, mis tuleneb sellest, et emased päevaliblikad kannavad mune (Wiklund ja Karlsson, 1988), ja seetõttu on emastel tihti ka suuremad tiivad. Seega on isaste ja emaste tiivad arenenud vastavalt nende käitumismustritele, et liblikate liikumine oleks võimalikult energiasäästlik ja efektiivne (DeVries jt, 2010). Samas esineb liike, kus isastel on emastest suurem tiivasiruulatus, näiteks teehe-mosaiikliblikas (*Euphydryas aurinia*) ja tähnik-võrkliblikas (Middleton-Welling jt, 2020). Tiibade erinev suurus mõjutab ka liblikate levimise kaugust (Benton ja Bowler, 2012). Näiteks on luhatäpiku (*Brenthis ino*) emastel isastest suurem tiivasiruulatus (Middleton-Welling jt, 2020) ja kohati on täheldatud, et emased liblikad läbivad lennates ka pikemaid vahemaid (Weyer ja Schmitt, 2013). Põualiblikatel (*Aporia Crataegi*) esineb aga vastupidine tendents: kuigi emased on isastest suurema tiivasiruulatusega (Middleton-Welling jt, 2020), siis on leitud, et isased liblikad levivad emastega võrreldes kaugemale (Jugovic jt, 2017). Lisaks tiibadega otseselt seotud tunnustele sõltub lendavate putukate lennuvõime ka

tiivapindala suhtest kehamassi, mida mõõdetakse tiivakoormusega (Betts ja Wootton, 1988): näiteks suurema kehamassiga naeriliblikad (*Pieris napi*) on lennus aeglasemad kui väiksema kehamassiga isendid, mis tuleneb suurenenud tiivakoormusest (Almbro ja Kullberg, 2011).

Hüpootees: suurema tiivasiruulatusega sugupoolel on suurem levivus.

Toidutaimekasutus

Päevaliblikate käitumist ja liikumist mõjutab palju nende toidutaimekasutus ja toidutaime kasvuvorm. Päevaliblikaid võib röövikute toidutaimekasutuse alusel jagada mono-, oligo- ja polüfaagseteks liikideks (Slansky Jr, 1976), röövikute toidutaime kasvuvormi järgi ka roht- ja puittaimedel toituvateks liikideks (Middleton-Welling jt, 2020). Ühest küljest võiks eeldada, et monofaagsete liikide emased võrreldes polüfaagsete liikide emastega rohkem levima, kuna munemiseks sobivate toidutaimede leidmine eeldab enam liikumist. Samas võib monofaagsus sundida emaseid ka hoopis elupaigatruumaks, kui sobiva toidutaime leidmine väljaspool olemasolevat elupaika on vähetõenäoline. Näiteks on monofaagse luhatähniskinitiiva puhul täheldatud käitumismustrit, kus emased eemalduvad väga harva toidutaimede juurest (Popović, 2022). Seevastu polüfaagsete liikide emastel võiks võrreldes monofaagidega olla väiksem vajadus kaugemale levida, kuna toidutaimed on kergesti leitavad ka lähedusest. Samas kaasneb polüfaagsetel emastel levimisel väiksem risk mitte leida munemiseks sobivaid toidutaimi. Seega võib eeldada, et toidutaime levikust ja ohtrusest sõltub see, kuidas ja kuhu liigid levivad.

Kui liigi röövikud toituvad puittaimedel, siis on tal ühest küljest energeetiliselt kasulik jääda lokaalseks, kuna toidutaim on laialdaselt levinud, teisest küljest on levimine just hõlpsustatud, sest puittaimi leidub tavaliselt ohtralt ja laialdaselt. Rohttaimedel toituvatel liikidel on aga keerulisem toidutaimi leida, kuna toidutaimed on väiksemad, kasvavad sagedasti koos teiste rohttaimedega ning on võrreldes laialt levinud puittaimedega tihti vähem levinud.

Hüpootees: laia toidutaimekasutusega päevaliblikate emased on isastest sagedamini levivamad kui seda on kitsa toidutaimekasutusega liikide emased, sest nende toidutaimed on laialdasemalt levinud ning kergemini leitavad. Puittaimedel toituvate liikide emased on isastest sagedamini levivamad kui seda on rohttaimedel toituvad emased, sest puittaimed on tavaliselt laiemalt levinud kui spetsiifilised rohttaimed, muutes levimise hinna madalamaks – risk, et levimise tagajärjel satutakse keskkonda, kus puuduvad toidutaime, on väiksem.

Munemiskäitumine

Emaste päevaliblikate lennuvõimet mõjutab palju nende munade hulk (Wiklund ja Karlsson, 1988) ning nende levimises mängib suurt rolli liigi munemiskäitumine. Munade paigutamise strateegia järgi võib liigid jagada kolme rühma: mune ühekaupa, väikeste või suurte kogumitena munevad liigid (Chew ja Robbins, 1984). Levimise kontekstis on ka tähtis, kas samale toidutaimel munetakse ainult korra või mitu korda; see omakorda võib sõltuda nii toidutaimel kvaliteedist kui ka arvukusest (Chew ja Robbins, 1984). Mune suurte gruppidega muneva kivi-nõmmesilmiku (*Chazara briseis*) puhul on täheldatud, et emaste levimine elupaikade vahel toimub suuresti peale sigimist, kuid enne munema asumist (Kadlec jt, 2010), mis võib näidata, et hoolimata raskest kehast on liblikale levimine kasulik. Üksikult muneva luha-tähniksinitiiva puhul emaste levivus lennuperioodi progresseerudes aga kasvab (Plazio jt, 2020b), mis viitab sellele, et emased hakkavad rohkem levima, kui nende keha on kergem ja suurele osale munadest on juba sobiv munemiskoht leitud.

Hüpotees: mune ühekaupa munevate liikide emased on isastest sagedamini levivamad kui seda on kogumikena munevate liikide emased, kuna ühekaupa munevatel emastel on vaja leida igale munale sobilik munemiskoht. Alternatiivne hüpotees: mune kogumikena munevatel emastel on rohkem aega, et munagruppe ruumiliselt rohkem hajutada, mistõttu on nad sagedamini isastest levivamad kui mune ühekaupa munevate liikide emased.

3. Materjal ja meetodid

Käesolev töö on kirjutatud süstemaatilise ülevaadena. Töös kasutati kõiki artikleid, mis olid teaduslikest andmebaasidest avalikult kättesaadavad ning vastasid sätestatud otsingukriteeriumidele. Otsinguks kasutati andmebaasi Web of Science Core Collection.

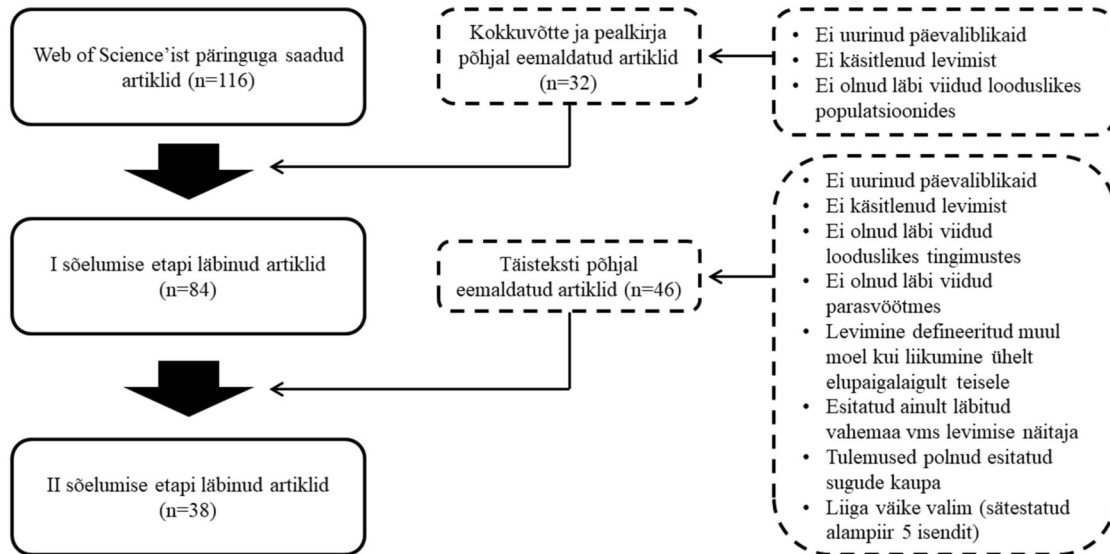
Töös kasutatud artiklite leidmiseks viidi läbi otsing 16. jaanuaril 2025, milleks kasutati päringut „((females AND males) OR sex*) AND (dispersal OR emigrat* OR immigrat*) AND butterfly* AND (mark OR release OR capture OR recapture)”, mida selgitab Tabel 1. Artiklid pidid pealkirjas, kokkuvõttes või märksõnades sisaldama kõigilt otsingufraasi ridadelt vähemalt üht elementi.

Tabel 1. Päringus kasutatud otsingufraaside tähendused ja seletused.

Otsingufraas inglise keeles	Otsingufraas eesti keeles	Otsingufraasi seletus
(females AND males) OR sex*	(isased ja emased) või sugu	Artiklites uuritakse emaseid, isaseid või tuuakse tulemustes välja soolised erinevused.
dispersal OR emigrat* OR immigrat*	levimine või emigreerumine või immigratsioon	Artiklid käsitlevad/uurivad levimist.
butterfly*	päevaliblikas/ päevaliblikad	Piiritleb tulemused päevaliblikatega.
mark OR release OR capture OR recapture	märgistama või vabastama või püüdma või taaspüüdma	Uurimused on viidud läbi looduslikes populatsioonides, kasutades selleks märgistus-taaspüügi meetodit.

Eelnimetatud otsingufraasi vastena saadi 116 tulemust. Artiklite edasine sõelumine toimus süstemaatiliste ülevaadete koostamiseks mõeldud Sysrev keskkonnas (Bozada jt, 2021). Üldised sõelumiskriteeriumid olid järgnevad: artikkel pidi uurima päevaliblikaid, käsitlema levimist ning defineerima seda kui liikumist ühelt elupaigalaigult teisele, esitama levimise

kohta mingi sagedusnäitaja sugude kaupa eraldi ja olema läbi viidud looduslikes populatsioonides. Kaasati vaid artiklid, kus elupaigavahetus oli dokumenteeritud minimaalselt 5 isendil. Nagu Joonis 1 illustreerib, jäi pärast esimest ja teist sõelumise etappi ning täistekstidega süvitsi tutvumist alles 38 artiklit (märgistatud kirjanduse loendis tärniga), mille põhjal viidi läbi edasine analüüs.



Joonis 1. Süstemaatilises ülevaates kasutatud artiklite leidmise protsess, sh päring ja sõelumise etapid.

Need 38 artiklit, mis alles jäid, koondati ülevaatlikusse tabelisse (Lisa 1). Iga artikli puhul kirjutati välja tulemused iga uuritud liigi kohta eraldi. Selle tulemusena saadi 38 artikli põhjal kokku 54 võrreldavat uuringut. Kui andmed olid artiklis esitaud eri keskkonnatingimuste kohta eraldi, siis loeti need üheks uuringuks. Iga liigi kohta koguti kirjandusest ökoloogiline taustandmestik sugude keskmise tiivasiruulatuse, emaste munemiskäitumise, röövikute toidutaimekasutuse ja toidutaime kasvuvormi kohta. Eeskätt kasutati taustandmete leidmiseks Middleton-Welling jt (2020) Euroopa päevaliblikate tunnuste andmebaasi, kuid väljastpoolt Euroopat pärit liikide kohta koguti andmeid ka muudest, k.a. internetiallikatest. Töodes esitati levivusega seotud tulemusi kahel viisi: levinud (emigreerunud) isendite osakaal märgistatud isenditest või mudeli põhjal leitud levimise sagedus. Tihti kasutati töodes virtuaalse

migratsiooni (ing. k. *Virtual Migration*) mudelit, mille abil saab hinnata levimise tõenäosust eri suuruse ja isoleeritusega elupaikade vahel vähemalt kümnest osapopulatsioonist koosnevas metapopulatsioonis (Hanski jt, 2000). Sellist mudelit kasutavatest töödest toodi vastavate andmete olemasolul välja levivus (ing. k. *emigration propensity*, *emigration constant*), mille arvuline väärtus iseloomustab isendi tõenäosust oma elupaigalaigult päeva jooksul lahkuda (Hanski jt, 2000). Välja toodi ka see, kas soolised erinevused levivuses olid statistiliselt olulised. Kui töö autorid olid testinud sugudevahelist erinevust ise, siis kasutati seda tulemust. Kui erinevust ei olnud testitud, siis sooritas üks juhendajatest hii-ruut testi, mis võrdles levinud emaste ja isaste osakaalu kõigi märgistatud isendite seas, ning saadud tulemuse põhjal leiti levivam sugupool. Ülevaatlikus tabelis (Lisa 1) välja toodud andmeid selgitab Tabel 2. Kogutud andmete põhjal sooritati kvalitatiivne analüüs, et tuua välja selgemad erinevused ja võimalikud seosed.

