

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

Kirke Lõõndre

LINDUDE VÄLJAHEIDETE
JÄLJENDAMINE LIBLIKATE POOLT

Magistritöö

Juhendaja: Juhan Javoiš

Tartu 2015

Sisukord

1 Sissejuhatus.....	3
2 Kirjanduse ülevaade.....	5
2.1 Lindude nägemine.....	5
2.2 Lindude roll liblikate suremuses.....	6
2.3 Liblikate tiivavärvus.....	7
2.3.1 Tiivavärvuse funktsioonid.....	7
2.3.2 Maskeerumine.....	9
2.3.3 Väljaheite jäljendamine.....	10
2.3.4 Polüfenism.....	11
3 Materjal ja meetodid.....	12
3.1 Esimene uurimus: linnuväljaheidete hulga ja kisklusindeksi muutused suve jooksul.....	12
3.1.1 Välitööde üldkirjeldus.....	12
3.1.2 Mudelite valmistamine.....	13
3.1.3 Mudelite paigutamine ja otsimine.....	14
3.1.4 Andmeanalüüs.....	16
3.2 Teine uurimus: Vaksiklaste tiivavärvuse ja lennuaja seos.....	17
3.2.1 Vaksiklaste tiivavärvuse hindamine.....	17
3.2.2 Andmeanalüüs.....	18
3.3 Kolmas uurimus: Põlvkondade võrdlus.....	19
3.3.1 Vaksiklaste pildistamine ja värvuse parameetrite võrdlemine.....	19
3.3.2 Andmeanalüüs.....	20
4 Tulemused.....	21
4.1 Esimene uurimus: linnuväljaheidete hulga ja kisklusindeksi muutused suve jooksul.....	21
4.2 Teine uurimus: Vaksiklaste tiivavärvuse ja lennuaja seos.....	24
4.3 Kolmas uurimus: Põlvkondade võrdlus.....	27
5 Arutelu.....	28
Kokkuvõte.....	33
Summary.....	35
Tänuavaldused.....	37
Kasutatud kirjandus.....	38
Lisa 1.....	42

1 Sissejuhatus

Liblikate tiivavärvusel on liikide vahel väga suur varieeruvus ja kõik need värvused täidavad liblika jaoks erinevaid funktsioone. Sinna alla kuuluvad näiteks röövloomade ehmataamine, varjumine, suhtlus liigikaaslasega ja termoregulatsioon. Väga palju on uuritud erksavärvilise tiivakirja evolutsioonilisi põhjuseid, kuid märkamatu liblikaid on ilmselt vähem uuritud. Samas vaksiklaste puhul on rohkem tehtud uurimusi just krüptilisuse kohta ja eriti just kase-kedrikvaksiku (*Biston betularia*) kohta, kes on väga heaks näiteks evolutsiooni jälgimisest käigu pealt (Cook, 2003). Siiski on vähe uuritud vaksiklastel muid tiivavärvuse funktsioone. Vaksiklaste uurimine on oluline looduskaitse mõttes ja kuna nende seas leidub kahjureid on neil oluline roll ka majanduses.

Paljude loomaliikide puhul esineb maskeerumist röövloomale ebahuvitavaks objektiks. Liblikate puhul on näiteks röövikutel kirjeldatud oksaks (Skelhorn et al., 2010b) ja väljaheiteks maskeerumist (Nentwig, 1985; Valkonen et al., 2014) ning mõned täiskasvanud liblikad meenutavad kuivanud lehti (Stoddard, 2012). Siiski on liblikatel maskeerumist vähe uuritud ja enamasti on piirdutud ainult kirjeldamisega. Katseid on küll läbi viidud oksa meenutavate röövikutega ja näidatud on maskeerumise efektiivsust (Skelhorn et al., 2010c). Veel on võrreldud lehte jäljendava liblika värvusespektrit päris lehega (Stoddard, 2012), kuid üldiselt sellega asi piirdubki ja tiivavärvuse puhul on maskeerumise funktsiooni vähe uuritud.

