

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

Auli Relve

**PÄEVALIBLIKAD METSAMAASTIKUS –
LEVIMISE LIIGISISENE VARIEERUVUS**

Magistritöö

Juhendajad: Mari-Liis Viljur,

Tiit Teder

TARTU 2016

Lühikokkuvõte

Viimase sajandi jooksul on niidud drastiliselt vähenenud, samas kui metsastunud alad on kasvanud. Päevaliblike mitmekesisusele on niitude kadumine suureks ohuteguriks, mille mõju võiksid leevendada uued elupaigad metsamaastikus, nagu raiesmikud. On teada, et raiesmikud võivad pakkuda elupaika väga paljudele niiduliblikaliikidele. Kuid kas isendid, kes raiesmikke asustavad, on millegi poolest erinevad kui nende liigikaaslased „tavalistes“ elupaikades?

Käesoleva töö eesmärgiks oli uurida, kas raiesmikke koloniseerivad liblikad eristuvad ülejäänud populatsioonist tiiva suuruse või kuju poolest. See viitaks nende paremale levimisvõimele. Leidsin, et raiesmikke asustavate liblike tiivad ei ole teistsugused kui ümbritsevate populatsioonide isenditel. Niisiis ei eelda raiesmikele levimine spetsiifilise kujuga tiibu, mis ilmselt tähendab, et nende asustamine ei sõltu ainult parema levimisvõimega isenditest. Seega tundub, et metsamaastikus paiknevad avakooslused võiksid tõepoolest olla niiduliblikele sobilikud elupaigad.

Märksõnad: *päevaliblikad, levimine, raiesmik, tiivamorfoloogia.*

Synopsis

During the past century, meadows have decreased drastically while forests have expanded. Loss of meadows is a major threat to open-habitat butterflies but its impact might be reduced by novel habitats in wooded landscapes, such as clear-cuts. We know that clear-cuts can host many species of meadow butterflies. But are the individuals that colonise clear-cuts in some way different from their conspecifics in more „usual“ habitats?

The purpose of this study was to investigate whether butterflies who colonise new isolated clear-cuts have distinct wing size or shape. This would indicate their enhanced dispersal capacity. I found that clear-cut-colonising butterflies do not differ from the surrounding populations. Therefore, dispersal to clear-cuts does not require distinct wing shape, meaning that colonising these habitats probably does not depend solely on the individuals with better dispersal capacity. In this case, open habitats in forest landscapes could indeed provide suitable habitats for meadow butterflies.

Key words: *butterflies, dispersal, clear-cut, wing morphology.*

SISUKORD

1. Sissejuhatus	6
2. Kirjanduse ülevaade	8
2.1. Päevaliblikate levimine mosaiiksel maastikul	8
2.2. Kuidas mõõta isendi levimisvõimet?	10
2.3. Päevaliblikate levimise liigisisene varieeruvus	13
2.4. Raiesmikud avamaastiku päevaliblikate elupaigana.....	16
3. Metoodika.....	18
3.1. Autori roll andmete kogumisel	18
3.2. Uurimisalade valik	18
3.3. Liblikate püük ja andmete kogumine.....	21
3.4. Andmeanalüüs	22
4. Tulemused	23
4.1. Tiiva pindala raiesmikel vs kontrollaladel liikide kaupa	23
4.2. Tiiva pikkus raiesmikel vs kontrollaladel liikide kaupa	24
4.3. Tiiva kuju raiesmikel vs kontrollaladel liikide kaupa.....	25
4.4. Tiivamorfoloogia raiesmikel vs kontrollaladel üle kõikide liikide.....	26
5. Arutelu.....	27
Kokkuvõte	30
Butterflies in forest landscapes – within-species variation in dispersal	31
Tänuavaldused – Acknowledgments	32
Kasutatud kirjandus	33
Lisad	39

1. Sissejuhatus

Levimine kujundab populatsioonide dünaamikat ja määrab liikide toimetuleku muutlikus keskkonnas. Elupaikade hävimise ja killustumise kontekstis on levimisega seotud mehhanismide mõistmine üha olulisem, hindamaks populatsioonide seisundit ja edasist käekäiku (Ronce, 2007; Stevens et al., 2013; Legrand et al., 2014). Mosaiiksetes maastikes moodustavad liigid metapopulatsioone, mille dünaamikat kujundab osapopulatsioonide väljasuremiste ja taasasustamiste vaheline tasakaal (Hanski, 1998). Need sündmused sõltuvad suuresti elupaigalaikude vahelisest levimisest, mis mõjutab seeläbi terve metapopulatsiooni stabiilsust (Levins, 1969; Hanski, 1998).

Päevaliblikate levimisega seotud küsimused väärivad tähelepanu mitmel põhjusel. Neid võib käsitleda indikaatorrühmana, kelle seisund peegeldab üldisemaid tendentse elurikkuse muutustes (Brown & Freitas, 2000; van Swaay et al., 2006). Lisaks on päevaliblikate levimise uurimine suhteliselt hõlbus, mistõttu on neid juba arvukates uuringutes rakendatud levimise mudelorganismidena (Dover & Settele, 2009).

Päevaliblikate seisund on viimase sajandi jooksul kõikjal Euroopas oluliselt halvenenud. Ulatuslikud muutused maakasutuses põhjustavad elupaikade kadu ja säilinud elupaikade killustumist ning seda eriti niidukoosluste puhul, mida traditsiooniliselt on peetud päevaliblikate mitmekesisuse seisukohalt kõige väärtuslikumateks biotoopideks (van Swaay et al., 2006). Teisalt on kasvanud metsastunud alade osakaal, milles paiknevad avakooslused katavad mõnes riigis juba suuremaid alasid kui säilinud poollooduslikud niidud (Berg et al., 2011).

Sarnased tendentsid iseloomustavad ka Eestit. 1930. aastate lõpus katsid niidud isegi kuni kolmandiku Eesti pindalast (Kukk & Kull, 1997), samas kui metsad moodustasid pindalast vaid 20% (Ilvessalo & Jalava, 1930 ref: Pärt, 2008). Tänapäeval on aktiivselt majandatavaid poollooduslikke niite säilinud umbes 20 000 hektari ulatuses (Eesti Statistikaamet, 2012; Talvi & Talvi, 2012), samas kui metsad on kasvanud 2,2 miljoni hektarini, kattes ligi 50% riigi pindalast (Eesti Statistikaamet, 2012b). Praegustel hinnangutel on Eesti liblikapopulatsioonid Euroopa taustal heas seisundis, kuid niitude drastilist vähenemist on käsitletud ka meie liblikafaunat ohustava tegurina (Sang et al., 2010; Õunap & Tiitsaar, 2014).

Metsamaastiku avakoosluste sobivust avamaastiku päevaliblikate elupaikadena on hinnatud mitmetes uuringutes. On leitud, et päevaliblikate kooslused võivad olla väga liigirikkad nii raiesmikel (Berg et al., 2011; Blixt et al., 2015), elektriliinikoridorides (Komonen et al., 2013) kui ka näiteks raudteetrassidel (Kalarus & Bakowski, 2015). Isegi metsaga täielikult isoleeritud raiesmikel võib olla esindatud ülekaalukas enamus regionaalsest liblikafaunast, s.h. avamaastiku liigid (Viljur, 2014).

Niisiis ei takista ümbritsev puistu päevaliblikaid uute elupaikade asustamisel liigi tasemel, kuid see ei välista isenditevahelisi erinevusi raiesmike asustamisel. Kuna liigisisene varieeruvus liblikate levimisindikaatorites võib kohati liikidevahelist varieeruvust ületada (Stevens et al., 2010a), on levimisprotsesside mõistmiseks tarvilikud ka isenditevahelised võrdlused. Kui raiesmike koloniseerijateks on ainult parema levimisvõimega isendid, võib see siiski osutada teatud barjäärile nende elupaikade asustamisel.

Liigisisene varieeruvus päevaliblikate levimises tuleneb suuresti sugudevahelistest erinevustest, kuid paremad levijad võivad liigikaaslastest eristuda ka morfoloogia, käitumise või füsioloogia poolest (Van Dyck & Baguette, 2005). Viimaste puhul räägitakse sageli nn mobiilsussündroomidest, mille puhul teatud isenditel on üheaegselt mitme tunnuse osas paremad levimiseeldused kui liigikaaslastel (Ducatez et al., 2012; Saastamoinen et al., 2012).

Käesoleva magistritöö eesmärgiks on tuvastada, milline on liigisisene varieeruvus avamaastiku päevaliblikate levimises inimõhjulises metsamaastikus. Töö keskmes on hüpotees, et isoleeritud raiesmikele jõudvad liblikad ei esinda üldpopulatsiooni juhuslikku valimit, vaid esmajoones parema levimisvõimega isendeid. Selle uurimiseks püstitasin küsimuse, kas uusi isoleeritud raiesmikke asustavaid päevaliblikaid iseloomustab spetsiifiline tiivamorfoloogia levimisega seotud tunnuste osas. Oletan, et raiesmikele jõudnud isenditel on suuremad, pikemad ja / või kitsama kujuga tiivad kui ümbritsevate elupaikade isenditel. Lisaks püstitan hüpoteesi, et spetsiifiline tiivamorfoloogia avaldub eri sugude puhul erinevalt.

2. Kirjanduse ülevaade

2.1. Päevaliblikate levimine mosaiiksel maastikul

Levimine on kompleksne protsess, millel on keskne roll liikide püsijäämises muutlikes keskkonnaoludes. Vastusena ebasobivatele tingimustele vahetavad isendid elupaika, kujunevad uued kohastumused või populatsioonid hääbuvad, kusjuures sageli toimuvad need erineva taseme protsessid üheaegselt (Stevens et al., 2013; Legrand et al., 2014). Metapopulatsioonide stabiilsuse tagamiseks on elupaigalaikude vaheline levimine määrava tähtsusega, kuna see võimaldab uute elupaikade asustamist ja geenisiiret elupaigalaikude vahel (Hanski, 1998; Ronce, 2007; Dover & Settele, 2009).

Päevaliblikatest on mitmel põhjusel kujunenud levimise uurimisel mudelorganismid. Esiteks hõlbustab nende levimise uurimist küllalt selgepiiriline eristus elupaiga ja elupaigaks sobimatu maatriksi vahel, kuna päevaliblikate elupaigalaigud on valdavalt määratletud (röövikute) toidu- ja (valmikute) nektaritaimede kasvukohtadega (Baguette & Mennechez, 2004; Stevens et al., 2010b). Lisaks on päevaliblikate ökoloogia kohta olemas laialdased taustateadmised ning neil esineb levimisega seotud tunnuste osas suur varieeruvus (Dover & Settele, 2009; Stevens et al., 2010b; Sekar, 2012). Uusi võimalusi pakuvad ka täienevad andmed päevaliblikate geneetikast ja genoomikast (Stevens et al., 2010b; Fountain et al., 2016), mille najal saab veelgi põhjalikumalt uurida näiteks elupaikade fragmenteerumise mõju liblikate levimisvõimele (Fountain et al., 2016).

Kui maastikus eristuvad elupaigalaigud ja neid eraldav maatriks, mõistetakse levimise all eeskätt isendite liikumist elupaigalaikude vahel (Ronce, 2007; Legrand et al., 2014).

Päevaliblikate puhul on arutletud, kas selline protsess võiks kaasneda rutiinsete ressursiotsingutega või on see pigem spetsiifilise levimisliikumise tulemus (Van Dyck & Baguette, 2005; Hovestadt et al., 2011). On leitud, et need kaks liikumisviisi – rutiinne lend ja levimisliikumine – toimuvad erinevates tingimustes ning neid iseloomustavad erinevad parameetrid.

Ressursside leidmiseks elupaigalaigu piires kasutavad päevaliblikad rutiinset liikumist, mille käigus läbitakse enamasti lühemaid distantse, liigutakse väiksemate „sammude“ ja pikemate puhkepeatustega (Delattre et al., 2010; Skórka et al., 2013). Sellise liikumise eesmärgiks on eelkõige toiduressursside, emaste puhul ka munemispaiaga ning isaste puhul sigimispartneri leidmine (Van Dyck & Baguette, 2005; Delattre et al., 2010; Turlure et al., 2011), kuigi mõnikord võib liblikas selle käigus sattuda ka uuele elupaigalaigule

(Hovestadt et al., 2011). Levimisliikumise puhul on maatriksit läbiva liblika lend aga sirgjoonelisem, kiirem ning katab oluliselt pikemaid vahemaid (Delattre et al., 2010; Skórka et al., 2013; Turlure et al., 2011). Selline liikumisstrateegia säästab aega ning vähendab maatriksis viibimisega seotud riske (nt kisklus), suurendades seega isendi tõenäosust jõuda uuele elupaigalaigule (Delattre et al., 2010). Kesasilmiku (*Maniola jurtina*) puhul on isegi näidatud, et sihikindlam lennustrateegia ilmneb juba enne maatriksisse sisenemist, olles seega eelnevalt langetatud otsuse tagajärg (Delattre et al., 2010). Niisiis ei ole päevaliblikate levimine pelgalt rutiinse liikumise juhuslik kõrvalnähtus, vaid tihtipeale just spetsiifilise levimisliikumise tulemus.

