

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

Aivar-Erik Pärna

ELUPAIGAKASUTUST MÄÄRAVAD PARAMEEETRID
KAHEL OBLIGATOORSELT SIPELGASEOSELISEL
SINILIBLIKLASEL

Magistritöö

Juhendajad: Tiit Teder (Ph. D.) ja Toomas Esperk (Ph. D.)

TARTU 2023

„Elupaigakasutust määravad parameetrid kahel obligatoorselt sipelgaseoselisel sinilibliklasele“

Ogasäär- ning mesika-sinitiivad on Eestis laialdaselt levinud ning tihtipeale elupaika jagavad sinilibliklased, kes moodustavad mutualistlike sipelgaseoselisi suhteid valdavalt murelaste ja kuklastega. Käesolevas töös uuriti ogasäär- ning mesika-sinitiiva elupaigakasutust mõjutavaid parameetreid raiesmikel. Ogasäär- ning mesika-sinitiibade jaoks oli oluline rööviku toidutaime, kanarbiku, ohtrus. Ogasäär-sinitiiva jaoks oli oluline lisaks veel peremees-sipelgate (murelaste) arvukus. Ootamatult ei osutunud mesika-sinitiiva peremeessipelgate kuklaste arvukus mesika-sinitiiva arvukust oluliselt mõjutavaks parameetriks. Samuti uuriti raiesmike sipelgakooslusi. Murelaste ning kuklaste arvukuste vahel olulist seost ei esinenud, mis võiks viidata madalale sipelga perekondade vahelisele konkurentsile ning sipelgate omavahelised suhted uuritud päevaliblikate koosinemist eeldatavasti oluliselt ei mõjuta. Kuigi täitis käesolev töö mõlema uuritava liblika toitumisökoloogias, on edasised uuringud vajalikud selgitamaks eeskätt mesika-sinitiiva sipelgaseoselise suhete iseloomu.

„Habitat selection parameters of two obligately myrmecophilous Lycaenidae butterflies“

The *Lycaenidae* *Plebejus argus* and *P. idas* are widely distributed univoltine butterflies in Estonia, which form mutualistic myrmecophilous relationships primarily with ants from the *Lasius* and *Formica* genera, respectively. This study examined the parameters influencing the habitat use of *P. argus* and *P. idas* butterflies in forest clear-cuts. The abundance of heather (*Calluna vulgaris*), a food source for the caterpillars, was important for both species. Additionally, the abundance of host ants (*Lasius*) was important for *P. argus*, while the abundance of host ants (*Formica*) did not significantly affect the abundance of *P. idas*. The ant communities in clear-cut areas were also studied. There was no significant correlation between the abundances of *Formica* and *Lasius* ants, suggesting low intergenus competition between the ant genera. This suggests that interactions between ants are unlikely to have strong effect on the coexistence of the two studied butterflies. While this study contributed to filling the gap in our understanding of the feeding ecology of both butterflies, further research is needed to clarify the nature of the myrmecophilous relationships of *P. idas*.

Märksõnad: Myrmecophily, *Lycaenidae*, *Formica*, *Lasius*, host plant. **CERCS: B250**

SISUKORD

1.	Sissejuhatus.....	4
2.	Kirjanduse ülevaade	7
2.1	Mürmekofiilia.....	7
2.1.1	Mürmekofiilia evolutsioon	7
2.1.2	Mürmekofiilia liblikalistel.....	9
2.1.3	Sinilibliklaste mürmekofiilsete suhete tüübid.....	9
2.2	Sipelglased	12
2.2.1	Sipelglaste üldiseloomustus.....	12
2.2.2	Perekond murelased.....	13
2.2.3	Perekond kuklased.....	14
2.3	Alamsugukond sinitiihlased	15
2.3.1	Ogasäär-sinitiih.....	15
2.3.2	Mesika-sinitiih.....	16
3.	Materjal ja meetodika.....	18
3.1	Uurimispiirkond ja uurimisalade valik.....	18
3.2	Uurimisaladel mõõdetud muutujad	19
3.3	Hinnangud liblikate peremeessipelgate arvukusele.....	19
3.4	Hinnangud ogasäär- ja mesika-sinitiihva arvukusele	21
3.5	Andmeanalüüs	21
3.6	Töö autori roll.....	23
4.	Tulemused.....	24
4.1	Ogasäär-sinitiihva elupaigakasutust ennustavad parameetrid	24
4.2	Mesika-sinitiihva elupaigakasutust ennustavad parameetrid	25
4.3	Seosed kuklaste, murelaste ja rautsikute arvukuse vahel	27
4.4	Võrdlus raiesmiku servast ning keskosast püütud sipelgate arvukuse vahel.....	29
4.5	Kaevpüüniste ning kahatamise tõhusus sipelgate arvukuse hindamisel.....	29
5.	Arutelu	31
5.1	Ogasäär-sinitiih	31
5.2	Mesika-sinitiih.....	32
5.3	Sipelgaperekondade koosseis ning arvukuse suhe	34
5.4	Ogasäär- ja mesika-sinitiihade ning peremeessipelgate levikumustrid	36
5.5	Püügimeetodite võrdlus sipelgate arvukuse hindamisel	36
	Kokkuvõte.....	38
	Summary.....	39
	Tänuavaldus	40
	Kasutatud kirjandus	41
	Lisa 1. Statistiliste testide detailsed tulemused	50
	Lisa 2. Välitoode protokollid	52

1. Sissejuhatus

Teadusliku aluse sümbioosile kui kooseluvormi nähtusele uurimisele rajas Šveitsi botaanik Simon Schwendener (Sapp, 1994). Oma 1868. aastal avaldatud uurimuses esitas ta praeguseks õpikutõeks kujunenud seisukoha, et samblikud moodustuvad teineteisega tihedalt seotud seentest ning vetikatest. Mutualismi põhitõed tõi teaduspubliku ette Pierre-Joseph van Benden 1873. aastal ilmunud uurimuses, kus ta tõi näiteid vastastikusest kasulikust kooselust mitmetel loomadel. Sealt alatest kuni tänapäevani on defineeritud mitmeid erinevaid sümbioosivorme, millest tuntumad on muuhulgas eelmainitud mutualism, aga ka kommensialism, amensialism ning parasitism (Sapp, 1994). Sümbioosi uurimise üks tunnustatumaid nimesid Lynn Margulis (1993) on sümbioosi defineerinud järgmiselt: „Sümbioos on kahe eriliiki organismi füüsiline kooselu.“ Samas toob Peacock (2011) välja, et ka see definitsioon on puudulik. Tema hinnangul on sümbioosis väga oluliseks komponendiks suhtes osalevate organismide vastastikune kaasamine üksteise elutsüklitesse – see tähendab nende paljunemisse, ainevahetusse ja/või toitumisse. Selleks, et suhet loetakse sümbiootiliseks, ei piisa sellest, kui see on ainult juhuslik kokkupuude või kõrvuti asetsemine, vaid kokkupuuded peavad olema korduvad ning regulaarsed (Peacock, 2011).

Tänaseks on kirjeldatud suurel hulgal sümbiootilisi suhteid eri tüüpi organismirühmade vahel. Üheks mitmekesisemaks ning kompleksemaks peetakse sümbiootilisi suhteid sipelglastega (*Formicidae*), mida kutsutakse üldnimetusega mürmekofiilia (Hölldobler & Wilson, 1990). Sipelgakoloonia on tunduvalt avatum süsteem kui eluslooduse organiseerituse madalamal tasemel paiknevad süsteemid nagu näiteks üksik organism või rakk. See avatus on võimaldanud evolutsiooni vältel korduvate ja esialgu tõenäoliselt juhuslike kokkupuudete toel ka teistest taksonoomilistest rühmadest organismidel tugevalt siduda enda elu sipelglastega (Hölldobler & Wilson, 1990). Tegelikult on suur osa lülijalgseid mingil viisil sipelglastega seotud – enamus küll röövluse või ühise elupaigakasutuse näol, kuid märkimisväärne hulk lülijalgsete liike sõltuvad sipelglastest suurel määral arengutsükli ühes või mitmes etapis (Devries & Poinar, 1997; Pierce jt, 2002; Fernández Rodríguez jt, 2015). Sääraseid suhteid on kirjeldatud ka sipelglaste ning selgroogsete vahel, kuid nendel juhtudel on enamasti tegemist kiskja-saaklooma suhtega või elukeskkonna jagamisega ning konkreetsele sipelgaliigile spetsialiseerumine on väga harv (Hölldobler & Wilson, 1990).

Mürmekoloogiliste uuringute hulk on viimaste aastakümnete jooksul järjepidevalt kasvanud, kuid paljud mürmekofiilsete suhete aspektid vajavad veel uurimist ja täpsustamist. Näiteks suure osa sipelglastega tihedalt seotud sinilibliklaste elukäigud ning ökoloogia on detailides suuresti kirjeldamata, seda eriti neotroopiliste ning afrotroopiliste liikide puhul (Fiedler, 2021). Samuti on Euroopa sinilibliklaste uurimisel keskendutud eeskätt kuklaste, rautsikute ning murelaste mürmekofiilia uurimisele nende laia esindatuse ning populaarsuse tõttu, samas on tähelepanu alt välja jäänud liigivaesemad ja vähem levinud perekonnad, kes on samuti kohastunud eluks teiste organismidega (Fiedler, 2021). Edusamme on hiljuti tehtud Vahemere piirkonnas, kus on esile toodud ka teised sinilibliklastega mürmekofiilses suhtes olevad sipelglaste perekonnad (Galanos, 2020; Obregón-Romer & Gil-T, 2007). Teisalt on vaatamata kuklaste ja murelaste populaarsusele mürmekoloogilistes uuringutes ka nende rühmade mürmekofiilsete suhete ökoloogias veel rohkelt täpsustamist vajavaid aspekte (Fiedler, 2021; Pierce jt, 2002). Kuigi mürmekofiilia-alased teadmised on võrreldes poole sajandi tagusega kardinaalselt laienenud, on siiski valdava osa sinilibliklaste liikide mürmekofiilia täpne ökoloogia kirjeldamata ning edasised uuringud on vältimatult olulised efektiivse liigikaitse seisukohalt (Fiedler, 2021).

Selles magistritöös uuritakse kahe obligatoorselt mürmekofiilse päevaliblika (ogasäär-sinitiib ja mesika-sinitiib) elupaigakasutust Eestis. Ogasäär- ja mesika-sinitiiva röövikud on obligatoorsetes mutualistlikes suhetes vastavalt murelaste ja kuklastega (Fiedler, 2005). Kuklased ning murelased „karjatavad“ nende kahe liblikaliigi röövikuid esmalt toidutaime peal, röövikuperioodi lõpus transpordivad sipelgad aga röövikud sipelgapessa, kus need nukkuvad. Vastu saavad sipelgad aminohappe- ja suhkrurikast sekreeti, mida röövikud eritavad spetsialiseerunud mürmekofiilsete organite abil (Jordano & Thomas, 1992; Ravenscroft, 1990). Põhja- ja Kesk-Euroopa ogasäär-sinitiiva ja mesika-sinitiiva populatsioonides on täheldatud arvukuse langust ning killustumist, mis on tingitud elupaikade kadumisest inimtegevuse tagajärjel (Dennis, 2004; Ravenscroft, 1990; Rutherford, 2014; Thomas, 1985; Wolf jt, 2005). Selleks, et kaitsta liike, kelle elutegevus sõltub suurel määral sipelglastest, on oluline aru saada ning mõista mürmekofiilsete suhete olemust ja tagamaid ning teada, millistest keskkonnateguritest ja kuidas sellised suhted sõltuvad. Eesti ogasäär- ja mesika-sinitiibade populatsioonide kohta on siiani tehtud üks elupaigakasutuse uuring, milles sipelgaseoselisust ei uuritud (Vilbas, 2018) ning mesika-sinitiib on ka globaalselt väga vähe uuritud päevaliblikas.

Antud töö peamiseks eesmärgiks on selgitada kahe sipelgatega mutualistlikes obligatoorses suhetes oleva päevaliblika elupaigakasutust mõjutavaid tegureid, keskendudes peamiselt just mürmekofiilia mõjule. Töö sisaldab ka mürmekofiilia-põhise kirjanduse ülevaadet, kus käsitletakse nähtuse evolutsiooni ja mürmekofiilseid kohastumisi ning keskendutakse põhiliselt sipelgaseoselistele sinilibliklastele.

Kuna mõlemad uuritud päevaliblikad kasutavad samu, oma kasvukohtades tavapäraselt ohtralt esinevaid toidutaimeliike, siis ennustati, et nende obligatoorselt sipelgaseoseliste liblikate levik järgib eelkõige peremeessipelgate levikut ja arvukust. Lisaks sipelgate arvukusele kaasati uuringusse erinevaid röövikute ja valmikute toidutaimega seotud ning muid tegureid, mis võiksid mõjutada uuritud liblikaliikide elupaigakasutust. Sellega otseselt seonduvalt analüüsiti elupaiga tasemel ka sipelgakooslusi, et mõista paremini erinevate sipelgarühmade omavahelist konkurentsi ning suhtelist arvukust.

2. Kirjanduse ülevaade

2.1 Mürmekofiilia

2.1.1 Mürmekofiilia evolutsioon

Paljasseemnetaimede mitmekesisustumine hilisel kriidiajastul (~145 – 65 mlj. a. tagasi) tõi kaasa sipelglaste laialdasema leviku, luues neile uusi elu- ja toitumispaiku ning järjest sagedasemaks muutusid toiduotsingud taimede pealt (Nelsen jt, 2018). Sipelglaste röövtoiduline eluviis pärssis taimedel toituvate herbivoorsete lüljalgsete elutegevust ning seeläbi oli kaudselt positiivse mõjuga taimede kohasusele (Moreau jt, 2006). Valikusurve tagajärjel arenesid soontaimedel välja mutualistlikud morfoloogilised tunnused (nt. õievälise nektari tootmine), mis meelitasid ligi sipelglasi (Oliveira jt, 1999). Sipelgaseoselisi taimi nimetatakse mürmekofüütideks (Hölldobler & Wilson, 1990).

Taimede mürmekofiilsed kohastumised viisid herbivoorsete selgrootute vastukohastumuste evolutsioonini (Kaminski jt, 2013). Peale selgete kaitsekohastumuste tekkisid mõningatel liikidel ka sümbiootilised kohastumused, alustades sekretsiooniorganitest, mille funktsioon on võrreldav taimede õievälise nektari tootmisega ning lõpetades auditoorsete organitega, mille funktsiooniks on sipelglastega suhtlemine (Depa jt, 2016; Fiedler, 1991; Pierce jt, 2002). Säärane sümbioos lõi herbivoorsetele selgrootutele võimaluse toidutaimel toituda madalama kisklusriski tingimustes ning suhte kasu sipelglastele peitus pikemaajalises kindlas toiduallikas (Kaminski jt, 2013).

Mürmekofiilia näitena võib tuua liblikaröövikute ning sipelgate vahelise sümbioosi. Sellise sümbioosi vanuseks on hinnatud vähemalt 15 miljonit aastat (Devries & Poinar, 1997). Devries ja Poinar kirjeldavad merevaigus säilinud nurmenukulibliklaste (*Riodinidae*) sugukonda kuuluva *Theope* perekonna liblikaröövikut, kellel olid selgelt arenenud akustilised- ning sekretsiooniorganid, mis on olemas ka tänapäeval elavatel mürmekofiilsetel liblikaliikidel. Antud fossiili vanuseks hinnati 15-20 miljonit aastat (Devries & Poinar, 1997). Vanim säilinud tõend mürmekofiilsest suhtest pärineb Indias avastatud merevaigust, kus kirjeldati mardikaliste (*Coleoptera*) seltsi kuuluva liigi *Protoclaviger trichodens* mürmekofiilseid kohastumisi. Tolle fossiili vanuseks hinnati ~52 miljonit aastat (Parker & Grimaldi, 2014).

Kuigi mürmekofiile leidub paljudes taksonites, on mõnedes lüljalgsete rühmades see siiski keskmisest palju enam levinud. Ühed numbriliselt arvukamad sipelglaste ektosümbiondid on lõugtundlaste (*Chelicerata*) alamhõimkonda kuuluvad pärislestalised (*Acariformes*) (Khaustov, 2014). Mürmekofiilsete pärislestalistega mitmekesisuselt võrdväärased on kuuejalgsete (*Hexapoda*) alamhõimkonda ja mardikaliste seltsi arvatava lühitiiblaste (*Staphylinidae*) sugukonna esindajad, kes moodustavad mürmekofiilseid suhteid enamjaolt sipelglastega alamsugukondadest *Ecitoninae* ja *Dorylinae* (Hölldobler & Wilson, 1990). Väga tihedalt on kuuejalgsetest sipelglastega seotud ka sarnastiivaliste (*Homoptera*) seltsi kuuluvad lehetäilised (*Aphidoidea*) (Depa jt, 2016). Mida suuremad on sipelglaste kolooniad, seda arvukamalt leidub nendes erinevaid mürmekofiile ning suuremates kolooniates on sagedasemad ka mürmekofiilide liigispetsiifilised kohastumused (Danoff-Burg, 2008).

Mürmekofiilial, nagu igal teiselgi sümbiootilisel nähtusel, on nii kasu kui hind. Uuringud on näidanud, et mõnede sinilibliklaste sekretsioonil on otsene hind, mis väljendub pikema arenguperioodi või madalama nukukaalu näol (Stadler jt, 2001). Sarnaselt on sipelgaseoselistel lehetäilistel leitud, sipelglaste poolt karjatavate röövikute arengu pikenemist ning paljunemisega seotud kulude (hilisem munemine, proportsionaalsemalt väiksemad suguelundid, vähem kvaliteetseid järglasi) tõusu (Stadler & Dixon, 1998; Yao jt, 2000). Samuti on näidatud sipelgaseoselistel sinilibliklastel ja lehetäilistel ka vastupidist, kus sipelgate esinemisel on isendite areng kiirem ning kohasus kõrgem kui sipelgate puudumisel (Stadler jt, 2001). Stadler jt (2001) uuringu tulemusel selgus, mürmekofiilia kasu ilmneb eelkõige siis, kui röövluse risk on kõrge ning sipelglaste puudumisel on kõrge hind.

Sipelglaste puudumisel võivad probleemideks kujuneda mürmekofiilide võimetus vabaneda mesikastmest, sipelglastega asustatud peremeestaimede hulga piiratus ning ka isendite agregeerumiseset tingitud suurem röövlusrisk (Stadler jt, 2001). Enamus mürmekofiile on võrdlemisi madala liikuvusega ja on piiratud elupaiga valikul oma sünnipaigaga. Sipelgaseoselisuse teket saab vaadelda kui evolutsioonilist probleemi heterogeenses keskkonnas – kui röövluse risk on kõrge, siis sipelgaseoselisus suurendab mürmekofiilide kohasust, aga kui röövluse risk on madal, siis mürmekofiilide kohasus on madalam kui mittemürmekofiilidel (Stadler jt, 2001).

2.1.2 Mürmekofiilia liblikalistel

Mürmekofiilsed suhted liblikalistel (*Lepidoptera*) on levinud peamiselt kahes liblikaliste sugukonnas – sinilibliklastel (*Lycaenidae*) ja nurmenukulibliklastel (*Riodinidae*) (Kaminski jt, 2013). Mürmekofiilsed suhted on enamasti seotud liblikate röövikute ja nukkudega ning võivad olla kas parasitiised või mutualistlikud (Hölldobler & Wilson, 1990). Olenevalt liigist on mürmekofiilsed suhted sinilibliklastel kas fakultatiivsed või obligatoorsed. Fakultatiivse suhte puhul pole röövikute „karjatamine“ väga suuremahuline ning võib hõlmata mitmeid erinevaid sipelgaliike. Obligatoorses suhtes olevad liblikaröövikud on enamasti spetsialiseerunud ühele või vähestele sipelgaliikidele ning tihedad suhted sipelgatega on sellistel liikidel arengutsükli oluline komponent (Pierce jt, 2002).