Tabel 2. Lisas 1 olevate veergude ja andmete selgitused (* tähistab andmeid, mis koguti kirjandusest, ** tähistab andmeid, mis tuletati kirjandusest võetud andmete põhjal).

Veeru pealkiri	Selgitus
Uuritud liik	-
Uuritud liigi sugukond*	-
♂ keskmine tiivasiruulatus (mm)*	Isaste liblikate keskmine tiivasiruulatus millimeetrites
♀ keskmine tiivasiruulatus (mm)*	Emaste liblikate keskmine tiivasiruulatus millimeetrites
Sooline dimorfism tiivasiruulatuses (%)**	Isaste ja emaste keskmise tiivasiruulatusprotsentuaalne erinevus
Suurem keskmine tiivasiruulatus**	Keskmise tiivasiruulatus võrdluse tulemus; emased või isased
Munemiskäitumine*	Liigile omane munemiskäitumine; 1 tähistab ühekaupa, 2 väiksemate gruppidega, 3 suuremate gruppidega munemist
Toidutaimespetsialiseeritus*	Liigi röövikute toidutaimespetsialiseerituse aste; monofaag (ühe perekonna taimedel toituv liik) või polüfaag (mitme sugukonna taimedel toituv liik)

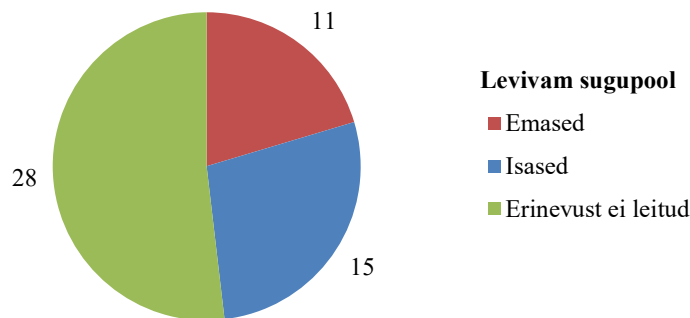
(Teder, 2020)

Toidutaime kasvutüüp*	Liigi röövikute toidutaime kasvutüüp; rohttaim või puittaim
Asukoht	Riik või regioon, kus uuring läbi viidi
Valim	Uuringus kasutatud valimi suurused sugude kaupa, st levinud isendite arv
Levivam sugupool	Testi tulemus hindamaks, kas levivamaks sugupooleks olid emased või isased või statistilist erinevust ei leitud
Mõõdik	Uuringus kasutatud levivuse hindamise mõõdik; mudel või levinud isendite osakaal sugude kaupa
Läbitud vahemaa	Uuringus leitud liblikate poolt läbitud vahemaa sugude kaupa
Sugupool, kes läbis pikemaid vahemaid	Sugude poolt läbitud vahemaade võrdlus
Läbitud vahemaa seletus	Uuringus leitud läbitud vahemaa definitsioon
Allikas	Töö viide

4. Tulemused

4.1. Levivam sugu

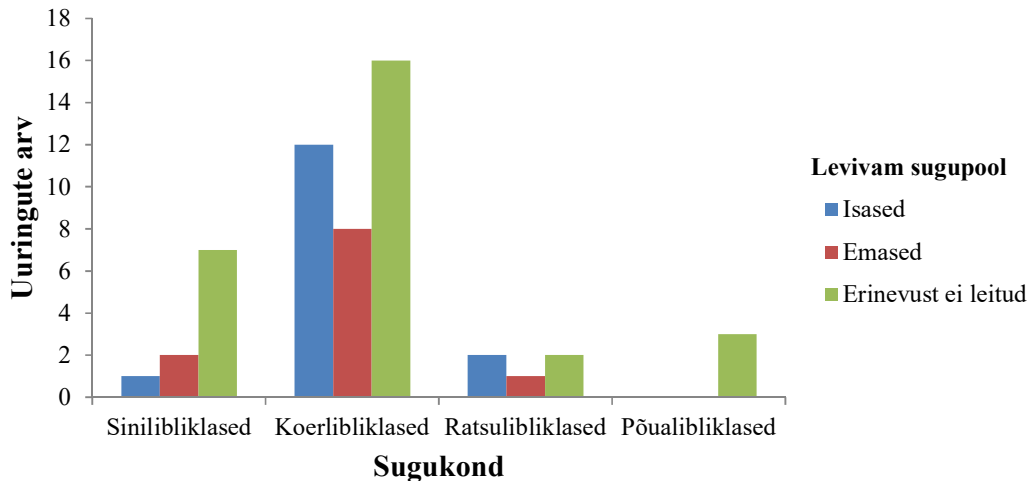
54 uuringu põhjal ei ilmnenud järjepidevat erinevust isaste ja emaste levivuses. Kokku 26 uuringu puhul oli erinevus emaste ja isaste levimisvõimes statistiliselt oluline: emased olid isastest suurema levivusega 11 uuringus ja isased emastest levivamad 15 uuringus. Ülejäänud 28 uuringus erinevust sugude levivuses ei leitud (Joonis 2).



Joonis 2. Uuringute jaotumine vastavalt sellele, kas levivamaks sugupooleks olid emased, isased või statistiliselt olulist erinevust ei leitud. Sellel ja järgnevatel joonistel vastab iga uuring ühele liigile, mõnda liiki on uuritud korduvalt.

4.2. Soolised erinevused levivuses sugukonniti ja liigi piires

Sõelale jäänud uuringutes vaadeldi liike 4 sugukonnas: sinilibliklased (*Lycaenidae*) (10 uuringut), koerlibliklased (*Nymphalidae*) (36 uuringut), ratsulibliklased (*Papilionidae*) (5 uuringut) ja põualibliklased (*Pieridae*) (3 uuringut). Sugukondade vahel märkimisväärset erinevust sugude levivuses ei ilmnenud (Joonis 3). Siiski, koerlibliklaste puhul leiti erinevusi sugude levivuses sagedamini kui nende puudumist. Sinilibliklaste puhul olid tulemused vastupidised ehk rohkem oli neid uuringuid, kus erinevust ei leitud. Ratsu- ja põualibliklaste kohta oli uuringuid liiga vähe, mistõttu järelduste tegemine levivuse sooliste erinevuste kohta nendes rühmades oleks ennatlik.



Joonis 3. Soolised erinevused levivuses sugukondade lõikes.

Kokku leiti andmeid 30 liigi kohta. Nendest 30 liigist uuriti rohkem kui ühel korral 12 liiki, kellest igapähe kohta leiti 2-3, harvem 4 või 5 uuringut (Tabel 3). Ainus liik, kelle puhul leiti mõlemas uuringus statistiliselt oluline ja järjepidev erinevus, oli sõõrsilmik (*Lopinga achine*), kellel kahe uuringu kohaselt on levivamaks sugupooleks emased. Seevastu tume-tähniksinitiiva puhul ei leitud kummaski kahest uuringust erinevust sugude levivuses. Vastakaid tulemusi sugude levivuses (st levivmaks sugupooleks olid kord emased, kord isased) leiti nelja liigi puhul: suur-mosaikliblikas, tähnik-võrkliblikas, tume-võrkliblikas (*Melitaea diamina*) ja luha-tähniksinitiib. Ülejäänud liikidel, mida uuriti korduvalt, osustus mõnedes uuringutes üks sugupool oluliselt levivmaks, kuid teiste uuringe kohaselt puudus erinevus sugude levivuses.

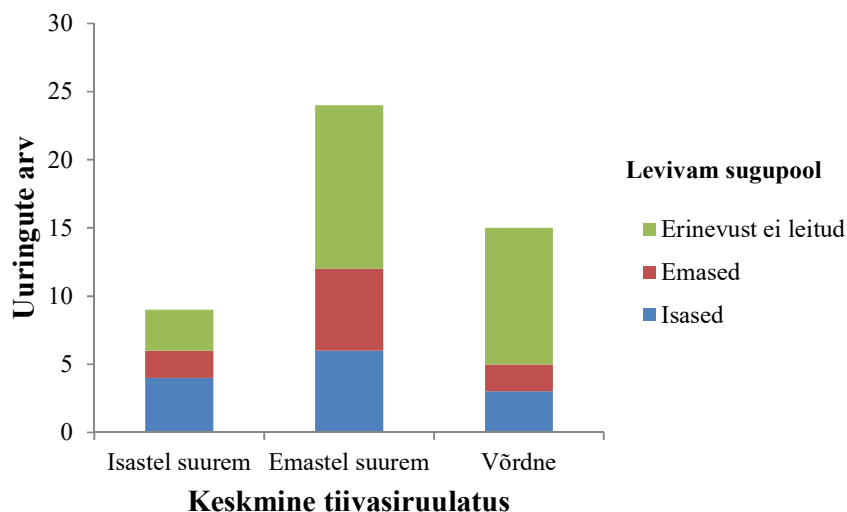
Tabel 3. Liigid, kelle kohta oli enam kui üks uuring, ja nendes leitud levivam sugupool.

Liik	Sugukond	Isased	Emased	Erinevust ei leitud
Kirburohutäpik (<i>Boloria eunomia</i>)	Koerlibliklased	0	1	1
Luhatäpik (<i>Brenthis ino</i>)	Koerlibliklased	1	0	1

Teelehe-mosaiikliblikas (<i>Euphydryas aurinia</i>)	Koerlibliklased	3	0	2
Suur-mosaiikliblikas (<i>Euphydryas maturna</i>)	Koerlibliklased	1	1	1
Sõõrsilmik (<i>Lopinga achine</i>)	Koerlibliklased	0	2	0
Niidu-võrkliblikas (<i>Melitaea athalia</i>)	Koerlibliklased	2	0	1
Tähnik-võrkliblikas (<i>Melitaea cinxia</i>)	Koerlibliklased	1	2	1
Tume-võrkliblikas (<i>Melitaea diamina</i>)	Koerlibliklased	1	1	1
Hõbetäpik (<i>Speyeria aglaja</i>)	Koerlibliklased	1	0	1
Mustlaik-apollo (<i>Parnassius mnemosyne</i>)	Põualibliklased	0	1	1
Tume-tähniksinitiib (<i>Phengaris nausithous</i>)	Sinilibliklased	0	0	2
Luha-tähniksinitiib (<i>Phengaris teleius</i>)	Sinilibliklased	1	1	3

4.3. Tiivasiruulatus seos sooliste erinevustega levivuses

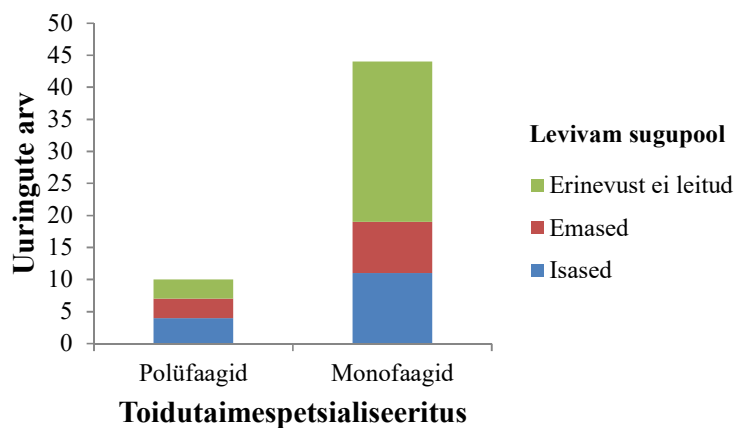
Üldiselt oli uuringutes käsitletud liikide emastel isastega võrreldes suurem tiivasiruulatus. Kokku oli emaste tiivasiruulatus suurem isaste omast 24 uuringus ja isaste tiivasiruulatus suurem emaste omast 9 uuringus. Sugupooled ei erinenud tiivasiruulatuses 15 uuringus. Tiivasiruulatusel ei olnud mõju sugude levivusele. Olenemata sellest, kas tiivasiruulatus oli suurem emastel või isastel, leidis uuritud liikide seas nii selliseid, kel isased olid levivamad, kui selliseid, kel emased olid levivamad (Joonis 4).