Liblikate tiivavärvuse puhul esineb mõnedel liikidel polüfenism, kus sama liigi isendite välimus erineb põlvkondade vahel. Polüfenismi on hakatud järjest enam uurima, näiteks on mitmeid uurimusi liblikate kohta, kelle niiske aastaja vorm on silmalaikudega ja kuiva aastaja vorm krüptiline (Brakefield & Larsen, 1984; Oostra et al., 2011). Siiski paljudel juhtudel on polüfenismi evolutsioonilised põhjused teadmata (Ihalainen & Lindstedt, 2012).

Vaksiklaste seas leidub mitmeid valge või mustvalge tiivavärvusega liike ja selline värvus võiks lindudele olla pigem silmatorkav, kuid siiski pole selle funktsioon teada. Mustvalgete vaksikute puhul tunduvad esimese põlvkonna isendid olevat kontrastsemad kui teise põlvkonna isendid (Toomas Tammaru teade) ja sellist erinevust pole vaksiklaste puhul samuti uuritud. Kuna varasuvel on lindude pesitsushooaeg siis võiks eeldada, et näiteks suve alguses leidub rohkem lindude väljaheiteid kui suve lõpu poole.

Sellest tulenevalt võiks oletada, et mustvalged ja valged vaksiklased saavad lindude saagiks langemise eest kaitset tänu lindude väljaheidete rohkusele kuna sarnanevad väljaheitelaikudega.

Putuktoiduliste lindude pojad kooruvad üldiselt mai lõpus ja juuni alguses. Näiteks must-kärbsenäpil (*Ficedula hypoleuca*) jääb pesitsushooaeg vahemikku juuni algusest, kui kooruvad esimesed pojad, kuni juuni lõpuni, kui pesast lendab viimane poeg (Sisask et al., 2010). Üldiselt on putuktoiduliste metsalindude fenoloogia sarnane (Rootsmäe & Veromann, 1974) ja võiks järeldada, et kui pojad hoogsalt kasvavad leidub metsas rohkem lindude väljaheiteid. Samas mõnedel liikidel, näiteks rasvatihasel (*Parus major*) on soodsatel aastatel kaks pesakonda ja teine pesakond koorub juuli alguse paiku (Mägi et al., 2009). See võib samuti ilmselt mingil määral mõjutada väljaheidete hulka.

Käesoleva töö eesmärk ongi uurida, kas vaksiklaste valge ja mustvalge tiivavärvus on kohastumus selleks, et pääseda röövlooma saagiks langemise eest kuna meenutavad väljaheiteid. Kõigepealt annan põgusa ülevaate lindude nägemisest ja tähtsusest liblikate suremuses. Seejärel kirjeldan lühidalt liblika tiivavärvuse funktsioone rõhuasetusega maskeerumisel ning toon ka ülevaate, mida on liblikate tiivavärvuse sesoonse polüfenismi kohta uuritud. Hüpoteesi testimiseks viisin läbi kolm uurimust. Kõigepealt uurisin, milline on lindude väljaheidete hulga dünaamika suvel: kas mingil perioodil on väljaheidete hulk suurem. Selleks, et selgitada, kas väljaheitesarnasemad liblikad langevad väljaheiterohkel perioodil suhteliselt vähem lindude saagiks, viisin paralleelselt läbi katse erineva kontrastsusega tiivamudelitega. Teiseks uurisin, kas väljaheitega sarnanevate vaksikuliikide lennuaeg erineb mittersarnanevate liikide lennuajast: kas väljaheitesarnasemad liigid lendavad suhteliselt rohkem ajal, mil võiks eeldada suurt väljaheitelaikude hulka metsas. Kolmandaks tegin mitme vaksikuliigi põlvkondade võrdluse, kus uurisin, kas väljaheitesarnase ja suve jooksul kahe põlvkonnana lendava esimese põlvkonna isendid on rohkem väljaheite sarnased kui teise põlvkonna isendid. Väljaheitega sarnanevatel liikidel eeldasin, et tiivavärvus on kontrastsem, valge värvuse osakaal tiival suurem ja valge värvus heledam.