2.1.3 Sinilibliklaste mürmekofiilsete suhete tüübid

Sinilibliklastel on välja arenenud selged morfoloogilised tunnused, mis seovad nende elukäiku väga tihedalt sipelglastega (Fiedler, 1991). Valdava osa (>98%) mürmekofiilsete suhete üheks osapooleks on vaid kolme sipelglaste alamsugukonna esindajad – kuklaslased (*Formicinae*), rautsiklased (*Myrmicinae*) ja *Dolichoderinae* (Fiedler, 2021). Valdav osa sinilibliklaste moodustavad fakultatiivsed suhted sipelglastega (45%), samas kui obligatoorsed suhted moodustavad küll väiksema, aga siiski arvestatava osa (30%). Mittesipelgaseoseliste sinilibliklaste osakaal seni kirjeldatud liikidest on 25% (Pierce jt, 2002).

Väikesel osal sipelgaseoselistest sinilibliklastest (~3%) on mürmekofiilne suhe parasitiitne (nt. tähniksinitiidid; *Phengaris*), kuid enamasti on suhted mutualistlikud (~97%) (Pierce jt, 2002). Fakultatiivses suhtes olevad sinilibliklased suudavad elada ilma sipelglaste karjatamiseta ning liigispetsiifilisus ei ole oluline. Ühe rööviku kohta on fakultatiivses suhtes üldiselt madalam arv karjatavaid sipelgaid (1-5) (Fiedler & Saam, 1995). Obligatoorse suhte puhul on suhte hind ja suhtest saadav kasu sinilibliklaste jaoks märkimisväärselt suuremad kui fakultatiivsete suhete puhul ning nende kohasus on otseselt seotud sipelgate olemasoluga. Nimelt eritavad obligatoorsete sinilibliklaste röövikud rohkem ja toitainerikkamat sekreeti ning keskmiselt karjab sinilibliklaste arvukamalt sipelgaid (10-15) kui fakultatiivse suhte puhul (Pierce jt 1987; Cushman jt 1994).

2.1.3.1 Sinilibliklaste mürmekofiilsete kohastumuste tüübid

Sipelglaste kõrgelt arenenud suhtlussüsteem töötab sotsiaalse immuunbarjäärina, mis võimaldab lisaks toiduotsingute ning muude eusotsiaalsete tegevuste kooskõlastamisele tunda koheselt ära ka sissetungija, mistõttu on tekkinud mürmekofiilsetel sinilibliklaste röövikutel teatud morfoloogilised kohastumused (Hölldobler & Wilson, 1990). Sinilibliklaste morfoloogilised kohastumused jagunevad passiivseteks ning aktiivseteks kaitsekohastumusteks (Fiedler, 1991). Passiivseks kaitsekohastumuseks on näiteks sinilibliklaste röövikutel 5-20 korda paksem kutiikul kui enamikul teistel sarnase kehasuurusega liblikaliste röövikutel (Malicky, 1969). Lisaks sellele suudavad enamiku sinilibliklaste röövikud tõmmata enda pea täielikult eesrindmiku kaitsekilbi sisse, kaitstes ennast võimaliku sipelgarünnaku eest (Malicky, 1969). Samuti esinevad sinilibliklastel käitumuslikud kaitsekohastumused. Nii on sinilibliklaste röövikud üldjuhul väga aeglased, mis aitab ära hoida kiiretest äkilistest liigutustest põhjustatud sipelglaste rünnaku (Fiedler, 1991). Osadel sinilibliklaste liikidel on aga välja kujunenud spetsialiseerunud mürmekofiilsed organid, mis soodustavad sipelglastega kooseksisteerimist mitteagressiivsel moel keemilise ning akustilise kommunikatsiooni vahendusel. Selliseid kohastumusi nimetatakse aktiivseteks (Pierce jt, 2002).

2.1.3.1.1 Akustiline signaliseerimine

Kõikidel tänaseni kirjeldatud sinilibliklaste nukkudel, ka mittesipelgaseoselistel liikidel, on olemas stridulatsiooniorgan (Pierce jt, 2002). Helilained tekitab nukkude sakilise viilkujulise jätke hõõrumine vastu kõvenenud plaati (Downey, 1966). Striduleerimise peamine funktsioon on röövloomade ning parasiitide tõrjumine, kuid Travassos ja Pierce (2000) näitasid, et stridulatsiooniorganil on ka sipelglaste värbamisel oluline roll. Sinilibliklase *Jalmenus evagoras* nukkusid, kellel oli stridulatsiooniorgan eemaldatud, ümbritses vähem kaitset pakkuvaid sipelgaid, kui nukkudel, kellel oli stridulatsiooniorgan olemas (Travassos & Pierce, 2000).

Sinilibliklaste röövikutel areneb stridulatsiooniorgan üldiselt rööviku kolmandas kasvujärgus ning funktsioneerib sarnaselt nukkude stridulatsiooniorganile (Pierce jt, 2002). Striduleerimist on täheldatud nii sipelgaseoselistel, kui ka mittesipelgaseoselistel sinilibliklaste liikidel (Devries, 1990; Devries, 1991; Riva jt, 2016). Riva jt (2016) poolt avaldatud uuringus mõõdeti 12 eri liiki sinilibliklase röövikute akustilisi iseärasusi. Töös näidati, et uuritud sinilibliklastel esinevad liigispetsiifilised kutsesagedused, mis ühtivad

nende peremeessipelgate kutsesagedustega ning et heliline signalseerimine on oluline mürmekofiilia komponent.

2.1.3.1.2 Keemiline signalseerimine

Osad sinilibliklaste liigid kasutavad sipelglaste värbamiseks ning meelitamiseks suhkru- ning aminohapperikka sekreedi eritamist (Casacci jt, 2019). Sekreedi eritamiseks on sinilibliklased varustatud spetsiaalse elundiga (ingl. k. *dorsal nectary organ*; DNO), mis asub rööviku tagakeha seitsmendal lülil (Fiedler & Maschwitz, 1989; Leimar & Axén, 1993; Pierce jt, 2002). Aminohapete hulk sekreedis on tugevalt seotud mürmekofiilse suhte olulisusega. Mida tihedamalt on liblikarööviku kasvujärk seotud sipelgatega, seda suurem on aminohapete hulk sekreedis (Daniels jt, 2005). Samuti sõltub väljutatud sekreedi kogus ohutasemest. Nii selgus Agrawal ja Fordyce (2000) uurimuses, et sinilibliklase *Plebejus acmon* röövik eraldas suurema ohu korral rohkem sekreeti ning meelitas ligi rohkem sipelgaid kui madalama ohutasemega kontrollrühmas.

Lisaks DNO'le paiknevad suurel osal sipelgaseoseliste sinilibliklaste röövikutest tagakeha kaheksandal lülil veel kombitsataolised mürmekofiilsed organid (ingl. k. *tentacle organ*; TO). TO'de täpne funktsioon pole teada, kuid hüpoteese on esitatud mitmeid. Mõned autorid on välja pakkunud, et see töötab puute- või visuaalse märguandena (Malicky, 1969). Seda hüpoteesi toetab ka Gnatzy jt (2017) uurimus, kus uuriti põhjalikult roheka taevastiiva (*Polyommatus coridon*) ja ristikeina-taevastiiva (*P. icarus*) röövikute TO'sid ning selgeid eritusnäärmeid ei leitud. Küll aga on mõned autorid leidnud TO'dest ühendeid, mis võivad olla sipelglaste häreferomoonideks (Henning, 1983; Yamagushi & Shirozu, 1988).

Kõikidel seni uuritud sinilibliklaste röövikutel (va *Lyphyra brassolis*) on olemas kogum epidermaalseid näärmeid (ingl. k. *pore cupola organ*; PCO) (Casacci jt, 2019). PCO'de morfoloogia ning jaotus erineb liigiti, kuid üldiselt on sinilibliklastel välja arenenud PCO juba esimeses rööviku kasvujärgus ning näärmete tihedus suureneb iga kestumisega (Malicky, 1969). PCO'l arvatakse olevat kaitsefunktsioon, kuna selle abil eritatakse ka sipelglaste poolt toodetavaid agressiooni maandavaid ühendeid (Malicky, 1969; Pierce, 1984).

Keemilist mimikrit on kirjeldatud mõnedel parasiitsetel sinilibliklastel. Nii on parasitism laialt levinud tähniksinitiibadel, kes on mürmekofiilses suhtes rautsikutega (*Myrmica*) (Wynhoff jt, 2014). Tähniksinitiiva röövikud jäljendavad rautsiku vastsete feromoonide,

mistõttu kantakse nad töösipelgate poolt kolooniasse. Seejärel veedab liblikaröövik sipelgapesas 10-23 kuud, toitudes sipelgatest või neile tööliste poolt toodud toidust (Akino jt, 1999; Wynhoff jt, 2014). Tähniksinitiivad on ka hea näide sellest, kuidas mürmekofiilsete liikide elukäigu tundmine võimaldab efektiivset looduskaitset. Välja surnud Inglismaa nõmme-tähniksinitiiva (*Phengaris arion*) populatsioonid taastati tänu elupaigauuringutest selgunud teadmisele, et taimestiku kõrgus elupaigas on nende jaoks kriitilise tähtsusega, sest sobiv peremeessipelgas elab ainult madala taimestikuga biotoopides (Thomas jt, 2009).

2.2 Sipelglased

2.2.1 Sipelglaste üldiseloomustus

Sipelglased kuuluvad kiletiivaliste (*Hymenoptera*) seltsi, sipelglaste sugukonda. Sipelglasi peetakse üheks maailma mitmekesisemaks sugukonnaks maismaal elavatest lüljalgsetest ning on tähelepanu pälvinud eelkõige oma eusotsiaalse eluviisi ning suure arvukuse tõttu (Kaminski jt, 2013). Hinnanguliselt arvatakse olevat maailmas sipelgaisendeid ligikaudu 20 kvadriljonit (20×10^{15}), mis ületab biomassilt vabaltelavad linnud ja imetajad. Kokku on kirjeldatud ~15 700 erinevat liiki ja alamliiki sipelglasi ning arvatakse, et ligikaudu sama palju on kirjeldamata liike (Schultheiss jt, 2022). Eestis on teadaolevalt 54 erinevat sipelgaliiki (eElurikkus, 2023).

Sipelglaste arvukus ning nende mõju suurele osale maismaa ökosüsteemidele teeb neist olulised võtmeliigid, kellel on otsene ja ka kaudne mõju erinevate maismaa biotoopide liigilisele mitmekesisusele (Hölldobler & Wilson, 1990). Sipelglased moodustavad olulise lüli fosfori ja lämmastikuringes, aidates oma elutegevusega kaasa mulla aereerimisele ning orgaanilise ja mineraalse aine segamisele. Samuti on neil oluline roll erinevate putukapopulatsioonide piiramisel ning erinevate taimede tolmeldamisel, suurendades seeläbi kohalike ökosüsteemide koosluste mitmekesisust (Tuula & Martin, 2013).

Sipelglaste eusotsiaalne eluviis ning arvukus viib nad paratamatult kokku teiste sipelglastega ning nišside kattuvus võib põhjustada konkurentsi. Vepsäläinen ja Pisarski (1982) töötasid välja kolmeastmelise sipelglaste konkurentsihierarhia, mille tipus on territoriaalsed ja agressiivsed liigid (paljud kuklaseliigid; Hölldobler & Wilson, 1990).

Hierarhia keskele paigutuvad sipelgad, kes pole territoriaalsed, kuid kokkupuutel teiste sipelglastega näitavad agressiivset iseloomu (nt. mullamurelane; Savolainen & Vepsäläinen, 1989). Hierarhia alumisel tasemel paiknevad sipelgad, kes väldivad teisi liike ja kolooniaid, kaitstes peamiselt ainult oma pesa (nt. paljud rautsikuliigid) (Savolainen & Vepsäläinen, 1989; Vepsäläinen & Pisarski, 1982).

2.2.2 Perekond murelased

Murelased (*Lasius*) on holarktilise levikuga sipelglaste perekond. Oma levikupiirkonnas on nad üks liigirikkamaid ja arvukamaid perekondi, mis domineerib suurt osa kohalikest mürmekofaunadest (Janda jt, 2004). Kokku on Euroopas teadaolevalt 43 murelase liiki (Borowiec, 2014; Talavera jt, 2015; Seifert & Galkowski, 2016), mis on jaotatud viide erinevasse alamperekonda – *Lasius s.str*, *Cautolasius*, *Dendrolasius*, *Chthonolasius* ja *Austrolasius* (Maruyama jt, 2008). Eestis on teadaolevalt üheksa murelase liiki – liduskarvane murelane ehk hallmurelane (*Lasius alienus*), kuldmurelane (*L. carniolicus*), niidumurelane (*L. flavus*), puumurelane (*L. fuliginosus*), *L. meridionalis*, nõmmemurelane (*L. mixtus*), mullamurelane (*L. niger*), *L. platythorax* ja juuremurelane (*L. umbratus*) (eElurikkus, 2023).

Murelased on musta, pruuni või punase värvusega võrdlemisi väikesed sipelglased (2–10 mm). Oma elupaigakasutuselt on murelased mitmekesised ning neid võib leida nii metsades, niitudel kui ka kõrbetes. Murelased on üldiselt omnivoorsed, toitudes teistest lüljalgsetest, nektarist, seemnetest, mesikastmest jne. Pesa rajatakse üldiselt pinnasesse või puuõõnsustesse (Hölldobler & Wilson, 1990). Koloonia suurus varieerub mõnekümnest isendist 10 000 isendini. Osad liigid moodustavad ka suuri asurkondi, kuhu kuulub arvukalt pesi. Sellised asurkonnad on iseloomulikud vanadele Eesti niidukooslustele (Loodus jt, 2008; Maavara, 1953). Murelased moodustavad mürmekofiilseid suhteid mitmete lüljalgsetega, millest enim uuritud on suhted lehetäiliste (Lang & Menzel, 2011), pärislestaliste (Franks jt, 1991), lühitiiblaste (Akino, 2002) ja sinilibliklastega (Fiedler, 1991).

Teadaolevalt leidub 27 sinilibliklaste liiki, kes on fakultatiivses suhtes murelastega ning kaks liiki (ogasäär-sinitiib ja *Shirozua jonsi*), kus see suhe on obligatoorne (Fiedler, 1991; Fiedler, 2006). Kõikide liikide puhul ei ole mürmekofiilse suhte täpne iseloom teada, kuid ogasäär-sinitiiva elukäiku, kes on obligatoorses mürmekofiilses suhtes murelastega, on võrdlemisi laialt uuritud (Dennis, 2004; Jordano & Thomas, 1992;

Ravenscroft, 1990; Thomas, 1985). Peale munast koorumist hakkavad murelased liblikaröövikut toidutaimel karjatama, pakkudes sellega röövloomade eest kaitset (Jordano & Thomas, 1992). Esimese kasvujärgu jooksul viiakse röövik pessa. Jordano & Thomas (1992) uurimustöös selgus, et liduskarvased murelased kaitsesid ogasäär-sinitiiva röövikuid raudkuklaste (*Formica fusca*) rünnaku eest. Kaitsele vastutasuks eritab röövik aminohapete- ning suhkrurikast eritist. Samuti on väga atraktiivsed murelaste jaoks sinilibliklaste nukud (Jordano & Thomas, 1992). Kõikidel looduses elavate ogasäär-sinitiibade nukkudel on täheldatud murelaste karjatamist (Thomas 1985; Jordano jt, 1992). Peale nukkumist väljuvad valmikud murelaste pesast ning alustavad lendamist. Jordano & Thomas (1992) näitasid, et isegi valmikud on murelastele atraktiivsed, mis on sinilibliklaste mürmekofiilse suhte puhul ebatavaline. Üldiselt välditakse või isegi rünnatakse sipelgaseoseliste sinilibliklaste valmikuid pesast väljumisel (Jordano & Thomas, 1992).

2.2.3 Perekond kuklased

Kuklased (*Formica*) on holarktilise levikuga sipelglaste perekond. Kuklastel on oluline roll metsade ökosüsteemis ning nad mõjutavad oma elutegevusega suuresti metsade mullakvaliteeti ja looma- ning taimekooslusi (Véle jt, 2009). Paljudel Euroopas elavatel kuklaste liikidel on oluline roll erinevate putukapopulatsioonide arvukuse ohjamisel, mürmekofüütide tolmeldamisel ning nad on oluliseks toiduallikaks metsas elavatele lindudele ning teistele loomadele (Lach jt, 2010). Näiteks Eesti pruunkarude populatsiooni toit koosneb suviti suurel määral kuklastest (Keis jt, 2019). Eestis on teadaolevalt 17 kuklaseliiki (eElurikkus, 2023).

Sarnaselt murelastega on kuklased peamiselt omnivoorid, toitudes teistest lüljalgsetest, nektarist, mesikastmest jne. Pesa ehitavad kuklased mulla sisse, kivide alla, kändude õõnsustesse ning arvukalt liike ehitavad maast kõrgema pesa ka metsas olemasolevast materjalist nagu kuuse- või männiokkad, oksapuru ja muld (Hölldobler & Wilson, 1990). Kuklaste massiivsed kolooniad ja suured pesad on elupaigaks paljudele mürmekofiilsetele lüljalgsetele (Lach jt, 2010). Mürmekofiilseid suhteid on arvukalt täheldatud mardikalistega (Kaczmarczyk-Ziemba jt, 2020), pärislestalistega (Khaustov, 2014), lehetäilistega (Züst & Agrawal, 2017) ja sinilibliklastega (Fiedler, 1991). Teada on vähemalt 35 sinilibliklast, kelle elukäik on fakultatiivselt (33 liiki) või obligatoorselt (kaks liiki – mesika-sinitiib ja *Orthomiella rantaijana*) seotud kuklastega (Fiedler, 1991; Fiedler, 2006). Kuigi kuklaste kolooniates on laialt levinud sipelglaste parasiidid, kaasa

arvatud teised kuklaseliigid, ei ole teada kuklasi parasit eerivaid sinilibliklasi (Fiedler, 2012).

Kuklaste taksonoomia on võrdlemisi problemaatiline (Seppä jt, 2010). Üheks põhjuseks võib olla kuklaste seas laialt levinud sotsiaalne parasitism, mis hõlmab teise sipelgaliigi munade kolooniasse viimist ning munadest koorunud valmikute ärakasutamist enda hüvanguks (Romiguier jt, 2018; Borowiec jt, 2021). Erinevate liikide hübriidiseerumine ning ka eri liiki emasipelgate paiknemine ühes pesas teeb morfoloogia põhjal liikide määramise raskeks (Czechowski & Radchenko, 2006; Korczynska jt, 2010). Perekondade siseselt eristatakse paljusid alamperekondi. Molekulaarsete fülogeneetiliste uuringutega on üritatud kirjeldada alamperekondade paiknemisi, kuid konsensuseni ei ole veel jõutud (Pamilo jt, 2009; Goropashnaya jt, 2012; Antonov & Bukin, 2016). Valdavalt jaotatakse palearktilise levikuga kuklased neljaks alamperekonnaks – *Serviformica*, *Raptiformica*, *Coptoformica* ja metsakuklased (*Formica s. str*) (Romiguier jt, 2018).