Joonis 4. Soolised erinevused levivuses vastavalt sellele, kumb sugupool oli suurema tiivasiruulatusega.

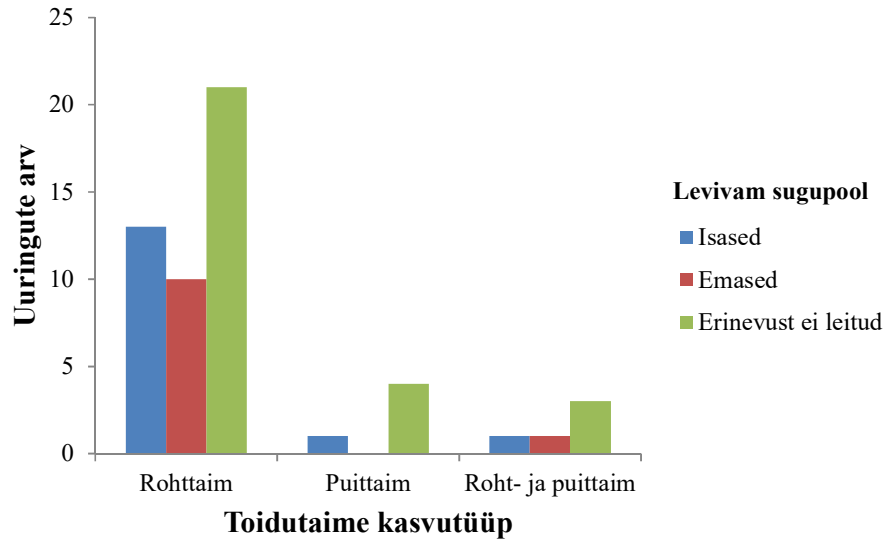
4.4. Toidutaimakasutuse seos sooliste erinevustega levivuses

Kokku käsitleti monofaagseid liike 44 uuringus ja polüfaagseid liike 10 uuringus. Faagsuse ja sugude levivuse vahel selget seost ei ilmnenud: nii mono- kui ka polüfaagide seas jaotusid uuringud enamlevinud sugupoole osas umbes pooleks (Joonis 5). Samas oli polüfaagide seas erinevuse leidmine sugude levivuses sagedasem kui erinevuste puudumine, erinevalt monofaagidest, kus erinevuse puudumine oli sagedasem.



Joonis 5. Soolised erinevused levivuses vastavalt toidutaimakasutusele.

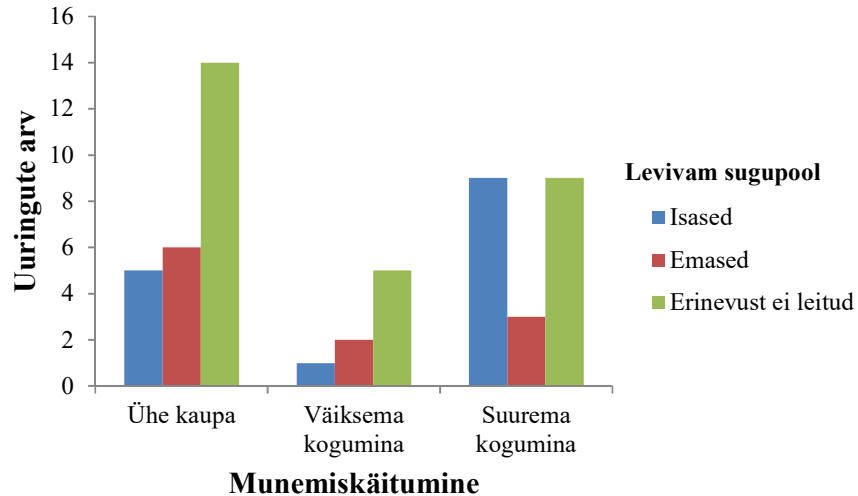
Uuringutes uuritud liblikaröövivate toidutaime kasvutüüp oli kõige sagedamini rohttaim (sh madalakasvulised ja kõrgekasvulised rohttaimed). Esines ka liike, kes toituvad ainult puittaimedel, ning paar sellist liiki, kes toituvad nii roht- kui ka puittaimedel. Puittaimedel toituvad liigid jäi ebapiisavalt esindatuks, mistõttu oli ainult rohttaimedel toituvate liikide kohta piisavalt andmeid, et nende põhjal mingeid järeldusi teha (Joonis 6).



Joonis 6. Soolised erinevused levivuses vastavalt toidutaime kasvutübile.

4.5. Munemiskäitumise seos sooliste erinevustega levivuses

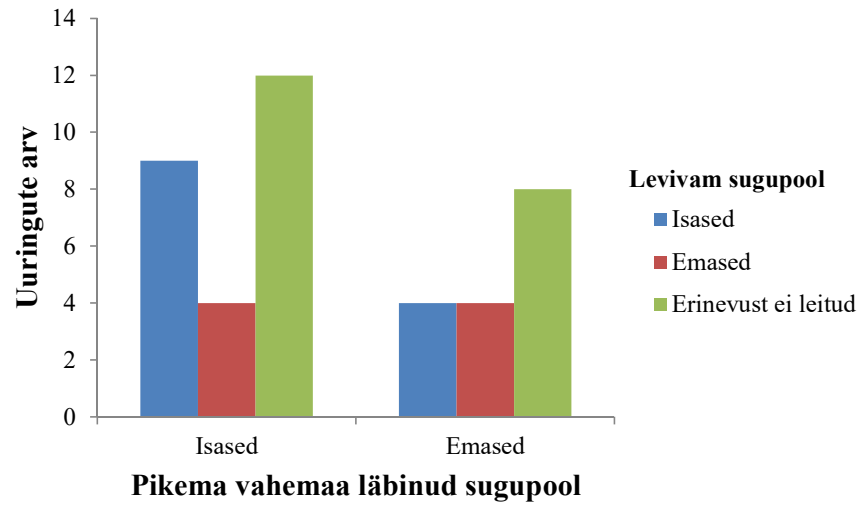
Munemiskäitumise järgi saab uuritud päevaliblikad jagada liikideks, kes paigutavad oma munad toidutaimele ühe kaupa (selliseid uuringuid oli 25), väiksemate kogumitena (8 uuringut) või suurte kogumitena (21 uuringut) (Joonis 7). Kõigis munemiskäitumise järgi jagatud kategooriates oli nii selliseid liike, kel emased leiti olevat levivamad, kui ka selliseid, kel isased levivamad. Selgemini eristusid teistest liblikatest suuremate kogumitena mune munevad liigid, kel emased kaldusid olema suhteliselt tagasihoidlikuma levivusega kui isased.



Joonis 7. Soolised erinevused levivuses vastavalt emaste munemiskäitumisele.

4.6. Soolised erinevused levivuses ja selle seos levimisel läbitud vahemaaga

Üldiselt läbisid isased levimisel pikemaid vahemaid kui emased. Isased läbisid 25 uuringus pikemaid vahemaid kui emased, emased läbisid isastest pikemaid vahemaid 16 uuringus ning 13 uuringus puudusid andmed läbitud vahemaa kohta. Läbitud vahemaa varieerusid 27 m ja 2800 m vahel. Isaste puhul tuli ilmsiks mõningane seos levivuse ja läbitud vahemaa vahel: kui isased olid emastest levivamad, siis nad ka üldiselt läbisid levimise ajal ka pikemaid vahemaid (Joonis 8). Emaste puhul sellist seost ei täheldatud: uuringutes, kus leiti, et emased on isastest levivamad, läbisid nii emased isastest pikema vahemaa kui ka isased emastest pikema vahemaa 4 korral. Levivama soo otsustamiseks läbitud vahemaa alusel statistilist testi ei rakendatud, vaid levivamaks sooks märgiti see, kelle poolt läbitud vahemaa oli suurem.



Joonis 8. Soolised erinevused levivuses vastavalt levimisel läbitud vahemaale.

5. Arutelu

Artiklite ülevaates selgus, et isaste ja emaste päevaliblikate levivuses ei esine järjepidevat erinevust. Ühe sugupoole suurem levivus ei avaldunud selgelt ühegi sugukonna puhul, kuigi statistiliselt olulised sugudevahelised erinevused olid näiteks koerlibliklaste uuringutes mõnevõrra sagedasemad kui sinilibliklaste puhul. Liikide siseselt ei leitud samuti järjepidevalt levivamat sugupoolt, välja arvatud sõõrsilmiku puhul. Erinevusi sugude levivuses ei mõjutanud märkimisväärselt sooline dimorfism tiivasiruulatuses, röövikute toidutaimekasutus, toidutaime kasvuvorm ega ka emaste munemiskäitumine, kuid eri tegurid avaldasid siiski mõnevõrra erinevat mõju päevaliblikate levivusele. Seos levivuse, st valmiduses elupaigast lahkuda, ja levimisel läbitud vahemaa vahel ei olnud järjepidev: ühe sugupoole suurem levivus ei tähendanud tingimata seda, et see sugupool oleks sama uuringu raames läbinud levimisel pikema vahemaa.

Artiklite analüüsist ei selgunud, et päevaliblikate puhul oleks üks sugupool selgelt levivam – kõige sagedamini ei leitud uuringutes emaste ja isaste levivuses erinevust (Joonis 2). Lisaks sellele, et emaste-isaste vahelised erinevused levivuses võivad tõesti puududa või väikesed olla, võis statistiliselt olulise erinevuse leidmine osa tööde puhul jääda siiski ka tagasihoidlikke valmimahtude taha. Samas statistiliselt olulise erinevuse esinemisel, mis ilmnes umbes pooltes uuringutes, ei tulnud samuti esile järjepidevat trendi: nii isaste kui ka emaste suuremat levivust täheldati uuringutes suhteliselt võrdväärselt.