Täpsemas käsitluses võib levimist kui elupaigavahetust vaadelda kolmeosalise protsessina: isendid lahkuvad oma seniselt elupaigalaigult, liiguvad läbi maatriksi ning jõuavad järgmisele elupaigalaigule (Ronce, 2007; Legrand et al., 2014). Uurimispraktikas on päevaliblikate puhul levimise mõiste tihtipeale kitsendatud emigratsiooni tõenäosusele, mida mõjutavad näiteks ilmastikutingimused, isendi sugu ja populatsiooni tihedus (Merckx et al., 2003; Delattre et al., 2010; Kallioniemi et al., 2014; Legrand et al., 2014). Maatriksi läbimise staadiumis on pööratud tähelepanu liikumisstrateegiale (Delattre et al., 2010) ning suremusele maatriksis (Nowicki et al., 2014). Elupaikade asustamise etappi käsitlevad mitmed uuringud uudsete elupaikade liigirikkuse kohta (vt ptk 2.4).

Päevaliblikate liikuvuses esineb suur liikidevaheline varieeruvus, mis on eelkõige põhjendatav erinevate elukäigutunnustega. Suurem mobiilsus on omane näiteks sellistele liikidele, kellel on laiem toidutaimespekter, aasta jooksul rohkem põlvkondi ja pikem lennuperiood (Sekar, 2012; Stevens et al., 2013). Liikidevahelisi erinevusi liikuvuse osas on püütud selgitada ka liikide ajaloolise taustaga, sest killustunud elupaigale kohastunud liikidelt (nt reliktid) võiks eeldada suuremat mobiilsust kui suurtel ja terviklikel elupaigalaikudel kujunenud liikidelt (Turlure et al., 2011). Sealjuures esinevad levimises ka märkimisväärsed liigisisised erinevused, mida on lähemalt käsitletud peatükis 2.3.

2.2. Kuidas mõõta isendi levimisvõimet?

Paremad levijad – näiteks uute elupaikade koloniseerijad – ei pruugi esindada üldpopulatsiooni juhuslikku valimit, vaid võivad liigikaaslastest eristuda näiteks morfoloogia, füsioloogia või käitumise poolest (Van Dyck and Baguette, 2005). Ka päevaliblikate puhul iseloomustab levivaid isendeid tihtipeale spetsiifiline „hea levija fenotüüp“ ehk nende parem levimisvõime tuleneb teatud omadustest, mis võimaldavad suuremat liikuvust (Breuker et al., 2007; Niitepõld et al., 2011). Liblika individuaalse levimisvõime hindamiseks on seega kasutusel erinevaid käitumuslikke, füsioloogilisi ja morfoloogilisi indikaatoreid ehk mõõdikuid, mis viitavad heale liikuvusele.

Käitumuslikust perspektiivist pööratakse tähelepanu liblikate lennustrateegilistele otsustele, näiteks reageerimine elupaigalaigu servaaladele ja läbi maatriksi liikumine (Delattre et al., 2010; Kallioniemi et al., 2014; Leidner & Haddad, 2011; Ries & Debinski, 2001; Skórka et al., 2013; Turlure et al., 2011). Sellistes uuringutes enim kasutatud mõõdikud liikumise iseloomustamiseks on elupaik-maatriks piiri ületamine, fikseeritud ajaperioodi jooksul läbitud vahemaa, „sammu“ pikkus kahe maandumise vahel, lennu kestvus, liikumise suund, puhke- ja lennuaja vahekord ning lennukiirus. Neid liikuvusnäitajaid on uuritud nii looduslikes tingimustes (Kallioniemi et al., 2014) kui ka eksperimenti korras (Larranaga et al., 2013).

Morfoloogilistest tunnustest on liikuvusega enim seostatud tiiva pikkust, keha kuivkaalu, tiiva kuju (tiiva pikkuse ja pindala suhe) ning tiivakoormust (kehakaalu ja tiiva pindala suhe) (Berwaerts et al., 2002; Hanski et al., 2006; Ducatez et al., 2012; Saastamoinen et al., 2012; Larranaga et al., 2013; Legrand et al., 2014). Morfoloogiast sõltub näiteks lendamise algatamine ehk algiirendus (Berwaerts et al., 2002), lennu kestvus (Ducatez et al., 2012; Larranaga et al., 2013) ja kiirus (Saastamoinen et al., 2012). On analüüsitud ka nende tunnuste omavahelisi korrelatsioone (Saastamoinen et al., 2012) ja seoseid levimisliikumisega (Legrand et al., 2014). Ülevaade päevaliblikate uurimisel enimkasutatud morfoloogilistest levismõõdikutest on toodud Tabelis 1 (lk 12).

Füsioloogilistest mõõdikutest on oluliseks peetud ainevahetuse kiirust (Niitepõld et al., 2011; Saastamoinen et al., 2012), rasvaprotsenti (Saastamoinen et al., 2012) ja termoregulatsiooni efektiivsust (Ducatez et al., 2014). Kõikide nende füsioloogiliste näitajate puhul on eeldatud positiivset korrelatsiooni liikuvusega, kuid katsed ei ole selliseid seoseid üheselt kinnitanud (Ducatez et al., 2014; Saastamoinen et al., 2012).

Üksikute liikuvustunnuste põhjal üldistuste tegemine isendi või populatsiooni liikuvuse kohta eeldab, et need indikaatorid on vastavalt ühe isendi piires või põlvkondade lõikes järjepidevad. Nähtust, kus isendi liikuvuse mõõdikud on omavahel korrelatiivsetes suhetes ning ajas korduvad, nimetatakse mobiilsussündroomiks (Ducatez et al., 2012).

Mobiilsussündroom võib koosneda käitumuslikest või füsioloogilistest tunnustest ning selle esinemine on tuvastatud mitmel liigil, näiteks suur-kapsaliblikal (*Pieris brassicae*) (Ducatez et al., 2012; Larranaga et al., 2013; Legrand et al., 2014), väike-kapsaliblikal (*P. rapae*) (Ducatez et al., 2014), kesasilmikul (Ducatez et al., 2014) ja troopilisel koerlibliklasel *Bicyclus anynana* (Saastamoinen et al., 2012). Mobiilsussündroomi kujunemine sõltub keskkonnatingimustest (Ducatez et al., 2014; Saastamoinen et al., 2012), varieerudes seejuures nii liigisiselt (Ducatez et al., 2012) kui ka liikide vahel (Ducatez et al., 2014).

Liikuvuse päritavuse osas on saadud mitmesuguseid tulemusi. On näidatud, et liikuvusindikaatorite korrelatsioonid (ehk mobiilsussündroom) ei pruugi tuleneda tunnuste päritavusest, vaid hoopis keskkonnatingimustest (Saastamoinen et al., 2012). Teisisõnu, näiteks tiivakoormus ja kehamass võivad korreleeruda ainult teatud keskkondades, mitte mõlema tunnuse päriliku iseloomu tõttu (Saastamoinen et al., 2012). Üks vähestest liikuvusnäitajatest, mille päritavust on siiski veenvalt tõestatud, on liblika esimeste elupäevade jooksul avalduv mobiilsus (Hanski et al., 2006; Saastamoinen, 2007). Üks võimalus keskkonnast tuleneva mõju välistamiseks oleks seega väga noorte isendite uurimine, kuna nende puhul avalduvad pärilikud liikuvusega seotud tunnused selgemini (Hanski et al., 2006; Saastamoinen, 2007).

Kaudselt on liikuvuse päritavust kinnitanud ka sellised uuringud, kus on võrreldud samast liigist ja samades tingimustes kasvanud, kuid erinevat päritolu isendite liikuvust (Larranaga et al., 2013; Merckx et al., 2003). Sel moel on näidatud, et metsas kasvanud liblikate järglased on liikuvamad kui põllumajandusmaastikult pärit liblikate järeltulijad (Merckx et al., 2003) ning et looduslike populatsioonide järglased on parema orienteerumisvõimega kui mitmendat põlvkonda tehistingimustes kasvanud liblikad (Larranaga et al., 2013). Orienteerumisvõimet käsitletud uuring viitas kaudselt ka mobiilsussündroomi päritavusele: ühe ja sama paari järglased (õed-vennad) osutusid lennudevõimekuse poolest omavahel rohkem sarnaseks nendes liinides, kus suunataju oli tugevam (Larranaga et al., 2013).

Tabel 1. Päevaliblikate morfoloogilised mõõdikud, mida on kasutatud levimisvõime liigisisese varieeruvuse kirjeldamiseks. Tabel kirjeldab morfoloogiliste mõõdikute seoseid teiste levimistunnustega ja soo efekti nendes seostes. „Tiiva kuju“ tähendab tiiva pikkuse ruudu ja tiiva pindala jagatist, „tiivakoormus“ tähendab kehamassi ja tiiva pindala jagatist.

Morfoloogiline tunnus	Seos teiste tunnustega, mis samuti viitavad levimisvõimele	Soo mõju	Liik	Viide
kehamass, tiiva pindala, tiiva pikkus, tiivakoormus	suurem kehamass, suurem tiivakoormus, suuremad ja pikemad tiivad võimaldavad paremat algiirendust	isastel tugevamad seosed	<i>Pararge aegeria</i>	(Berwaerts et al., 2002)
rindmiku mass, tiiva kuju	suurem rindmik ja kitsamad tiivad võimaldavad paremat algiirendust	mõlemal sool		
kehamass (= nukukaal)	suuremad isendid on vähem mobiilsed (esimestel päevadel valmikuna)	emastel tugevam seos	<i>Melitaea cinxia</i>	(Hanski et al., 2006)
tiiva pikkus	pikemate tiibadega isenditel on pikem kestvuslend pikemate tiibadega isendid sisenevad sagedamini lennutunnelisse	ainult isastel mõlemal sool	<i>Pieris brassicae</i>	(Ducatez et al., 2012)
kehamass	suurema massiga isenditel on suurem tiivakoormus ja väiksem rindmik	mõlemal sool		
rindmiku osakaal	suurema rindmikuga isenditel on väiksem rasvaprotsent suurema rindmikuga isenditel on aeglasem ainevahetus puhkeolekus	ainult emastel	<i>Bicyclus anynana</i>	(Saastamoinen et al., 2012)
tiiva kuju, tiivakoormus, kehamass	kitsamate tiibadega, suurema tiivakoormuse ja suurema kehamassiga isendid on aktiivsemad lendajad	ainult isastel		
tiivakoormus	suurema tiivakoormusega isenditel on lennusammude vahel pikem puhkeaeg	mõlemal sool	<i>Minois dryas</i>	(Kalarus et al., 2013)
tiiva pikkus	pikemate tiibadega isendid lendavad suunatumalt, s.t. varieeruvus lennu-suunas on väiksem	ainult emastel	<i>Pieris brassicae</i>	(Larranaga et al., 2013)
tiiva pikkus	pikemate tiibadega isendid emigreeruvad tõenäolisemalt	mõlemal sool	<i>Pieris brassicae</i>	(Legrand et al., 2014)
tiiva kuju	ümaramate tiibadega isendid kasutavad sagedamini väristamist lennuliivate soojendamiseks, kuid kitsamate tiibadega isendite puhul on väristamine (termoregulatsioon) efektiivsem	mõlemal sool	<i>Vanessa cardui</i>	(Ducatez & Baguette, 2016)

2.3. Päevaliblikate levimise liigisisene varieeruvus

Paljudes päevaliblikate liikumist käsitlevates uuringutes on isendi liikuvust määravaks teguriks peetud tema liigilist kuuluvust (Kallioniemi et al., 2014; Ries & Debinski, 2001; Turlure et al., 2011). On ka näidatud, et suurema mobiilsusindeksiga liikides on tõepoolest rohkem mobiilsussündroomiga isendeid ((Ducatez et al., 2014). Perekonna tasemel on üksikuurimustes saadud vastuolulisi tulemusi: mõningatel juhtudel on lähiliikide mobiilsusnäitajad sarnased (Kallioniemi et al., 2014), teinekord mitte (Ducatez et al., 2014). Mitutsada liiki hõlmanud metaanalüüs aga tuvastas, et perekondade- ja isegi liikidevahelised erinevused liikumisnäitajate osas on kohati oluliselt väiksemad kui liigisisene varieeruvus (Stevens et al., 2010a). Seega võivad liigipõhised üldistused mobiilsuse kohta olla ebapiisavad, kirjeldamaks päevaliblikate levimist ja liikumist, ning arvestada tuleks ka suure liigisisese varieeruvusega (Stevens et al., 2010a).