2.3 Alamsugukond sinitiiblasted

2.3.1 Ogasäär-sinitiib

Ogasäär-sinitiib (*Plebejus argus* Linnaeus, 1758) on sinitiiblaste (*Lycaeninae*) alamsugukonda kuuluv univoltiinne (üks põlvkond aastas) päevaliblikas (Fernández jt, 2015). Levikupiirkond on võrdlemisi lai, ulatudes Vahemere rannikust Skandinaavia ja Soome keskosani. Eestis leidub teda avamaastikel, eriti rabaservades ning nõmmemaastikel (Õunap & Tartes, 2014). Kõige olulisemaks elupaigaks ogasäär-sinitiivale on niiske ning happelise mullaga turbarabad (Thomas, 1985a,b; Vilbas, 2018). Samuti on neile oluliseks elupaigaks metsamaastiku avakooslused, sh raiesmikud, mille pinnas on kuivem ning vähem happelisem kui turbarabadades (Vilbas, 2018). Vaatamata laiale levikule on paljud Põhja- ja Kesk-Euroopa populatsioonid killustunud ning neis on täheldatud liblikate arvukuse märkimisväärset langust (Dennis, 2004; Ravenscroft, 1990; Thomas, 1985). Ogasäär-sinitiiva toidutaimedeks on valdavalt kanarbikulised (*Ericaceae*), kuldkannilised (*Cistaceae*) ning liblikõielised (*Fabaceae*) (Thomas, 1985a,b). Röövikud toituvad näiteks kanarbikul (*Calluna vulgaris*), hiirehernestel (*Vicia*), sinikal (*Vaccinium uliginosum*) ja ristikutel (*Trifolium*) (Ravenscroft, 1990; Thomas, 1985a,b). Emased valmikud munevad munad üldiselt maapinna ligidale rööviku toidutaimede vartele või lehtedele. Ogasäär-sinitiivad talvituvad munadena ning röövikud

kooruvad järgneval kevadel. Röövikud nukkuvad kolmeks nädalaks ning valmikute lennuaeg kestab juuli esimesest poolest augusti keskpaigani (Õunap & Tartes, 2014). Liik on obligatoorses mutualistlikus mürmekofiilses suhtes murelastega (Tabel 1). Murelased pakuvad ogasäär-sinitiivale rööviku ja nuku kasvujärgu vältel kaitset röövloomade ja parasiitide eest ning vastutasuks eritab röövik murelastele aminohapperikast sekreeti (Jordano & Thomas, 1992; Jordano jt, 1992).

Tabel 1. Ogasäär-sinitiiva peremeessipelgate liigid. Kõik liigid (jämedas kirjas) esinevad ka Eestis (Fiedler, 2006; Jordano & Thomas, 1992; Péténian & Nève, 2003).

Sipelgaliik	Eestikeelne nimetus
<i>Lasius niger Linnaeus, 1758</i>	mullamurelane
<i>Lasius alienus Foerster, 1850</i>	liduskarvane murelane, hall murelane
<i>Lasius flavus Fabricius, 1782</i>	niidumurelane
<i>Lasius platythorax Seifert, 1991</i>	

2.3.2 Mesika-sinitiib

Mesika-sinitiib (*Plebejus idas* Linnaeus, 1761) on sinitiiblaste alamsugukonda kuuluv univoltiinne päevaliblikas (Wolf jt, 2005). Oma elupaigakasutuselt ning toidutaimedelt on see liik väga sarnane ogasäär-sinitiivaga, kasutades elupaikadena nõmmemaastikke ja rabaservi ning toidutaimedeks kanarbikku, sinikat, hiirehernest ja ristikut (Õunap & Tartes, 2014). Mesika-sinitiibadel on sarnaselt ogasäär-sinitiivaga kõige olulisemaks elupaigaks niiske ning happelise pinnaga turbarabad. Siiski on sarnaselt ogasäär-sinitiivale ka mesika-sinitiibade teiseks oluliseks elupaigaks raiesmikud, kuid selles biotoobis elavad nad kuivematel ning vähem happelistel pindadel kui turbarabades (Vilbas, 2018). Vaatamata sarnasele elupaigakasutusele on mesika-sinitiib selgelt madalama arvukusega päevaliblikas kui ogasäär-sinitiib (Vilbas, 2018). Mesika-sinitiiva valmikud munevad munad rööviku toidutaimede vartele või lehtedele. Sarnaselt ogasäär-sinitiivaga talvituvad nad munadena ning röövikud kooruvad järgneval kevadel. Röövikud nukkuvad umbes kolmeks nädalaks ning lennuaeg algab juuli esimeses pooles ja kestab augusti keskpaigani (Õunap & Tartes, 2014). Peamine ökoloogiline erinevus ogasäär-sinitiivaga tuleneb peremeessipelgate eelistusest, kus mesika-sinitiib on obligatoorses mutualistlikus suhtes valdavalt kuklastega (Tabel 2), keda on nähtud rööviku toidutaimede peal karjatamas liblikaröövikuid (Fiedler, 2006; Wolf jt, 2005).

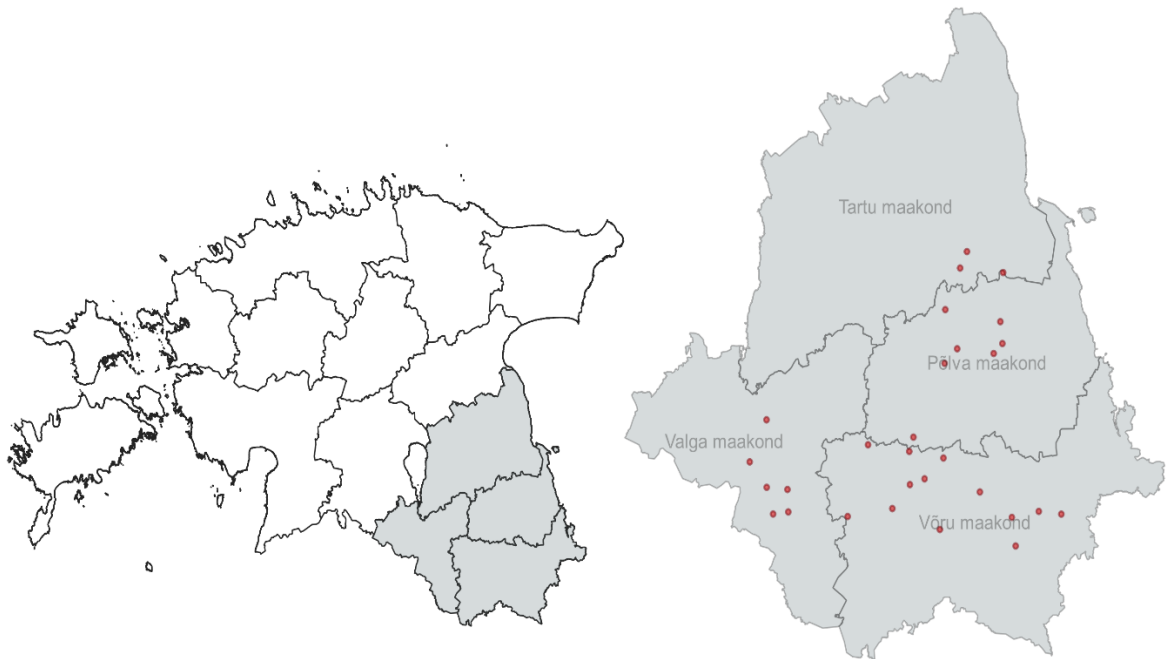
Tabel 2. Mesika-sinitiiva peremeessipelgate liigid. Jämedas kirjas märgitud Eestis leiduvad liigid (Fiedler, 2006; Wolf jt, 2005).

Sipelgaliik	Eestikeelne nimetus
<i>Formica cinerea</i> Mayr, 1853	hallkuklane, sametkuklane
<i>Formica cunicularia</i> Latreille, 1798	tuhmjas kuklane
<i>Formica exsecta</i> Nylander, 1846	kusikuklane, niidukuklane
<i>Formica lefrancoisi</i> Bondroit, 1918	
<i>Formica lemani</i> Bondroit, 1917	
<i>Formica lugubris</i> Zetterstedt, 1838	karukuklane
<i>Formica pratensis</i> Retzius, 1783	liivakuklane, salukuklane
<i>Formica obscuriventris</i> Mayr, 1870	
<i>Formica pressilabris</i> Nylander, 1846	põhjakuklane
<i>Formica rufibarbis</i> Fabricius, 1793	liivikukuklane
<i>Formica selysi</i> Bondroit, 1918	
<i>Lasius alienus</i> Foerster, 1850	liduskarvane murelane, hall murelane
<i>Lasius niger</i> Linnaeus, 1758	mullamurelane

3. Materjal ja metoodika

3.1 Uurimispiirkond ja uurimisalade valik

Käesolev töö kahe sipelgaseoselise päevaliblika elupaigakasutuse parameetrite uurimiseks viidi läbi segametsavööndi majandatavates metsamaastikes Kagu-Eestis (vt Joonis 1), kus valdavaks puistute majandamise võtteks on lageraie. Kokku valiti 29 uurimisala, mis kõik asusid raiesmikel (Joonis 2A). Nimelt oli varasemast teada (Viljur jt, 2020), et mõlemad uurimisalused liigid kasutavad raiesmikke elupaigana laialdaselt. Uurimisalade eelvalikul lähtuti eElurikkuse vaatlusandmetest ning sobivad raiesmikud valiti Maa-ameti ortofotode põhjal (<http://geoportaal.maaamet.ee>). Raiesmike lõplik valik toimus koha peal. Raiesmikke valiti enamjaolt palumetsa kooslustes, kus esines uuritavate liblikaliikidele sobivaid toidutaimi (kanarbik või liblikõielised). Lõppvaliku tegemisel välditi raiesmikke, mis olid valdavas osas võsastunud, sest sellistelt raiesmikelt uuritavad päevaliblikad suurel määral kaovad. Välitööd viidi läbi 2022. aastal uuritavate liblikate lennuajal (ajaperioodil 21.06-30.07).



Joonis 1. Uurimispiirkonna kaart. Parempoolsel kaardil on punasega märgitud kõik uurimispunktid.

3.2 Uurimisaladel mõõdetud muutujad

Kõikidel uurimisaladel mõõdeti välitööde käigus potentsiaalselt liblika arvukust mõjutavaid, nii tehnilisi kui ka elupaika iseloomustavaid, parameetreid. Parameetrid märgiti igas uurimispunktis paber kandjale.

Potentsiaalselt liblikate aktiivsust mõjutavatest muutujatest märgiti välitööde vältel tuule tugevus pallides (0-6; vt täpsemalt Lisa 2), õhutemperatuur püügi algul, päikesepaiste protsent püügi ajal ja püügi toimumise kuupäev ning kellaaeg.

Raiesmikku iseloomustavatest parameetritest mõõdeti vesisust (0-3), võsa kõrgust, raiesmiku suurust ja ümbritseva metsa tihedust (1 – hõre, 2 – pooltihe, 3 – tihe). Raiesmiku parameetrid (nt võsa kõrgus) võivad oluliselt mõjutada liblikate arvukust nii otseselt (nt mikrokliima kaudu) kui ka läbi interaktsioonide (uuritavate liikide puhul läbi toidutaimede ning peremeessipelgate; nt Ravencroft, 1990). Võsa kõrguse hindamisel raiesmikul lähtuti „otsesest meetodist“, kus fikseeritakse taimestiku kõrgus punktis, kuhu ulatub ligikaudu 80% taimedest (Stewart jt, 2001). Raiesmiku pindala saadi kasutades Maa-ameti X-GIS kasutajaliidest (<https://xgis.maaamet.ee/xgis2/page/app/maainfo>)

Taimestikuseoselistest parameetritest hinnati mõlema päevaliblika jaoks potentsiaalselt oluliste toidutaimede ohtruseid. Mõlema päevaliblika röövikutele toidutaimede seas on täheldatud kanarbikku, sinikat ning liblikõielisi (Thomas, 1985a; Wolf jt, 2005). Välitööde vältel dokumenteeriti kõikide nektaritaimede suhteline ohtrus (0-3), liblikõieliste ohtrus (0-3), sinikate ohtrus (0-3), kanarbiku ohtrus (0-3). Taimede suhtelise ohtruse hindamisel lähtuti kohapealsetest vaatlustest (0: puudub, 1: üksikult, 2: väiksemate laikudena, 3: suurte laikudena kuni suurel osal raiesmikust).

Mõlema päevaliblika mürmekofiilse elukäigu tõttu mõõdeti ka raiesmikel elavate sipelglaste perekondade arvukust (vt peatükk 3.3). Uurimistöode vältel hinnati ogasäär-sinitiibade sümbiontide murelaste, mesika-sinitiiva sümbiontide kuklaste ning lisaks ka rautsikute arvukust.

3.3 Hinnangud liblikate peremeessipelgate arvukusele

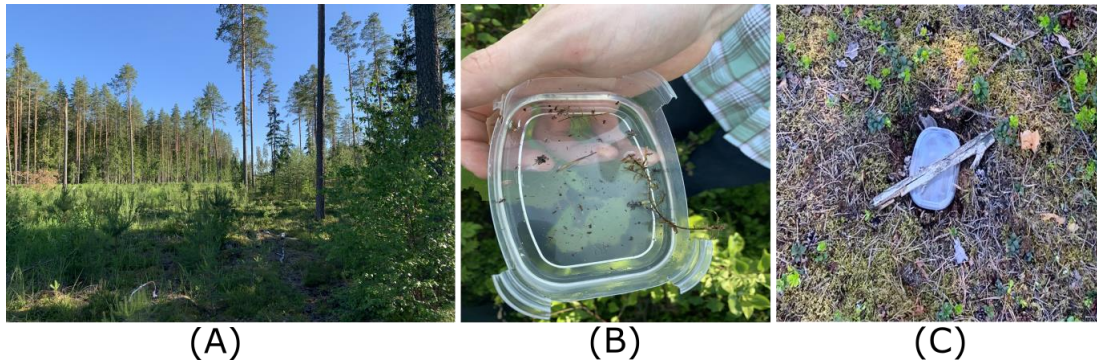
Kuna mõlemad uuritavad päevaliblikad moodustavad obligatoorseid mürmekofiilseid suhteid sipelglastega, uuriti ka raiesmike mürmekofaunat. Raiesmikud on atraktiivsed biotoobid sipelgatele, pakkudes elupaiku näiteks kändude sisse pesa ehitavatele

murelastele (*L. platythorax*) (Włodarczyk jt, 2009) või kändu kuhikpesa alustalana kasutatavatele metsakuklaste (*Formica s.str*) liikidele (Maavara, 1953).

Sipelgate arvukuse hindamiseks raiesmikel kasutati kaht püügimeetodit. Peamiseks püügimeetodiks sipelgate arvukuse hindamisel olid kaevpüünised (ingl. k. *pitfall trap*). Igale raiesmikule paigutati kokku 10 kaevpüünist, seades viis püünist piki raiesmiku läänepiiri ning viis püünist liikudes raiesmiku keskosa poole ida suunas. Sellise paigutuse eesmärk oli seada lõksud raiesmike neisse piirkondadesse, kus mikroklimaatilised tingimused on sipelgatele kõige soodsamad. Püünised paigutati üksteisest kümne meetri kaugusele, et vähendada võimalust, et mitu püünist satuks samade sipelgakolooniate tegevuspiirkonda. Kaevpüünistena kasutati 500 ml plastikkarpe mõõtmetega 109x102x63 mm. Karbi igale küljele lõigati ligikaudu kolme sentimeetri sügavune ava, jättes karbi kumerad nurgad puutumata (Joonis 2B). Karbid kaeti kaanega (Joonis 2C). Nii välditi vihmavee sattumist kaevpüünistesse, kuid tagati samal ajal sipelgate ligipääs püünistesse. Kaevpüünised on efektiivsed kuklaste ja murelaste püüdmisel (Hacala jt, 2021) ning on levinud standardiks mürmekoloogilistel uuringutel (Schultheiss jt, 2022; Véle jt, 2009). Karpide põhja valati 150 ml propüleenglükooli lahust (2/3 propüleenglükool, 1/3 vesi). Propüleenglükool valiti selle heade peibutuse ja säilitamise omaduste tõttu ning selle kasutamine on tõusmas standardiks arvukatel mürmekoloogilistel uuringutel (Calixto jt, 2007; Nakamura jt, 2020). Karbid jäeti raiesmikule keskmiselt üheksaks päevaks.

Püütud sipelgad säilitati 300 ml proovikatsutites propüleenglükooli ja etanooli lahuse sees. Igast kaevpüünisest püütud proovi peal oli kirjas ala kood ning kaevpüünise number (1-10). Kogutud sipelgad määrati kameraalselt perekonnani 2023. aastal ajavahemikus 01.03-21.03, seitse kuud peale välitöid. Määramisel kasutati 20x ja 40x suurendusega stereomikroskoopi (*MOTIC ST-30 SERIES*). Sipelgate määramisel lähtuti Douwes jt (2012) määrast.

Karpide paigaldamise ning ärakorjamise päeval koguti sipelgaid ka kahatamise teel. Kummalgi korral tehti 50 lööki piki raiesmiku läänepiiri ning 50 lööki liikudes ida suunas raiesmiku keskosa poole. Kahatatud sipelgad määrati perekonnani visuaalselt koha peal ning seejärel vabastati. Kahatamist on peetud eriti sobivaks esmase mürmekofauna ülevaate saamiseks (MacGown, 2012). Päevaliblikate arvukust määravate parameetrite analüüsis kasutati ainult kaevpüünistega püütud sipelgate andmeid.



Joonis 2. Näide valituks osutunud raiesmikust (A) ning kaevpüünise ehitus (B) ja paiknemine (C).

3.4 Hinnangud ogasäär- ja mesika-sinitiiva arvukusele

Raiesmikele iseloomulik avatud ning nektaritaimede rikas elukeskkond on atraktiivne arvukatele liblikaliikidele (Viljur & Teder, 2016). Ogasäär- ja mesika-sinitiibadele on raiesmikud ka oluliseks ajutiseks elupaigaks (Vilbas, 2018). Mõlema uuritava sipelgaseoselise päevaliblika arvukuse hindamiseks püüti neid kõikidel uurimisaladel. Välitööd toimusid juuli keskpaigas (21.07-23.07) päikesepaistelisel ja tuulevaiksetel päevadel ajavahemikul 11:00-19:00, kui temperatuur oli 24-31 C°. Liblikaid püüti kasutades liblikavõrke. Liblikapüük kestis igas uurimispunktis kokku 30 minutit, millest 15 minutit püüti liblikaid raiesmiku servas ning 15 minutit raiesmiku keskel (st eemal servadest). Liblikad pandi püügijärgselt surmutisse ning hoiustati 300 ml pudelite sees. Liblikate määramine toimus kameraalselt samal ajaperioodil, kui sipelgate määramine ning uuritavate liikide eristamisel lähtuti Õunapi ja Tartese (2014) määrajast.

3.5 Andmeanalüüs

Elupaiga-parameetrite mõju hindamiseks ogasäär-sinitiiva arvukusele kasutati üldistatud lineaarset mudelit (GLM) ning eeldati kvaasipoissoni (Quasipoisson) jaotust, kuna andmed ei vastanud Poissoni jaotuse eeldustele (jäähajuvus=50,7, vabadusastmete arv=15).