Vähemasti osaliselt võis selge mustri puudumine tuleneda ka arvestatavast liigisisest varieeruvusest: sõltuvalt kontekstist võisid ühe liigi piires olla levivamaks sugupooleks nii isased kui ka emased. Oli küll kaks erandlikku liik, sõõrsilmik, kelle puhul leiti läbivalt levivamaks emased, ning tume-tähniksinitiiva, kelle puhul ei leitud järjepidevalt erinevust sugude levivuses, kuid valdav tulemuste erinevus sama liiki uurinud uuringutes (Tabel 3) võiks viidata sellele, et levivus on isegi liigisiselt väga varieeruv. Seda mõjutavad mitmed tegurid, nagu elupaigalaikude suurus, isoleeritus, elupaigalaike ümbritsev maastik, laikude kvaliteedi varieerumine, näiteks toidutaime rohkus, ja oluline roll on ka populatsioonidünaamikal. Näiteks levivad emased ja isased oma sugupoole kõrge arvukuse juures tihti rohkem – kui luha- ja tume-tähniksinitiiva isaste arvukused on kõrged, siis tõrjutakse väiksemad isased suuremate poolt välja, mistõttu need konkurentsiga alla jäänud isendid sageli lahkuvad elupaigalaigult, et leida madalama isaste arvukusega populatsioon,

kus on suurem tõenäosus edukalt sigida (Nowicki ja Vrabec, 2011). Emaste liblikate madala arvukuse juures kalduvad isased samuti rohkem levima, sest otsivad omale sigimispartnereid, nagu on täheldatud näiteks violetja kuldtiiva puhul (Plazio ja Nowicki, 2021). Samas kui luha-tähniksinitiiva emaste arvukus on kõrge, siis isaste liblikate levivus väheneb, kuna võimalusi sigimiseks on ohtralt (Plazio jt, 2020b). Luha- ja tume-tähniksinitiiva emased levivad aga tihtilugu rohkem just suure emaste tiheduse puhul, kui sugulastevaheline konkurents on kõrgeim (Nowicki ja Vrabec, 2011).

Järjepidevaid soolisi erinevusi levivuses ei avaldunud ühegi sugukonna puhul (Joonis 3), aga sugukonnad siiski mõnevõrra erinesid üksteisest. Sinilibliklaste juures olid selges ülekaalus uuringud, kus soolisi erinevusi levivuses ei leitud. Koerlibliklaste puhul leiti isaste suuremat levivust ja emaste suuremat levivust kokku sagedamini kui sooliste erinevuste puudumist, kuigi selgelt levivamat sugupoolt ei ilmnenud ka selles sugukonnas. Konkreetsesse sugukonda kuulub mitmeid väga liikuvaid liike, näiteks admiral (*Vanessa atalanta*), millest võiksid tuleneda keerulisemad käitumismustrid levimisel, põhjustades mitmete tegurite koosmõjul suuremat varieeruvust sugude levivuses. Ratsu- ja põualibliklaste kohta oli uuringuid liiga vähe, et nende kohta järeldusi teha.

Mitmed tunnused, millelt võib eeldada tähtsat rolli liblikate levimisel, järjepidevat mõju erinevustele emaste ja isaste levivuses siiski ei avaldanud. Üheks selliseks tunnuseks on tiivamorfoloogia. Sageli on leitud, et tiivasiruulatus ja tiivakoormus (tiivapindala ja kehamassi suhe) mõjutavad märkimisväärselt liblikate levimist. Näiteks on ööliblikate puhul täheldatud, et võrrelduna isastega on suurema tiivasiruulatuse ja väiksema tiivakoormusega emased liikuvamad kui vastupidiste tunnustega emased (Teder jt, 2025). Ka liigisiselt on tihti emigreeruvateks liblikateks just mõõtmelt suuremad isendid, mida on vaadeldud näiteks kirburohutäpiku juures (Mennechez jt, 2003). Sellegipoolest ei ilmnenud artiklite analüüsi põhjal, et suurema tiivasiruulatusega sugupoolle isendid lahkuks oma elupaigast suurema tõenäosusega (Joonis 4).

Ka päevaliblikate toidutaimakasutus ei mõjutanud märkimisväärselt nende soolisi levivusmustreid (Joonis 5). Olenemata sellest, kas tegemist oli polü- või monofaagse liigiga, ei leitud, et emased või isased oleks selgelt levivam sugupool. Sellel võib olla mitmeid põhjusi. Ühest küljest oleks võinud eeldada, et laia toidutaimakasutusega (polüfaagsete) liikide emased on rohkem valmis elupaigast lahkuma, kuna risk sobivaid toidutaimi

väljaspool olemasolevat elupaika mitte leida on väike. Samas ei pruugi levimine olla selle hinna tõttu evolutsiooniliselt soositud strateegia juhul, kui toidutaimi leidub juba olemasolevas elupaigas piisavalt, sest levimisega kaasneb suurem risk surma saada. Teisest küljest võiks just kitsas toidutaimede spetsialiseerumine (monofaagia) eeldada pigem paikset eluviisi, kuna paikseks jäädes on toidutaimede olemasolu elupaigalaigul tagatud. Samas võib just spetsialiseerunud liikidel olla suurem soodumus levida, kui toidutaimede vähesuse korral aitab see näiteks vältida konkurentsi järglaste vahel. Võiks arvata, et kui mono- ja polüfaagid levivad erinevalt, siis on see erinevus nähtav eelkõige emaste puhul, kuna just nende liikumine on seotud toidutaimede otsinguga, mitte isastel. Selle põhjal võinuks eeldada, et monofaagidel on emased vähem levivad kui isased, aga polüfaagidel vastupidi (emased levivad või sama levivad kui isased), kuid sellist seost otseselt ei täheldatud. Võib arvata, et levivust mõjutavad pigem toidutaimede(de) rohkus elupaigas või piirkonnas, mitte tingimata see, kas toidutaimede liike on üks või rohkem.

Töös uuriti seost levivuse ja toidutaimede kasvuvormi vahel (st kas röövikud toituvad roht- või puittaimedel), kuid puittaimedel toituvate liikide kohta oli andmeid liiga vähe, et nende põhjal mingeid järeldusi teha. Püstitatud hüpoteesi kohaselt oleks võinud eeldada, et puittaimedel toituvate liikide emased on parema levimisvõimega, sest puittaimed on levinud laialdasemalt kui rohttaimed, kuid ometi sellist erinevust ei tuvastatud (Joonis 6). Seose puudumist võiks osaliselt seletada ka puude pikaajalisusega, mis muudab metsad ajas püsivaks koosluseks, soodustades emaste paikseks jäämist. Puittaimedel toituvate liikide kohta käivate andmete piiratus viitab vajadusele kaasata edasistes uuringutes mitmekesisemat valimit erinevate toidutaimede kasvuvormidega seotud liikidest.

Analüüsitud artiklite põhjal selgus, et üksikult munevate liikide emased võivad olla levivad kui grupiti munevad emased (Joonis 7) – kõige rohkem täheldati emaste suuremat levivust uuringutes, mis käsitlesid ühekaupa munevaid liblikaid. Suuremate gruppidega munevate emaste puhul on eriti oluline, kuhu nad munevad, sest väga suure osa järglaste käekäik sõltub valitud munemiskohtades leiduva toidutaimede kvaliteedist ja ohtrusest. Sellest tulenevalt on elupaiga kvaliteedi hindamine ja munemiskoha valimine äärmiselt oluline, mistõttu võiksid sellised emased rohkem ringi liikuda, et leida optimaalne munemiskoht, eriti kuna neil on võrreldes üksikult munevate liikide emastega rohkem aega liikumiseks. Sellist mustrit töös aga ei täheldatud, sest suuremate gruppidega munevad emased polnud märkimisväärselt levivad kui üksikuid munevad emased, mis võiks tuleneda sellest,

et nad on isastest märkimisväärselt raskemad. Seda seisukohta toetab asjaolu, et suurim erinevus isaste ja emaste levivuses ilmnes samuti just suuremate gruppidega munevate liblikate puhul, kelle juures oli isaste suurem levivus sama levinud kui erinevuste puudumine. Isaste suurem levivus võiks toetada seisukohta, et grupiti munevad emased on väheliikuvad kui ühekaupa munevad emased, sest isased peavad leidma üles väheliikuvad emased. Samuti seletaks see üksikult munevate liikide isaste ja emaste levivuse erinevuse puudumist: mune ühekaupa munevate emaste munemiskäitumine võiks põhjustada nende suuremat liikuvust, mistõttu ei peaks isased olema emastest suurema levivusega, et neid leida.

Liikumiskauguse ja sugude levivuse vahel ei täheldatud järjepidevat seost (Joonis 8): isased läbisid küll emastest sagedamini pikemaid vahemaid, kuid puudus selge seos sellega, kumb sugupool oli suurema levivusega. Kui isased läbisid pikemaid vahemaid, siis nad olid emastest sagedamini ka levivamad, kuid emaste puhul selline seos puudus – kui emased läbisid pikemaid vahemaid, siis nad olid isastega siiski sama levivad. Ühest küljest võiks selline mõningane seos viidata sellele, et isaste levivus sõltub rohkem emaste levivusest kui emaste levivus isaste levivusest: kui emased on paiksed ja vähelevivad, siis on isased vastusena sellele suurema levivusega, sest vastupidisel juhul ei leiaks nad emaseid üles, ja seetõttu võiksid isased läbida ka pikemaid vahemaid. Kui aga emased on liikuvad ja läbivad pikki vahemaid, siis ei peaks isased emastega võrreldes olema nii levivad, sest emaste leidmine on kergendatud. Teisest küljest võiksid tulemused viidata aga sellele, et paljude liikide puhul sõltub emaste levimine isastega võrreldes rohkem just elupaigalaikude lähedusest. Tulemustes tuli esile, et isegi kui emased olid levivamad, siis nad ei läbinud seetõttu pikki vahemaid, mis võiks viidata sellele, et emaste liblikate jaoks on levimisdistants piiravam kui isaste jaoks. See tähendaks, et elupaigalaikude võrgustiku omadused omavad emaste päevaliblikate levivuses suuremat rolli kui isaste levivuses.

Kokkuvõte

Maastike killustumine ja elupaikade isoleerumine on tänapäeval üks suurimaid looduslikke kooslusi ohustavaid tegureid, mis mõjutavad palju ka päevaliblikaid, kellel on ökosüsteemides oluline roll. Pidevalt muutuvast maastikus sõltub liikide ellujäämine suuresti nende võimest levida ja asustada uusi sobivaid elupaigalaike. Levimist mõjutavad nii populatsioonidünaamika kui ka organismide füsioloogilised ja morfoloogilised omadused.

Kuna uute elupaikade asustamine on kriitiline liikide püsimiseks ja selle protsessi edukus sõltub sageli just emaste isendite levimisest, siis oli käesoleva töö eesmärk analüüsida võimalikke soolisi erinevusi päevaliblikate levivuses (st levima kaldumises ehk levimisvalmiduses) ja neid erinevusi mõjutavaid tegureid. Analüüsi aluseks võeti senised uuringud, mis käsitlesid parasvöötme looduslikes kooslustes elavate päevaliblikate levimist elupaigalaikude vahel, ning levivuse hindamiseks kasutati kas isendite osakaalu, kes olid levinud elupaigalaikude vahel, või modelleerimise teel tuletatud levimise näitajaid.

Töös võrreldi, mil määral varieerub sugude erinev levivus uuritud liikide ja sugukondade vahel, ning analüüsiti neid erinevusi potentsiaalselt mõjutavaid ökoloogilisi ja bioloogilisi tegureid, nagu munemiskäitumine, toidutaimespetsialiseeritus ja toidutaimede kasvutüüp. Samuti analüüsiti, kas uuringutes esines järjepidevus erinevate levimise mõõdikute vahel ehk kas sugupooled läbisid sõltuvat levivusest erinevaid vahemaid. Hoolimata eeldusest, et emased ja isased erinevad oma levivuse poolest märkimisväärselt, ei ilmnunud artiklite analüüsist, et üks sugupool oleks järjepidevalt levivam kui teine. Samuti ei selgunud, et ükski uuritav tunnus oleks väga selgelt mõjutanud sugudevahelist erinevust levivuses.

Käesoleva töö tulemused viitavad sellele, et kuigi emaste ja isaste päevaliblikate vahel esineb mitmeid morfoloogilisi ja käitumuslikke erinevusi, ei kajastu need nii olulisel määral liblikate levivuses. Mõned mustrid viitavad siiski sellele, et teatud kontekstides ja liikides võib emaste levivus olla isastega võrreldes väiksem: levijate seas võib olla ebaproportsionaalselt vähe emaseid. Näiteks sõltub emaste päevaliblikate levivus liigi munemiskäitumisest – ühekaupa munevad emased on sagedamini isastest levivamad kui grupiti munevad emased. Taoliste seoste tuvastamiseks ning põhjuslike mehhanismide mõistmiseks oleks vajalik teemat rohkem süvitsi uurida. Seetõttu rõhutatakse töös vajadust käsitleda levimist kui keerukat ja mitmetegurilist nähtust, mille uurimisel tuleb arvestada nii liikidevahelise kui ka sugudevahelise varieeruvusega.