2 Kirjanduse ülevaade

2.1 Lindude nägemine

Lindude ja inimese silmaehitus on suurelt jaolt sarnane, kuid siiski ka piisavalt erinevad, et linnud võivad näha tunduvalt rohkem värve kui inimene (Cuthill, 2006). Esiteks on põhjus selles, et lindudel on nelja tüüpi kolvikesi, kuid inimesel on ainult kolme tüüpi. Lindudel on kolvikesi ka kordades rohkem ja nendes leidub õlitilgakesi, mis aitavad linnul silma lahtusvõimet suurendada. Lindude nägemisspekter on tunduvalt suurem kui inimesel ja see jääb vahemikku 300-700nm. Sellest tulenevalt on linnud võimelised nägema ka ultravioletset valgust, mida inimesed ei näe. Liblikate puhul omab see suurt tähtsust, sest osade liblikate tiivad peegeldavad UV-valgust ning see võib suurendada nende silmatorkavust. Suurt rolli võib see omada ka tiivavärvuse uurimisel inimese poolt, sest inimene ja lind võib liblika tiivavärvust tajuda väga erinevalt.

Hoolimata inimese ja linnu silmanägemise erinevusele võivad osad inimese tajutavat maskeerumise strateegiat kasutavad liblikaliigid näida samamoodi maskeeruvana linnu silmale (Higgison et al., 2012). Stoddard (2012) uuris kuidas võivad linnu silmale näida koerlibliklased *Kallima spp.*, kes meenutavad inimsilmale välimuselt kuivanud puulehti. Ta võrdles omavahel liblikate ja kuivanud puulehtede valguse peegeldumisspektrit ja leidis, et need langevad samasse vahemikku. Sellest ta järeldas, et linnu silmale näivad lehed ja liblikad ühtemoodi, kuid ta tõi välja, et tähtis roll võib ka olla tiiva ja lehe struktuuride sarnasusel, liblika käitumisel, näiteks liblikas võbeleb tuule käes sama moodi kui puuleht, ning ka linnu kognitiivsetel omadustel. Kognitiivsed omadused, mille alla kuulub näiteks ära tundmine, võivad olla isegi tähtsamad kui sensoorsed omadused (Schaefer & Stobbe, 2006; Skelhorn et al., 2010c).

2.2 Lindude roll liblikate suremuses

Linnud on ilmselt põhilised liblikatest toitujad (Brakefield et al., 1992) ning on leitud positiivne seos lindude tiheduse ja kiskluse surve vahel liblikatele, ning sealjuures kisklus võib erineda liblika sugukondade vahel (Ota et al., 2014). Näiteks ühes uuringus ratsulibliklaste (*Papilionidae*) ja koerlibliklaste (*Nymphalidae*) puhul leiti rohkem isendeid, kelle tiival oli linnu nokajälgi võrreldes sinilibliklastega (*Lycaenidae*), põualibliklastega (*Pieridae*) ja punnpealastega (*Hesperiidae*) (Ota et al., 2014). Siin võib mängida rolli suuruste erinevus sugukondade vahel ja ka see, et nokajäljed ei pruugi peegeldada suremust vaid hoopis liblikate suuremat osavust linnu käest eluga pääseda (Ota et al., 2014).

Lindudel on ka tähtis roll tiivavärvuse evolutsioonilise kujundajana. Mosaiikliblika (*Euphydryas chalcedon*) puhul on näidatud, et linnud ründavad rohkem isendeid, kelle tiibadel leidub vähem punast värvust või punane värvus on heledam (Bowers et al., 1985). Sellest võib järeldada, et punasemad isendid võivad olla näiteks aposemaatilised, kuid siin võivad rolli mängida ka muud tegurid (Bowers et al., 1985). Kõige tuntumaks näiteks lindude tähtsusest tiivavärvuse kujundajana on kase-kedrikvaksiku (*Biston betularia*) erivärvi vormide osakaalu muutumine Suurbritannias. Kui keskkond oli 20. sajandi alguses saastunud ja puud olid tumedad, siis muutus liblika tume vorm valdavaks, kui aga saastatus vähenes ja puudel hakkasid jälle samblikud kasvama siis muutus liblikatel arvukamaks hele vorm (Cook, 2003). Sellise muutuse põhjuseks on arvatavasti kiskluse surve lindude poolt. Tumedad ja heledad liblika vormid olid krüptilised vastavalt saastunud ja vähem saastunud keskkonnas ning need liblikad, kes antud keskkonnas polnud krüptilised, langesid rohkem lindude saagiks (Cook, 2003).