Arvestatav osa liigisisest varieeruvusest tuleneb sugudevahelistest erinevustest. Kuna liikumine täidab isaste ja emaste päevaliblikate jaoks erinevaid funktsioone, siis on kujunenud soopõhised erinevused nii liikumisstrateegiate kui ka levimisvõime osas. Üks peamisi liikumise ajendeid mõlema sugupoole jaoks on nektaritaimede otsimine, kuid emaste puhul lisandub sellele munemispäiga leidmise vajadus, isaste jaoks aga on olulisel kohal partneriotsing (Bergerot et al., 2012; Delattre et al., 2010; Kallioniemi et al., 2014; Merckx et al., 2003; Niitepõld et al., 2011). Kui isaste vahel toimub tugev konkurents sigimispartneri nimel, võib emaste aktiivne liikumine tähendada ka agressiivsete isaste eest põgenemist (Delattre et al., 2010; Legrand et al., 2014; Trochet et al., 2013; Turlure et al., 2011). Nende erinevuste tõttu avaldab looduslik valik isaste ja emaste liikuvusele lahknevat mõju: näiteks suuremat liikuvust võimaldav fenotüüp võib emaste puhul väljenduda paremas levimisvõimes, isaste puhul aga hoopis pigem territoriaalsuses (Niitepõld et al., 2011).

Suur osa uuringuid toetab hüpoteesi, et üldjuhul on emased päevaliblikad mobiilsemad kui isased (Hanski et al., 2006; Delattre et al., 2010; Skórka et al., 2013; Kallioniemi et al., 2014). Evolutsiooniliselt võiks selle põhjuseks pidada asjaolu, et uuele elupaigale jõudmine on emastele kasulikum kui isastele (Hanski et al., 2006). Seda eelkõige nende liblikaliikide puhul, kus emased paarituvad üsna vahetult pärast koorumist ja vaid kord elus – emaste jaoks võib uutele elupaikadele levimine kohasust suurendada (*bet-hedging*) (Delattre et al., 2010), kuid samale elupaigale jõudnud isased sellist kasu ei saa, kuna sealsed emased on juba eelnevalt viljastatud (Hanski et al., 2006; Kallioniemi et al., 2014).

Lisaks on võimalik, et isased jõuavad sellisele elupaigale, kuhu emased ei ole veel üldse jõudnud.

Lähemal vaatlusel selgub, et emaste suurem liikuvus seisnebki eelkõige levimisliikumisega seotud näitajates, nagu elupaiga piiri ületamise ja maatriksisse sisenemise tõenäosus (Kallioniemi et al., 2014; Legrand et al., 2014; Niitepõld et al., 2011; Skórka et al., 2013). Ka maatriksis liikudes paistavad emased silma „sihikindlama“ liikumise ja pikema läbitud vahemaaga (Delattre et al., 2010; Skórka et al., 2013). Vastukaaluks on isased liikuvamad selliste näitajate poolest nagu elupaiga-siseselt läbitud vahemaa (Kallioniemi et al., 2014), ebasoodsates oludes lendamine (Ducatez et al., 2012; Legrand et al., 2014; Merckx et al., 2003), manööverdamisoskus (Saastamoinen et al., 2012), lendamisele kulutatud aeg (Merckx et al., 2003) ja kiirendamisvõime (Berwaerts et al., 2002). Isaste puhul tulenevad teatud erisused ka partneri otsimise meetodist, sest „patrullija“ ja „varitseja“-tüüpi isased kasutavad erinevaid lennustrateegiaid (Kemp, 2001; Berwaerts et al., 2002; Niitepõld et al., 2011; Bergerot et al., 2012).

Mõne indikaatori osas esineb liigi ja soo erisuunaline koosmõju, näiteks kirburohutäpiku (*Boloria eunomia*) isased on kiiremad lendajad kui emased, aga lähiliigi, hariliku sootäpiku (*B. aquilonaris*) puhul on see vastupidi (Turlure et al., 2011). Selliseid erisusi on põhjendatud erinevate ressursivajadustega: kui nektari- ja toidutaim on samast liigist, vähendab see emaste puhul liikumise vajadust (Skórka et al., 2013; Turlure et al., 2011).

Liigisiselt esineb ka morfoloogiast tulenev varieeruvus, kusjuures kõige rohkem kinnitust leidnud morfoloogiline liikuvuse indikaator on tiiva pikkus. Pikemate tiivadega isendid on julgema levimiskäitumisega (Ducatez et al., 2012), vastupidavamad lendajad (Larranaga et al., 2013; Legrand et al., 2014), parema kiirendus- (Berwaerts et al., 2002) ja orienteerumisvõimega (Larranaga et al., 2013). Kuna tihtipeale korreleerub tiiva pikkus liblika massiga, on see ka hea näitaja liblika üldise konditsiooni kohta (Ducatez et al., 2012; Saastamoinen et al., 2012). Sealjuures esineb väga sagedasti interaktsioone tiivamorfoloogia ja soo vahel: samasugune morfoloogia võib anda levimiseelise ainult ühe sugupoole puhul (vt Tabel 1, lk 12). Näiteks pikemad tiivad võimaldavad paremat algkiirendust ainult isaste orasheinasilmikute (*Pararge aegeria*) puhul (Berwaerts et al., 2002).

Lisaks tiiva morfoloogiale on tähelepanu pööratud ka varieeruvusele liblika massis, täpsemini rindmiku ja tagakeha suhtes. Üldiselt kehtib seaduspära, et isastel liblikatel on

proportsionaalselt suurem rindmik, emastel aga tagakeha (Tammaru et al., 1996; Berwaerts et al., 2002; Saastamoinen et al., 2012). Et parem lennuvõime on seotud rindmikulihastega, siis võiks eeldada, et isastel on lendamiseks paremad eeldused. Samas on nad aga emastest väiksemad ning seega absoluutset eelist ei saavuta (Berwaerts et al., 2002; Saastamoinen et al., 2012).

Ka isendi vanuse ja liikuvuse seosed on veel ebaselged. Üldjuhul muutuvad liblikad vananedes paiksemaks: troopiline koerlibliklane *Hypolimnas bolina* ei lahku vananedes oma territooriumilt (Kemp, 2001) ning mitmete liikide puhul lüheneb lennu „sammu“ pikkus (Kallioniemi et al., 2014). On oletatud, et vanusega muutuvad isendi liikumise ajendid ning ka omandatud kogemused võivad liikuvuse vähenemises rolli mängida (Delattre et al., 2010; Kemp, 2001). Siiski leidub näiteid uuringutest, kus kindlat seost vanuse ja liikuvuse vahel ei ole tuvastatud (Larranaga et al., 2013; Saastamoinen et al., 2012).

Lisaks isenditevahelistele erinevustele esineb levimise liigisisene varieeruvus ka populatsioonide tasemel. On leitud, et noortes liblikapopulatsioonides on proportsionaalselt rohkem liikuvamaid isendeid (Hanski et al., 2006; Saastamoinen et al., 2012; Ducatez et al., 2014). Huvitaval kombel väljendub selline erinevus eelkõige emaste puhul (Hanski et al., 2006; Saastamoinen et al., 2012) ning seda on põhjendatud mobiilsuse päritavusega – kuna uusi elupaiku asustavad keskmisest liikuvamad emased, kandub suurem mobiilsus üle ka järgmisele põlvkonnale (Saastamoinen et al., 2012).

Populatsiooni liikuvust võib mõjutada elupaikade killustumine. Killustunud elupaikades on päevaliblikad tihti mobiilsemad kui ühendatud elupaikades, kuna looduslik valik soosib nende puhul elupaigalaikudelt lahkumist ja uute otsimist (Dover & Settele, 2009; Duploux et al., 2013; Fountain et al., 2016). Näiteks tähnik-võrkliblika (*Melitaea cinxia*) puhul on sellist nähtust tõestatud nii eksperimentaalselt (Duploux et al., 2013) kui ka ajalooliste (väljasurnud) populatsioonide geneetika kaudu (Fountain et al., 2016). Teisalt on orasheinasilmikul näidatud vastupidist – just ühendatud elupaikade populatsioonide isendid on liikuvamad (Merckx et al., 2003; Bergerot et al., 2012). Need erinevused tähendavad, et elupaikade killustumise tagajärjed levimisele sõltuvad kontekstist: milline on levimise hind, uute elupaikade asustamise tõenäosus ja fluktuatsioonid elupaigalaikude kvaliteedis (Van Dyck & Baguette, 2005; Duploux et al., 2013; Fountain et al., 2016).

2.4. Raiesmikud avamaastiku päevaliblikate elupaigana

Avamaastiku päevaliblikate klassikalisteks elupaikadeks peetakse eelkõige looduslikke ja poollooduslikke niite (van Swaay et al., 2006). Viimase sajandi jooksul on aga kõikjal Euroopas toimunud ulatuslikud muutused maakasutuses: traditsioonilised põllumajandusmaastikud, eriti poollooduslikud niidud on drastiliselt vähenenud, seevastu metsamajandus intensiivistub (van Swaay et al., 2006; Berg et al., 2011; Komonen et al., 2013; Blixt et al., 2015). Selle trendi taustal pööratakse üha enam tähelepanu küsimusele, kas ja kuidas võiksid metsamaastiku avakooslused pakkuda avamaastiku liblikatele asenduselupaiku.

Metsamaastiku avakooslustena võib käsitleda lageraielanke (raiesmikke) ning erinevaid taristuga seotud koridore, nagu teeääred, sihid, elektriliinide koridorid ja raudteetrassid (Berg et al., 2011; Komonen et al., 2013; Blixt et al., 2015; Kalarus & Bakowski, 2015). Sellised avakooslused võivad metsarikastes riikides moodustada märkimisväärse osa kogu maa pindalast. Näiteks Rootsis on hinnatud, et teeääred, elektriliinikoridorid ja raiesmikud kokku katavad ligi neli korda suurema ala kui vähesed säilinud poollooduslikud niidud (Berg et al., 2011).

Metsamaastiku avakooslused pakuvad elupaika väga paljudele päevaliblikaliikidele ja selle kohta on tõendeid nii Põhjamaadest (Berg et al., 2011; Ibbe et al., 2011; Komonen et al., 2013; Blixt et al., 2015), Poolast (Kalarus & Bakowski, 2015) kui ka väljastpoolt Euroopat (Inoue, 2003; Min & Kwon, 2014; Nyafwono et al., 2014). Ka Eestis on raiesmike liigirikkust uuritud ning leitud, et lageraielankidel võib esineda üle 80% piirkondlikust liblikafaunast (Viljur & Teder, käsikiri submiteeritud). Lisaks sellele, et metsamaastiku avakooslused kujutavad avamaastiku päevaliblikatele omaette elupaiku, võib nende olemasolu aidata kaasa ka lähedalasuvate niitude liblikakoosluste liigirikkuse säilimisele (Bergman et al., 2008).

Metsamaastiku avakooslused eristuvad päevaliblikate jaoks ümbritsevast metsast nii mikrokliimatiliste tingimuste kui ka taimkatte poolest (Komonen et al., 2013; Nowicki et al., 2014; Korpela et al., 2015). Liblikatele on soodne metsaga ümbritsetud avakoosluste soe ja kuiv mikrokliima ning nektaritaimede rohkus (Komonen et al., 2013; Korpela et al., 2015). Samadel põhjustel on metsaserva ökoton sobilikuks elupaigaks ka muudele putukatele, näiteks kimalastele (Korpela et al., 2015).

Samas on raiesmikel ka spetsiifilisi omadusi, kuna need erinevad taristukoridoridest suksessiooni kulgemise ja ühenduvuse poolest. Teeääri ja muid trasse hooldatakse regulaarselt, takistades taimkatte arenemist järgmistesse suksessioonifaasidesse (Berg et al., 2011; Komonen et al., 2013). Raiesmikel aga lastakse suksessioonil jätkuda ning nende taimkate aja jooksul tiheneb, muutes raiesmikud lõpuks avamaastiku päevaliblikate jaoks taas ebasobilikeks (Inoue, 2003; Palviainen et al., 2005; Fartmann et al., 2013).