Sex-based differences in butterfly dispersal

Landscape fragmentation and habitat isolation are currently among the greatest threats to natural communities, significantly affecting butterflies, which play an important role in ecosystems. In constantly changing landscapes, species' survival largely depends on their ability to disperse and colonize new suitable habitat patches. Dispersal is influenced by both population dynamics and the physiological and morphological traits of organisms.

Since the colonization of new habitats is critical for species' persistence, and the success of this process often depends specifically on the dispersal of female individuals, the aim of this study was to analyze possible sex-based differences in the dispersal of butterflies and the factors influencing these differences. The analysis was based on previous studies that addressed the dispersal of butterflies between natural habitat patches of temperate climates. Emigration propensity was assessed either by using the proportion of dispersed individuals or by dispersal constants derived from models.

The study compared the extent to which sex-based dispersal differences vary among the studied species and families, and analyzed the ecological and biological factors potentially influencing these differences, such as egg-laying behavior, host plant specialization, and host plant growth form. Additionally, it was examined whether the studies showed consistency between different dispersal metrics, i.e. whether sexes travelled different distances depending on their emigration propensity. Despite the assumption that females and males differ significantly in their dispersal, the analysis of the articles did not reveal that one sex is consistently more dispersive than the other, nor did any of the studied traits appear to clearly influence the sex-based difference in dispersal.

The results of this study suggest that although there are several morphological and behavioral differences between female and male butterflies, these differences are not strongly reflected in an overall sex-biased dispersal. However, some patterns indicate that in certain contexts and species, female dispersal may be less likely compared to male dispersal: females may often be underrepresented among dispersers. For example, female butterfly dispersal depends on egg-laying behavior – among species with different egg-laying strategies, females that lay single eggs tend to be more dispersive relative to their male counterparts than females that lay eggs in batches. To identify such patterns and understand their mechanisms, more in-depth research is necessary. Therefore, this study emphasizes the need to consider dispersal as a

complex and multifactorial phenomenon, the investigation of which should take into account both interspecific and intersexual variation.

Tänuavaldused

Täna südamest oma juhendajaid, Auli Vesket ja Tiit Tederit, alati lahke suhtumise, põhjalike arupidamiste, mitmekülgse abi ja asjalike nõuannete eest!

Kasutatud allikad

Viitamisel ja kirjanduse loetelu vormistamisel on lähtunud American Psychological Association (7th Edition) stiilist. Täringa on tähistatud allikad, mida kasutati süstemaatilise otsingu tulemusena kogutud uuringute ülevaatlikus tabelis (Lisa 1).

Almbro, M., ja Kullberg, C. (2011). Weight loading and reproductive status affect the flight performance of *Pieris Napi* butterflies. *Journal of Insect Behavior*, 25, 441–452. <https://doi.org/10.1007/s10905-011-9309-1>

*Auckland, J. N., Debinski, D. M., ja Clark, W. R. (2004). Survival, movement, and resource use of the butterfly *Parnassius clodius*. *Ecological Entomology*, 29, 139–149. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2004.00581.x>

*Baugette, M., ja Nève, G. (1994). Adult movements between populations in the specialist butterfly *Procllossiana eunomia* (Lepidoptera, Nymphalidae). *Ecological Entomology*, 19(1), 1–5. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1994.tb00382.x>

*Beirinckx, K., Van Gossum, H., J. Lajeunesse, M., ja R. Forbes, M. (2006). Sex biases in dispersal and philopatry: Insights from a meta-analysis based on capture-mark-recapture studies of damselflies. *Oikos*, 113, 539–547. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14391.x>

Bengtsson, B. O. (1978). Avoiding inbreeding: At what cost? *Journal of Theoretical Biology*, 73, 439–444. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(78\)90151-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(78)90151-0)

Benton, T., G., ja Bowler, D., E. (2012). Dispersal in invertebrates: influences on individual decisions. Raamatus: J. Clobert, M. Baguette, T. G. Benton ja J. M. Bullock (Toim.), *Dispersal ecology and evolution* (lk 41–49). Oxford University Press, Oxford, UK.

*Bergman, K.-O., ja Landin, J. (2001). Distribution of occupied and vacant sites and migration of *Lopinga achine* (Nymphalidae: Satyrinae) in a fragmented landscape. *Biological Conservation*, 102, 183–190. [https://doi.org/10.1016/s0006-3207\(01\)00081-](https://doi.org/10.1016/s0006-3207(01)00081-7)

- *Bergman, K.-O., ja Landin, J. (2002). Population structure and movements of a threatened butterfly (*Lopinga achine*) in a fragmented landscape in Sweden. *Biological Conservation*, *108*, 361–369. [https://doi.org/10.1016/s0006-3207\(02\)00104-0](https://doi.org/10.1016/s0006-3207(02)00104-0)
- Betts, C. R., ja Wootton, R. J. (1988). Wing shape and flight behaviour in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea): A preliminary analysis. *Journal of Experimental Biology*, *138*, 271–288. <https://doi.org/10.1242/jeb.138.1.271>
- Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J. M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V. M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T. G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., ... Travis, J. M. (2011). Costs of dispersal. *Biological Reviews*, *87*, 290–312. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2011.00201.x>
- Bowler, D. E., ja Benton, T. G. (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews*, *80*, 205–225. <https://doi.org/10.1017/s1464793104006645>
- Bowne, D. R., ja Bowers, M. A. (2004). Interpatch movements in spatially structured populations: A literature review. *Landscape Ecology*, *19*, 1–20. <https://doi.org/10.1023/b:land.0000018357.45262.b9>
- Bozada, T., Borden, J., Workman, J., Del Cid, M., Malinowski, J., ja Luechtefeld, T. (2021). Sysrev: A fair platform for data curation and systematic evidence review. *Frontiers in Artificial Intelligence*, *4*. <https://doi.org/10.3389/frai.2021.685298>
- *Brooke, M. D., Lees, D. R., ja Lawman, J. M. (1985). Spot distribution in the meadow brown butterfly, *Maniola Jurtina* L. (Lepidoptera: Satyridae): South Welsh populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, *24*, 337–348. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1985.tb00380.x>
- *Casula, P. (2005). Evaluating hypotheses about dispersal in a vulnerable butterfly. *Ecological Research*, *21*, 263–270. <https://doi.org/10.1007/s11284-005-0130-1>

- Cespedes, A., Penz, C. M., ja DeVries, P. J. (2015). Cruising the rain forest floor: Butterfly Wing Shape Evolution and gliding in ground effect. *Journal of Animal Ecology*, *84*, 808–816. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12325>
- Chew, F. S. ja R. K. Robbins. (1984). Egg-laying in butterflies. Raamatus: R. I. Vane-Wright ja P. R. Ackery (Toim.), *The Biology of Butterflies* (lk 65–79). Academic Press, London.
- *Cizek, O., ja Konvicka, M. (2005). What is a patch in a dynamic metapopulation? Mobility of an endangered woodland butterfly, *Euphydryas maturna*. *Ecography*, *28*, 791–800. <https://doi.org/10.1111/j.2005.0906-7590.04268.x>
- Clobert, J., Baguette, M., Benton, T. G. ja Bullock, J. M. (Toim.). (2012). *Dispersal ecology and evolution*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Clobert, J., Le Galliard, J., Cote, J., Meylan, S., ja Massot, M. (2009). Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, *12*, 197–209. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01267.x>
- DeVries, P. J., Penz, C. M., ja Hill, R. I. (2010). Vertical Distribution, flight behaviour and evolution of wing morphology in *Morpho* butterflies. *Journal of Animal Ecology*, *79*, 1077–1085. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01710.x>
- *Elligsen, H., Beinlich, B., ja Plachter, H. (1997). Effects of large-scale cattle grazing on populations of *Coenonympha glycerion* and *Lasiommata megera* (Lepidoptera: Satyridae). *Journal of Insect Conservation*, *1*, 13–23. <https://doi.org/10.1023/a:1018470723539>
- Enfjäll, K., ja Leimar, O. (2005). Density-dependent dispersal in the Glanville fritillary, *Melitaea cinxia*. *Oikos*, *108*, 465–472. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13261.x>
- *Fric, Z., Hula, V., Klimova, M., Zimmermann, K., ja Konvicka, M. (2010). Dispersal of four fritillary butterflies within identical landscape. *Ecological Research*, *25*, 543–552. <https://doi.org/10.1007/s11284-009-0684-4>

- Gandon, S., ja Michalakis, Y. (1999). Evolutionarily stable dispersal rate in a metapopulation with extinctions and Kin Competition. *Journal of Theoretical Biology*, 199, 275–290. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1999.0960>
- *Gao, K., Li, X., Chen, F., Guo, Z., ja Settele, J. (2015). Distribution and habitats of *Phengaris (maculinea)* butterflies and population ecology of *Phengaris teleius* in China. *Journal of Insect Conservation*, 20, 1–10. <https://doi.org/10.1007/s10841-015-9834-x>
- García-Barros, E. (2000). Body size, egg size, and their interspecific relationships with ecological and life history traits in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). *Biological Journal of the Linnean Society*, 70(2), 251–284. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2000.tb00210.x>
- *Gunson, L. R., Roberts, M. R., ja Menéndez, R. (2023). Genetic diversity and differentiation of isolated rear-edge populations of a cold adapted butterfly, *Erebia aethiops*, in Britain. *Insect Conservation and Diversity*, 16, 403–415. <https://doi.org/10.1111/icad.12631>
- Hamilton, W. D., ja May, R. M. (1977). Dispersal in stable habitats. *Nature*, 269, 578–581. <https://doi.org/10.1038/269578a0>
- Hanski, I. (2001). Spatially realistic theory of Metapopulation Ecology. *Naturwissenschaften*, 88, 372–381. <https://doi.org/10.1007/s001140100246>
- Hanski, I., Alho, J., ja Moilanen, A. (2000). Estimating the parameters of survival and migration of individuals in metapopulations. *Ecology*, 81, 239. <https://doi.org/10.2307/177147>
- *Hanski, I., Breuker, C. J., Schöps, K., Setchfield, R., ja Nieminen, M. (2002). Population history and life history influence the migration rate of female Glanville fritillary butterflies. *Oikos*, 98, 87–97. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980109.x>
- Harrison, R. G. (1980). Dispersal polymorphisms in insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 95–118. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.000523>

- Jeratthitikul, E., Yago, M., ja Hikida, T. (2013). Sexual dimorphism and intraspecific variation in wing size and shape of *Tongeia fischeri* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Entomological Science*, 17, 342–353. <https://doi.org/10.1111/ens.12068>
- *Jugovic, J., Crne, M., ja Luznik, M. (2017). Movement, demography and behaviour of a highly mobile species: A case study of the black-veined white, *Aporia Crataegi* (Lepidoptera: Pieridae). *European Journal of Entomology*, 114, 113–122. <https://doi.org/10.14411/eje.2017.016>
- *Jugovic, J., Uboni, C., Zupan, S. ja Lužnik, M. (2018). Demography of the endangered butterfly *Euphydryas aurinia* (Lepidoptera: Nymphalidae): A case study of populations in sub-mediterranean dry calcareous grasslands. *European Journal of Entomology*, 115, 493–503. <https://doi.org/10.14411/eje.2018.049>
- *Kadlec, T., Vrba, P., Kepka, P., Schmitt, T., ja Konvicka, M. (2010). Tracking the decline of the once-common butterfly: Delayed oviposition, demography and population genetics in the hermit *Chazara Briseis*. *Animal Conservation*, 13, 172–183. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2009.00318.x>
- *Konvicka, M., Cizek, O., Filipová, L., Fric, Z., Benes, J., Krupka, M., ... ja Dockalova, Z. (2005). For whom the bells toll: Demography of the last population of the butterfly *Euphydryas maturna* in the Czech Republic. *BIOLOGIA-BRATISLAVA*, 60, 551.
- *Konvicka, M., Zimmermann, K., Klimova, M., Hula, V., ja Fric, Z. (2011). Inverse link between density and dispersal distance in butterflies: Field evidence from six co-occurring species. *Population Ecology*, 54, 91–101. <https://doi.org/10.1007/s10144-011-0277-2>
- *Konvička, M. ja Kuras, T. (1999). Population structure, behaviour and selection of oviposition sites of an endangered butterfly, *Parnassius mnemosyne*, in Litovelské Pomoraví. Czech Republic. *Journal of Insect Conservation*, 3, 211–223. <https://doi.org/10.1023/A:1009641618795>