Lindude tähtsust liblikate suremuses suurendab see, et putuktoidulised linnud üritavad ajastada pesitsemist nii, et pojad kooruksid sellel ajal, kui toidu on kõige rohkem (van Noordwijk et al., 1995). Kuna Eestis lindude pojad kooruvad valdavalt juunis, siis on röövikute puhul näidatud, et nende suremus on kõige suurem juuni keskel seoses kiskluse suurenemisega (Remmel et al., 2009). Samuti langeb täiskasvanud vaksiklaste kõige suurem arvukus juuni viimasele ja juuli esimestele nädalatele (Viidalepp & Remm, 1996).

2.3 Liblikate tiivavärvus

2.3.1 Tiivavärvuse funktsioonid

Liblikatel on röövloomade vältimiseks kujunenud mitmesugused kohastumused ja üheks strateegiaks on silmatorkavus. Mõned liblikad signaliseerivad erksa tiivavärvusega oma mürgisust või ebameeldivat maitset ja sellisel juhul on tegu hoiatusvärvusega. Kodukanade puhul on näidatud, et hoiatusvärvuse õppimisel on tähtsam roll erksal värvusel kui tiivakirjal (Aronsson & Gamberale-Stille, 2008). Liblikad saavad silmatorkavust ära kasutada ka röövloomade ehmatamiseks. Siia alla kuuluvad näiteks suured silmalaigud, mis võivad meenutada mõne selgroogse looma silmi. Osadel liikidel suurendab usutavust valge laiguke silmalaigu pupillis, mis meenutab selgroogse looma silma valguse peegeldumist (Blut et al., 2012). Stevens jt. (2008) leidsid aga oma katses, et linde ehmatab silmalaikude juures just silmatorkavus. Kuigi ümar kuju võiks viidata silma imiteerimisele siis põhjus silmalaigu sellisele välimusele peitub selles, et ümara kujuga laiku on tiiva arengus lihtsam toota (Stevens et al., 2008). Silmalaigu ehmatav mõju võib tuleneda ka liblikate tiibade välgutamise käitumisest, kuid siiski võib olla piisav lihtsalt silmalaigu olemasolust (Kodandaramaiah et al., 2009).

Mürgiste liikide hoiatusvärvust saavad ära kasutada ka mittemürgised liigid ja sellist nähtust nimetatakse Batesi mimikriks. Sellise strateegia puhul tekib oht, et kui sööda mimikeeriv liik muutub liiga arvukaks siis lind ei väldi enam seda silmatorkavat tiivakirja, ja suremus kasvab nii mimikeeritaval kui ka jäljendajal liigil. Teine mimikri strateegia on Mülleri mimikri, kus kaks söödamatut liiki evolutsioneeruvad üksteisega sarnaseks, kuna nii saavad nad rohkem kaitset röövloomade eest. Esineb ka Batesi-taoline (*quasi-Batesian*) mimikri, mis puhul nii mimikeeriv kui ka jäljendatav liik on söödamatu, kuid mimikeeriva liigi söödamatuse tase on väiksem kui jäljendataval (Rowland et al., 2010).

Röövloomade saagiks langemise tõenäosust aitab vähendada ka krüptilisus, mis puhul liblika tiivakiri sarnaneb ümbritseva keskkonnaga ja liblikas jääb seeläbi röövloomale märkamatuks. Samuti jääb katkestava värvusega tiivakiri röövloomale märkamatuks kuna varjab liblika tegelikku kehakuju. Nende kahe strateegial on mõnikord raske vahet teha (Merilaita & Lind, 2005) ja heterogeenses keskkonnas võib katkestav värvus olla isegi efektiivsem kui krüptilisus (Schaefer & Stobbe, 2006). Üheks strateegiaks on ka

hälvitamine (*deflection*), millega tõmbavad tiiva marginaalsed väikesed laigud röövlooma tähelepanu liblika kehast eemale. Selleks, et liblikas saaks ka pärast röövlooma rünnakut minema lennata, võivad väikeste laikudega tiiva osad kergemini rebeneda (Hill & Vaca, 2004).