Lisaks on taristukoridorid alati ühendatud teiste kooslustega ja toimivad ka ise levimiskoridorina (Komonen et al., 2013), kuid raiesmikud võivad olla kõikidelt külgedelt ümbritsetud tiheda puistuga. Selline metsavöönd võib avamaastiku liikide puhul olulisel määral tõkestada uute elupaikade asustamist (Merckx et al., 2003; Nowicki et al., 2014).

Päevaliblikate mitmekesisuse seisukohalt on raiesmikud eriti väärtuslikud elupaigad oma varastes suksessioonistaadiumites, s.t. 2-4 aastat pärast raiet (Inoue, 2003; Fartmann et al., 2013; Blixt et al., 2015). Samas lähevad hinnangud lahku selle osas, kui mitme aasta möödudes need liblikate jaoks sobimatuteks muutuvad. Näiteks Blixt et al. (2015) ja Fartmann et al. (2013) hinnangul võiksid raiesmikud pakkuda avamaastiku liblikatele elupaika kuni 15 aasta jooksul. Seevastu Inoue (2003) leidis, et juba 6-9 aasta vanustel raiesmikel on avamaastiku liblikate liigirikkus ja arvukus oluliselt kahanenud. Ilmselt sõltub liblikate jaoks sobiliku perioodi pikkus taimkatte suksessiooni kiirusest, kuna hooldamata elektriliinikoridorides peetakse võsastumist päevaliblikate arvukuse languse peamiseks põhjuseks (Komonen et al., 2013).

Lisaks viimastel aastatel toimunule võib raiesmike liblikarikkust olulisel määral mõjutada ka raiesmiku kaugem ajalugu. On leitud, et märkimisväärselt liigirikkamad on need raiesmikud, mis on ajalooliselt olnud niidud, võrreldes nendega, kus on viimase sajandi jooksul kasvanud ainult mets (Ibbe et al., 2011; Blixt et al., 2015). Tõenäoliselt on see põhjendatav taimkatte erinevustega: ajalooliste niidualade seemnepangas võib veel olla säilinud selliseid nektari- ja toidutaimede liike, mis lageraie järel tekkinud avamaastikul taas kasvama asuvad ning seeläbi päevaliblikate liigirikkust suurendavad (Ibbe et al., 2011; Blixt et al., 2015).

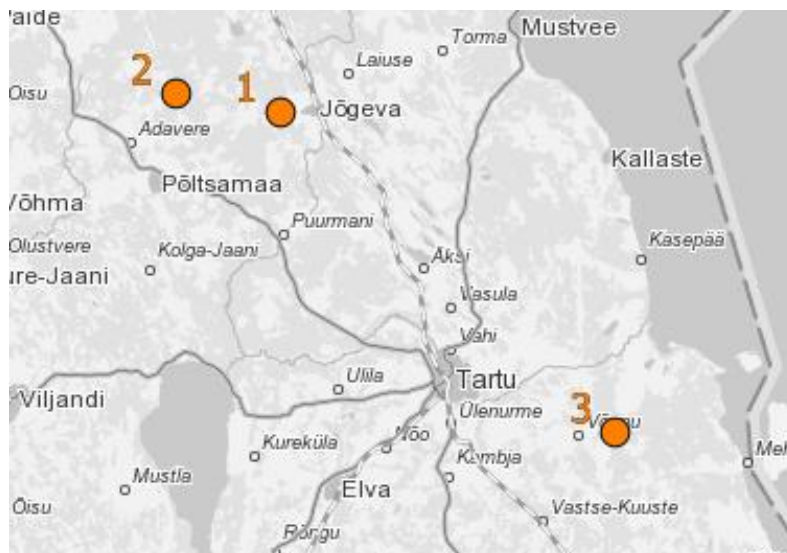
3. Metoodika

3.1. Autori roll andmete kogumisel

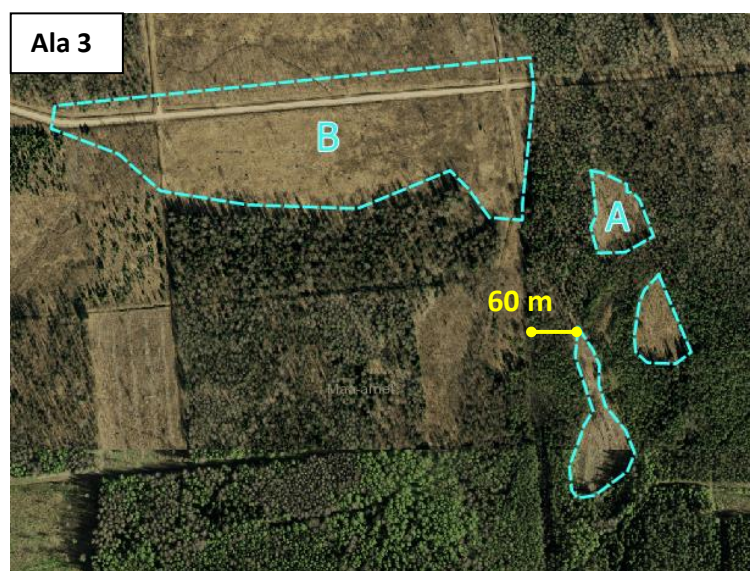
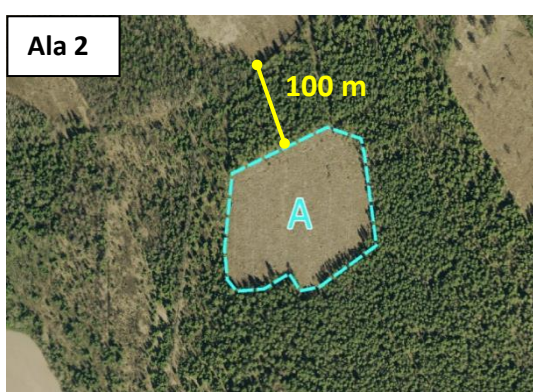
Välitööde ettevalmistamise faasis oli minu ülesandeks koostada potentsiaalsete uurimisalade eelvalik, kasutades erinevaid kaardirakendusi ja GIS-tarkvara. Alade külastamine, lõplik valik ja välitööde läbiviimine toimus koostöös juhendajatega. Välitöödel osalesid ka entomoloogia õppetooli doktorandid Kristiina Taits ja Sille Holm ning praktikant Reetta Hämäläinen. Välitööde järgselt määrasin kõikide püütud liblikate liigid ja kaalusin kõik isendid (kaaluandmete kaasamisest antud töösse otsustati hiljem loobuda). Seejärel määrasid juhendajad (Mari-Liis Viljur ja Tiit Teder) liblikate sood ning Mari-Liis Viljur sooritas tiibade mõõtmised (Mark Gimbutase koostatud programmi abil).

3.2. Uurimisalade valik

Käesoleva töö eesmärgiks oli kirjeldada uute isoleeritud raiesmike liblikate tiivamorfoloogiat. Selleks valiti välja kolm uurimisalade paari, mis paiknesid Tartu ja Jõgeva maakondades (Joonis 1). Iga uurimisala paar koosnes isoleeritud raiesmikust (lageraie tagajärjel tekkinud langist) ja kontrollalast (Joonis 2). Üldjuhul oli tegemist ühe tervikliku raiesmiku ja sellele vastava kontrollalaga. Ühel uurimisalal käsitleti ühtse raiesmikuna kolme kõrvuti paiknevat lanki (Joonis 2).



Joonis 1. Uurimisalade paiknemine. Mõõtkava u 1: 1 100 000.
(Aluskaart: Maa-ameti geoportaali WMS-teenus)



Joonis 2. Uurimisalade paarid, mis koosnevad isoleeritud raiesmikust (tähistatud A) ja kontrollalast (tähistatud B). A ja B erinevad teineteisest vanuse ja isoleeritustaseme poolest. Kollane joon märgib isoleeritud raiesmiku (A) minimaalset kaugust lähimast avamaastiku päevaliblikatele sobilikust elupaigast.

Alal 2 paiknesid A ja B üksteisest 1 km kaugusel, mistõttu on need esitatud eraldi ortofotodel.

Alal 3 käsitleti isoleeritud raiesmikuna kolmest ühendatud raiesmikust koosnevat kompleksi. Mõõtkava u 1:10 000. (Aluskaart: Maa-ameti ortofoto 2014: <http://xgis.maaamet.ee>, 11.04.2016)

Et töö fookuses olid uute elupaigalaikude koloniseerijad, lähtuti alade valikul raiesmike vanusest ja isoleeritusest. Teisisõnu, raiesmikud kujutasid endast päevaliblikate jaoks noori (äsja asustatud) ja isoleeritud elupaigalaike. Kontrollaladeks valiti raiesmike läheduses asuvad avakooslused (raiesmikud ja teeääred), mis olid muude avakooslustega ühendatud ja päevaliblikate tõenäoliseks elupaigaks olnud juba mitu aastat (Joonis 2). Lugemise selguse huvides tähistab edaspidi „raiesmik“ või „isoleeritud raiesmik“ eelpool kirjeldatud noori isoleeritud raiesmikke ning „kontrollala“ kontrollalaid, kuigi ka kontrollalad võisid olla raiesmikud.

Raiesmike isoleeritus oli määratletud sellega, et raiesmikud olid lähimast avamaastiku päevaliblikate elupaigaks sobilikust kooslusest eraldatud vähemalt 50 meetri laiuse tiheda metsa ribaga kõikidelt külgedelt. Valitud raiesmikud ei olnud ühendatud sihtide, teede ega muude võimalike levimiskoridoridega, tagamaks, et elupaigalaigule pääsemine eeldab liblika lahkumist elupaigast ning aktiivset lendu läbi või üle puistu (maatriksi).

Kõik isoleeritud raiesmikud olid kahe aasta vanused, s.t. valiti raiesmikud, mis olid läbimas teist vegetatsiooniperioodi. Sellises vanuses raiesmike puhul võib eeldada, et enamik liblikaid on sinna saabunud muudelt elupaikadelt käesoleval aastal. Kuni üheaastased raiesmikud on läbinud maksimaalselt ühe vegetatsiooniperioodi ja oma vähese taimkatte tõttu ei paku need enamiku päevaliblikaliikide röövikutele sobilikke toidutaimi (Komonen et al., 2013; *pers. obs.*). Rohkem kui kaheaastaste isoleeritud elupaikade puhul aga ei oleks enam võimalik eristada raiesmikele äsja levinud isendeid varasemate asustajate järglastest.

Sobilike alade leidmiseks kasutati tarkvaras QGIS (v 2.6.1. Brighton) (QGIS Development Team, 2016) Maa-ameti Geoportaali WMS-teenuse ortofotode kihte (<http://geoportaal.maaamet.ee/est/Teenused/Avalik-WMS-teenus-p65.html>) ja Keskkonnagentuuri kaardikihte väljastatud lageraieteatiste kohta (Tiit Matson, suulised andmed). Samuti kasutati Keskkonnaagentuuri veebipõhist metsaregistrit (register.metsad.ee/avalik). Nimetatud allikatest saadi ka andmed raiesmike isoleerituse kohta. Lõplikud valikud alade sobivuse kohta tehti kohapeal.

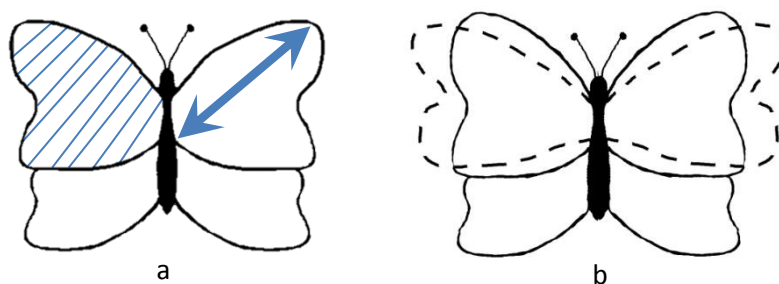
3.3. Liblikate püük ja andmete kogumine

Välitööde periood kestis 2015. aasta juuni lõpust juuli keskpaigani ning selle aja jooksul külastati kõiki uurimisasasid kahel korral umbes kahe nädalase vahega. 1. püük toimus perioodil 29.06-03.07 ja 2. püük perioodil 14.07-16.07. Välitöid sooritati ainult liblikate püügiks sobilike ilmastikutingimuste korral (pilvitus kuni vähene pilvisus, $t^{\circ} > +20^{\circ}\text{C}$, tuulevaikus kuni nõrk tuul). Raiesmikku ja selle paarilist kontrollala külastati reeglina sama päeva jooksul, välja arvatud ühel korral, kui püük kontrollalal toimus järgneval päeval. Igal alal veedeti ligikaudu kaks tundi, mille jooksul püüti kinni kõik leitud päevaliblikad.