- *Kuussaari, M., Nieminen, M., ja Hanski, I. (1996). An experimental study of migration in the Glanville Fritillary Butterfly *Melitaea cinxia*. *The Journal of Animal Ecology*, *65*, 791. <https://doi.org/10.2307/5677>
- Lawrence, W. S. (1987). Dispersal: An alternative mating tactic conditional on sex ratio and body size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *21*, 367–373. <https://doi.org/10.1007/bf00299931>
- Li, X., ja Kokko, H. (2018). Sex-Biased dispersal: A review of the theory. *Biological Reviews*, *94*, 721–736. <https://doi.org/10.1111/brv.12475>
- Matthysen, E. (2012). Multicasuality of dispersal: a review. Raamatus: J. Clobert, M. Baguette, T. G. Benton ja J. M. Bullock (Toim.), *Dispersal ecology and evolution* (lk 3–18). Oxford University Press, Oxford, UK.
- Martin, L. A. ja Pullin, A. S. (2004). Host-plant specialisation and habitat restriction in an endangered insect, *Lycaena dispar batavus* (Lepidoptera: Lycaenidae) i. larval feeding and oviposition preferences. *European Journal of Entomology*, *101*, 51–56. <https://doi.org/10.14411/eje.2004.012>
- *Matsumoto, K. (1984). Population dynamics of *Luehdorfia japonica* leech (Lepidoptera: Papilionidae). *Population Ecology*, *26*, 1–12. <https://doi.org/10.1007/bf02515504>
- *Matter, S. F., ja Roland, J. (2002). An experimental examination of the effects of habitat quality on the dispersal and local abundance of the butterfly *Parnassius smintheus*. *Ecological Entomology*, *27*, 308–316. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2002.00407.x>
- Mennechez, G., Schtickzelle, N., ja Baguette, M. (2003). Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: comparison of demographic parameters and dispersal between a continuous and a highly fragmented landscape. *Landscape Ecology*, *18*, 279–291. <https://doi.org/10.1023/A:1024448829417>
- Middleton-Welling, J., Dapporto, L., García-Barros, E., Wiemers, M., Nowicki, P., Plazio, E., Bonelli, S., Zaccagno, M., Šašić, M., Liparova, J., Schweiger, O., Harpke, A., Musche, M., Settele, J., Schmucki, R., ja Shreeve, T. (2020). A new comprehensive trait

- database of European and Maghreb Butterflies, Papilionoidea. *Scientific Data*, 7. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-00697-7>
- Mukherjee, S. S., Mondal, A., Jung, C., ja Hossain, A. (2024). Morphological variables of the Butterfly Guild and their functional role in foraging behavior on the visiting plants: Optimization by artificial neural network model. *Food Webs*, 38. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2023.e00329>
- *Nakajima, M. (2014). Dynamics and structure of a native *Pieris* population in the presence of a non-native, toxic larval host plant. *The Journal of the Lepidopterists' Society*, 68, 175. <https://doi.org/10.18473/lepi.v68i3.a4>
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., ja Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105, 19052–19059. <https://doi.org/10.1073/pnas.0800375105>
- *Nieminen, M. (1996). Migration of moth species in a network of small islands. *Oecologia*, 108, 643–651. <https://doi.org/10.1007/bf00329038>
- *Niitepõld, K., Mattila, A. L., Harrison, P. J., ja Hanski, I. (2010). Flight metabolic rate has contrasting effects on dispersal in the two sexes of the Glanville Fritillary Butterfly. *Oecologia*, 165, 847–854. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1886-8>
- Nowicki, P., Pepkowska, A., Kudlek, J., Skórka, P., Witek, M., Settele, J., ja Woyciechowski, M. (2007). From metapopulation theory to conservation recommendations: Lessons from spatial occurrence and abundance patterns of maculinea butterflies. *Biological Conservation*, 140, 119–129. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.08.001>
- *Nowicki, P., ja Vrabec, V. (2011). Evidence for positive density-dependent emigration in butterfly metapopulations. *Oecologia*, 167, 657–665. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2025-x>
- *Oro, D., Stefanescu, C., Alba, M., Capitán, J., Ubach, A., ja Genovart, M. (2022). Factors affecting survival and dispersal of the comma butterfly in a high mountain deciduous

- forest habitat. *Animal Biodiversity and Conservation*, 1–11.
<https://doi.org/10.32800/abc.2023.46.0001>
- O’Sullivan, D., Benton, T. G., ja Cameron, T. C. (2013). Inter-Patch Movement in an experimental system: The effects of life history and the environment. *Oikos*, 123, 623–629. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.01150.x>
- *Peterson, M. A. (1997). Host plant phenology and butterfly dispersal: Causes and consequences of uphill movement. *Ecology*, 78, 167. <https://doi.org/10.2307/2265987>
- *Petit, S., Moilanen, A., Hanski, I., ja Baguette, M. (2001). Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: Movements between habitat patches. *Oikos*, 92, 491–500. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.920310.x>
- *Plazio, E., Bubová, T., Vrabec, V., ja Nowicki, P. (2020a). Sex-biased topography effects on butterfly dispersal. *Movement Ecology*, 8. <https://doi.org/10.1186/s40462-020-00234-6>
- *Plazio, E., Margol, T. ja Nowicki, P. (2020b). Intersexual differences in density-dependent dispersal and their evolutionary drivers. *Journal of Evolutionary Biology*, 33, 1495–1506. <https://doi.org/10.1111/jeb.13688>
- Plazio, E., ja Nowicki, P. (2021). Inter-sexual and inter-generation differences in dispersal of a Bivoltine butterfly. *Scientific Reports*, 11. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-90572-1>
- Popović, M., Golubović, A., ja Nowicki, P. (2022). Intersexual differences in behaviour and resource use of specialist *Phengaris teleius* butterflies. *Insects*, 13, 262. <https://doi.org/10.3390/insects13030262>
- *Rabasa, S. G., Gutiérrez, D. ja Escudero, A. (2007). Metapopulation structure and habitat quality in modelling dispersal in the butterfly *Iolana iolas*. *Oikos*, 116, 793–806. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.15788.x>
- *Sielezniew, M., Deoniziak, K., Dziekańska, I., ja Nowicki, P. (2019). Dispersal in a metapopulation of the critically endangered Danube clouded yellow butterfly *Colias*

- myrmidone*: Implications for conservation. *Journal of Insect Conservation*, 23, 291–300.
<https://doi.org/10.1007/s10841-019-00126-0>
- Slansky Jr, F. (1976). Phagism relationships among butterflies. *Journal of the New York Entomological Society*, 91–105.
- Stevens, V. M., Turlure, C., ja Baguette, M. (2010). A meta-analysis of dispersal in butterflies. *Biological Reviews*, 85, 625–642. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.2009.00119.x>
- *Zaman, K., Tenney, C., Rush, C. E., ja Hill, R. I. (2015). Population ecology of a California endemic: *Speyeria Adiastra clemencei*. *Journal of Insect Conservation*, 19, 753–763.
<https://doi.org/10.1007/s10841-015-9797-y>
- Zera, A. J., ja Denno, R. F. (1997). Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annual Review of Entomology*, 42, 207–230.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ento.42.1.207>
- *Zimmermann, K., Konvička, M., Fric, Z. ja Čiháková, V. (2009). Demography of a common butterfly on humid grasslands: *Argynnis aglaja* (Lepidoptera: Nymphalidae) studied by mark-recapture. *Polish Journal of Ecology*, 57, 715–727.
- Takeuchi, T. (2010). Mate-locating behavior of the butterfly *Lethe diana* (Lepidoptera: Satyridae): Do males diurnally or seasonally change their mating strategy? *Zoological Science*, 27, 821–825. <https://doi.org/10.2108/zsj.27.821>
- Teder, T. (2020). Phenological responses to climate warming in temperate moths and butterflies: species traits predict future changes in voltinism. *Oikos*, 129, 1051–1060.
<https://doi.org/10.1111/oik.07119>
- Teder, T., Davis, R. B., Pöyry, J., Huikkonen, I.-M., Suuronen, A., Leinonen, R., Kaasik, A., ja Tammaru, T. (2025). Predicting sex bias in mobility from functional traits in flying insects. *Oikos*. <https://doi.org/10.1111/oik.11140>

- Trochet, A., Courtois, E. A., Stevens, V. M., Baguette, M., Chaine, A., Schmeller, D. S., ... ja Wiens, J. J. (2016). Evolution of sex-biased dispersal. *The Quarterly Review of Biology*, *91*, 297–320. <https://doi.org/10.1086/688097>
- Van Dyck, H., ja Baguette, M. (2005). Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Routine or special movements? *Basic and Applied Ecology*, *6*, 535–545. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2005.03.005>
- Vandewoestijne, S., Schtickzelle, N., ja Baguette, M. (2008). Positive correlation between genetic diversity and fitness in a large, well-connected metapopulation. *BMC Biology*, *6*, 1–11. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-6-46>
- *Vlasanek, P., Hauck, D., ja Konvicka, M. (2009). Adult sex ratio in the parnassius mnemosyne butterfly: Effects of survival, migration, and weather. *Israel Journal of Ecology and Evolution*, *55*, 233–252. <https://doi.org/10.1560/ijee.55.3.233>
- *Wahlberg, N., Klemetti, T., Selonen, V., ja Hanski, I. (2002). Metapopulation structure and movements in five species of checkerspot butterflies. *Oecologia*, *130*, 33–43. <https://doi.org/10.1007/s004420100775>
- *Wang, R., Wang, Y., Chen, J., Lei, G., ja Xu, R. (2004). Contrasting movement patterns in two species of chequerspot butterflies, *Euphydryas aurinia* and *Melitaea phoebe*, in the same Patch Network. *Ecological Entomology*, *29*, 367–374. <https://doi.org/10.1111/j.0307-6946.2004.00610.x>
- *Weyer, J., ja Schmitt, T. (2013). Knowing the way home: Strong Philopatry of a highly mobile insect species, *Brenthis Ino*. *Journal of Insect Conservation*, *17*, 1197–1208. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9601-9>
- Wiklund, C., ja Karlsson, B. (1988). Sexual size dimorphism in relation to fecundity in some Swedish satyrid butterflies. *The American Naturalist*, *131*, 132–138. <https://doi.org/10.1086/284779>

Lisad

Lisa 1. Süstemaatilise otsingu tulemusena kogutud uuringute ülevaatlik tabeli; veerge ja andmeid kirjeldab Tabel 2; halliga on markeeritud andmed, mida ei olnud võimalik teaduskirjandusest leida; punasega on markeeritud valimid, mis on teadmata või mis on väga väikesed (alla 12 isendi); rohelisega on markeeritud tööd, kus levivuse tõenäosust hinnati statistilise mudeli abil; * tähistab uuringuid, kus sugudevaheline erinevus leiti käesoleva töö raames sooritatud hii-ruut testiga, kuna uuringu autorid polnud sugudevahelist erinevust statistiliselt testinud.