Tiivavärvuse funktsiooniks on ka suhtlus liigikaaslasega ja liblikad saavad oma erksavärvilise tiivakirjaga näidata oma kvaliteeti. Näiteks emased liblikad eelistavad isaseid, kelle tiivad peegeldavad rohkem UV-valgust, mis on märk sellest, et isane on noorem (Kemp & Macedonia, 2006) ja kvaliteetsema spermaga (Kemp, 2007). Tiivavärvusel on tähtis roll ka liigikaaslase tuvastamisel. Kuigi liblikad saavad liigikaaslast tuvastada feromoonide abil, võivad mõned isased siiski kasutada oma liigi emase tuvastamiseks ainult visuaalseid signaale või feromoonide ja tiivakirja kombinatsiooni (Estrada & Jiggins, 2008). Tiivamuustril on roll ka isaste vahelises konkurentsisis. Mõne liigi isased on territoriaalsed ja võivad oma erksaid tiivalaike demonstreerides teisi isaseid eemale peletada (Kemp & Wiklund, 2001).

Kuna liblikad saavad elutegevuseks vajaliku soojust keskkonnast ja päikesest siis tumedad melaniini sisaldavad tiivad soodustavad päikeselt tuleva soojuskiirguse neeldumist (Watt, 1968). Sellest tulenevalt on jahedates piirkondades levinud tumedama tiivavärvusega liblikad (Watt, 1968) ja lõunast põhja suunas tiibade tumenemist võib esineda ka liigisiselt (Tuomaala et al., 2012). Termoregulatsioon tiivavärvuse abil võib toimuda läbi kahe strateegia, milleks on soojust ülekandumine mööda tiiba ja päikesekiirguse peegeldumine tiivalt kehale (Kingsolver, 1987). Kuna liblika tiib on kehv soojusjuht, siis saab soojust ülekandumine toimuda ainult mõne millimeetri kauguselt kehast. Sellest tulenevalt on liblikale termoregulatsiooni suhtes kasulik, kui kehalähedased osad on tumedamad (Kingsolver, 1987). Päikesekiirgus saab ka tiiva distaalsetelt aladelt peegelduda liblika kehale ja mida heledam on see tiivaosa seda rohkem kiirgust saab kehale peegelduda ning liblikat soojendada (Kingsolver, 1987).

Tiivavärvus võib olla ka seotud liblika immuunsüsteemiga. Liblika üks tiivapigment melaniin, mis määrab tiiva musta ja pruuni värvuse, osaleb kapseldamises, mis on liblika immuunvastuseks, kui tema kehasse siseneb võõrkeha. Kuna tiivavärvuse ja immuunsüsteemi jaoks melaniini sünteesimine võib olla kontrollitud samade geenide poolt, siis tumedamatel liblikatel on kehas rohkem melaniini, mis osaleb ka kapseldamises (Mikkola & Rantala, 2010). Üheks tiivavärvuse strateegiaks on ka maskeerumine, millest tuleb juttu järgmises peatükis.

2.3.2 Maskeerumine

Kui organism meenutab röövloomale ebahuvitavat objekti, siis nimetatakse seda maskeerumiseks. Skelhorn jt.(2010a) defineerivad mõistet nii, et maskeeruvad liigid on need, kelle välimuse tõttu määravad röövloomad nad valesti mingiks kindlaks objektiks, mida leidub keskkonnas. See aga muudab nägija käitumist nii, et see suurendab maskeeruja ellujäämist. Objektid, mida jäljendatakse võivad olla näiteks oksad, kivid, lehed või väljaheited (Skelhorn et al., 2010a). Maskeering võib organismi kaitsta ärasöömise eest või aitab röövloomal saagile paremini ligi pääseda ning võib esineda ka nende kahe kombinatsioon, näiteks oksakest meenutav röövik saab kaitset röövloomade eest, kuid samal ajal on tal ohutum taimetest toituda (Skelhorn et al., 2010a).

Maskeerumine on sarnane krüptilisusega, kuid maskeerumine ei taotle niivõrd märkamatuks jäämist vaid äratundmise raskendamist (Stevens & Merilaita, 2009; Stevens & Merilaita, 2011). Maskeerumise efektiivsus võib tuleneda sellest, et röövloom pole teadlik söödava saaklooma esinemisest antud keskkonnas või ka sellest, et maskeeruva liigi eristamine pole kasulik, kuna võib näiteks suurenedu toiduobjekti otsimise aeg (Skelhorn et al., 2010a). Siiski mõningatel juhtudel on maskeering ja krüptilisus kombineeritud, näiteks oksa meenutavat röövikut on raske ära tunda ja ühtlasi on ta teiste okste taustal krüptiline (Skelhorn et al., 2010a).