Pärast välitöid määrati püütud liblikate liik ja sugu ning mõõdeti nende tiibade pindala ja pikkus. Tiiva pindala ja pikkuse mõõtmiseks skaneeriti iga isendi parem eestiib või juhul, kui see oli kahjustatud, siis vasak. Tunnused mõõdeti tiivapiltidelt, kasutades programmeerimiskeeles Python kirjutatud koodi ja lisamooduli OpenCV funktsioone (Intel Corporation, 2015). Kokku püüti ja mõõdeti 1080 isendit 52 liigist (Lisa 1), millest analüüsisse kaasati kuus liiki (vt ptk 3.4).

Valitud kuue liigi puhul uuriti kolme tiivamorfoloogilist tunnust (Joonis 3), mille seoseid levimisvõimega on varasemates uuringutes näidatud (vt ptk 2.2):

- tiiva pindala, mõõdetud kui eestiiva kogupindala (cm^2),
- tiiva pikkus, mõõdetud kui eestiiva maksimaalne pikkus kannaosast tipunurgani (cm),
- tiiva kuju (*aspect ratio*), arvutatud kui eestiiva pikkuse ruut jagatud eestiiva pindalaga.



Joonis 3. Uuritud tiivamorfoloogilised tunnused.

(a) Mõõdeti tiiva kogupindala (viirutatud) ja pikkus (tähistatud noolega).

(b) Tiivakuju indeks arvutati tiiva pikkuse ruudu ja pindala jagatisena. Väiksem tiivakuju indeks tähendab, et tiivad on ümaramad (pidevjoon), suurema tiivakuju indeksiga tiivad on kitsamad, piklikumad (katkendjoon).

3.4. Andmeanalüüs

Kuna käesoleva töö eesmärk oli kirjeldada liigisisest varieeruvust, analüüsiti vaid kuut arvukamat liiki, kelle puhul õnnestus koguda statistilise analüüsi jaoks piisavalt suured valimid. Arvukate liikidena määratleti need, kelle puhul oli püütud vähemalt kolm isendit kummagi soo ja isoleeritustaseme kohta. Valik sooritati ainult avakooslustele omaste liikide seast (Õunap & Tartes, 2014 ja Viljur, 2014 kasutatud määratluse järgi), sest eelkõige nende puhul võis eeldada puistu tõkestavat mõju levimisele (Merckx et al., 2003; Kallioniemi et al., 2014). Nimetatud kriteeriumitele vastanud liikide loetelu ja valimite suurused on toodud Tabel 2.

Tabel 2. Analüüsitud liigid ja valimite suurused.

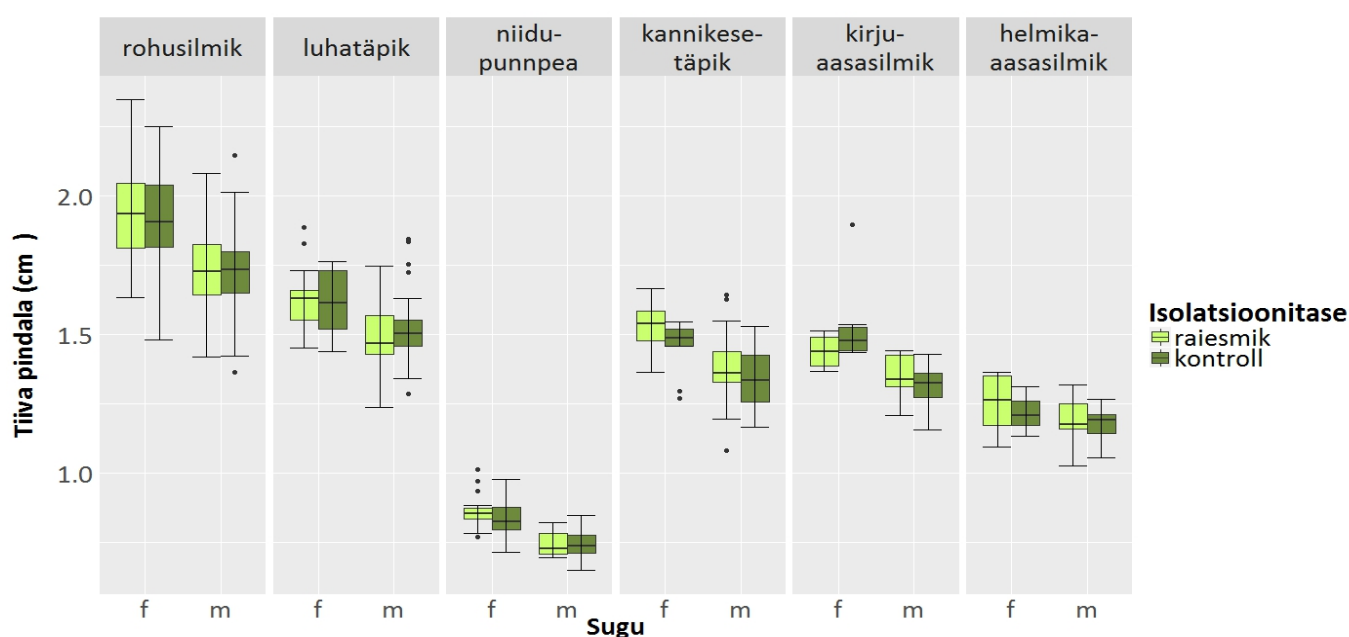
Ladinakeelne liiginimetus	Eestikeelne liiginimetus	Isolatsioonitase				KOKKU
		Raiesmik		Kontroll		
		Emased	Isased	Emased	Isased	
<i>Aphantopus hyperantus</i>	rohusilmik	38	88	40	92	258
<i>Brenthis ino</i>	luhatäpik	24	40	20	41	125
<i>Ochlodes sylvanus</i>	niidupunnepea	20	23	23	33	99
<i>Boloria selene</i>	harilik kannikestäpik	41	51	10	32	134
<i>Coenonympha arcania</i>	kirju-aasasilmik	4	5	6	12	27
<i>Coenonympha glycerion</i>	helmika-aasasilmik	5	8	3	13	29
	KOKKU	132	215	102	223	672

Tiivamorfoloogiliste tunnuste statistiliseks analüüsimiseks rakendati III tüüpi mitmefaktorilist dispersioonanalüüsi (ANOVA) fikseeritud lisafaktoritega. Sõltuvaks muutujaks oli tiivamorfoloogiline tunnus (tiiva pindala, pikkus või kuju). Sõltumatuks muutujaks oli isolatsioonitase, mille all peeti silmas seda, kas isend oli püütud isoleeritud raiesmikult või kontrollalalt. Lisafaktorina kaasati liblika sugu ja ala. Analüüsid sooritati kõikide liikide kohta koos kui ka liikide kaupa eraldi. Viimasel juhul rakendati statistilise olulisuse hindamisel Bonferroni korrigeerimisega parandatud olulisuse nivood. Liikide kaupa analüüsides võeti ala arvesse vaid kolme liigi puhul (rohusilmik, luhatäpik, niidupunnepea), kelle valim oli selle jaoks piisavalt suur. Analüüsiti ka isolatsioonitaseme interaktsioone soo ja uurimisalaga. Statistiliseks analüüsiks kasutati programmeerimiskeelt R (v 3.2.5.) (R Core Team, 2016) ja selle paketti *car* (Fox & Weisberg, 2011).

4. Tulemused

4.1. Tiiva pindala raiesmikel vs kontrollaladel liikide kaupa

Analüüsidest tiiva pindala liikide kaupa eraldi, ei erinenud isoleeritud raiesmike ja kontrollalade liblikad ühegi liigi puhul (Joonis 4, Tabel 3). H. kannikesetäpiku puhul saadi p-väärtuseks 0,05, kuid rakendades olulisuse nivoo määramisel Bonferroni korrektsiooni, osutus ka see erinevus statistiliselt ebaoluliseks. Ka ei osutunud üheski analüüsis oluliseks isolatsioonitaseme interaktsioonid soo ega uurimisalaga. Lisafaktorina kaasatud ala mõju osutus oluliseks rohusilmikul ($F_{2, 250}=9,33$; $p<0,01$) ja luhatäpikul ($F_{2, 117}=6,37$; $p<0,01$).



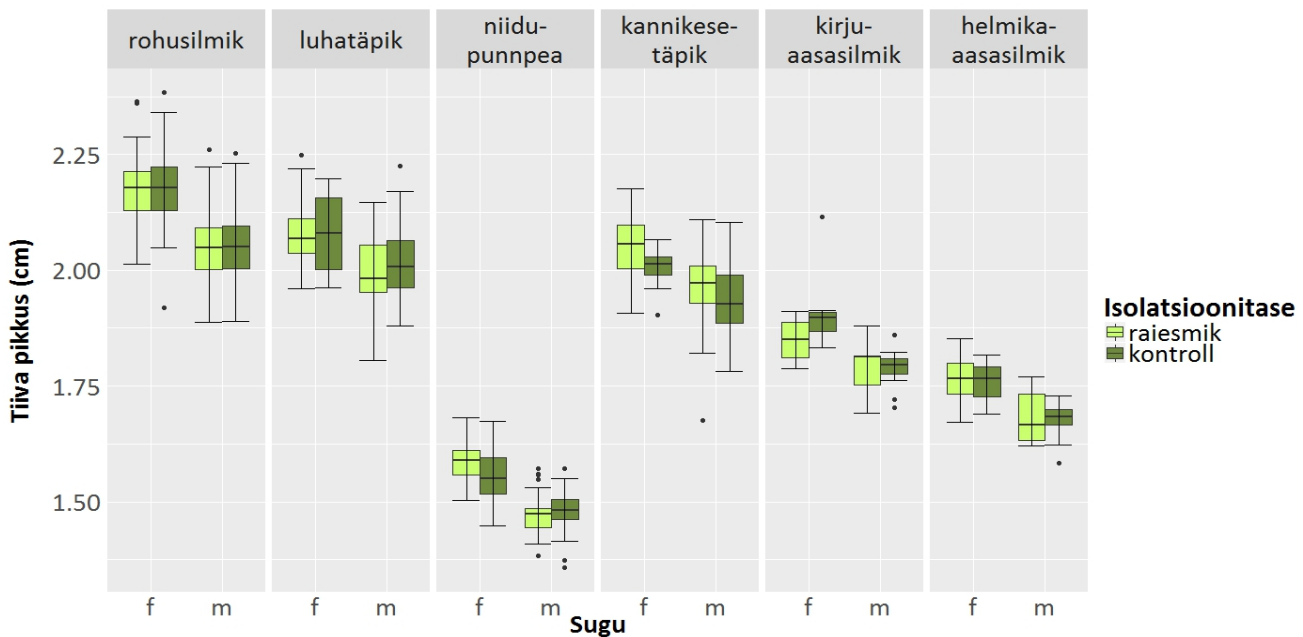
Joonis 4. Kuue päevaliblikaliigi keskmised tiiva pindalad (emased ja isased eraldi) isoleeritud raiesmikel ja kontrollaladel. Karbi keskele on märgitud mediaan, karbi servad tähistavad 25% ja 75% kvantiile, vurrud tähistavad kvantiilidest kuni 1,5 korda suuremaid või väiksemaid vaatlusi ja täpid sellest väljapoole jäävaid vaatlusi (Tukey karpdiagramm).

Tabel 3. Isolatsioonitaseme (raiesmik / kontroll) mõju päevaliblikate tiiva pindalale. III tüüpi ANOVA, fikseeritud lisafaktoriteks on sugu (kõikide liikide puhul) ja ala (kursiiviga tähistatud liikide puhul).

Liik	SS (III tüüp)	df	F	p
<i>rohusilmik</i>	<0,01	1	0,16	0,69
<i>luhatäpik</i>	<0,01	1	0,64	0,43
<i>niidupunnpea</i>	<0,01	1	2,70	0,10
h. kannikesetäpik	0,04	1	3,93	0,05
kirju-aasasilnik	0,03	1	2,24	0,15
helmika-aasasilnik	<0,01	1	0,25	0,62

4.2. Tiiva pikkus raiesmikel vs kontrollaladel liikide kaupa

Analüüsidest tiiva pikkust liikide kaupa eraldi, ei erinenud isoleeritud raiesmike ja kontrollalade liblikad ühegi liigi puhul (Joonis 5, Tabel 4). Samuti ei avaldunud üheski analüüsis isolatsioonitaseme interaktsioonid soo ega alaga. Ala lisafaktorina avaldas mõju rohusilmiku ($F_{2, 250}=11,31$; $p<0,01$) ja luhatäpiku puhul ($F_{2, 117}=5,95$; $p<0,01$).