Nr	Liik	Sugukond	♂ keskmine tiiva-siruulatus (mm)	♀ keskmine tiiva-siruulatus (mm)	Sooline dimorfism tiiva-siruulatuses (%)	Suurem keskmine tiiva-siruulatus	Munemis-käitumine	Toidutaime-spetsialiseeritus	Toidutaime kasvutüüp	Asukoht	Valim	Levivam sugupool	Möödik	Läbitud vahemaa	Sugupool, kes läbis pikemaid vahemaid	Läbitud vahemaa seletus	Uuring
1	<i>Parnassius clodius</i>	Ratsulibliklased					1	Monofaag	Rohttaim	Wyoming, USA	Kokku 138	Isased	Mudel	201 m		Keskmine läbitud vahemaa taaspüükide vahel (sugusid eraldi ei tooda välja)	Auckland jt, 2004
2	Kirburohutäpik (<i>Boloria eunomia</i>)	Koerlibliklased	34.5	36.5	5.48	Emastel	2	Monofaag	Rohttaim	Lõuna-Belgia	Isaseid 14, emaseid 37, kokku 51	Emased	Osakaal	Isastel 53 m, emastel 123 m	Emased	Keskmine läbitud vahemaa	Baguette ja Nève, 1994
3	Sõrsilmik (<i>Lopinga achine</i>)	Koerlibliklased	43	44	2.28	Emastel	1	Monofaag	Rohttaim	Lõuna-Rootsi	Isaseid 12, emaseid 37, kokku 49	Emased	Osakaal				Bergman ja Landin, 2001
4	Sõrsilmik (<i>Lopinga achine</i>)	Koerlibliklased	43	44	2.28	Emastel	1	Monofaag	Rohttaim	Lõuna-Rootsi	Isaseid 20, emaseid 36, kokku 56	Emased	Osakaal	Isastel 45-54 m, emastel 94-116 m	Emased	Taaspüükide vahel läbitud keskmise vahemaa vahemik	Bergman ja Landin, 2002
5	Kesasilmik (<i>Maniola jurtina</i>)	Koerlibliklased	40	41.5	3.61	Emastel	2	Polüfaag	Rohttaim	Lõuna-Wales	Isaseid 51, emaseid 43, kokku 94	Erinevust ei leitud*	Osakaal				Brooke jt, 1985
6	<i>Polyommatus coridon gennargentii</i>	Sinilibliklased	33	33	0	Võrdne	3	Monofaag	Rohttaim	Sardiinia, Itaalia	Isaseid 27, emaseid 7, kokku 34	Erinevust ei leitud	Osakaal				Casula, 2005
7	Suur-mosaikliblikas (<i>Euphydryas maturna</i>)	Koerlibliklased	37	41.5	10.84	Emastel	3	Monofaag	Rohttaim, puittaim	Tšehhi	Isaseid 272, emaseid 116, kokku 388	Isased	Mudel	Isastel 275 m, emastel 250 m	Isased	Keskmine läbitud vahemaa	Cizek ja Konvicka, 2005
8	Kirju-tumesilmik (<i>Lasiommata megera</i>)	Koerlibliklased	42.5	42.5	0	Võrdne	2	Polüfaag	Rohttaim	Ukraina	Isaseid 21, emaseid 6, kokku 27	Erinevust ei leitud*	Osakaal				Elligsen jt, 1997
9	Teelehe-mosaikliblikas (<i>Euphydryas aurinia</i>)	Koerlibliklased	33	36.5	9.59	Emastel	3	Monofaag	Rohttaim	Tšehhi	Isaseid 431, emaseid 24, kokku 455	Isased	Osakaal	Isastel 2300 m, emastel 1290 m	Isased	Maksimaalne läbitud vahemaa	Fric jt, 2010
10	Niidu-vörkliblikas (<i>Melitaea athalia</i>)	Koerlibliklased	36	35.5	1.4	Isastel	3	Monofaag	Rohttaim	Tšehhi	Isaseid 83, emaseid 22, kokku 105	Isased	Osakaal	Isastel 1580 m, emastel 1720 m	Emased	Maksimaalne läbitud vahemaa	Fric jt, 2010
11	Tume-vörkliblikas (<i>Melitaea diamina</i>)	Koerlibliklased	34	35.5	4.23	Emastel	2	Polüfaag	Rohttaim	Tšehhi	Isaseid 149, emaseid 22, kokku 171	Emased	Osakaal	Isastel 1790 m, emastel 1600 m	Isased	Maksimaalne läbitud vahemaa	Fric jt, 2010
12	Luhatäpik (<i>Brenthis ino</i>)	Koerlibliklased	34	37	8.1	Emastel	1	Monofaag	Puittaim	Tšehhi	Isaseid 369, emaseid 141, kokku 510	Erinevust ei leitud	Osakaal	Isastel 2240 m, emastel 2120 m	Isased	Maksimaalne läbitud vahemaa	Fric jt, 2010
13	Luha-tähniksinitüüb (<i>Phengaris teleus</i>)	Sinilibliklased	34	34	0	Võrdne	1	Monofaag	Rohttaim	Põhja-Hiina	Isaseid 4, emaseid 7, kokku 11	Isased	Osakaal	Isastel 182 ± 211 m, emastel 107 ± 177 m	Isased	Keskmine läbitud vahemaa	Gao jt, 2015
14	Nurmiku-tõmmusilmik (<i>Erebia aethiops</i>)	Koerlibliklased	47	47	0	Võrdne	1	Polüfaag	Rohttaim	Suurbritannia	Isaseid 11, emaseid 0, kokku 11	Isased	Osakaal	Isastel 142.8 ± 25.6 m, emastel 27.7 ± 4.2 m	Isased	Keskmine läbitud vahemaa	Gunson jt, 2023

Nr	Liik	Sugukond	♂ keskmine tiiva-siruulatus (mm)	♀ keskmine tiiva-siruulatus (mm)	Sooline dimorfism tiiva-siruulatuses (%)	Suurem keskmine tiiva-siruulatus	Munemis-käitumine	Toidutaimespetsialiseeritus	Toidutaimekasvutüüp	Asukoht	Valim	Levivam sugupool	Mõõdik	Läbitud vahemaa	Sugupool, kes läbis pikemaid vahemaid	Läbitud vahemaa seletus	Uuring
15	Tähnik võrkliblikas (<i>Melitaea cinxia</i>)	Koerlibliklased	36	35.5	1.4	Isastel	3	Polüfaag	Rohttaim	Ahvenamaa, Lõuna-Soome	Teadmata	Isased	Mudel				Hanski jt, 2002
16	Põualiblikas (<i>Aporia crataegi</i>)	Põualibliklased	58	62.5	7.2	Emastel	1	Monofaag	Rohttaim, puittaim	Edela-Sloveenia	Isaseid 15, emaseid 1, kokku 16	Erinevust ei leitud*	Osakaal	Isastel 640 m, emastel 604 m	Isased	Keskmine läbitud vahemaa	Jugovic jt, 2017
17	Teelehe-mosaikliblikas (<i>Euphydryas aurinia</i>)	Koerlibliklased	33	36.5	9.59	Emastel	3	Polüfaag	Rohttaim	Edela-Sloveet	Isaseid 10, emaseid 11, kokku 21	Isased	Osakaal	Isastel 108 m ± 80.5 m, emastel 93 m ± 68.3 m	Isased	Keskmine läbitud vahemaa	Jugovic jt, 2018
18	Kivi-nõmmesilmik (<i>Chazara briseis</i>)	Koerlibliklased	55	55	0	Võrnde	3	Monofaag	Rohttaim	Tšehhi	Isaseid 33, emaseid 14, kokku 47	Isased	Osakaal	Isastel 610 m, emastel 500 m	Isased	Keskmine läbitud vahemaa	Kadlec jt, 2010
19	Suur-mosaikliblikas (<i>Euphydryas maturna</i>)	Koerlibliklased	37	41.5	10.84	Emastel	3	Monofaag	Rohttaim, puittaim	Tšehhi	Isaseid 17, emaseid 25, kokku 42	Emased	Osakaal	Isastel 275 m, emastel 250 m	Isased	Keskmine läbitud vahemaa	Konvicka jt, 2005
20	Teelehe-mosaikliblikas (<i>Euphydryas aurinia</i>)	Koerlibliklased	33	36.5	9.59	Emastel	3	Monofaag	Rohttaim	Lääne-Tšehhi	Isaseid 2129, emaseid 245, kokku 2374	Isased*	Osakaal	Isastel a) 423.4 m (±40.766), b) 490.0 m (±35.635), c) 350.4 m (±15.456), d) 478.6 m (±26.548), e) 405.2 m (±23.266), f) 338.9 m (±17.804), g) 371.0 m (±15.840); emastel a) 903.4 m (±229.975), b) 490.4 m (±66.319), c) 465.9 m (±111.413), d) 442.9 m (±122.569), e) 234.6 m (±29.212), f) 312.6 m (±45.507), g) 362.4 m (±37.167)	Emased	Keskmine läbitud vahemaa 2002.-2008. a (a-g)	Konvicka jt, 2011
21	Niidu-võrkliblikas (<i>Melitaea athalia</i>)	Koerlibliklased	36	35.5	1.4	Isastel	3	Monofaag	Rohttaim	Lääne-Tšehhi	Isaseid 81, emaseid 20, kokku 101	Isased*	Osakaal	Isastel 425.6 m (±37.093), emastel 365.0 m (±88.436)	Isased	Keskmine läbitud vahemaa	Konvicka jt, 2011
22	Tume-võrkliblikas (<i>Melitaea diamina</i>)	Koerlibliklased	34	35.5	4.23	Emastel	1	Monofaag	Rohttaim	Lääne-Tšehhi	Isaseid 221, emaseid 45, kokku 266	Isased*	Osakaal	Isastel 456.4 m (±31.457), emastel 351.4 m (±71.665)	Isased	Keskmine läbitud vahemaa	Konvicka jt, 2011
23	Höbetäpik (<i>Speyeria aglaja</i>)	Koerlibliklased	52.5	51.5	1.9	Isastel	2	Polüfaag	Rohttaim	Lääne-Tšehhi	Isaseid 170, emaseid 33, kokku 203	Isased*	Osakaal	Isastel 284.4 m (±17.575), emastel 485.7 m (±56.445)	Emased	Keskmine läbitud vahemaa	Konvicka jt, 2011
24	Luhatäpik (<i>Brenthis ino</i>)	Koerlibliklased	34	37	8.1	Emastel	1	Monofaag	Puittaim	Lääne-Tšehhi	Isaseid 989, emaseid 555, kokku 1544	Erinevust ei leitud*	Osakaal	Isastel (a) 361.3 m (±23.122), (b) 349.4 m (±18.829); emastel (a) 290.1 m (±24.983), (b) 335.1 m (±17.718)	Isased	Keskmine läbitud vahemaa (a) 2004. a ja (b) 2006. a	Konvicka jt, 2011
25	Harilik kannikesetäpik (<i>Boloria selene</i>)	Koerlibliklased	34	36.5	6.85	Emastel	1	Monofaag	Rohttaim	Lääne-Tšehhi	Isaseid 6, emaseid 3, kokku 9	Erinevust ei leitud	Osakaal	Isastel 131.2 m (±42.755), emastel 604.0 m (±67.179)	Emased	Keskmine läbitud vahemaa	Konvicka jt, 2011
26	Tähnik võrkliblikas (<i>Melitaea cinxia</i>)	Koerlibliklased	36	35.5	1.4	Isastel	3	Polüfaag	Rohttaim	Ahvenamaa, Lõuna-Soome	Isaseid 82, emaseid 70, kokku 152	Emased	Mudel, osakaal	Isastel 331 m, emastel 403 m	Emased	Keskmine läbitud vahemaa	Kuussaari jt, 1996