Sõltuvaks muutujaks selles mudelis oli ogasäär-sinitiiva arvukus. Sõltumatute muutujatena kaasati algmudelisse muutujad, mille puhul võis eeldada mõju liblika arvukusele. Samuti kaasati ka tehnilised muutujad, millel eeldati olevat oluline mõju liblikate aktiivsusele. Tehniliste muutujate mõju testiti eelnevalt eraldi mudeliga, kus olid sõltumatute muutujatena õhutemperatuur liblikapüügi algul, tuuletugevus ja kellaaeg

liblikapüügi algul. Kõik tehnilised muutujad osutusid oluliseks või peaaegu oluliseks ning need kaasati algmudelisse. Lisaks kaasati algmudelisse järgnevad sõltumatud muutujad: ümbritseva metsa tihedus, keskmine võsa kõrgus raiesmikul (cm), vesisus (0-3), raiesmiku pindala (m^2), sinika ohtrus (0-3), kanarbiku ohtrus (0-3), liblikõieliste ohtrus (0-3), nektaritaimede ohtrus (0-3) ning murelaste arvukus (logaritmitud kujul). Kõik algmudelisse kaasatud parameetrid standardiseeriti – iga muutuja puhul lahutati selle igast väärtusest keskmine ning jagati seejärel standardhälbega. Ogasäär-sinitiiva lõppmudel saadi üksikute muutujate elimineerimise (*backward elimination*) teel. Nii algkui lõppmudeli puhul testiti ruumilise autokorrelatsiooni olemasolu mudelijääkides kasutades ruumilise autokorrelatsiooni mõõdupuuna Morani I väärtust. Kuna leitud väärtustele vastavad p-väärtused jäid kaugelt olulisuslävendist (0,05), siis ruumilise informatsiooni kaasamist alg- ja lõppmudelisse ei peetud vajalikuks.

Elupaiga parameetrite mõju hindamiseks mesika-sinitiiva arvukusele kasutati nullväärtuste ülesindatust arvestavat üldistatud lineaarset mudelit (ingl. k. *GLM with zero-inflated data*) ning kuna mudelijääkides esines ülehajuvust, siis eeldati negatiivset binoomjaotust.

Sõltuvaks muutujaks selles mudelis oli mesika-sinitiiva arvukus. Kuna andmed mesika-sinitiiva arvukuse sisaldasid palju nulle, siis arvatavasti sel põhjusel samu muutujaid sisaldanud algmudel, mis tehti ogasäär-sinitiivale, ei konvergeerunud. Seetõttu jäeti mesika-sinitiiva algmudelisse ainult need parameetrid, millel võinuks eeldada selget ennustatavat mõju mesika-sinitiiva arvukusele. Samuti jäeti sellest mudelist välja tehnilised parameetrid. Sellesse lihtsustatud mudelisse jäid võsa kõrgus raiesmikul, vesisus, raiesmiku suurus, kanarbiku ohtrus, nektaritaimede ohtrus ja kuklaste arvukus (logaritmitud kujul). Lõppmudel saadi jällegi üksikute muutujate elimineerimise teel. Samuti testiti nii alg- kui lõppmudeli puhul ruumilise autokorrelatsiooni olemasolu mudelijääkides kasutades ruumilise autokorrelatsiooni mõõdupuuna Morani I väärtust. Kuna vastavad p-väärtused olid suuremad kui 0,05, siis ruumilise informatsiooni kaasamist mudelitesse ei peetud vajalikuks.

Kuna osades uurimispunktides olid mõned kaevpüünised ümber läinud või rikutud, siis standardiseeriti saadud sipelgate püügi tulemused vastavalt lõksude arvule (võrdekujulise võrrandi abil). Analüüsis kasutatud kaevpüüniste tulemused logaritmiti.

Selleks, et hinnata sipelgate asustumustreid raiesmiku piires ja võimalikku nišijaotust, võrreldi kaevpüünistega saadud proovide (raiesmiku servas ja keskosas) tulemusi. Kuna sipelgapüügi andmed ei olnud normaaljaotusega, siis analüüsiti tulemusi kasutades mitteparameetrilist paariviisilist Wilcoxon'i testi.

Andmeanalüüs viidi läbi kasutades statistilise tarkvara R versiooni 4.2.3 (R Core Team, 2023). Mudeli koostamiseks ning analüüsideks kasutati *MASS* (Venables & Ripley, 2002) ja *glmmTMB* (Brooks jt, 2017) pakette. Ruumilise autokorrelatsiooni testimiseks kasutati *ape* (Paradis & Schliep, 2019) ja *geosphere* (Hijmans, 2022) pakette. Graafikute tegemiseks kasutati *ggplot2* (Wickham, 2016) ja *corrplot* (Wei & Simko, 2021) pakette. Enne mudelite koostamist hinnati sõltumatute muutujate korreleeritust (Lisa 1).

3.6 Töö autori roll

Töö autoriks on Aivar-Erik Pärna. Uurimismaterjali kogumise viis läbi töö autor koos loomaökoloogia õppetooli magistrandi Helerin Lillelehega. Uurimismaterjalide kogumisel täidetud protokoll'i valmistamisel juhinduti Keskkonnaameti päevaliblikate seiretöö ankeedi (<https://keskkonnaagentuur.ee/>) parameetritest. Protokoll'i valmimisele aitasid kaasa juhendajad Tiit Teder ja Toomas Esperk. Sipelgate määramise viis läbi töö autor iseseisvalt lähtudes Douwes jt (2012) juhendist. Liblikaliikide määramist juhendasid esialgu Toomas Esperk ja Tiit Teder ning edaspidiselt lähtuti Õunapi ja Tartese (2014) juhendist. Andmeanalüüsis nõustasid töö autorit Toomas Esperk, Tiit Teder ja Ants Kaasik. Andmete analüüsimiseks kasutatud mudelite R-i baaskriptid sai töö autor Tiit Tederilt ning nende baasil viis statistilised protseduurid (mudelite koostamine ja lihtsustamine) töö autor läbi iseseisvalt. Töös esitatud graafikud valmistas töö autor iseseisvalt R-is. Uurimistöö kirjaliku osa valmistas töö autor iseseisvalt, lähtudes juhendajate poolt antud tagasisidest.

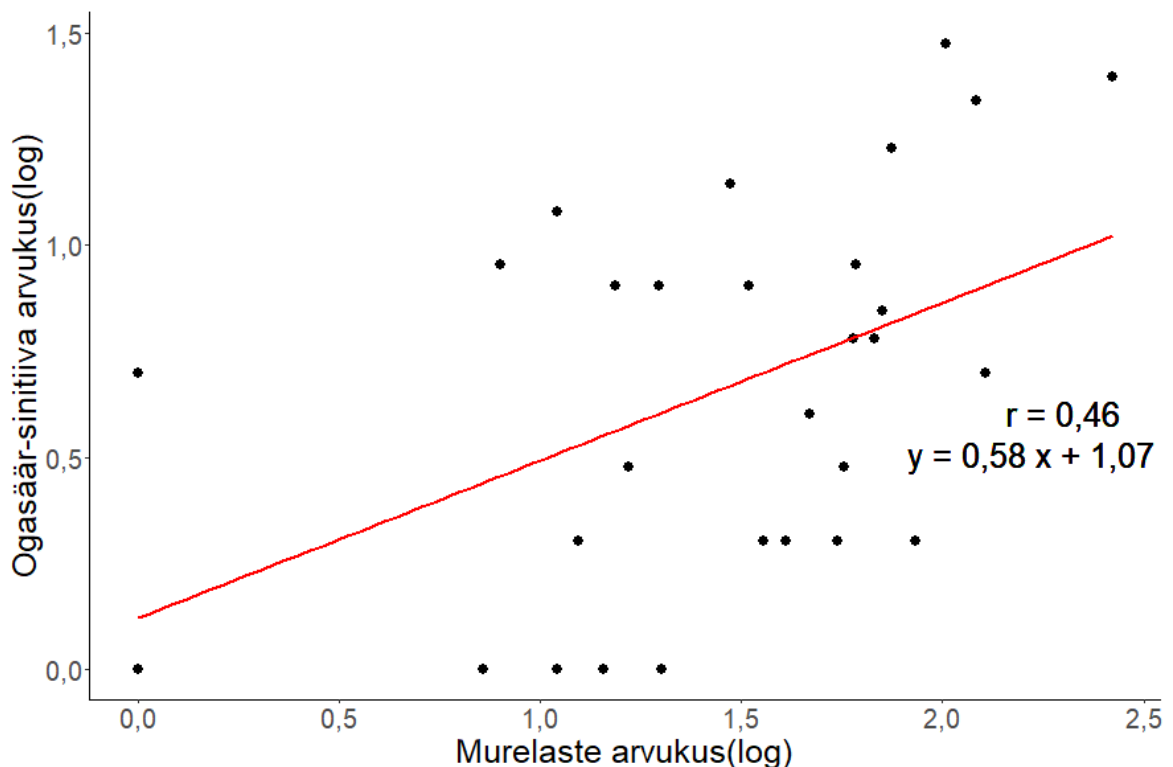
4. Tulemused

4.1 Ogasäär-sinitiiva elupaigakasutust ennustavad parameetrid

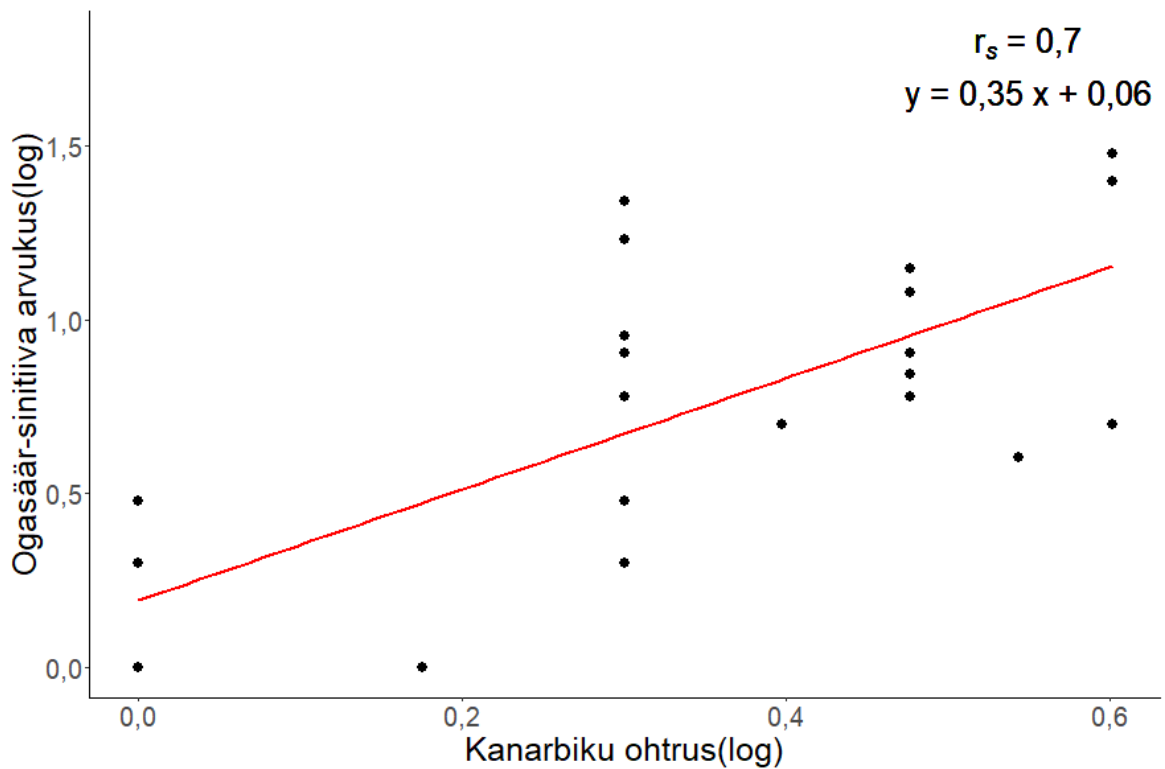
Ogasäär-sinitiibasid leidis 25 raiesmikul 29st ning nende keskmine püütud isendite arv antud raiesmikel oli 7,8 (maksimum 29 isendit; mediaan 5,5). Elupaiga-parameetrite mõju ogasäär-sinitiiva arvukusele uuriti kasutades üldistatud lineaarseid mudeleid. Lõppmudelisse (Tabel 3) jäid statistiliselt oluliste muutujatena murelaste arvukus (Joonis 3) ning kanarbiku ohtrus (Joonis 4).

Tabel 3. Ogasäär-sinitiiva üldistatud lineaarse lõppmudeli tulemused.

muutuja	hinnang	standardviga	t	p
Kanarbiku ohtrus	0,61	0,16	3,70	0,001
Murelaste arvukus	0,43	0,18	2,45	0,02



Joonis 3. Seos ogasäär-sinitiiva arvukuse ja murelaste arvukuse (mõlemad logaritmitud kujul) vahel. Korrelatsioonikordaja saadi kasutades parameetrilist Pearsoni korrelatsioonanalüüsi. Seost on visualiseeritud lineaarse regressiooni joone abil.



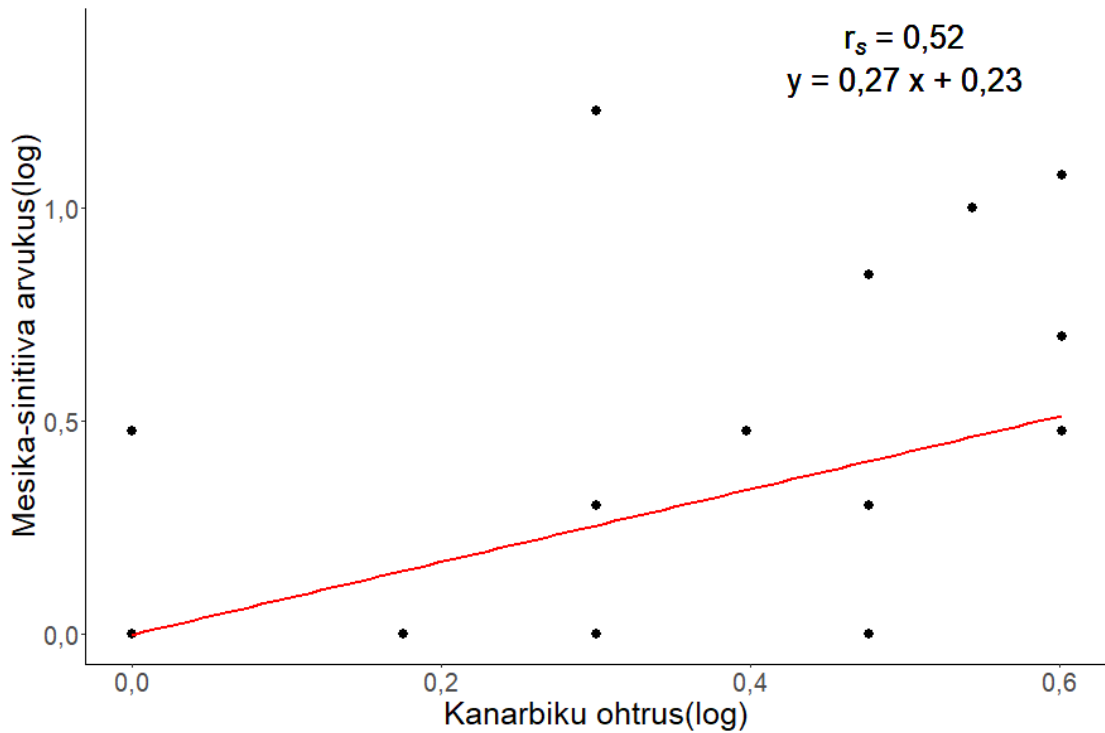
Joonis 4. Seos ogasäär-sinitiiva arvukuse ja kanarbiku ohtruse (mõlemad logaritmitud kujul) vahel. Korrelatsioonikordaja saadi kasutades mitteparameetrilist Spearmani korrelatsioonanalüüsi. Seost on visualiseeritud lineaarse regressiooni joone abil.

4.2 Mesika-sinitiiva elupaigakasutust ennustavad parameetrid

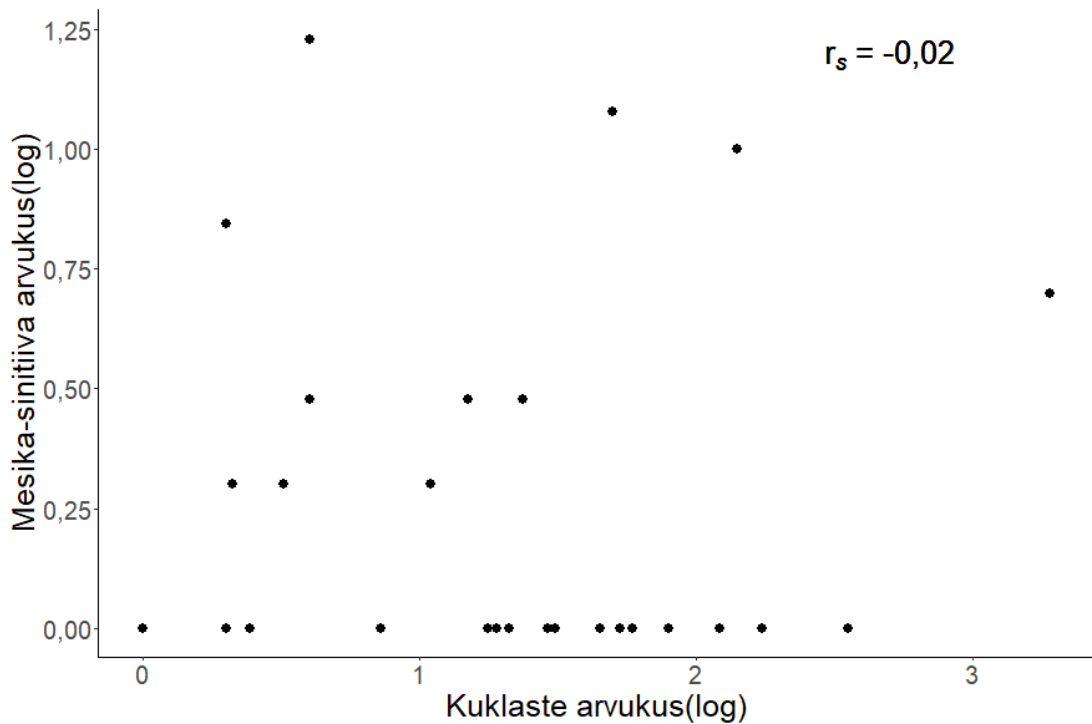
Mesika-sinitiibu leidis 13 raiesmikul 29st ning keskmine püütud isendite arv neil raiesmikel oli viis (maksimum 16 isendit; mediaan 2). Mesika-sinitiib jagas elupaika ogasäär-sinitiivaga kõigil 13 raiesmikul. Elupaigaparameetrite mõju mesika-sinitiiva arvukusele hinnati nullväärtuste ülesindatust arvestava üldistatud lineaarse mudeli abil. Lõppmudel is jäi statistiliselt oluliseks ainult kanarbiku ohtrus (Joonis 5). Mesika-sinitiiva peremeessipelgate - kuklaste - arvukusel statistiliselt olulist mõju mesika-sinitiiva arvukusele (Joonis 6) ei leitud.