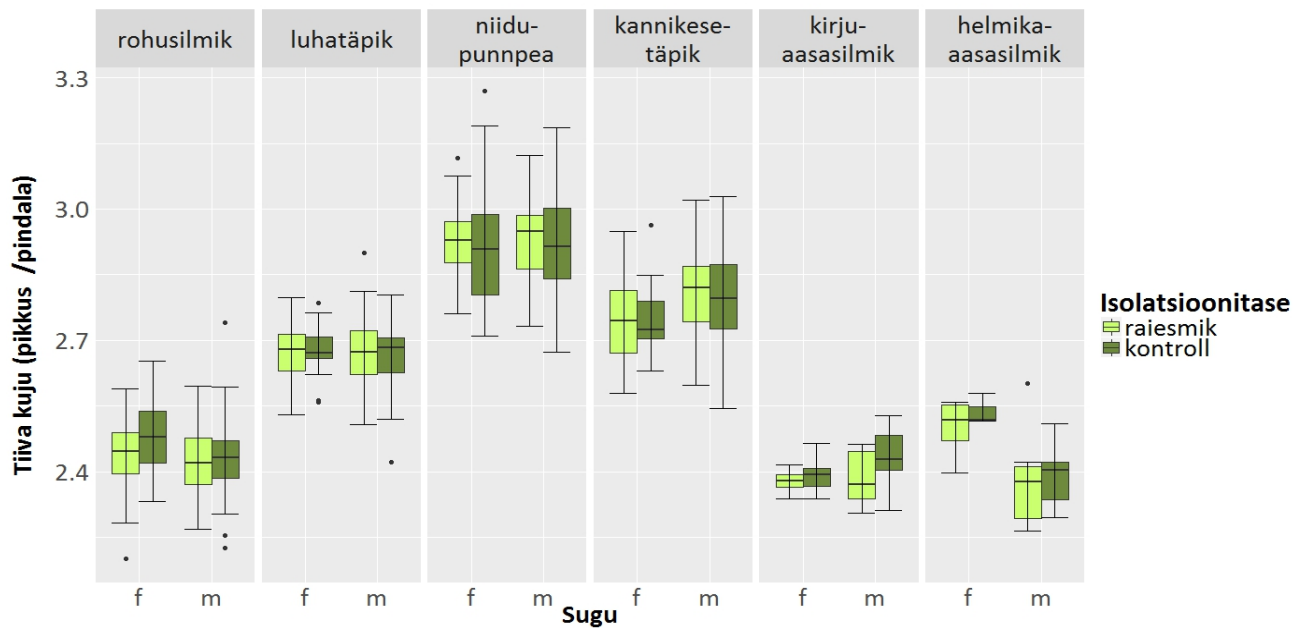
Joonis 5. Kuue päevaliblikaliigi keskmised tiiva pikkused (emased ja isased eraldi) isoleeritud raiesmikel ja kontrollaladel. Karbi keskele on märgitud mediaan, karbi servad tähistavad 25% ja 75% kvantiile, vurrud tähistavad kvantiilidest kuni 1,5 korda suuremaid või väiksemaid vaatlusi ja täpid sellest väljapoole jäävaid vaatlusi (Tukey karpdiagramm).

Tabel 4. Isolatsioonitaseme (raiesmik / kontroll) mõju päevaliblikate tiiva pikkusele. III tüüpi ANOVA, fikseeritud lisafaktoriteks on sugu (kõikide liikide puhul) ja ala (kursiiviga tähistatud liikide puhul).

Liik	SS (III tüüp)	df	F	p
<i>rohusilmik</i>	<0,01	1	0,01	0,91
<i>luhatäpik</i>	<0,01	1	0,43	0,51
<i>niidupunnpea</i>	<0,01	1	2,19	0,14
<i>h. kannikesetäpik</i>	0,02	1	3,02	0,08
<i>kirju-aasilmik</i>	0,01	1	2,63	0,12
<i>helmika-aasilmik</i>	<0,01	1	0,03	0,86

4.3. Tiiva kuju raiesmikel vs kontrollaladel liikide kaupa

Analüüsidest tiiva kuju liikide kaupa eraldi, ei erinenud isoleeritud raiesmike ja kontrollalade liblikad ühegi liigi puhul (Joonis 6, Tabel 5). Üheski analüüsis ei osutunud oluliseks isolatsioonitaseme interaktsioonid soo ega uurimisalaga. Niidupunnpea oli ainus liik, kelle puhul osutus oluliseks ala peamõju ($F_{2, 91}=4,45$; $p=0,01$).



Joonis 6. Kuue päevaliblikaliigi keskmised tiiva kujud (emased ja isased eraldi) isoleeritud raiesmikel ja kontrollaladel. Karbi keskele on märgitud mediaan, karbi servad tähistavad 25% ja 75% kvantiile, vurrud tähistavad kvantiilidest kuni 1,5 korda suuremaid või väiksemaid vaatlusi ja täpid sellest väljapoole jäävaid vaatlusi (Tukey karpdiagramm).

Tabel 5. Isolatsioonitaseme (raiesmik / kontroll) mõju päevaliblikate tiiva kujule. III tüüpi ANOVA, fikseeritud lisafaktoriteks on sugu (kõikide liikide puhul) ja ala (kursiiviga tähistatud liikide puhul).

Liik	SS (III tüüp)	df	F	p
<i>rohusilmik</i>	0,01	1	1,82	0,18
<i>luhatäpik</i>	<0,01	1	0,07	0,80
<i>niidupunnpea</i>	<0,01	1	0,22	0,64
<i>h. kannikesetäpik</i>	<0,01	1	0,04	0,84
<i>kirju-aasasilnik</i>	<0,01	1	0,17	0,68
<i>helmika-aasasilnik</i>	<0,01	1	0,41	0,53

4.4. Tiivamorfoloogia raiesmikel vs kontrollaladel üle kõikide liikide

Analüüsi erinevusi tiivamorfoloogilistes tunnustes, kaasates korruga kõik kuus liiki. Isolatsioonitase avaldas statistiliselt olulist mõju tiiva kujule ($F_{1, 654}=5,00$; $p=0,03$). Isoleeritud raiesmike päevaliblikate keskmine tiivakuju indeks (s.t. pikkuse ruudu ja pindala suhe) oli sealjuures 0,04 võrra väiksem kui kontrollalade isenditel ehk raiesmike liblikate tiivad olid kergelt ümarama kujuga kui kontrollalade isenditel (vt Joonis 3b, lk 21). Isolatsioonitase ei avaldanud mõju ei tiiva pindala ega pikkuse puhul (Tabel 6). Isolatsioonitaseme interaktsioonid liigi, soo ega alaga ei avaldunud üheski analüüsis. Ala lisafaktorina avaldas peamõju tiiva pindala ($F_{2, 654}=12,68$; $p<0,01$) ja pikkuse puhul ($F_{2, 654}=12,32$; $p<0,01$).

Tabel 6. Isolatsioonitaseme (raiesmik / kontroll) mõju tiivamorfoloogilistele tunnustele. Analüüsi on korruga kaasatud kuus uuritud päevaliblikaliiki. III tüüpi ANOVA, fikseeritud lisafaktoriteks on sugu, ala ja liik.

Tunnus	SS (III tüüp)	df	F	p
tiiva pindala	0,01	1	0,95	0,33
tiiva pikkus	<0,01	1	<0,01	0,93
tiiva kuju	0,04	1	5,00	0,03

5. Arutelu

Varasemate uuringute kohaselt võib mets takistada avamaastiku liblikate liikumist isendi tasandil: puistu esindab nende jaoks maatriksit, mille ületamine on riskantne (Nowicki et al., 2014) ning kuhu sisenemist nad väldivad (Merckx et al., 2003; Kallioniemi et al., 2014). Teisalt on näidatud, et mets ei ole päevaliblikatele oluliseks barjääriks raiesmike koloniseerimisel: raiesmikud on väga liigirikkad ka avamaastiku liikide poolest (Berg et al., 2011; Blixt et al., 2015; Viljur & Teder, käsikiri submiteeritud). Käesoleva töö tulemused viitavad sellele, et Eestis tavapärasel inimõjulises metsamaastikus ei sõltu uute avakoosluste asustamine isendi fenotüübist – isoleeritud raiesmike esmaasustajad on tiivamorfoloogiliste tunnuste osas liigikaaslastega sarnased.

Isoleeritud elupaiku koloniseerivate isendite spetsiifika ei avaldunud järjepidevalt ei tiiva pindala, pikkuse ega kuju osas. Eeldasin nende tiivamorfoloogiliste tunnuste sobivust levimisvõime indikaatoritena, kuna nende seoseid teiste levimismõõdikutega on varem näidatud arvukates uuringutes (Tabel 1, lk 12). Eriti laialdast kasutust on leidnud tiiva pikkuse ja kuju parameetrid: pikemad ja kitsamad tiivad viitavad tihtipeale liblika paremale levimisvõimele (Tabel 1, lk 12). Isoleeritud raiesmikke asustavate päevaliblikate puhul ilmnes hoopis vastupidine tendents: nende tiivad olid natuke laiemad kui kontrollalade isenditel (Tabel 6, lk 26). Seega tundub kaheldav, kas leitud erinevus on antud kontekstis seotud isendite levimisvõimega. Lisaks ei ilmnenu isolatsiooni mõju tiivamorfoloogiale liikide kaupa eraldi analüüsid ega ühegi teise tunnuse puhul. Järjepideva mustri puudumisest järeldub, et isoleeritud raiesmikke koloniseerivad liblikad ei eristu levimisvõimega seotud tiivamorfoloogiliste tunnuste poolest olulisel määral ümbritsevatest populatsioonidest.

Leidub ka uuringuid, milles tiivamorfoloogiliste tunnuste seoseid levimisega ei ole üheselt näidatud (Larranaga et al., 2013) või on seotud kahtluse alla nende põhjuslik korreleerumine teiste levimistunnustega (Saastamoinen et al., 2012). Samuti ei ole välistatud, et isoleeritud raiesmikke asustavate isendite parem levimisvõime võib selgemini avalduda mõnes muus levimisega seotud tunnuses, nagu tiivakoormus (Duploux et al., 2013) või ainevahetuse kiirus (Niitepõld et al., 2011). Sellegipoolest, käesolevas töös saadud küllalt järjekindlad tulemused kolme morfoloogilise tunnuse kohta ei anna alust arvata, et liblika tiivamorfoloogia poolt määratud levimisvõime oleks metsamaastiku avakoosluste asustamisel määrav.

Vastupidiselt ootustele ei avaldunud isoleeritud ja kontrollalade isendite erinevused tiivamorfoloogias kummagi soo puhul. Enamgi veel, puudus ka isolatsioonitaseme ja soo koosmõju, mis viidanuks erinevale valikusurvele isaste ja emaste liblikate levimises. Valdav enamus senistest töödest on demonstreerinud märkimisväärseid sugudevahelisi erinevusi päevaliblikate levimises, mis väljenduvad levimistunnuste ja sugude interaktsioonides (vt ptk 2.3 ja Tabel 1, lk 12). Teisisõnu, uuritav tunnus võib anda levimiseelise ainult ühele sugupoolele (Berwaerts et al., 2002) või mõjuda erinevast soost liblikate levimisvõimele isegi vastassuunaliselt (Niitepõld et al., 2011). Sama kehtib ka tiivamorfoloogiliste tunnuste kohta. Näiteks orasheinasilmikul ja suur-kapsaliblikal võimaldavad pikemad tiivad paremat kiirendust ja lennu pikemat kestvust ainult isaste puhul (Berwaerts et al., 2002; Ducatez et al., 2012). Seega olnuks ootuspärane tuvastada mõne morfoloogilise tunnuse osas trend kasvõi ühe sugupoole puhul. Sugudevahelise erinevuse puudumine viitab sellele, et metsamaastikus paiknevate uute isoleeritud elupaikade asustamine ei sõltu tiivamorfoloogiast kummagi sugupoole puhul.