Nr	Liiik	Sugukond	♂ keskmine tiiva-sirulatus (mm)	♀ keskmine tiiva-sirulatus (mm)	Sooline dimorfism tiiva-sirulatuses (%)	Suurem keskmine tiiva-sirulatus	Munemiskäitumine	Toidutaimespetsialiseeritus	Toidutaimekasvutüüp	Asukoht	Valim	Levivam sugupool	Möödik	Läbitud vahemaa	Sugupool, kes läbis pikemaid vahemaid	Läbitud vahemaa seletus	Uuring
27	Mustlaik-apollo (<i>Parnassius mnemosyne</i>)	Ratsulibliklased	56	58	3.45	Emastel	1	Monofaag	Rohttaim	Tšehhi	Isaseid 6, emaseid 1, kokku 7	Erinevust ei leitud*	Osakaal	Isastel 311 m, emastel 232 m	Isased	Keskmine läbitud vahemaa	Konvička ja Kuras, 1999
28	<i>Luehdorfa japonica</i>	Ratsulibliklased					3	Monofaag	Rohttaim	Jaapan	Isaseid 3, emaseid 5, kokku 8	Erinevust ei leitud*	Osakaal	Isastel 134.8±22.8 m - 169.7±19.1 m, emastel 160.7±52.8 m - 172.5±46.4 m	Emased	Keskmine maksimaalne päevas läbitud vahemaa vahemik	Matsumoto, 1984
29	<i>Parnassius smintheus</i>	Ratsulibliklased					1	Monofaag	Rohttaim	Alberta, Kanada	Isaseid 209, emaseid 14, kokku 223	Isased	Mudel, osakaal				Matter ja Roland, 2002
30	<i>Pieris macdunnoughii</i>	Pöualibliklased					2	Monofaag	Rohttaim	Colorado, USA	Isaseid 253, emaseid 48, kokku 301	Erinevust ei leitud*	Mudel	Isastel (a) 713.05, (b) 537.72, (c) 326.33, (d) 265 m; emastel (a) 0, (b) 308.17, (c) 277.57, (d) 403 m	Isased	Keskmine levimisel läbitud vahemaa (a) 1971. a, (b) 1972. a, (c) 2000. a, (d) 2010. a	Nakajima, 2014
31	Nõmmesilmik (<i>Hipparchia semele</i>)	Koerlibliklased	45.5	51	10.78	Emastel	1	Polüfaag	Rohttaim	Edela-Soome	Isaseid 52, emaseid 23, kokku 75	Erinevust ei leitud	Mudel	Isastel 1100 m, emastel 2800 m	Isased	Maksimaalne migreerumisel läbitud vahemaa	Nieminen, 1996
32	Tähnrik võrkliblikas (<i>Melitaea cinxia</i>)	Koerlibliklased	36	35.5	1.4	Isastel	2	Polüfaag	Rohttaim	Edela-Soome	Isaseid 48, emaseid 41, kokku 89	Erinevust ei leitud*	Osakaal	Isastel 198 ± 152 m, emastel 279 ± 203 m	Emased	Levimisel läbitud keskmine vahemaa	Niitepöld jt, 2010
33	Tume-tähnriksiniitüüb (<i>Phengaris nausithous</i>)	Sinilibliklased	35	35	0	Võrdne	1	Monofaag	Rohttaim	Kesk-Tšehhi	Kokku 591 (hinanguliselt 1:1)	Erinevust ei leitud	Mudel	150-270 m		Keskmine levimise kaugus (emastel-isastel võrdne)	Nowicki ja Vrabec, 2011
34	Luha-tähnriksiniitüüb (<i>Phengaris teleus</i>)	Sinilibliklased	34	34	0	Võrdne	3	Polüfaag	Rohttaim	Kesk-Tšehhi	Kokku 390 (hinanguliselt 1:1)	Erinevust ei leitud	Mudel	80-220 m		Keskmine levimise kaugus (emastel-isastel võrdne)	Nowicki ja Vrabec, 2011
35	Väike-kärbtüüb (<i>Polygonia c-album</i>)	Koerlibliklased	46	46	0	Võrdne	1	Polüfaag	Rohttaim, puittaim	Pürenee mäestik, Hispaania	Kokku 9	Erinevust ei leitud	Mudel, osakaal				Oro jt, 2022
36	<i>Euphilotes enoptes</i>	Sinilibliklased					1	Monofaag	Rohttaim	Washington, USA	Isaseid 6, emaseid 16, kokku 22	Emased	Osakaal	<500 m		Üldine keskmine läbitud vahemaa (sugusid pole eraldi esitatud)	Peterson, 1997
37	Kirburohutäpik (<i>Boloria eunomia</i>)	Koerlibliklased	34.5	36.5	5.48	Emastel	2	Monofaag	Rohttaim	Belgia	Isaseid 419, emaseid 272, kokku 691	Erinevust ei leitud*	Mudel				Petit jt, 2001
38	Tume-tähnriksiniitüüb (<i>Phengaris nausithous</i>)	Sinilibliklased	35	35	0	Võrdne	1	Monofaag	Rohttaim	Põhja-Tšehhi	Teadmata	Erinevust ei leitud	Mudel	Isastel 400-700 m, emastel 400-600 m	Isased	Keskmine läbitud vahemaa	Plazio jt, 2020a
39	Luha-tähnriksiniitüüb (<i>Phengaris teleus</i>)	Sinilibliklased	34	34	0	Võrdne	1	Monofaag	Rohttaim	Põhja-Tšehhi	Teadmata	Erinevust ei leitud	Mudel	Isastel 500-900 m, emastel 400-600 m	Isased	Keskmine läbitud vahemaa	Plazio jt, 2020a
40	Luha-tähnriksiniitüüb (<i>Phengaris teleus</i>)	Sinilibliklased	34	34	0	Võrdne	1	Monofaag	Rohttaim	Lõuna-Poola	Kokku 76 (2012. a tulemus)	Emased	Mudel	Isastel 170-180 m, emastel 90-120 m	Isased	Keskmine läbitud vahemaa	Plazio jt, 2020b
41	Luha-tähnriksiniitüüb (<i>Phengaris teleus</i>)	Sinilibliklased	34	34	0	Võrdne	1	Monofaag	Rohttaim	Lõuna-Poola	Kokku 27 (2013. a tulemus)	Erinevust ei leitud	Mudel	Isastel 170-180 m, emastel 90-120 m	Isased	Keskmine läbitud vahemaa	Plazio jt, 2020b
42	<i>Iolana iolas</i>	Sinilibliklased	39	39	0	Võrdne	1	Monofaag	Puittaim	Kesk-Hispaania	Teadmata	Erinevust ei leitud	Mudel	Isastel 294 m, emastel 322 m	Emased	Keskmine elupaikade vahel läbitud vahemaa	Rabasa jt, 2007

Nr	Liik	Sugukond	♂ keskmine tiiva-siruulatus (mm)	♀ keskmine tiiva-siruulatus (mm)	Sooline dimorfism tiiva-siruulatuses (%)	Suurem keskmine tiiva-siruulatus	Munemis-käitumine	Toidutaimespetsialiseeritus	Toidutaim kasvutüüp	Asukoht	Valim	Levivam sugupool	Möödik	Läbitud vahemaa	Sugupool, kes läbis pikemaid vahemaid	Läbitud vahemaa seletus	Uuring
43	Stepi-vörkliblikas (<i>Colias myrmidone</i>)	Pöualibliklased	47	47	0	Vördne	3	Monofaag	Puittaim	Poola	Kokku 22	Erinevust ei leitud	Mudel	Isastel 752 m, emastel 204 m	Isased	Keskmine läbitud vahemaa	Sielezniew jt, 2019
44	<i>Speyeria adiastrae clemencei</i>	Koerlibliklased					1	Polüfaag	Rohttaim	Califõrnia, USA	Teadmata	Erinevust ei leitud	Mudel				Zaman, 2015
45	Höbetäpik (<i>Speyeria aglaja</i>)	Koerlibliklased	52.5	51.5	1.9	Isastel	1	Monofaag	Rohttaim	Tšehhi	Isaseid 198, emaseid 39, kokku 237	Erinevust ei leitud	Mudel	Isastel 200 m (\pm 241), emastel 330 m (\pm 353)	Emased	Keskmine läbitud vahemaa	Zimmermann jt, 2009
46	Mustlaik-apollo (<i>Parnassius mnemosyne</i>)	Ratsulibliklased	56	58	3.45	Emastel	1	Monofaag	Rohttaim	Kagu-Tšehhi	Isaseid 273, emaseid 84, kokku 357	Emased	Mudel	Isastel 386 m, emastel 310 m	Isased	Keskmine läbitud vahemaa	Vlasanek jt, 2009
47	Teelehe-mosaikliblikas (<i>Euphydryas aurinia</i>)	Koerlibliklased	33	36.5	9.59	Emastel	3	Monofaag	Rohttaim	Lõuna-Soome	Isaseid 22, emaseid 2, kokku 24	Erinevust ei leitud	Osakaal	Isastel 645 \pm 69 m, emastel 467 \pm 43 m	Isased	Keskmine läbitud vahemaa (migreerumisel)	Wahlberg jt, 2002
48	Suur-mosaikliblikas (<i>Euphydryas maturna</i>)	Koerlibliklased	37	45.1	10.84	Emastel	3	Polüfaag	Rohttaim, puittaim	Lõuna-Soome	Isaseid 23, emaseid 4, kokku 27	Erinevust ei leitud	Osakaal	Isastel 238 \pm 33 m, emastel 141 \pm 0 m	Isased	Keskmine läbitud vahemaa (migreerumisel)	Wahlberg jt, 2002
49	Tähnrik vörkliblikas (<i>Melitaea cinxia</i>)	Koerlibliklased	36	35.5	1.4	Isastel	3	Polüfaag	Rohttaim	Lõuna-Soome	Isaseid 44, emaseid 20, kokku 64	Emased	Mudel	Isastel 438 \pm 57 m, emastel 573 \pm 89 m	Emased	Keskmine läbitud vahemaa (migreerumisel)	Wahlberg jt, 2002
50	Tume-vörkliblikas (<i>Melitaea diamina</i>)	Koerlibliklased	34	35.5	4.23	Emastel	3	Monofaag	Rohttaim	Lõuna-Soome	Isaseid 105, emaseid 17, kokku 122	Erinevust ei leitud	Osakaal	Isastel 436 \pm 23 m, emastel 469 \pm 57 m	Emased	Keskmine läbitud vahemaa (migreerumisel)	Wahlberg jt, 2002
51	Niidu-vörkliblikas (<i>Melitaea athalia</i>)	Koerlibliklased	36	35.5	1.4	Isastel	3	Polüfaag	Rohttaim	Lõuna-Soome	Isaseid 58, emaseid 7, kokku 65	Erinevust ei leitud	Osakaal	Isastel 498 \pm 53 m, emastel 555 \pm 148 m	Emased	Keskmine läbitud vahemaa (migreerumisel)	Wahlberg jt, 2002
52	Teelehe-mosaikliblikas (<i>Euphydryas aurinia</i>)	Koerlibliklased	33	36.5	9.59	Emastel	3	Monofaag	Rohttaim	Hiina	Kokku 215	Erinevust ei leitud	Mudel	Isastel 124 m, emastel 130 m	Emased	Keskmine päev jooksul läbitud vahemaa	Wang jt, 2004
53	Jumika-tähnrikvörkliblikas (<i>Melitaea phoebe</i>)	Koerlibliklased	44.5	44.5	0	Vördne	1	Monofaag	Rohttaim	Hiina	Kokku 34	Emased	Mudel	Isastel 561 m, emastel 248 m	Isased	Keskmine päev jooksul läbitud vahemaa	Wang jt, 2004
54	Luhatäpik (<i>Brenthis ino</i>)	Koerlibliklased	34	37	8.1	Emastel	3	Monofaag	Puittaim	Saksamaa	Isaseid 5, emaseid 1, kokku 6	Isased*	Osakaal	Isastel 94 m, emastel 130 m	Emased	Keskmine maksimaalne päevas läbitud vahemaa	Weyer ja Schmitt, 2013

Lihtlitsents

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Pääsu Zingel,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Soolised erinevused päevaliblikate levimises“, mille juhendajad on Auli Veske ja Tiit Teder,
2. reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada Tartu Ülikooli digitaalarhiivi kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;
3. annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;
4. olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile;
5. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Pääsu Zingel

26.05.2025