Tabel 4. Mesika-sinitiiva üldistatud lineaarse lõppmudeli tulemused.

muutuja	hinnang	standardviga	z	p
Kanarbiku ohtrus	0,90	0,44	2,05	0,04



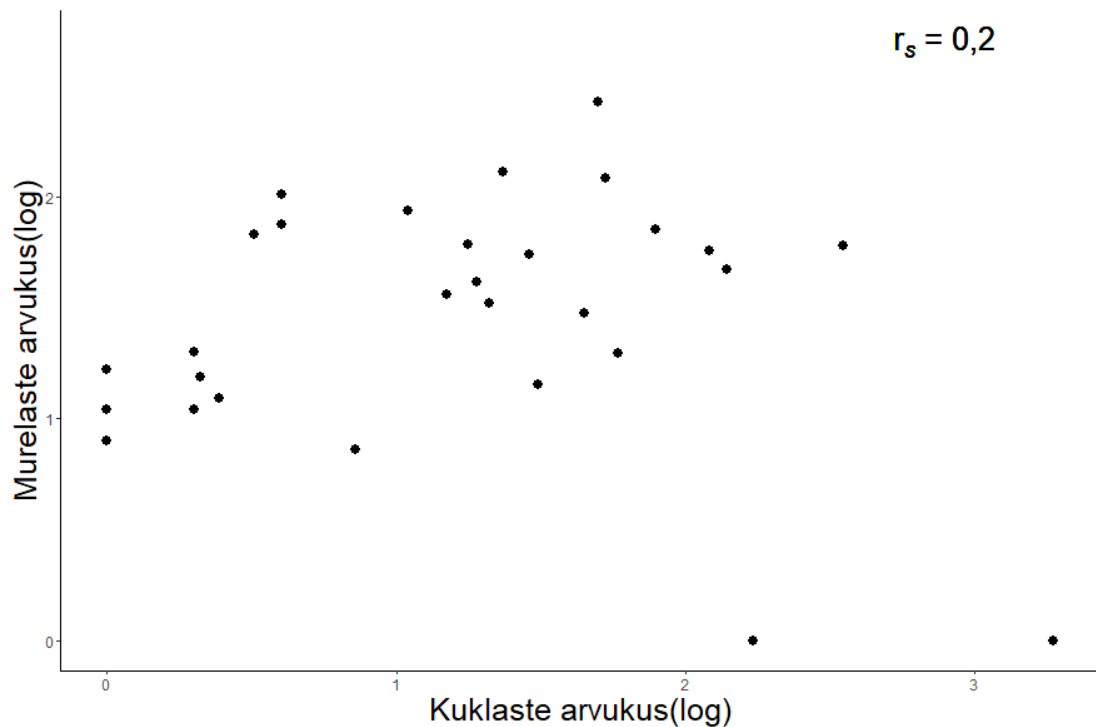
Joonis 5. Seos mesika-sinitiiva arvukuse ja kanarbiku ohtruse (mõlemad logaritmitud kujul) vahel. Korrelatsioonikordaja saadi kasutades mitteparameetrilist Spearmani korrelatsioonanalüüsi. Seost on visualiseeritud lineaarse regressiooni joone abil.



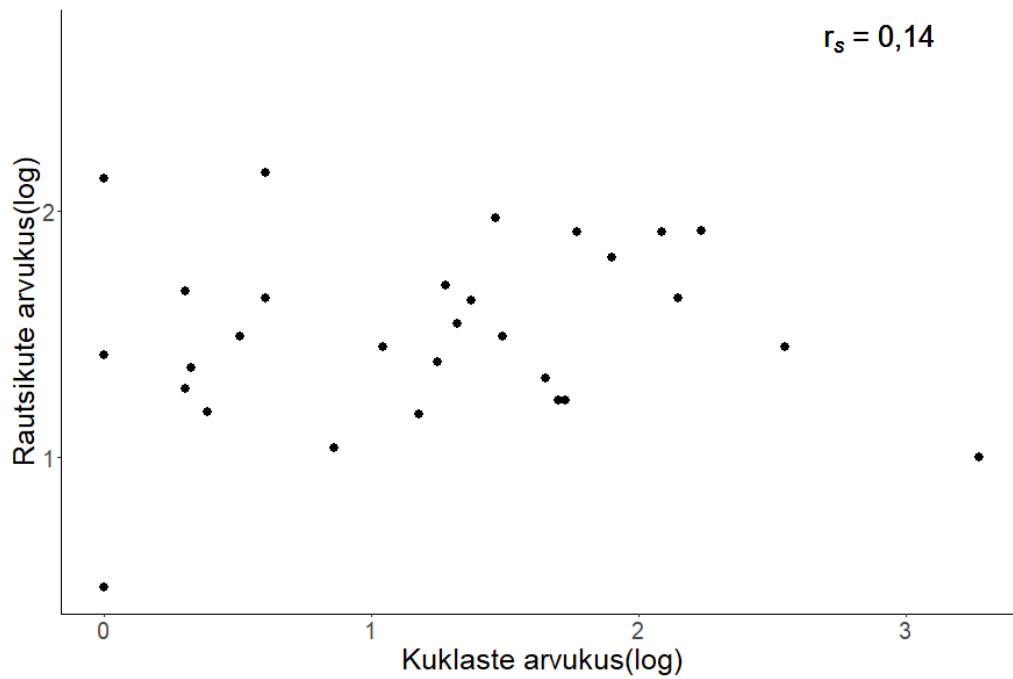
Joonis 6. Mesika-sinitiiva arvukuse ja kuklaste arvukuse (mõlemad logaritmitud kujul) vahel seos puudus. Korrelatsioonikordaja saadi kasutades mitteparameetrilist Spearmani korrelatsioonanalüüsi.

4.3 Seosed kuklaste, murelaste ja raatsikute arvukuse vahel

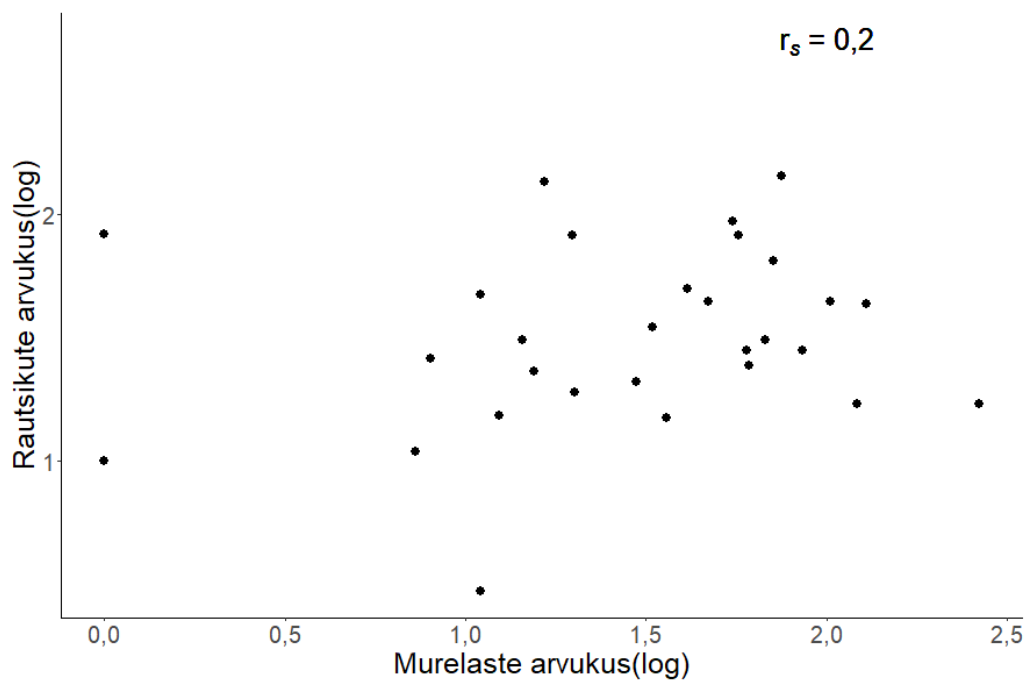
Töös uuriti ka seoseid sipelglaste perekondade arvukuse vahel, et hinnata, kuivõrd erinevate sipelgarühmade vaheline konkurents võiks mõjutada kahe uuritava sinitiiiva kooseksisteerimise mustreid (Joonised 7, 8, 9). Mitteparameetrilised (Spearmani) korrelatsioonid perekondade arvukuse vahel olid nõrgad ning statistiliselt mitte olulised.



Joonis 7. Kuklaste arvukuse ja murelaste arvukuse (mõlemad logaritmitud kujul) vahel seos puudus. Korrelatsioonikordaja saadi kasutades mitteparameetrilist Spearmani korrelatsioonanalüüsi.



Joonis 8. Kuklaste arvukuse ja rautsikute arvukuse (mõlemad logaritmitud kujul) vahel seos puudus. Korrelatsioonikordaja saadi kasutades mitteparameetrilist Spearmani korrelatsioonanalüüsi.



Joonis 9. Murelaste arvukuse ja rautsikute arvukuse (mõlemad logaritmitud kujul) vahel seos puudus. Korrelatsioonikordaja saadi kasutades mitteparameetrilist Spearmani korrelatsioonanalüüsi.

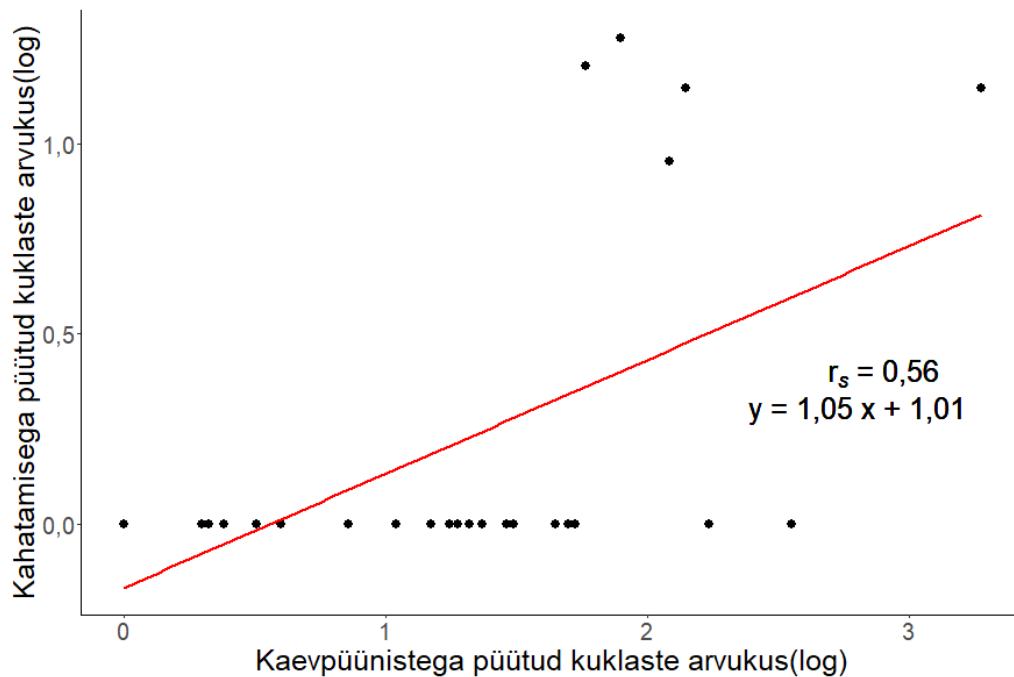
4.4 Võrdlus raiesmiku servast ning keskosast püütud sipelgate arvukuse vahel

Töös uuriti ka seda, kas kuklaste, murelaste ning rautsikute arvukus erineb olenevalt sellest, kuhu kaevpüünised püstitati (raiesmiku serva või keskosas). Tulemusi analüüsiti kasutades mitteparameetrilist paariviisilist Wilcoxon testi. Kuklaste arvukus raiesmiku servas oli suurem kui raiesmiku keskosas ($V=254,5$, $N=26$, $p=0,046$). Keskmiselt saadi kuklasi servas 75,7 (Mediaan: 18,5) ning keskosas 47,5 (Mediaan: 6) isendit. Murelaste ning rautsikute puhul ei tulnud arvukuse erinevused raiesmiku servas ning keskosas statistiliselt oluliseks. Keskmiselt leidis murelasi raiesmiku servas 26,4 (mediaan 14) ning keskosas 25,6 (mediaan 14) ja rautsikuid servas 21,9 (mediaan 14) ning keskosas 21,2 isendit (mediaan 14).

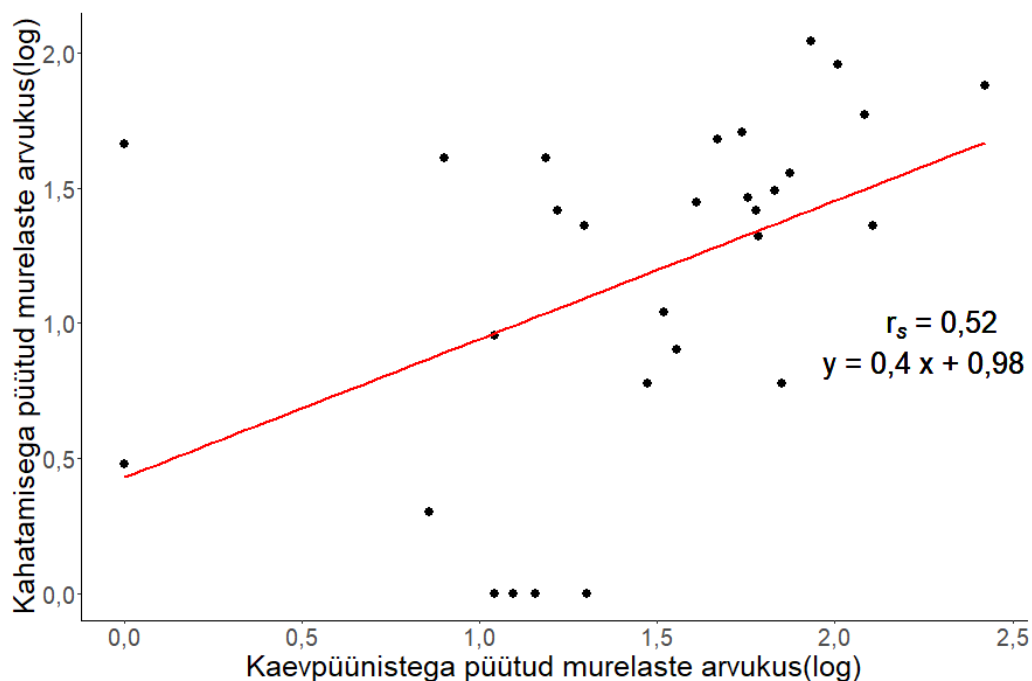
4.5 Kaevpüüniste ning kahatamise tõhusus sipelgate arvukuse hindamisel

Antud töös võrreldi ka kahatamist ning kaevpüüniseid kui sipelgate arvukuse hindamise meetodeid, kasutades mitteparameetrilist (Spearmani) korrelatsioonanalüüsi. Püügimeetodite tulemused olid tugevalt korreleerunud nii kuklaste (Joonis 10) kui ka murelaste (Joonis 11) arvukuse hindamisel.

Samas oli püütud isendite arv kaevpüüniseid kasutades tunduvalt suurem kui ka kuklaste puhul. Kokku saadi kuklasi 26 raiesmikult 29st. Kõigil 26 raiesmikul, kus kuklasi püüti, saadi neid ka kaevpüünisega. Seevastu kahatamise teel saadi kuklasi pelgalt kuuel raiesmikul. Kaevpüünistega saadi kuklasi keskmiselt 118 (mediaan 17) isendit raiesmiku kohta ning kahatamise teel vaid 2,6 (mediaan 0). Kõige arvukamalt saadi ühelt raiesmikult kuklasi kaevpüünistega 1885 ning kahatamise teel 18. Murelasi saadi kõikidelt raiesmikelt. Kaevpüüniste abil tuvastati murelasi 27 raiesmikult ning kahatamise abil 25 raiesmikult. Neljal raiesmikul saadi murelasi ainult kaevpüüniste abil ning kahel raiesmikul ainult kahatamise abil. Keskmiselt saadi murelasi igal raiesmikul kaevpüünistega 50 ning kahatamise teel 28,5 isendit (maksimum kaevpüüniste abil 264 ning kahatamise teel 110 isendit; mediaanid vastavalt 35 ja 25). Rautsikuid püüti kõikidel raiesmikel. Kaevpüünistega saadi rautsikuid keskmiselt 26,7 (mediaan 30) isendit raiesmiku kohta (maksimum 142 isendit). Kahatamisel rautsikute arvukust ei märgitud.



Joonis 10. Seos kaevpüüniste ja kahatamise teel saadud kuklaste arvukuse (mõlemad logaritmitud kujul) vahel. Korrelatsioonikordaja saadi kasutades mitteparameetrilist Spearmani korrelatsioonanalüüsi. Seost on visualiseeritud lineaarse regressiooni joone abil.



Joonis 11. Seos kaevpüüniste ja kahatamise teel saadud murelaste arvukuse (mõlemad logaritmitud kujul) vahel. Korrelatsioonikordaja saadi kasutades mitteparameetrilist Spearmani korrelatsioonanalüüsi. Seost on visualiseeritud lineaarse regressiooni joone abil.

5. Arutelu

Inimese mõjutatud maastikes saavad nii ogasäär- kui ka mesika-sinitiibadele järjest olulisemaks elupaigaks majandavate metsamaastike avakooslused, sh raiesmikud (Vilbas, 2018; Viljur jt, 2020). Seetõttu keskenduti selles töös mõlema päevaliblika elupaigakasutust määravate parameetritele just selles biotoobis. Mõlema liigi arvukust ennustavaks elupaigaparameetriks osutus röövikute toidutaimede kanarbiku ohtrus. Ogasäär-sinitiiva arvukust ennustavaks parameetriks oli veel lisaks peremeessipelgate (murelaste) arvukus. Mesika-sinitiiva peremeessipelgate (kuklaste) arvukus statistiliselt oluliseks päevaliblika arvukust ennustavaks parameetriks ei tulnud.

Kuna mõlemad uuritavad päevaliblikad moodustavad obligatoorselt mürmekofiilseid suhteid sipelgatega, siis uuriti ka raiesmike mürmekofaunat. Murelaste, kuklaste ning rautsikute arvukuste vahelised seosed statistiliselt oluliseks ei osutunud, mis lubab arvata, et perekondade tasemel on sipelgate omavaheline konkurents raiesmikel suhteliselt tagasihoidlik. See omakorda võimaldab oletada, et sipelgate omavahelised suhted ei mõjuta kahe uuritud päevaliblika koosseksistentsi mustreid.

5.1 Ogasäär-sinitiib

Ogasäär-sinitiib on Eestis võrdlemisi laialdaselt levinud päevaliblikas, keda võib leida nii rabaservades kui ka nõmmemaastikel (Õunap & Tartes, 2014). Oluliseks elupaigaks ogasäär-sinitiivale on ka majandavate metsamaastike avakooslused, sh raiesmikud (Vilbas, 2018).