Metsa takistav mõju levimisele avaldub liikidel erineva tugevusega (Kallioniemi et al., 2014; Nowicki et al., 2014), mistõttu võib uuritud liikide valik mõjutada ka levimise kohta tehtavaid järeldusi. Ühelgi kuuest avamaastiku liigist ei tuvastatud koloniseerijatele eriomast tiivamorfoloogiat. Tuleb aga silmas pidada, et analüüsidesse kaasati vaid need liigid, kelle kohta oli saadud statistiliseks analüüsiks piisavalt suured valimid. Seega olid kõik need liigid raiesmikel küllalt arvukad, mis võiks juba iseenesestki viidata sellele, et mets ei takista nende levimist. See tõstatab küsimuse, kas raiesmikel vähem arvukate liikide puhul võiks puistu siiski barjääriks olla.

Liikide loetelusid ja arvukusi vaadates tundub siiski tõenäolisem, et liigi esinemine isoleeritud raiesmikel oli pigem seotud liigi üldise arvukuse (ja vahest ka ökoloogiaga) kui levimisvõimega. Analüüsitud kuus liiki olid üldarvukuse järgi kõige sagedasemad avamaastiku liigid, sõltumata uurimisala isoleeritustasemest (Lisa 1), ning neist mitut peetakse Eesti kõige tavalisemateks liikideks (Õunap & Tartes, 2014). Liigid, kelle arvukus raiesmikel oli märkimisväärselt erinev kontrollaladest, kuuluvad aga valdavalt sinilibliklaste (*Lycaenidae*) hulka (perekonnad *Polyommatus*, *Plebejus* ja *Aricia*) (Lisa 1). Varasemast raiesmikel tehtud uurimusest ilmnes, et sinilibliklased on suhteliselt vähearvukad ka sellistel raiesmikel, kuhu levimine ei ole raskendatud (Viljur, 2014). Seetõttu on võimalik, et raiesmikud lihtsalt ei paku siniliblikatele sobivaid tingimusi. Näiteks suur osa siniliblikatest on mürmekofiilid (Õunap & Tartes, 2014), kelle jaoks

elupaiga sobivus sõltub teatud sipelgaliikide kohalolust. Niisiis on raiesmikel haruldaste liikide puhul keeruline eristada, kas nende vähene arvukus tuleneb puistu takistavast mõjust, kitsast elupaiganõudlusest või hoopis madalast üldarvukusest.

Kas levimise liigisisene varieeruvus võiks avalduda raiesmiku suurema isoleerituse korral? Antud töös olid isoleeritud raiesmikud eraldatud lähimast avamaastike päevaliblikatele sobilikust elupaigalaigust 50-100 meetri laiuse metsaribaga (Joonis 2, lk 19). Liblikate liigirikkust hindavates uuringutes on eraldatuse määraks valitud mõnikümmend kuni 500 meetrit lähimast avakooslusest (Ibbe et al., 2011; Viljur, 2014). Mõnes mosaiikses metsamaastikus võivad päevaliblikate elupaigalaigud olla teineteisest isegi kuni 4 kilomeetri kaugusel (Nowicki et al., 2014). Samas ei ole selline isoleeritustase omane tüüpilisele Eesti metsamaastikule, kus isegi 50 meetri paksuse metsaga ümbritsetud raiesmike leidmine osutus käesoleva uuringu välitöid ette valmistades märkimisväärseks väljakutseks. Seega võib öelda, et saadud tulemused peegeldavad tavapärase metsamajanduse tagajärjel kujunenud maastikes toimuvaid protsesse, kuigi teoreetilisemast vaatenurgast võiks huvi pakkuda ka ekstreemselt isoleeritud elupaikadele levimise uurimine.

Looduskaitsest perspektiivist võib saadud tulemusi hinnata päevaliblikate kaitse seisukohalt soodsaks. Uutele ja isoleeritud raiesmikele levimine ei eelda spetsiifilist tiivamorfoloogiat, mis viitaks asustajate paremale levimisvõimele. Kui raiesmike asustamine ei sõltu ainult parema levimisvõimega isenditest, vaid raiesmikud on kõikidele isenditele ligipääsetavad, suurendab see nende biotoopide väärtust alternatiivsete elupaikadena.

Liigisisese varieeruvuse kohta saadud tulemused toetavad hüpoteesi, et inimõjulises metsamaastikus laiguti esinevad avakooslused pakuvad avamaastikule omaste liikide jaoks sobilikke elupaiku. Avamaastiku päevaliblikate algupäraste elupaikade drastilise vähenemise ja metsastunud alade kasvamise taustal väärrib metsamaastiku avakoosluste analüüsimine elupaikadena kindlasti ka edasist tähelepanu. Sellised uuringud võimaldavad metsamajanduse ja maakasutuse planeerimisel teadmispõhiste otsuste langetamist ja seeläbi elurikkuse säilimist.

Kokkuvõte

Kõikjal Euroopas on viimase sajandi jooksul toimunud mastaapsed muutused maakasutuses: mitmel pool on niidud drastiliselt kahanenud, samas kui metsastunud alad on hoogsalt kasvanud. Niitude kadumine on päevaliblikate mitmekesisust ohustavaks teguriks, mille mõju võiksid leevendada alternatiivsed elupaigad metsamaastikus. Metsamaastiku avakooslustel on täheldatud avamaastiku päevaliblikate kõrget liigirikkust, kuid seni on tähelepanu alt välja jäänud liigisisene varieeruvus nende elupaikade asustamisel. Käesoleva töö eesmärk oli selgitada, kas isoleeritud raiesmike koloniseerimine eeldab avamaastiku päevaliblikate puhul spetsiifilist tiivamorfoloogiat.

Liigisisese varieeruvuse hindamiseks võrdlesin isendeid, kes asustavad uusi ja isoleeritud raiesmikke, ja vanemate, ühendatud elupaikade isendeid samas piirkonnas. Levimisvõime indikaatoritena kasutasin tiiva pindala, pikkust ja kuju. Vastupidiselt eeldatule leidsin, et uute isoleeritud raiesmike koloniseerijad ei erinenud ümbritsevatest populatsioonidest ühegi uuritud tunnuse poolest. Isoleeritud elupaikade asustajate spetsiifiline tiivamorfoloogia ei avaldunud ühegi liigi ega kummagi soo puhul.

Töö tulemustest järeldub, et päevaliblikate levimine uutele isoleeritud raiesmikele ei eelda spetsiifilist tiivamorfoloogiat, mis viitaks nende isendite paremale levimisvõimele. Kõrvutades tulemust varasemate uuringutega raiesmike liigirikkuse kohta, võib öelda, et tavapärasel majandusmetsas ei takista puistu avamaastiku päevaliblikate levimist ei liigi ega isendi tasemel. Looduskaitsest seisukohast võivad seega metsamaastikus laiguti paiknevad avakooslused olla avamaastiku päevaliblikate jaoks väärtuslikud elupaigad.

Butterflies in forest landscapes – within-species variation in dispersal

During the past century, radical changes in land-use have taken place all across Europe. In many regions, meadows have drastically decreased while wooded landscapes have rapidly expanded. For butterfly diversity, the decline of meadow biotopes is a major threat, but its impact might potentially be reduced by alternative habitats in wooded landscapes. Open habitats in forest landscapes have been noticed for their high species-diversity in butterflies, whereas intraspecific variation in colonising these habitats has so far been overlooked. The purpose of this thesis was to investigate whether the colonisation of new isolated clear-cuts requires specific wing morphology in meadow butterflies, indicating an enhanced dispersal capacity.

In order to assess within-species variation in dispersal, individuals on new isolated clear-cuts were compared to individuals in older and continuous habitats closeby. Forewing area, length and shape (aspect ratio) were used as proxies for dispersal capacity. Contrary to expectations, I found that colonisers of isolated clear-cuts did not differ from individuals of surrounding habitats in any of these traits. Specific wing morphology in the colonisers of isolated habitats was not present in any species nor neither sex.

These results imply that in butterflies, distinct wing morphology is not required to colonise newly-logged and isolated clear-cuts. In line with the previous studies demonstrating high species-richness on clear-cuts, this indicates that in a contemporary wooded landscapes, the forest does not impose a substantial barrier for butterfly dispersal, neither for species nor for individuals. From an applied conservation perspective, open habitat patches in forest landscapes can therefore provide valuable habitats for butterflies.

Tänuavaldused – Acknowledgments

Tänan südamest oma suurepäraseid juhendajaid – Mari-Liisi ja Tiitu – alati põhjaliku tagasiside, igakülgse abi ja eluterve suhtumise eest! Tänu ka Mark Gimbutasele arvuti- ja Ants Kaasikule statistika-alase abi eest.

Aitäh Liivi Plumerile tagasiside eest töö sisu ja vormistuse osas ning Moon Meierile keeleliste nõuannete eest.

I wish to thank the Metapopulation Research Centre at the University of Helsinki for hosting me throughout 2015/16. My special gratitude belongs to Marjo Saastamoinen and members of her Life-History Ecology Group for welcoming me in their supportive and inspiring team. Thank you for providing valuable discussions about this thesis, as well as educating me about the life of butterflies on the whole!

Kasutatud kirjandus

- Baguette, M. & Mennechez, G. (2004). Resource and habitat patches, landscape ecology and metapopulation biology: A consensual viewpoint. *Oikos* 106, 399–403.
- Berg, Å., Ahrné, K., Öckinger, E., Svensson, R. & Söderström, B. (2011). Butterfly distribution and abundance is affected by variation in the Swedish forest-farmland landscape. *Biological Conservation* 144, 2819–2831.
- Bergerot, B., Merckx, T., Van Dyck, H. & Baguette, M. (2012). Habitat fragmentation impacts mobility in a common and widespread woodland butterfly: do sexes respond differently? *BMC Ecology* 12, 5.
- Bergman, K.-O., Ask, L., Askling, J., Ignell, H., Wahlman, H. & Milberg, P. (2008). Importance of boreal grasslands in Sweden for butterfly diversity and effects of local and landscape habitat factors. *Biodiversity and Conservation* 17, 139–153.
- Berwaerts, K., Van Dyck, H. & Aerts, P. (2002). Does flight morphology relate to flight performance? An experimental test with the butterfly *Pararge aegeria*. *Functional Ecology* 16, 484–491.
- Blixt, T., Bergman, K.-O., Milberg, P., Westerberg, L. & Jonason, D. (2015). Clear-cuts in production forests: From matrix to neo-habitat for butterflies. *Acta Oecologica* 69, 71–77.
- Breuker, C.J., Brakefield, P.M., Gibbs, M. *et al.* (2007). The association between wing morphology and dispersal is sex-specific in the glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia* (*Lepidoptera: Nymphalidae*). *European Journal of Entomology*. 104, 445–452.
- Brown, K.S. & Freitas, A.V.L. (2000). Atlantic forest butterflies: Indicators for landscape conservation. *Biotropica* 32, 934–956.
- Delattre, T., Burel, F., Humeau, A., Stevens, V.M., Vernon, P. & Baguette, M. (2010). Dispersal mood revealed by shifts from routine to direct flights in the meadow brown butterfly *Maniola jurtina*. *Oikos* 119, 1900–1908.
- Dover, J. & Settele, J. (2009). The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review. *Journal of Insect Conservation* 13, 3–27.
- Ducatez, S. & Baguette, M. (2016). Inter-individual variation in shivering behaviour in the migratory painted lady *Vanessa cardui*. *Ecological Entomology* 41, 131–137.