Seoseid võib tuua ka maskeerumise ja Batesi mimikri vahel, kuid maskeerumine ei nõua, et jäljendatav oleks toksiline, vaid jäljendatav oleks röövloomale lihtsalt ebahuvitav (Skelhorn et al., 2010a; Stevens & Merilaita, 2011). Endler (1981) eristas Batesi mimikri ja maskeerumise selleläbi, kuidas kumbki strateegia mõjutab jäljendatava populatsiooni või evolutsiooni dünaamikat. Batesi mimikri puhul võib mõjuda jäljendaja liigne arvukus negatiivselt mõlemale mimikri osapoolele, kuid maskeeringu puhul jäljendaja suur arvukus ei avalda erilist mõju jäljendatavale, näiteks isegi siis kui röövloomad hakkavad kivile sarnaneva putuka suure arvukuse tõttu rohkem kive ründama, siis on vähe tõenäoline, et kivide hulk antud keskkonnas muutuks (Skelhorn et al., 2010a). Kuna osad maskeerujad võivad osutada kahju näiteks taimetele, millel nad toituvad, siis Skelhorn jt (2010a) täiendasid definitsiooni selle läbi, et Batesi mimikri mõjutab jäljendatava populatsiooni läbi kolmanda osapoole, milleks on röövloomad, kuid kui maskeerumine avaldab mingit mõju jäljendatavale populatsioonile, siis toimub see otseselt näiteks jäljendatavat taime kahjustades.

Maskeerumist on liblikate puhul peamiselt uuritud oksa meenutavatel röövikutel. Skelhorn & Ruxton (2010) näitasid, et maskeerumine on efektiivsem, kui jäljendatavat objekti on vähem keskkonnas, sest linnul on lihtsam teha vahet röövikul ja pärisoksal kui nad on lähestikku. Siiski võib maskeering olla piisavalt efektiivne ka jäljendatava objekti läheduses. Selleks, et maskeering toimiks ei pea maskeerumine olema täiuslik ja tänu sellele on võimalik jäljendada objekti, mille välimus keskkonnas varieerub (Skelhorn et al., 2010b). Näiteks oksa sarnane röövik saab maskeerumisega kaitset ka siis kui tema suurus on erinev isendite vahel, kuid siiski võib objektiga samas suuruses olemine olla efektiivsem võrreldes väiksem või suurem olemisega (Skelhorn et al., 2010b). Maskeeringu uurimisel on probleemiks see, et on raske näidata, et röövloom nägi maskeeruvat organismi ja ei tundnud ära selle asemel, et röövloom lihtsalt ei näinud organismi, sest ta on taustaga sarnane (Stevens & Merilaita, 2011). Väljaheiteks maskeerumise kohta tuleb juttu järgmises peatükis.

2.3.3 Väljaheite jäljendamine

Linnu väljaheite jäljendamist on kirjeldatud mitmetel liblikaröövikutel (Nentwig, 1985; Valkonen, 2014). Üheks näiteks on paabusilmlane *Oxytenis naemia*, kes varajastes röövikustaadiumites on musta värvusega ja puhkeasendis moodustab J-tähe kuju, mistõttu meenutab röövik välimuselt linnu väljaheidet (Nentwig, 1985). Hilisemas staadiumis omandab röövik heledama pruunika värvuse ja meenutab mõne suurema linnu väljaheidet ning viimases staadiumis röövik muudab oma strateegiat ja meenutab pigem rullunud lehte ning värvuselt võib ta olla pruunikas või roheline ja kui teda häirida, siis moodustab ta J-tähe kuju ja imiteerib väiksema mao pead (Nentwig, 1985). Samuti meenutab varjases röövikustaadiumis öölane *Acronicta alni* linnu väljaheidet, kuid hilisemas staadiumi omandab hoiatusvärvuse, sest enne nukkumist muutub röövik liikuvaks ja ei saa enam jäljendada liikumatut objekti (Valkonen et al., 2014).