Suhteliselt ootuspäraselt osutus ogasäär-sinitiiva arvukust ennustavaks elupaigaparameetriks kanarbiku ohtrus. Kanarbik on oluline toidutaim ogasäär-sinitiiva röövikutele ning uuringud on näidanud, et valmikud munevad tihtipeale just kanarbikule (Ravenscroft, 1990; Thomas, 1985a,b). Ogasäär-sinitiibade röövikud eelistavad nooremaid madalamakasvulisi kanarbikutaimi, mida leidub tihtipeale häiringujärgsetel biotoopidel nagu raiesmikud, kus nad pioneerliigina kasvama hakkavad (Ravenscroft, 1990; Thomas, 1985a). Kanarbik on olemas juba Eesti palumetsade alusrindes, kuid on tihtipeale alla surutud teiste varju eelistavate taimede poolt (T. Teder, pers. komm). Noore kanarbiku võrsed on toitainete poolest rikkamad, kui vanemate taimede võrsed, mistõttu on ootuspärane, et röövikud just noori toidutaimi eelistavad (Miller, 1979). Kontrastina Jordano jt (1992) uurisid ogasäär-sinitiiva arvukust määravaid parameetreid

Inglismaa nõmmedel/rohumaadel ning seal leiti kanarbiku ohtrus olevat negatiivses korrelatsioonis ogasäär-sinitiiva arvukusega. Sealsete populatsioonide arvukus oli positiivselt korreleerunud halli eerikaga (*Erica cinerea*). Kanarbiku negatiivne seos ogasäär-sinitiiva arvukusega on ilmselt põhjustatud halli eerika ja kanarbiku vahelisest negatiivsest korrelatsioonist (Ravenscroft, 1990). Ravenscrofti uurimus näitas, et mida kõrgem on halli eerika ohtrus, seda madalam on kanarbiku ohtrus ning vastupidi. Teiste kirjanduses mainitud toidutaimede (sinikas, liblikõielised) ohtrus ogasäär-sinitiibade arvukusega ei seostunud, mille tõttu on alust arvata, et nende roll toidutaimena on Eestis elavate ogasäär-sinitiibade populatsioonidele marginaalne.

Oluliseks ogasäär-sinitiiva arvukust ennustavaks parameetriks osutus ka murelaste arvukus. Ogasäär-sinitiib on obligatoorses mutualistlikus suhtes murelastega (Fiedler, 2006; Jordano jt, 1992; Jordano & Thomas, 1992). Murelased kaitsevad ogasäär-sinitiiva röövikuid ja nukke parasiitide ning kiskjate eest, saades vastutasuks röövikute poolt toodetud toitainerikast sekreeti (Jordano & Thomas, 1992). Ogasäär-sinitiiva arvukuse positiivset korrelatsiooni murelaste arvukusega on täheldatud ka Inglismaal ning Hispaanias (Jordano jt, 1992; Ravenscroft, 1990). Sellised mustrid on eelkõige levinud sinilibliklaste ja nurmenukulibliklaste sugukondades, kus sipelgaseoselisus on laialt levinud (Fiedler, 1991; Pierce jt, 2002). Oluline on ka arvestada, et korrelatiivseid seoseid uurides ei saa kunagi põhimõtteliselt välistada ka seda, et liblikate arvukuse ja neile oluliste ressursside ohtruse positiivset seost vahendavad mingid muud faktorid.

5.2 Mesika-sinitiib

Mesika-sinitiib on sarnaselt ogasäär-sinitiivale Eestis üsna laialdase levikuga päevaliblikas, keda leidub happelise mullaga rabaservades, nõmmemaastikel (Õunap & Tartes, 2014) ja raiesmikel, kus nad jagavad tihtipeale elupaika ogasäär-sinitiivaga (Vilbas, 2018). Vaatamata sarnasele elupaigakasutusele, on mesika-sinitiiva esinemissagedus sellistes elupaikades märkimisväärselt madalam kui ogasäär-sinitiival (Vilbas, 2018). Käesolevas töös osutus ainukeseks mesika-sinitiiva arvukust ennustavaks parameetriks kanarbiku ohtrus. Kuigi kanarbikul toituvaid mesika-sinitiibasid on täheldatud ka Eestis (Viidalepp & Remm, 1996), pole siin tehtud selle liigi kohta ühtegi toidutaimi käsitlevat uuringut. Analüüsi tulemusena on põhjust järeldada, et kanarbik on oluline toidutaim Eesti mesika-sinitiiva populatsioonidele.

Samuti pole uuritud mesika-sinitiiva mürmekofiilse suhte täpsemat iseloomu. Kuigi kirjanduses on täheldatud mesika-sinitiiva suhet kuklastega obligatoorsena (Fiedler, 2006), ei ole nende suhte iseloomu detailselt uuritud. Kuklaste arvukuse mõju mesika-sinitiiva arvukusele ei tulnud analüüsis statistiliselt oluliseks ning selle valimi põhjal ei õnnestunud seose olemasolu tõestada. Andmestikus leidis uurimisalasid, kus mesika-sinitiib oli olemas, kuid kuklasi ei leidunud kaevpüünistes ega saadud ka kahatamise teel. Kuna kuklaseid saadi kahatamise teel harva ning enamus püügiandmeid tuli kaevpüüniste abil, siis ei saa välistada, et kaevpüünised olid paigutatud kuklaste radadest eemale. Kuklased (nt mesika-sinitiiva sümbiont hallkuklane; Fiedler, 2006) on toidurännakute raadiuselt konservatiivsemad kui murelased (Markó & Czechowski, 2004), siis on eeldatavasti oluline, eelkõige mesika-sinitiibadele, et nii rööviku toidutaim (kanarbik) kui ka peremeessipelgad (kuklased) oleks ruumiliselt kattuvad ning liblikaröövikutele samaaegselt kättesaadavad.

Lisaks on Fiedleri (2006) artiklis välja toodud mesika-sinitiiva võimalik mürmekofiilne suhe murelastega (mulla- ning liduskarva murelastega) ning ei saa välistada, et Eesti mesika-sinitiibadele sobivad peremeessipelgateks ka nemad. Sinilibliklase kohastumust uue peremeessipelgaga kirjeldati hiljuti Dexheimeri jt (2021) poolt avaldatud uuringus, kus Euroopast Ameerikasse levinud võõrliigil ristikehina-taevastiival (*Polyommatus icarus*) täheldati mürmekofiilset suhet kohaliku murelaseliigiga (*Lasius neoniger*). Kuigi ristikehina-taevastiibade suhet sipelgatega on kirjeldatud fakultatiivsena (Fiedler, 2006), ei saa välistada, et ka mesika-sinitiib on võimeline vajadusel kohanema mõne teise peremeessipelgaliigiga.

Mesika-sinitiiva ja kuklaste mürmekofiilse suhte iseloomu kirjeldava kirjanduse puudumise tõttu ei saa ka kindlalt väita, et tegu on obligatoorse suhtega, mistõttu kuklaste olemasolu ei pruugi olla mesika-sinitiiva arvukust määravaks parameetrik. Alternatiivina võib mesika-sinitiib olla peremeessipelga valikul väga liigi-, mitte perekonnaspetsiifiline, mida obligatoorses suhtes olevad sinilibliklased ka tihtipeale on (Pierce jt, 2002). Kuna kuklased on üldjuhul võrdlemisi agressiivsed sipelgad (nt *Formica exsecta* – kusikuklane ehk niidukuklane; Martin jt, 2008), siis võis mesika-sinitiiva mitteperemees kuklaseliikide arvukus olla negatiivselt korreleerunud mesika-sinitiibade arvukusega. Lisaks on mõningad kuklaseliigid (liivikukuklane, tuhmjas kuklane, karukuklane) suuresti mõjutatud häiringutest (Mabelis & Korczyńska, 2012;

Pontin, 1996; Punttila jt, 1991) ning seetõttu võivad paljud pealtnäha sobilikud raiesmikud osutada peremees-sipelgaliigi puudumise tõttu ebasobivaks.

5.3 Sipelgaperekondade koosseis ning arvukuse suhe

Mõlema uuritava päevaliblika mürmekofiilse elukäigu tõttu uuriti selles töös ka raiesmike mürmekofaunat. Sipelgakooslused määrati perekonnani, neist kõige esindatumad olid kuklased, murelased ja rautsikud. Eelnimetatud kolme peamise perekonna laialdane esindatus raiesmikel on ootuspärane, kuna antud perekonnad on arvukuselt ühed esindatumad nii Eestis kui ka üldisemalt Euroopas (nt Seifert 2017; Vepsäläinen jt, 2008). Tähelepanuväärseks osutus antud perekondade vaheliste arvukuste vähenemise korreleeritus raiesmikel (Tabel 7.). See võib olla ka põhjuseks, miks sipelglaste omavahelised suhted ei kandu mõjutama uuritud päevaliblikate koosinemist.

Mitmed uuringud on näidanud, et kuklased mõjutavad teiste sipelgaliikide arvukust negatiivselt (Cherix & Bourne, 1980; Higashi & Yamauchi, 1979; Trigos Peral jt, 2016). Teisalt, kuigi kuklaste seas laialt levinud agressiivne ning territoriaalne iseloom võib ühe liigi arvukust vähendada, võib see ka samal ajal luua võimaluse teisele liigile laiemaks levikuks. Näiteks Rosengren (1986) näitas, et kännukuklase (*Formica truncorum*) kolooniad mõjutasid negatiivselt mullamurelaste pesade arvukust, mis omakorda konkurentsi vähenemise tõttu tõstis niidumurelaste kolooniate arvukust. Kuna käesolevas uurimuses määrati liike perekonnani, siis võib perekondade vahelise arvukuse vähenemise korreleeritus olla osaliselt põhjendatav ka sellega, et konkurents väljendub olulisel määral just liigilisel skaalal.

Samuti on mitmed sipelgaliigid kohastunud koos eksisteerima, täites erinevaid nišše. Markó & Czechowski (2004) uurisid liivaluidetel elupaika jagavate murelaste *Lasius psammophilus* ja hallkuklaste kooseksisteerimise mehhanisme. Uuringu tulemustest selgus, et *L. psammophilus* eelistab toidurännakuid korraldada madalama temperatuuri ning kõrgema niiskusega perioodidel, vähendades seeläbi kokkupuuteid hallkuklastega. Samuti on *L. psammophilus* toidurännakud distantsilt palju ulatuslikumad kui hallkuklastel, kes korraldavad toiduotsinguid peamiselt pesa läheduses. Selle tulemusel suudavad mõlemad liigid koos-eksisteerida vähese konkurentsi, täites erinevaid aja- ning ruumi põhiseid nišše (Markó & Czechowski, 2004). Territoriaalsete ja madala konkurentsivõimega sipelglaste kooseksisteerimisel on täheldatud teistsugust strateegiat (Vepsäläinen & Czechowski, 2013). Vepsäläinen ja Czechowski (2013) näitasid, kuidas

punarautsikud (*Myrmica rugulosa*) vältisid agressiooni tardudes kokkupuutel territoriaalsete puumurelastega (*Lasius fuliginosus*). Puumurelased ignoreerisid tardunud punarautsikuid, kes ohu taandumisel jätkasid lehetäide *Stomaphis quercus* karjatamist. *S. quercus* on reeglina mürmekofiilses suhtes ainult puumurelastega, kuid uurimustöö demonstreeris, kuidas mitteterritoriaalsed sipelgad saavad allaheitliku strateegia abil edukalt täita territoriaalsete sipelgatega sarnast nišši ilma suurema konfliktita. Sellist kooseksisteerimise strateegiat on täheldatud ka teiste rautsikuliikide seas (Vepsäläinen & Czechowski, 2013). On võimalik, et analoogsete kooseksisteerimise strateegiate tõttu on ka antud töös uuritud sipelglaste rühmade vaheline arvukus nõrgalt korreleerunud.

Raiesmike mürmekofauna niššijaotuse selgitamiseks võrreldi selles töös ka raiesmiku servast ning keskelt kaevpüüinistega püütud sipelgate arvukusi. Kuklaste arvukus oli raiesmiku servades oluliselt suurem kui raiesmiku keskosas. Seevastu murelaste ning rautsikute arvukus raiesmike servas ning sisealadel ei erinenud. Sipelgad ehitavad olenevalt liigist ning ökoloogiast eri tüüpi pesasid (Maavara, 1953). Paljud kuklase liigid (nt alamperekond metsakuklaste liigid) ehitavad kuhikpesasid, mille maapealse osa valmistavad nad suuresti metsas leiduvast orgaanilisest materjalist (okaspuude okkad, samblapuru, rohukõrred) (Frouz & Jílková, 2008). Murelased ning rautsikud ehitavad oma pesa tihtipeale mullast või liivast (Holec & Frouz, 2006). Seetõttu võib kuklaste suurem proportsionaalne arvukus äärealadel olla seletatav pesamaterjali kättesaadavusega, st nad ei ehita pesasid raiesmike keskosas, kus pesamaterjali leidub vähem. Sellest tulenevalt saab osaliselt seletada ka sipelgate rühmade vahelise arvukuse nõrka seost sellega, et kuklasi oli raiesmike keskosas vähem. Samas murelaste ja rautsikute arvukus oli nii raiesmike servas kui keskel suhteliselt sarnane, mis võiks viidata, et kuigi niššijaotus tõenäoliselt eksisteerib, ei ole kuklaste tekitatud konkurents teiste sipelgaperekondade liikidega arvatavasti siiski mitte väga tugev.

5.4 Ogasäär- ja mesika-sinitiibade ning peremeessipelgate levikumustrid

Ogasäär- ning mesika-sinitiivad on päevaliblikad, kes on oma toidutaimede- ning elupaigakasutuselt väga sarnased (Vilbas, 2018). Kui kaks liiki jagavad sarnast nišši, siis kipub üks teise välja tõrjuma, kuna niššide kattumine on peamine konkurentsi reguleeriv faktor (Arthur, 1987). Kanarbiku ohtrus kummagi liigi arvukust tõenäoliselt ei piira ning kuna peremeessipelgate kasutuselt on nad erinevad, siis võiks just peremeessipelgate elupaigakasutus otseselt mõjutada seda, millised on nende koosinemise tõenäosused ja suhtelised arvukused.

Ogasäär-sinitiiva peremeessipelgateks olevad murelased on tunduvalt laiema ökoloogilise niššiga kui mesika-sinitiiva sümbiondid kuklased, mis on tõenäoliselt ka nende laiemat levikut soosivaks teguriks (Vilbas, 2018). Küll aga biotoopides, kus elupaiku jagatakse, võiks mesika-sinitiibade peremeessipelgate kuklaste agressiivne ning territoriaalne iseloom soosida mesika-sinitiibade suuremat arvukust võrreldes ogasäär-sinitiibadega, aga nii ei paista olevat. Kuna töö tulemusel selgus, et peremeessipelgate arvukused omavahel ei korreleeru (st arvatavasti tugevat konkurentsi eri perekondade vahel ei ole), siis on ootuspärane, et kahe liblikaliigi kooseksisteerimise mustreid sipelgate omavahelised interaktsioonid väga ei tingi.

5.5 Püügimeetodite võrdlus sipelgate arvukuse hindamisel

Kuna sipelgate üldarvukust ning erinevate taksonoomiliste rühmade arvukust on raske hinnata pelgalt vaatluste põhjal, siis on oluline kasutada selleks sobivaid püügimeetodeid (Sabu & Shiju, 2010). Käesolevas töös valiti peamiseks sipelgate kogumise meetodiks kaevpüünised. Kaevpüünised on laialdaselt levinud sipelgate püügimeetod, mis on võrdlemisi odav ning efektiivne (Sabu & Shiju, 2010). Kaevpüünised on väga tõhusad just avatud maastikel nagu raiesmikud, kus taimestiku kõrgus on suhteliselt madal (Hacala jt, 2021). Antud töös koguti igal raiesmikul sipelgaid ka kahatades, et võrrelda selle tõhusust kaevpüünistega.

Kaevpüünised osutusid märksa efektiivsemaks sipelgate kogumise meetodiks kui kahatamine nii kvantitatiivselt kui ka kvalitatiivselt. Kokku saadi kuklaseid kahatamise teel 67 ning kaevpüünistega 3128 isendit. Kuklasi saadi kahatamise teel ainult kuuel raiesmikul 26st (kuklasi saadi 26-lt raiesmikult 29st), samas kui kaevpüünistega saadi neid kõigil 26-l raiesmikul. Siiski neil raiesmikel, kus kuklaseid saadi kaevpüünistega kõige rohkem, saadi neid ka kahatades. Kuklaste kahatamise madalam tõhusus võib

tuleneda sellest, et nad on toidurännakutel suuresti puiselulised ning on rohhtaime peal oluliselt vähem esindatud kui murelased (Hölldobler & Wilson, 1990).

Murelaste puhul osutus kahatamine tõhusamaks kui kuklaste puhul ning neid vahe kaevpüünistega püütuga oli märksa tagasihoidlikum: saadi kahatamisega 827 ja kaevpüünistega 1445 isendit. Murelasi saadi kõigil 29 raiesmikul, neist 25-l saadi neid kahatamise teel ning 27-l kaevpüüniste abil. Kuna murelaste puhul polnud püügimeetodite erinevused nii suured kui kuklaste vahel, on võimalik, et kvaliteetse ülevaate murelaste faunast saab ka tehes rohkem kahalööke või püstitades rohkem kaevpüüniseid. Mõlema püügimeetodi tulemused olid murelaste puhul samuti positiivselt korreleerunud.

Kokkuvõte

Ogasäär- ning mesika-sinitiivad on Eestis laialdaselt levinud ning tihtipeale elupaika jagavad sinilibliklased, kes moodustavad obligatoorseid mutualistlike mürmekofiilseid (sipelgaseoselisi) suhteid valdavalt murelaste ja kuklastega. Murelased ja kuklased kaitsevad nende kahe liblikaliigi röövikuid ja nukke röövloomade eest ning vastu saavad sipelgad aminohappe- ja suhkrurikast sekreeti, mida röövikud eritavad spetsialiseerunud mürmekofiilsete organite abil. Sellised mutualistlikud suhted on laialdaselt levinud just sinilibliklaste sugukonnas, kellest 75% seni kirjeldatud liikidest on mingil viisil oma elukäigus seotud sipelgatega. Kuigi mürmekofiilia-alased teadmised on võrreldes poole sajandi tagusega kardinaalselt laienenud, on detailsemad teadmised valdava osa sinilibliklaste (ka mesika-sinitiiva) liikide mürmekofiilia kohta endiselt napid. Kuna Põhja- ja Kesk-Euroopa ogasäär- ja mesika-sinitiiva populatsioonides on täheldatud langustrendi ning killustumist, on edasised uuringud vältimatult olulised efektiivse liigikaitse seisukohalt.

Käesolevas töös uuriti ogasäär- ning mesika-sinitiiva elupaigakasutust mõjutavaid parameetreid. Välitööd korraldati segametsavööndi majandatavates metsamaastikes Kagu-Eestis. Kuna oluliseks ajutiseks elupaigaks ogasäär- ning mesika-sinitiibadele on majandavate metsamaastike avakooslused, sh raiesmikud, siis keskenduti selles töös mõlema päevaliblika arvukust mõjutavate tegurite uurimisele just selles biotoobis. Töö tulemusena selgus, et ogasäär- ning mesika-sinitiiva arvukust ennustas kõige paremini mõlema liigi röövikute toidutaime, kanarbiku, ohtrus. Ogasäär-sinitiiva oluliseks elupaigakasutuse parameetriks osutus ka lisaks peremeessipelgate (murelaste) arvukus. Ootamatult ei osutunud teadaolevate peremeessipelgate (kuklaste) arvukus mesika-sinitiiva arvukust oluliselt mõjutavaks parameetriks. Kuna mõlemad uuritavad päevaliblikad moodustavad obligatoorselt mürmekofiilseid suhteid sipelgatega, siis uuriti ka raiesmike mürmekofaunat. Püütud sipelgad määrati perekonnani. Üllatavalt ei esinenud murelaste, kuklaste ning rautsikute arvukuste vahel olulist seost, mis võiks viidata madalale sipelga perekondade vahelisele konkurentsile raiesmikel. See võib omakorda tähendada, et sipelgate omavahelised suhted uuritud päevaliblikate koosinemist oluliselt ei mõjuta.