- Ducatez, S., Legrand, D., Chaput-Bardy, A., Stevens, V.M., Fréville, H. & Baguette, M. (2012). Inter-individual variation in movement: Is there a mobility syndrome in the large white butterfly *Pieris brassicae*? *Ecological Entomology* 37, 377–385.
- Ducatez, S., Humeau, A., Congretel, M., Fréville, H. & Baguette, M. (2014). Butterfly species differing in mobility show different structures of dispersal-related syndromes in the same fragmented landscape. *Ecography* 37, 378–389.
- Duploux, A., Ikonen, S. & Hanski, I. (2013). Life history of the Glanville fritillary butterfly in fragmented versus continuous landscapes. *Ecology and Evolution* 3, 5141–5156.
- Eesti Statistikaamet (2012). Eesti statistika aastaraamat.
- Fartmann, T., Müller, C. & Poniowski, D. (2013). Effects of coppicing on butterfly communities of woodlands. *Biological Conservation* 159, 396–404.
- Fountain, T., Nieminen, M., Sirén, J., Wong, S.C. & Hanski, I. (2016). Predictable allele frequency changes due to habitat fragmentation in the Glanville fritillary butterfly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113, 2678–2683.
- Fox, J. & Weisberg, S. (2011). An {R} companion to applied regression, second edition. (Thousand Oaks CA: Sage.). URL: <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
- Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature* 396, 41–49.
- Hanski, I., Saastamoinen, M. & Ovaskainen, O. (2006). Dispersal-related life-history trade-offs in a butterfly metapopulation. *Journal of Animal Ecology* 75, 91–100.
- Hovestadt, T., Binzenhöfer, B., Nowicki, P. & Settele, J. (2011). Do all inter-patch movements represent dispersal? A mixed kernel study of butterfly mobility in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology* 80, 1070–1077.
- Ibbe, M., Milberg, P., Tunér, A. & Bergman, K.-O. (2011). History matters: Impact of historical land use on butterfly diversity in clear-cuts in a boreal landscape. *Forest Ecology and Management* 261, 1885–1891.
- Inoue, T. (2003). Chronosequential change in a butterfly community after clear-cutting of deciduous forests in a cool temperate region of central Japan. *Entomological Science* 6, 151–163.
- Intel Corporation (2015). Open Source Computer Vision. URL: <http://opencv.org/>

- Kalarus, K. & Bakowski, M. (2015). Railway tracks can have great value for butterflies as a new alternative habitat. *Italian Journal of Zoology* 82, 565–572.
- Kalarus, K., Skórka, P., Halecki, W., Jirak, A., Kajzer-Bonk, J. & Nowicki, P. (2013). Within-patch mobility and flight morphology reflect resource use and dispersal potential in the dryad butterfly *Minois dryas*. *Journal of Insect Conservation* 17, 1221–1228.
- Kallioniemi, E., Zannese, A., Tinker, J.E. & Franco, A.M.A. (2014). Inter- and intra-specific differences in butterfly behaviour at boundaries. *Insect Conservation and Diversity* 7, 232–240.
- Kemp, D.J. (2001). Age-related site fidelity in the territorial butterfly *Hypolimnys bolina* (L.) (*Lepidoptera: Nymphalidae*). *Australian Journal of Entomology* 40, 65–68.
- Komonen, A., Lensu, T. & Kotiaho, J.S. (2013). Optimal timing of power line rights-of-ways management for the conservation of butterflies. *Insect Conservation and Diversity* 6, 522–529.
- Korpela, E.-L., Hyvönen, T. & Kuussaari, M. (2015). Logging in boreal field-forest ecotones promotes flower-visiting insect diversity and modifies insect community composition. *Insect Conservation and Diversity* 8, 152–162.
- Kukk, T. & Kull, K. (1997). Puisniidud. *Estonia Maritima* 2, 1–249.
- Larranaga, N., Baguette, M., Calvez, O., Trochet, A., Ducatez, S. & Legrand, D. (2013). Intra- and inter-individual variation in flight direction in a migratory butterfly co-vary with individual mobility. *Journal of Experimental Biology* 216, 3156–3163.
- Legrand, D., Trochet, A., Moulherat, S., Calvez, O., Stevens, V.M., Ducatez, S., Clobert, J. & Baguette, M. (2014). Ranking the ecological causes of dispersal in a butterfly. *Ecography* 38, 1–10.
- Leidner, A.K. & Haddad, N.M. (2011). Combining measures of dispersal to identify conservation strategies in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 25, 1022–1031.
- Levins, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological Society of America* 15, 237–240.

- Merckx, T., Van Dyck, H., Karlsson, B. & Leimar, O. (2003). The evolution of movements and behaviour at boundaries in different landscapes: a common arena experiment with butterflies. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270, 1815–1821.
- Min, L.C. & Kwon, T. S. (2014). Change of butterfly communities after clear cutting in Gwangneung Forest. *Korean Journal of Applied Entomology* 53, 347–354.
- Niitepõld, K., Mattila, A.L.K., Harrison, P.J. & Hanski, I. (2011). Flight metabolic rate has contrasting effects on dispersal in the two sexes of the Glanville fritillary butterfly. *Oecologia* 165, 847–854.
- Nowicki, P., Vrabec, V., Binzenhöfer, B., Feil, J., Zakšek, B., Hovestadt, T. & Settele, J. (2014). Butterfly dispersal in inhospitable matrix: rare, risky, but long-distance. *Landscape Ecology* 29, 401–412.
- Nyafwono, M., Valtonen, A., Nyeko, P. & Roininen, H. (2014). Butterfly community composition across a successional gradient in a human-disturbed Afro-tropical rain forest. *Biotropica* 46, 210–218.
- Õunap, E. & Tartes, U. (2014). *Eesti päevaliblikad*. (Tallinn: Varrak).
- Õunap, E. & Tiitsaar, A. (2014). *Päevaliblikate kooslused. Riikliku keskkonnaseire allprogrammi 2014. aasta lõpparuanne*. (Tartu Ülikool)
- Palviainen, M., Finér, L., Mannerkoski, H., Piirainen, S. & Starr, M. (2005). Responses of ground vegetation species to clear-cutting in a boreal forest: aboveground biomass and nutrient contents during the first 7 years. *Ecological Research* 20, 652–660.
- Pärt, E. (2008). Eesti metsavarud ajaloo tuultes. *Eesti Loodus* 4.
- QGIS Development Team (2016). QGIS Geographic Information System. (Open Source Geospatial Foundation Project.) URL: <http://qgis.osgeo.org>
- R Core Team (2016). R: A language and environment for statistical computing. (R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.). URL: <http://www.R-project.org/>
- Ries, L. & Debinski, D.M. (2001). Butterfly responses to habitat edges in the highly fragmented prairies of Central Iowa. *Journal of Animal Ecology* 70, 840–852.
- Ronce, O. (2007). How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38, 231–253.

- Saastamoinen, M. (2007). Heritability of dispersal rate and other life history traits in the Glanville fritillary butterfly. *Heredity* 100, 39–46.
- Saastamoinen, M., Brakefield, P.M. & Ovaskainen, O. (2012). Environmentally induced dispersal-related life-history syndrome in the tropical butterfly, *Bicyclus anynana*. *Journal of Evolutionary Biology* 25, 2264–2275.
- Sang, A., Teder, T., Helm, A. & Pärtel, M. (2010). Indirect evidence for an extinction debt of grassland butterflies half century after habitat loss. *Biological Conservation* 143, 1405–1413.
- Sekar, S. (2012). A meta-analysis of the traits affecting dispersal ability in butterflies: Can wingspan be used as a proxy? *Journal of Animal Ecology* 81, 174–184.
- Skórka, P., Nowicki, P., Lenda, M., Witek, M., Śliwińska, E.B., Settele, J. & Woyciechowski, M. (2013). Different flight behaviour of the endangered scarce large blue butterfly *Phengaris teleius* (*Lepidoptera: Lycaenidae*) within and outside its habitat patches. *Landscape Ecology* 28, 533–546.
- Stevens, V.M., Pavoine, S. & Baguette, M. (2010a). Variation within and between closely related species uncovers high intra-specific variability in dispersal. *PLoS ONE* 5, e11123.
- Stevens, V.M., Turlure, C. & Baguette, M. (2010b). A meta-analysis of dispersal in butterflies. *Biological Reviews* 85, 625–642.
- Stevens, V.M., Trochet, A., Blanchet, S., Moulherat, S., Clobert, J. & Baguette, M. (2013). Dispersal syndromes and the use of life-histories to predict dispersal. *Evolutionary Applications* 6, 630–642.
- Talvi, T. & Talvi, T. (2012). Poollooduslikud kooslused. Kaitse ja hooldus. (Põllumajandusministeerium).
- Tammaru, T., Kaitaniemi, P., Ruohomäki, K. & Ruohomaki, K. (1996). Realized fecundity in *Epirrita autumnata* (*Lepidoptera: Geometridae*): Relation to body size and consequences to population dynamics. *Oikos* 77, 407.
- Trochet, A., Legrand, D., Larranaga, N., Ducatez, S., Calvez, O., Cote, J., Clobert, J. & Baguette, M. (2013). Population sex ratio and dispersal in experimental, two-patch metapopulations of butterflies. *Journal of Animal Ecology* 82, 946–955.

- Turlure, C., Baguette, M., Stevens, V.M. & Maes, D. (2011). Species- and sex-specific adjustments of movement behavior to landscape heterogeneity in butterflies. *Behavioral Ecology* 22, 967–975.
- Van Dyck, H. & Baguette, M. (2005). Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Routine or special movements? *Basic and Applied Ecology* 6, 535–545.
- Van Swaay, C., Warren, M. & Loïß, G. (2006). Biotope use and trends of European butterflies. *Journal of Insect Conservation* 10, 189–209.

Käsikirjad

- Viljur, M.-L. (2014). Raiesmikud päevaliblikate elupaigana – kas mets on levimisbarjääriks? Magistritöö. (Tartu Ülikool.)

Kaudsed viited

- Ilvessalo, L. & Jalava, M. (1930). Maapallon metsävarat. (Finnish Forest Research Institute (Metla)).

Lisad

Lisa 1. Isoleeritud raiesmikelt ja kontrollaladelt püütud liigid ja isendite arvukus. Kolme liigipaari puhul osutus liigi tuvastamine tihti võimatuks, mistõttu on need määratud perekonna tasemele: *Plebejus* sp. (*P. idas* või *P. argus*), *Thymelicus* sp. (*T. sylvestris* või *T. lineola*), *Leptidea* sp. (*L. sinapis* või *L. juvernica*).

Liik	Isendeid kontrollaladelt	Isendeid isoleeritud raiesmikelt	KOKKU
<i>Aphantopus hyperantus</i>	132	127	259
<i>Boloria selene</i>	42	92	134
<i>Brenthis ino</i>	62	64	126
<i>Ochlodes sylvanus</i>	56	43	99
<i>Heteropterus morpheus</i>	44	19	63
<i>Lasiommata maera</i>	17	20	37
<i>Coenonympha glycerion</i>	16	13	29
<i>Coenonympha arcania</i>	18	9	27
<i>Plebejus</i> sp.	6	17	23
<i>Polyommatus amandus</i>	23	-	23
<i>Gonepteryx rhamni</i>	2	20	22
<i>Aricia artaxerxes</i>	20	-	20
<i>Melitaea athalia</i>	14	6	20
<i>Limenitis camilla</i>	3	16	19
<i>Thymelicus lineola</i>	17	-	17
<i>Aricia eumedon</i>	16	-	16
<i>Melitaea diamina</i>	14	1	15
<i>Argynnis aglaja</i>	2	11	13
<i>Aporia crataegi</i>	5	7	12
<i>Apartura ilia</i>	8	1	9
<i>Pieris napi</i>	5	3	8
<i>Polyommatus icarus</i>	6	2	8
<i>Maniola jurtina</i>	4	2	6
<i>Argynnis paphia</i>	1	4	5
<i>Boloria titania</i>	5	-	5
<i>Pyrgus malvae</i>	3	2	5
<i>Carterocephalus silvicola</i>	2	2	4
<i>Euphydryas aurinia</i>	3	1	4
<i>Aglais urticae</i>	2	1	3
<i>Colias palaeno</i>	-	3	3
<i>Erebia ligea</i>	2	1	3
<i>Lycaena dispar</i>	3	-	3
<i>Plebejus optilete</i>	-	3	3
<i>Polyommatus semiargus</i>	3	-	3
<i>Thymelicus</i> sp.	2	1	3
<i>Thymelicus sylvestris</i>	3	-	3

Liik	Isendeid kontrollaladelt	Isendeid isoleeritud raiesmikelt	KOKKU
<i>Apatura iris</i>	-	2	2
<i>Argynnis adippe</i>	1	1	2
<i>Carterocephalus palaemon</i>	2	-	2
<i>Inachis io</i>	1	1	2
<i>Leptidea sp.</i>	1	1	2
<i>Limenitis populi</i>	2	-	2
<i>Lopinga achine</i>	1	1	2
<i>Lycaena hippothoe</i>	1	1	2
<i>Pieris rapae</i>	1	1	2
<i>Satyrium pruni</i>	1	1	2
<i>Araschnia levana</i>	-	1	1
<i>Coenonympha hero</i>	1	-	1
<i>Coenonympha tullia</i>	-	1	1
<i>Issoria lathonia</i>	1	-	1
<i>Lycaena alciphron</i>	1	-	1
<i>Pieris brassicae</i>	-	1	1
<i>Satyrium w-album</i>	-	1	1
<i>Vanessa atalanta</i>	-	1	1
KOKKU: 52 liiki	575	505	1080

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Auli Relve,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Päevaliblikad metsamaastikus – levimise liigisisene varieeruvus“, mille juhendajad on Mari-Liis Viljur ja Tiit Teder
 - 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **20.05.2016**