2.3.4 Polüfenism

Polüfenism tähendab seda, et sama genotüübiga isenditest võib areneda olenevalt keskkonna tingimustest erineva fenotüübiga isendid. Näiteks nõgeseliblika (*Araschnia levana*) kevadel lendav vorm on oranži- ja mustakirju ning suvel lendav vorm on musta- ja valgekirju, kuid tema puhul on sellise värvierinevuse põhjus teadmata (Ihalainen & Lindstedt, 2012). Koerlibliklastel *Melanitis leda*, *Orsotrioena medus* ja *Junonia almana* on kirjeldatud kuiva aastaaja vorm ja niiske aastaaja vorm (Brakefield & Larsen, 1984). Kuiva aastaaja vorm on krüptiline ja lennuaktiivsus on väike ning niiske aastaaja vorm on tunduvalt aktiivsem ja tema tiibadel on suured tumedad silmalaigud, mis kuiva aastaaja vormil on vaevumärgatavad või puuduvad täielikult. Tumede silmalaikude funktsiooniks on arvatavasti hälvitamine, mis toob aktiivsemale vormile rohkem kasu kuna ta saab röövlooma rünnaku korral kiiresti ära lennata (Brakefield & Larsen, 1984).

Samamoodi esineb silmalaikudega soojema ja niiske aastaaja vorm ning krüptiline jahedama ja kuiva aastaaja vorm silmiklasel *Bicyclus anynana*, kelle puhul näitasid Oostra jt. (2011), et polüfenismi mõjutab rööviku staadiumis olnud temperatuur. Soojema temperatuuriga kasvanud liblikatel arenesid silmalaikudega tiivad ja madalamal temperatuuril kasvanud liblikatel arenesid krüptilised tiivad. Vahendaja rollis oli siin ilmselt ecdüsteroidi (*ecdysteroid*) hormoon, mis saavutas nukku staadiumis soojemal temperatuuril kasvanud liblikatel suurima kontsentratsiooni taseme tipu ajaliselt varem kui jahedamal temperatuuril kasvanud liblikatel.

Polüfenism võib olla seotud ka termoregulatsiooniga, näiteks mõnede kapsaliblika (*Pieris*) liikide külmemal aastaajal lendavatel vormidel on tumedamad tiivad kui soojema aastaaja vormil, kuigi mõned tiivamustri elementide erinevused vormide vahel pole seletatav termoregulatsiooniga (Kingsolver & Wiernasz, 1991; Stoehr & Goux, 2008). Monarhliblikate (*Danaus plexippus*) puhul on näidatud, et sügisel rändavad isendid on tumedama oranži värvusega võrreldes isenditega, kes talvituma jäävad või kes suvel sigivad (Davis, 2009) ja ka nende puhul on põlvkondade vaheline erinevus esile kutsutud rööviku arengujärgus temperatuuri poolt (Davis et al., 2005). Monarhliblikate tumedamad isendid lendavad pikemaid vahemaid kui heledamad isendid, mis arvatavasti on tingitud sellest, et rändavatel isenditel peavad lennulihased kiiremini soojenema, mistõttu on neil kasulikum olla tumedama tiivavärvusega, et soodustada päikesekiirguse neeldumist (Davis et al., 2012).

3 Materjal ja meetodid

3.1 Esimene uurimus: linnuväljaheidete hulga ja kisklusindeksi muutused suve jooksul

3.1.1 Välitööde üldkirjeldus

Uurimaks, kas suve mingil perioodil on väljaheidete hulk suurem kui muul ajal, viidi läbi väljaheidete loendus. Lisaks uurimaks, kuidas muutub suve jooksul kiskluse surve erineva kontrastsusega tiivavärvusele, tehti katse tiivamudelitega.

Linnuväljaheidete loendamiseks ja kiskluse mõõtmiseks valiti Tartu lähedal Tähtvere metsast neli umbes 100 meetri pikkust transekti. Transektide valimisel üritati hõlmata erinevaid biotoope. Esimene transekt paiknes metsääres ja tegemist oli jänesekapsa kasvukoha tüübiga ja peamised puuliigid olid mänd ning haab. Teine transekt paiknes mustika kasvukohatüübis, kus peamisteks puuliikideks olid mänd ja haab ning alusmetsas oli palju pihlakaid ning alustaimestik olid valdavalt mustikad ja sõnajalad. Kolmas transekt paiknes jänesekapsa-mustika kasvukohatüübis ja seal oli puudest valdavalt mänd ja kask. Neljas transekt oli samuti jänesekapsa-mustika kasvukohatüübis ja puudest esines seal mänd, kask ning haab ning see paiknes teistest transektidest teisel pool maanteed ning vahetus läheduses oli siirdesoo.