Kuigi mõlemad liigid jagavad tihtipeale elupaiku, on mesika-sinitiiva esinemistõenäosus märkimisväärselt madalam kui ogasäär-sinitiival. Kuigi käesolev töö täitis lünga mesika- ja ogasäär-sinitiiva Eesti populatsioonide toitumisökoloogias, on edasised uuringud vajalikud selgitamiseks eeskätt mesika-sinitiiva mürmekofiilsete suhete iseloomu.

Summary

„Habitat selection parameters of two obligately myrmecophilous Lycaenidae butterflies“

The *Lycaenidae* *Plebejus argus* and *P. idas* are widely distributed univoltine butterflies in Estonia, which form obligatory mutualistic myrmecophilous (ant-associated) relationships primarily with the ant species from the *Formica* and *Lasius* genera, respectively. The ants protect the caterpillars and pupae of these two butterfly species from predators, and in return, the ants receive amino acid- and sugar-rich secretions produced by the larvae through specialized myrmecophilous organs. Such mutualistic relationships are widespread in the *Lycaenidae* family, with about 75% of described species being somehow associated with ants in their life cycle. Although our knowledge of myrmecophily has greatly expanded in the last half-century, detailed information on the ecology of myrmecophily for majority of *Lycaenidae*, remains scarce. As populations of *P. argus* and *P. idas* in Northern and Central Europe (although probably not in Estonia) have shown a declining trend and fragmentation, further research is crucial for their effective conservation.

This study investigated factors affecting the habitat use of *P. idas* and *P. argus* butterflies. The study was conducted in managed forest landscapes in south-eastern Estonia. Since open habitats in managed forest landscapes, including clear-cuts, are widely used by *P. argus* and *P. idas* butterflies, this study focused on exploring factors influencing the abundance of both butterfly species specifically in this biotope. The results revealed that the abundance of *P. argus* and *P. idas* butterflies was best predicted by the abundance of heather, which has been noted as the caterpillar's food plant. Additionally, the abundance of host ants of the *P. argus*, *Lasius*, proved to be another important habitat-use parameter for *P. argus*. Surprisingly, the abundance of *P. idas* hosts *Formica* did not significantly affect the abundance of *P. idas*. As both studied butterflies form obligatory myrmecophilous relationships with ants, the myrmecofauna of clear-cuts was also examined. The sampled ants were identified up to the genus level. Interestingly, no significant correlation was found between the abundances of *Formica*, *Lasius*, and *Myrmica* ants, which indicates a lack of intergeneric competition between the ants. This suggests that the interactions between ants are unlikely to have strong effect on the coexistence of the two studied butterflies.

Although both species often share habitats, the occurrence probability of *P. idas* butterfly is significantly lower than that of *P. argus*. While this study contributed to filling the gap in our understanding of the feeding ecology of *P. argus* and *P. idas* populations in Estonia, further research is needed to clarify the nature of the myrmecophilous relationships of *P. idas*.

Tänuavaldus

Suur-suur aitäh minu juhendajatele Tiit Tederile ning Toomas Esperkile, kes seisis vankumatult mu kõrval selle magistritöö vältel ning kelle panus magistritöö valmimisel on hindamatu. Suured tänud ka Ants Kaasikule, kes mulle statistikamüüri redeli ulatas. Samuti ei jõua ma ära tänada Helerin Lillelehte, kes mind välitööde ajal oma musklitega aitas ning kirjutamisel oma ajuga suunas. Välitöödel esitatud abi eest tänan ka Karl Jõeäärt, kes rammestuse saabudes mind julgustavate sõnadega turgutas ning vajadusel labida enda kätte haaras. Tänan Erki Õunapit asjalike nõuannete eest liblikate määramisel. Tänan oma ema, Maris Pärnat, ning isa, Aivar Pärnat, kes laenasid mulle välitööde ajaks autot. Ma tänan kõiki entomolooge (eriti mürmekolooge) ning ka minu südames erilist kohta hoidvaid sipelgaid, kellelt on meil väga palju õppida.

Kasutatud kirjandus

Viitamisel ja kirjanduse loetelu vormistamisel on juhitud Ameerika Psühholoogide Assotsiatsiooni poolt välja töötatud APA7 viitamisstiilist.

Agrawal, A. A., & Fordyce, J. A. (2000). Induced indirect defence in a lycaenid-ant association: The regulation of a resource in a mutualism. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267, 1857–1861. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1221>

Akino, T. (2002). Chemical camouflage by myrmecophilous beetles *Zyras* comes (Coleoptera: Staphylinidae) and *Diaritiger fossulatus* (Coleoptera: Pselaphidae) to be integrated into the nest of *Lasius fuliginosus* (Hymenoptera: Formicidae). *Chemoecology*, 12, 83–89. <https://doi.org/10.1007/s00049-002-8330-4>

Akino, T., Knapp, J. J., Thomas, J. A., & Elmes, G. W. (1999). Chemical mimicry and host specificity in the butterfly *Maculinea rebeli*, a social parasite of *Myrmica* ant colonies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266, 1419–1426. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0796>

Antonov, I. A., & Bukin, Y. S. (2016). Molecular phylogenetic analysis of the ant genus *Formica* L. (Hymenoptera: Formicidae) from Palearctic region. *Russian Journal of Genetics*, 52, 810–820. <https://doi.org/10.1134/s1022795416080020>

Arthur, W. (1987). *The niche in competition and evolution*. Chichester: Wiley.

Borowiec, L. (2014). Catalogue of ants of Europe, the Mediterranean Basin and adjacent regions (Hymenoptera: Formicidae). *International Journal of Invertebrate Taxonomy*, 25, 1-340.

Borowiec, M. L., Cover, S. P., & Rabeling, C. (2021). The evolution of social parasitism in *Formica* ants revealed by a global phylogeny. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118, 1-10. <https://doi.org/10.1073/pnas.2026029118>

Brooks, M. E., Kristensen, K., Benthem, K. J. van, Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Maechler, M., & Bolker, B. M. (2017). GlimmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal*, 9, 378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>

Calixto, A. A., Harris, M. K., & Dean, A. (2007). Sampling ants with pitfall traps using either propylene glycol or water as a preservative. *Southwestern Entomologist*, 32, 87–91. <https://doi.org/10.3958/0147-1724-32.2.87>

Casacci, L. P., Bonelli, S., Balletto, E., & Barbero, F. (2019). Multimodal signaling in myrmecophilous butterflies. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7, 1-15. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00454>

Cherix, D., & Bourne, J. D. (1980). A field study on a super-colony of the red wood ant *Formica lugubris* Zett. in relation to other predatory arthropods (spiders, harvestmen and ants). *Revue Suisse de Zoologie.*, 87, 955–973. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.85566>

Cushman, J. H., Rashbrook, V. K., & Beattie, A. J. (1994). Assessing benefits to both participants in a lycaenid-ant association. *Ecology*, 75, 1031–1041. <https://doi.org/10.2307/1939427>

- Czechowski, W., & Radchenko, A. (2006). Do permanently mixed colonies of wood ants (Hymenoptera: Formicidae) really exist? *Annales Zoologici*, *56*, 667-673. <https://doi.org/10.3161/000345406779508598>
- Daniels, H., Gottsberger, G., & Fiedler, K. (2005). Nutrient composition of larval nectar secretions from three species of myrmecophilous butterflies. *Journal of Chemical Ecology*, *31*, 2805–2821. <https://doi.org/10.1007/s10886-005-8395-y>
- Danoff-Burg, J. A. (2008). Myrmecophiles. In J. L. Capinera (Ed.), *Encyclopedia of Entomology* (pp. 2537–2540). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6359-6_4764
- Dennis, R. L. H. (2004). Just how important are structural elements as habitat components? Indications from a declining lycaenid butterfly with priority conservation status. *Journal of Insect Conservation*, *8*, 37–45. <https://doi.org/10.1023/b:jico.0000027496.82631.4b>
- Depa, Ł., Mróz, E., Bugaj-Nawrocka, A., & Orczewska, A. (2016). Do ants drive speciation in aphids? A possible case of ant-driven speciation in the aphid genus *Stomaphis* Walker (Aphidoidea, Lachninae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, *1*, 41-61. <https://doi.org/10.1111/zoj.12437>
- DeVries, P. J. (1990). Enhancement of symbioses between butterfly caterpillars and ants by vibrational communication. *Science*, *248*, 1104–1106. <https://doi.org/10.1126/science.248.4959.1104>
- Devries, P. J. (1991). Call production by myrmecophilous riodinid and lycaenid butterfly caterpillars (Lepidoptera): Morphological, acoustical, functional, and evolutionary patterns. *American Museum Novitates*, *3025*, 1–23.
- Devries, P. J., & Poinar, G. O. (1997). Ancient butterfly-ant symbiosis: Direct evidence from Dominican amber. *Proceedings: Biological Sciences*, *264*, 1137–1140.
- Dexheimer, E., Nascimento De Araujo, H., & Despland, E. (2021). Novel mutualistic interaction in introduced *Polyommatus icarus* (Rottemburg) larvae in Quebec. *The Journal of the Entomology Society of Ontario*, *152*, 29-38.
- Douwes, P., Abenius, J., Cederberg Björn, & Wahlstedt, U. (2012). *Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna*. Hymenoptera: Formicidae-vespidae. ArtDatabanken, Sveriges lantbruksuniversitet.
- Downey J. C. (1966). Sound production in pupae of Lycaenidae. *Journal of The Lepidopterists' Society*, *20*, 129–55.
- eElurikkus. (n.d.). Estonian species. Species lists. Kõlastatud 15 Märts, 2023, <https://elurikkus.ee/lists/speciesListItem/list/drt8078037392?fq=family%3AFormicidae&max=25>
- Fernández, P., Gutiérrez, D., Fernandez Haeger, J., & Jordano, D. (2015). Host plant selection in *Plebejus argus* (Linnaeus, 1758) and its mutualistic ant. The role of plant architecture (Lepidoptera: Lycaenidae). *SHILAP Revista de lepidopterología*, *174*, 319-331.

- Fiedler, K. (1991). Systematic, evolutionary, and ecological implications of myrmecophily within the Lycaenidae (Insecta: Lepidoptera: Papilionoidea). *Bonner Zoologische Monographien*, 31, 1-210.
- Fiedler, K. (2006). Ant-associates of Palaearctic lycaenid butterfly larvae (Hymenoptera: Formicidae; Lepidoptera: Lycaenidae) - a review. *Myrmecological News*, 9, 77-87.
- Fiedler, K. (2012). The host genera of ant-parasitic Lycaenidae butterflies: A review. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2012, 1–10. <https://doi.org/10.1155/2012/153975>
- Fiedler, K. (2021). The ant associates of Lycaenidae butterfly caterpillars – Revisited. *Nota Lepidopterologica*, 44, 159–174. <https://doi.org/10.3897/nl.44.68993>
- Fiedler, K., & Maschwitz, U. (1989). Functional analysis of the myrmecophilous relationships between ants (Hymenoptera: Formicidae) and lycaenids (Lepidoptera: Lycaenidae). *Ethology*, 80, 71–80. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1989.tb00730.x>
- Fiedler, K., & Saam, C. (1995). Ants benefit from attending facultatively myrmecophilous Lycaenidae caterpillars: Evidence from a survival study. *Oecologia*, 104, 316–322. <https://doi.org/10.1007/bf00328367>
- Frouz, J., & Jílková, V. (2008). The effect of ants on soil properties and processes (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecological News*, 11, 191–199.
- Galanos, C. J. (2020). Bionomics of *Freyeria Trochylus* (Freyer, 1844) and *Zizeeria Karsandra* (Moore, 1865) (Lepidoptera, Lycaenidae) on Rodos Island, Greece. *Nota Lepidopterologica*, 43, 139–150. <https://doi.org/10.3897/nl.43.48535>
- Gnatzy, W., Jatho, M., Kleinteich, T., Gorb, S. N., & Hustert, R. (2017). The eversible tentacle organs of polyommatus caterpillars (Lepidoptera, Lycaenidae): Morphology, fine structure, sensory supply and functional aspects. *Arthropod Structure & Development*, 46, 788–804. <https://doi.org/10.1016/j.asd.2017.10.003>
- Goropashnaya, A. V., Fedorov, V. B., Seifert, B., & Pamilo, P. (2012). Phylogenetic relationships of Palaearctic *Formica* species (Hymenoptera, Formicidae) based on mitochondrial cytochrome b sequences. *PLoS ONE*, 7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041697>
- Hacala, A., Gouraud, C., Dekoninck, W., & Pétilion, J. (2021). Relative efficiency of pitfall vs. bait trapping for capturing taxonomic and functional diversities of ant assemblages in temperate heathlands. *Insects*, 12, 307. <https://doi.org/10.3390/insects12040307>
- Henning, S.F. (1983). Chemical communication between lycaenid larvae (Lepidoptera: Lycaenidae) and ants (Hymenoptera: Formicidae). *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 46, 341-366.
- Higashi, S. & Yamauchi, K. (1979). Influence of a supercolonial ant *Formica* (*Formica yessensis* Forel) on the distribution of other ants in Ishikari Coast. *Japanese Journal of Ecology*, 29, 257-264.

- Hijmans, R. J. (2022). *geosphere: Spherical trigonometry*. <https://CRAN.R-project.org/package=geosphere>
- Holec, M., & Frouz, J. (2006). The effect of two ant species *Lasius niger* and *Lasius flavus* on soil properties in two contrasting habitats. *European Journal of Soil Biology*, 42, 213–217. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2006.07.033>
- Hölldobler Bert & Wilson, E. O. (1990). *The Ants*. Belknap Press of Harvard University Press.
- Janda, M., Folková, D., & Zrzavý, J. (2004). Phylogeny of *Lasius* ants based on mitochondrial DNA and morphology, and the evolution of social parasitism in the *Lasiini* (Hymenoptera: Formicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 33, 595–614. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.07.012>
- Jordano, D., Rodríguez, J., Thomas, C. D., & Fernandez Haeger, J. (1992). The distribution and density of a lycaenid butterfly in relation to *Lasius* ants. *Oecologia*, 91, 439–446. <https://doi.org/10.1007/bf00317635>
- Jordano, D., & Thomas, C. D. (1992). Specificity of an ant-lycaenid interaction. *Oecologia*, 91, 431–438. <https://doi.org/10.1007/bf00317634>
- Kaczmarczyk-Ziemia, A., Zagaja, M., Wagner, G. K., Pietrykowska-Tudruj, E., & Staniec, B. (2020). First insight into microbiome profiles of myrmecophilous beetles and their host, red wood ant *Formica polyctena* (Hymenoptera: Formicidae)—a case study. *Insects*, 11, 134. <https://doi.org/10.3390/insects11020134>
- Kaminski, L. A., Mota, L. L., Freitas, A. V., & Moreira, G. R. (2013). Two ways to be a myrmecophilous butterfly: Natural history and comparative immature-stage morphology of two species of *Theope* (Lepidoptera: Riodinidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 108, 844–870. <https://doi.org/10.1111/bij.12014>
- Keis, M., Tammeleht, E., Valdmann, H., Saarma, U. (2019). Ants in brown bear diet, and discovery of a new ant species for Estonia from brown bear scats. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, 30, 112-119. <https://doi.org/10.4404/hystrix-00168-2019>
- Khaustov, A. (2014). A review of myrmecophilous mites of the family Microdispidae (Acari, Heterostigmatina) of Western Siberia. *ZooKeys*, 454, 13–28. <https://doi.org/10.3897/zookeys.454.8709>
- Korczynska, J., Gajewska, M., Pilot, M., Czechowski, W., & Radchenko, A. (2010). Genetic polymorphism in "mixed" colonies of wood ants (Hymenoptera: Formicidae) in southern Finland and its possible origin. *European Journal of Entomology*, 107, 157–167. <https://doi.org/10.14411/eje.2010.021>
- Lach, L., Parr, C. L., Abbott, K. L., & Wilson, E. O. (2010). *Ant Ecology*. Oxford University Press.
- Lang, C., & Menzel, F. (2011). *Lasius niger* ants discriminate aphids based on their cuticular hydrocarbons. *Animal Behaviour*, 82, 1245–1254. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.08.020>

- Leimar, O., & Axén, A. H. (1993). Strategic behaviour in an interspecific mutualism: Interactions between lycaenid larvae and ants. *Animal Behaviour*, *46*, 1177–1182. <https://doi.org/10.1006/anbe.1993.1307>
- Loodus, J., Martin, A., Martin, A.-J. (2008). Sipelgate liigiline mitmekesisus erinevates põllumaastikes. *Agronomia*, 169–173
- Maavara, V. (1953). *Eesti NSV sipelgad*. Loodusuurijate Selts
- Mabelis, A. A., & Korczyńska, J. (2012). Can the black bog ant (*Formica picea* nyl.) survive in the Bieszczady National Park (SE Poland)? *Fragmenta Faunistica*, *55*, 123–130. <https://doi.org/10.3161/00159301ff2012.55.2.123>
- MacGown, J. A. (2012). Ants (Formicidae) of the Southeastern United States. *Mississippi Entomological Museum*
- Malicky, H. (1969). Versuch einer Analyse der ökologischen Beziehungen zwischen Lycaeniden (Lepidoptera) und Formiciden (Hymenoptera). *Tijdschrift Voor Entomologie*, *112*, 213-298.
- Margulis, L. (1993) *Symbiosis in Cell Evolution*. New York: W.H. Freeman.
- Markó, B., & Czechowski, W. (2004). *Lasius psammophilus* Seifert and *Formica cinerea* Mayr (Hymenoptera: Formicidae) on sand dunes: Conflicts and coexistence. *Annales Zoologici*, *54*, 365–378. <https://doi.org/10.3161/0003454043540909>
- Martin, S. J., Vitikainen, E., Helanterä, H., & Drijfhout, F. P. (2008). Chemical basis of nest-mate discrimination in the ant *Formica exsecta*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *275*, 1271–1278. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1708>
- Maruyama, M., Steiner, F. M., Stauffer, C., Akino, T., Crozier, R. H., & Schlick-Steiner, B. C. (2008). A DNA and morphology based phylogenetic framework of the ant genus *Lasius* with hypotheses for the evolution of social parasitism and fungiculture. *BMC Evolutionary Biology*, *8*, 237. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-237>
- Miller, G. R. (1979). Quantity and quality of the annual production of shoots and flowers by *Calluna vulgaris* in North-East Scotland. *The Journal of Ecology*, *67*, 109. <https://doi.org/10.2307/2259340>
- Moreau, C. S., Bell, C. D., Vila, R., Archibald, S. B., & Pierce, N. E. (2006). Phylogeny of the ants: Diversification in the age of angiosperms. *Science*, *312*, 101–104. <https://doi.org/10.1126/science.1124891>
- Nakamura, S., Tamura, S., Taki, H., & Shoda-Kagaya, E. (2020). Propylene glycol: A promising preservative for insects, comparable to ethanol, from trapping to DNA analysis. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, *168*, 158–165. <https://doi.org/10.1111/eea.12876>

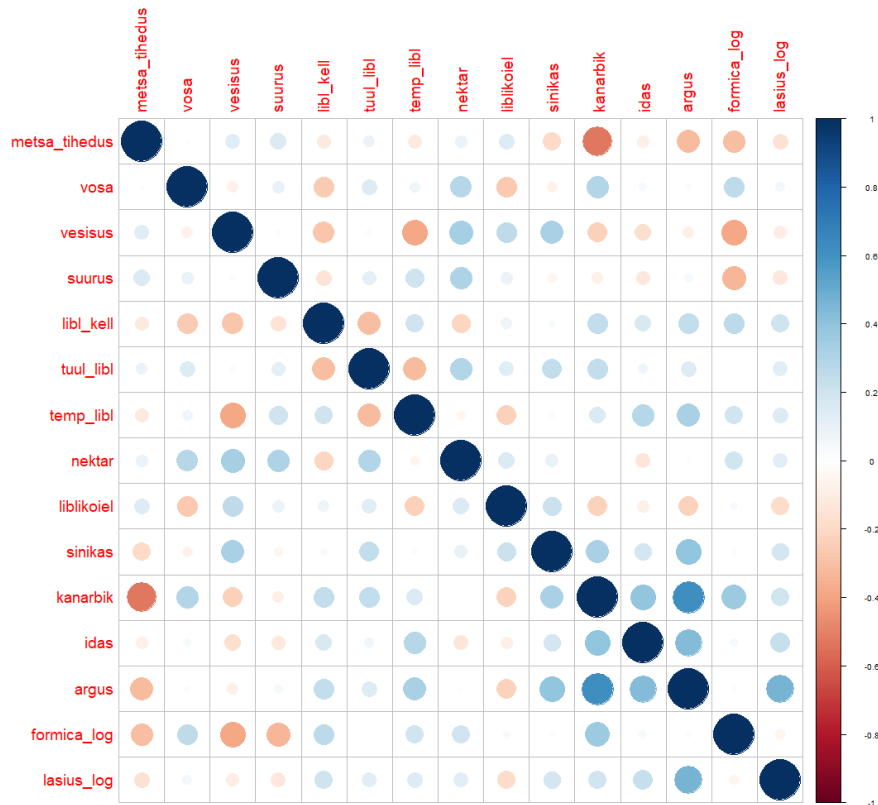
- Nelsen, M. P., Ree, R. H., & Moreau, C. S. (2018). Ant–plant interactions evolved through increasing interdependence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *115*, 12253–12258. <https://doi.org/10.1073/pnas.1719794115>
- Obregón-Romero, R. & Gil-T, F. (2011). Twenty-seven new records of associated ants with thirteen myrmecophilous lycaenid butterflies from Spain (Lepidoptera: Lycaenidae; Hymenoptera: Formicidae). *Atalanta*, *42*, 139–142.
- Oliveira, P. S., Rico-Gray, V., Diaz-Castelazo, C., & Castillo-Guevara, C. (1999). Interaction between ants, extrafloral nectaries and insect herbivores in neotropical coastal sand dunes: Herbivore deterrence by visiting ants increases fruit set in *Opuntia stricta* (Cactaceae). *Functional Ecology*, *13*, 623–631.
- Pamilo, P., Rosengren, R., Vepsäläinen, K., Varvio-Aho, S.-L., & Pisarski, B. (2009). Population genetics of *Formica* ants. *Hereditas*, *89*, 233–248. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1978.tb01278.x>
- Paradis, E., & Schliep, K. (2019). ape 5.0: An environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, *35*, 526–528. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>
- Parker, J., & Grimaldi, D. A. (2014). Specialized myrmecophily at the ecological dawn of modern ants. *Current Biology*, *24*, 2428–2434. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.08.068>
- Peacock, K. A. (2011). Symbiosis in ecology and evolution. *Philosophy of Ecology*, *11*, 219–250. <https://doi.org/10.1016/b978-0-444-51673-2.50009-1>
- Péténian, F., & Nève, G. (2003). Influence of spatial structure on genetic isolation in *Plebejus argus* populations (Lepidoptera: Lycaenidae). *Hereditas*, *138*, 179–186. <https://doi.org/10.1034/j.1601-5223.2003.01709.x>
- Pierce, N. E. (1984). Amplified species diversity: a case study of an Australian lycaenid butterfly and its attendant ants. *Biology of butterflies. Proceedings of the XI Symposium of the Royal Entomological Society*, *11*, 197–200
- Pierce, N. E., Braby, M. F., Heath, A., Lohman, D. J., Mathew, J., Rand, D. B., & Travassos, M. A. (2002). The ecology and evolution of ant association in the Lycaenidae (Lepidoptera). *Annual Review of Entomology*, *47*, 733–771. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145257>
- Pontin, A.J. (1996). Species recovery programme report on the ant *Formica rufibarbis* F. *English Nature Report*. English Nature.
- Punttila, P., Haila, Y., Pajunen, T., Tukia, H., & Haila, Y. (1991). Colonisation of clearcut forests by ants in the southern Finnish taiga: A quantitative survey. *Oikos*, *61*, 250. <https://doi.org/10.2307/3545343>
- R Core Team. (2023). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>

- Ravenscroft, N. O. M. (1990). The ecology and conservation of the silver-studded Blue Butterfly *Plebejus argus* L. on the sandlings of East Anglia, England. *Biological Conservation*, 53, 21–36. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(90\)90060-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(90)90060-3)
- Riva, F., Barbero, F., Bonelli, S., Balletto, E., & Casacci, L. P. (2016). The acoustic repertoire of lycaenid butterfly larvae. *Bioacoustics*, 26, 77–90. <https://doi.org/10.1080/09524622.2016.1197151>
- Romiguier, J., Rolland, J., Morandin, C., & Keller, L. (2018). Phylogenomics of Palearctic *Formica* species suggests a single origin of temporary parasitism and gives insights to the evolutionary pathway toward slave-making behaviour. *BMC Evolutionary Biology*, 18, 40. <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1159-4>
- Rosengren, R. (1986). Competition and coexistence in an insular ant community — a manipulation experiment (Hymenoptera: Formicidae). *Annales Zoologici Fennici*, 23, 297–302.
- Rutherford, R. (2014). Surveys of northern blue butterflies (*Plebejus idas nabokovi*) in the McCormick Wilderness Area and a proposal to translocate to new sites in the Ottawa National Forest. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.25032.24323>
- Sabu, T. K., & Shiju, R. T. (2010). Efficacy of pitfall trapping, Winkler and Berlese extraction methods for measuring ground-dwelling arthropods in moist-deciduous forests in the Western Ghats. *Journal of Insect Science*, 10, 1–17. <https://doi.org/10.1673/031.010.9801>
- Salata, S., & Borowiec, L. (2018). A new species of the ant genus *Lasius* Fabricius, 1804 from Crete (Hymenoptera, Formicidae). *ZooKeys*, 789, 139–159. <https://doi.org/10.3897/zookeys.789.27022>
- Sapp, J. (1996). Evolution by Association: A History of Symbiosis. *Journal of the History of Biology*. 29, 309-312.
- Savolainen, R., & Vepsäläinen, K. (1989). Niche differentiation of ant species within territories of the wood ant *Formica polyctena*. *Oikos*, 56, 3–16. <https://doi.org/10.2307/3566082>
- Schultheiss, P., Nooten, S. S., Wang, R., Wong, M. K., Brassard, F., & Guénard, B. (2022). The abundance, biomass, and distribution of ants on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2201550119>
- Seifert, B. (2017). The ecology of Central European non-arboreal ants – 37 years of a broad-spectrum analysis under permanent taxonomic control: + Electronic supplement is linked to the online version of the paper. *Soil Organisms*, 89, 1–69.
- Seifert, B., & Galowski, C. (2016). The Westpalaeartic *Lasius paralienus* complex (Hymenoptera: Formicidae) contains three species. *Zootaxa*, 4132, 44. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4132.1.4>

- Seppä, P., Helanterä, H., Trontti, K., Punntila, P., Chernenko, A., Martin, S., Sundström, L., Helanterä, H., Stephen, Dr & Martin, J. (2010). The many ways to delimit species: Hairs, genes and surface chemistry. *Myrmecological News*, 15, 31–41.
- Stadler, B., & Dixon, A. F. G. (1998). Costs of ant attendance for aphids. *Journal of Animal Ecology*, 67, 454–459.
- Stadler, B., Fiedler, K., Kawecki, T. J., & Weisser, W. W. (2001). Costs and benefits for phytophagous myrmecophiles: When ants are not always available. *Oikos*, 92, 467–478. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2001.920308.x>
- Stewart, K. E. J., Bourn, N. A. D., & Thomas, J. A. (2001). An evaluation of three quick methods commonly used to assess sward height in ecology. *Journal of Applied Ecology*, 38, 1148–1154. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00658.x>
- Talavera, G., Espadaler, X., & Vila, R. (2014). Discovered just before extinction? the first endemic ant from the Balearic Islands (*Lasius balearicus* sp. nov.) is endangered by climate change. *Journal of Biogeography*, 42, 589–601. <https://doi.org/10.1111/jbi.12438>
- Thomas, C. D. (1985a). Specializations and polyphagy of *Plebejus argus* (Lepidoptera: Lycaenidae) in North Wales. *Ecological Entomology*, 10, 325–340. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1985.tb00729.x>
- Thomas, C. D. (1985b). The status and conservation of the butterfly *Plebejus argus* L. (Lepidoptera: Lycaenidae) in North West Britain. *Biological Conservation*, 33, 29–51. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(85\)90003-5](https://doi.org/10.1016/0006-3207(85)90003-5)
- Thomas, J. A., Simcox, D. J., & Clarke, R. T. (2009). Successful conservation of a threatened *Maculinea* butterfly. *Science*, 325, 80–83. <https://doi.org/10.1126/science.1175726>
- Travassos, M. A., & Pierce, N. E. (2000). Acoustics, context and function of vibrational signalling in a lycaenid butterfly–ant mutualism. *Animal Behaviour*, 60, 13–26. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1364>
- Tuula, R.; Martin, A.J. (2013). Organization management and the development of a qualification system in the outdoor recreation sector: A case study of Estonia. *Journal of Outdoor Activities*, 1, 80–87.
- Véle, A., Holuša, J., & Frouz, J. (2009). Ecological requirements of some ant species of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae) in spruce forests. *Journal of Forest Science*, 55, 32–40. <https://doi.org/10.17221/56/2008-jfs>
- Venables, W. N., & Ripley, B. D. (2002). *Modern applied statistics with S* (Fourth). Springer. <https://www.stats.ox.ac.uk/pub/MASS4/>
- Vepsäläinen, K., & Czechowski, W. (2013). Against the odds of the ant competition hierarchy: Submissive *Myrmica rugulosa* block access of the dominant *Lasius fuliginosus* to its aphids. *Insectes Sociaux*, 61, 89–93. <https://doi.org/10.1007/s00040-013-0332-4>

- Vepsäläinen, K., Ikonen, H., & Koivula, M. J. (2008). The structure of ant assemblages in an urban area of Helsinki, Southern Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 45, 109–127. <https://doi.org/10.5735/086.045.0203>
- Vepsäläinen, K., & Pisarski, B. (1982). Assembly of island ant communities. *Annales Zoologici Fennici*, 19, 327–335. <http://www.jstor.org/stable/23734875>
- Viidalepp, J. & Remm, H. (1996). *Eesti liblikate määraja*. Valgus.
- Vilbas, M. (2018). Biotic interactions affecting habitat use of myrmecophilous butterflies in Northern Europe. Doktoritöö. Tartu Ülikool
- Viljur, M.-L. & Teder, T. (2016). Butterflies take advantage of contemporary forestry: Clear-cuts as temporary grasslands. *Forest Ecology and Management*, 376, 118–125. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.002>
- Viljur, M.-L., Tiitsaar, A., Gimbutas, M., Kaasik, A., Valdma, D., Õunap, E., Tammaru, T., & Teder, T. (2020). Conserving woodland butterflies in managed forests: Both local and landscape factors matter. *Forest Ecology and Management*, 462, 118002. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118002>
- Wei, T., & Simko, V. (2021). *R package 'corrplot': Visualization of a correlation matrix*. <https://github.com/taiyun/corrplot>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for data analysis*. Springer-Verlag New York. <https://ggplot2.tidyverse.org>
- Włodarczyk, T., Żmihorski, M., & Olczyk, A. (2009). Ants inhabiting stumps on clearcuts in managed forest in Western Poland. *Entomologica Fennica*, 20, 121–128. <https://doi.org/10.33338/ef.84470>
- Wolf, A. T., Howe, R., & Dana, R. P. (2005). Conservation of the northern blue butterfly *Plebejus (Lycaeides) idas nabokovi* in the western Great Lakes region. *Natural Areas Journal*, 25, 77–85.
- Wynhoff, I., Bakker, R. B., Oteman, B., Arnaldo, P. S., & van Langevelde, F. (2014). *Phengaris (Maculinea) alcon* butterflies deposit their eggs on tall plants with many large buds in the vicinity of *Myrmica* ants. *Insect Conservation and Diversity*, 8, 177–188. <https://doi.org/10.1111/icad.12100>
- Õunap, E., & Tartes, U. (2014). *Eesti päevaliblikad*. Varrak.
- Yamagushi, S., & Shirozu, T. (1988). *The life histories of five myrmecophilous lycaenid butterflies of Japan*. Kodansha.
- Yao, I., Shibao, H., & Akimoto, S.-ichi. (2000). Costs and benefits of ant attendance to the drepanosiphid aphid *Tuberculatus quercicola*. *Oikos*, 89, 3–10. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.890101.x>
- Züst, T., & Agrawal, A. A. (2017). Plant chemical defense indirectly mediates aphid performance via interactions with tending ants. *Ecology*, 98, 601–607. <https://doi.org/10.1002/ecy.1707>

Lisa 1. Statistiliste testide detailed tulemused



Joonis L1. Mudelis olevate sõltumatute muutujate korrelatsioonitabeli joonis.

Tabel L1. Ogasäär-siniitiiva algmudel. Statistiliselt oluliseks või peaaegu olulisteks tulnud tegurid ning vastavad p-väärtus on märgitud rasvaselt.

Effect	Estimate	SE	t	p
(Intercept)	1.30	0.22	5.91	<0.0001
Temperatuur	0.00	0.25	-0.01	0.99
Tuul	0.03	0.25	0.10	0.92
Kellaaeg	0.21	0.23	0.90	0.38
Metsa tihedus	0.29	0.23	1.26	0.23
Võsa kõrgus	-0.34	0.27	-1.25	0.23
Vesisus	0.33	0.28	1.17	0.26
Raiesmiku suurus	0.26	0.21	1.24	0.23
Sinikas	0.12	0.17	0.73	0.48
Kanarbik	0.90	0.30	3.01	0.0088
Liblikõielised	-0.35	0.24	-1.41	0.18
Nektaritaimed	0.01	0.27	0.05	0.96
Murelased	0.59	0.29	2.02	0.062
Kuklased	-0.01	0.33	-0.03	0.98

Tabel L2. Mesika-siniitiiva algmudel. Statistiliselt oluliseks tulnud tegur ning vastav p-väärtus on märgitud rasvaselt.

Effect	Estimate	SE	z	p
(Intercept)	0.06	0.39	0.15	0.88
Võsa kõrgus	-0.14	0.51	-0.28	0.78
Vesisus	-0.03	0.66	-0.05	0.96
Raiesmiku suurus	-0.52	0.64	-0.81	0.42
Kanarbik	1.17	0.54	2.18	0.03
Nektaritaimed	-0.18	0.59	-0.30	0.76
Kuklased	-0.52	0.61	-0.85	0.40

Tabel L3. Sipelglaste püügimeetodite tulemuste tabel.

Raiesmiku ID	Kuklased (kaha)	Kuklased (kaevpüünis)	Murelased (kaha)	Murelased (kaevpüünis)
I10	8	121	28	56
I7	0	6	1	6
I9	0	3	90	101
M7	0	1	0	19
U1	0	3	35	74
U2	0	28	50	54
U3	0	0	25	16
U4	0	14	7	35
U5	0	52	58	120
U6	13	139	47	46
A3	0	171	2	0
U10	0	20	10	32
U7	13	1885	45	0
U8	0	353	25	59
U9	15	58	22	19
U11	0	49	75	264
U13	0	18	27	40
U14	18	78	5	70
U15	0	30	0	13
M6	0	0	0	10
U16	0	1	40	14
U17	0	44	5	29
U18	0	10	110	85
A8	0	23	22	128
I4	0	2	30	67
U19	0	1	8	10
U20	0	0	40	7
U21	0	17	20	60
U22	0	1	0	11
Kokku	67	3128	827	1445

Lisa 2. Välitoode protokollid

Tabel L4. Sipelgate püügi välitöö protokoll

2022. a. raiesmikud										Tuulisuse skaala:									
loenduste läbiviija: Aivar-Erik Pärna										0	tuulevaikus								
välitööala kood / koordinaadid:										1	suits kaldub kergelt kõvale								
loenduse läbiviimise aeg (kuupäev, kuu): . . 2022										2	tuult on näol tunda, puulehed sahisevad								
loenduse alustamise kellaaeg:										3	puude lehed ja peened raod liiguvad kergelt								
loenduse lõpetamise kellaaeg:										4	väikesed oksad liiguvad								
tuule tugevus pallides (0-6):										5	väikesed lehtpuud hakkavad õõtsuma								
õhutemperatuur loenduse alguses:										6	suured oksad liiguvad ja puud õõtsuvad (loendust läbi ei viida)								
päikesepaiste % loenduse jooksul:																			
õiterikkus (0-3):																			
domineerivad taimed																			
peamised puud ümbritseva metsa puurindes (järjestatult)																			
ümbritseva metsa tihedus (1 - hõre, 2 - pooltihe, 3 - tihe)																			
võsa kõrgus raiesmikul																			
vesisus (1 - kuiv, 2 - niiske, 3 - märg)																			
raiesmiku ligikaudne suurus																			
<i>Formica</i> pesade arv																			
Kahatamise tulemused																			
<i>Formica</i>																			
<i>Lasius</i>																			

Tabel L5. Liblikate püügi välitöö protokoll

2022. a. raiesmikud										Tuulisuse skaala:									
PILDID																			
loenduste läbiviija: Aivar-Erik Pärna										0 tuulevaikus									
välitööala kood / koordinaadid:										1 suits kaldub kergelt kõvale									
loenduse läbiviimise aeg (kuupäev, kuu): . . 2022										2 tuult on näol tunda, puulehed sahisevad									
loenduse alustamise kellaeg:										3 puude lehed ja peened raod liiguvad kergelt									
loenduse lõpetamise kellaeg:										4 väikesed oksad liiguvad									
tuule tugevus pallides (0-6):										5 väikesed lehtpuud hakkavad õõtsuma									
õhutemperatuur loenduse alguses:										6 suured oksad liiguvad ja puud õõtsuvad (loendust läbi ei vida)									
päikesepaiste % loenduse jooksul:																			
Nektaritaimed (kõik õitsevad taimed) (0-3):																			
Liblikõielised(0-3):																			
Sinikad(0-3):																			
Kanarbik(0-3):																			
Kohatud liblikaliigid																			
<i>Plebejus idas</i> (ääres)																			
<i>Plebejus idas</i> (sees)																			
<i>Plebejus argus</i> (ääres)																			
<i>Plebejus argus</i> (sees)																			
Kokku püütud sintiibasid(ääres)																			
Kokku püütud sintiibasid(sees)																			

Litsents töö elektroonseks avaldamiseks veebis

Mina, Aivar-Erik Pärna,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Elupaigakasutust määravad parameetrid kahel obligatoorselt sipelgaseoselisel siniliblikasel“, mille juhendajad on Tiit Teder ja 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 Commonsi 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.
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.

Aivar-Erik Pärna
02.06.2023