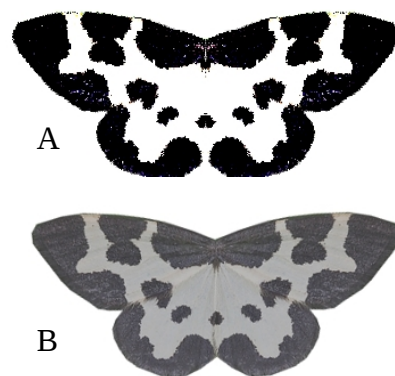
Välitööd viidi läbi 2014 aastal juunist septembrini (joonis 5). Metsas käidi umbkaudu ühenädalaste vahedega olenevalt ilmast. Katseaegadeks üritati valida kuivema ja päikselisema ilmaga päevi aga kuna katseaeg sattus väga sademeterohkele suvele siis oli see suuresti raskendatud ning väljaheidete lugemise ja tiivamudelite paigutamise ajal tuli mitmetel kordadel paduvihma. Üks katsekord kestis kolm järjestikku päeva. Esimesel päeval loendasin väljaheiteid läbides transekti aeglaselt kõndimistempos otsejoones ja märkides üles kõik kummalgi pool silma hakkavad väljaheitelaigud ning seejärel paigutasin tiivamudelid transektidele. Teisel päeval kontrollisin mudeleid, märkisin üles ja eemaldasin rikutud ning söödud mudeleid ning loendasin veel kord väljaheiteid, et vähendada vihma mõju väljaheidete loetud hulgale ja märgatavusele, sest katsele eelneval ööl olnud vihma tõttu võis metsa alustaimestik läikida vihmast. Kolmandal päeval kontrollisin veel kord tiivamudeleid ja eemaldasin need transektidelt.

Kõige esimesel väljaheidete loendusel 4.juunil toimus loendamine ainult ühel päeval mitte kahel järjestikusel päeval ja siis viidi ka tiivamudeleid metsa, kuid need osutusid

ebasobivateks trükkimiskvaliteedi tõttu ja need asendati järgmistel katsekordadel parema kvaliteediga mudelitega. Hilisemas analüüsis neid esimesi mudeleid ei kaasatud ja väljaheidete puhul tehti kaks eraldi analüüsi, millest tuleb lähemalt juttu andmeanalüüside peatükis.

3.1.2 Mudelite valmistamine

Liblikamudelite valmistamisel võeti eeskujuks harilik laikvaksik (*Lomaspilis marginata*), sest tema mustvalge tiivakiri on just selline, mis võiks sarnaneda linnu väljaheitele. Valmistati kahesuguseid tiivamudeleid: mustvalge värvusega (laikvaksiku tegeliku värvuse sarnane) ja halli värvusega (Joonis 1). Pilditöötlusprogrammiga lõigati laikvaksiku pildist ühe külje ees ja tagatiib, mille värvust töödeldi nii, et tehti üks täielikult mustvalge tiivapaar ja teine tiivapaar, kus kontrasti ja heledust võeti vähemaks, mille tulemusena saadigi hallikirjud tiivad. Tiivapaarid kopeeriti, keerati ümber ja kaks ühesugust tiivapaari kleebiti arvutis kokku. Tiivapaari laiuseks võeti 28 mm, mis vastab hariliku laikvaksiku looduslikule suurusele. Tiivad trükiti välja 120g/m² paberile. Söödaks kasutati loomapoest ostetud, sügavkülmas surmatud porikärbse (*Calliphora vomitoria*) vastseid, mis liimiti PVA liimiga paberist tiibade peale tiivamudeli „kehaks“ (Joonis 2). Igaks katsekorraks valmistati 40 mustvalget ja 40 hallikirjut liblikamudelit.



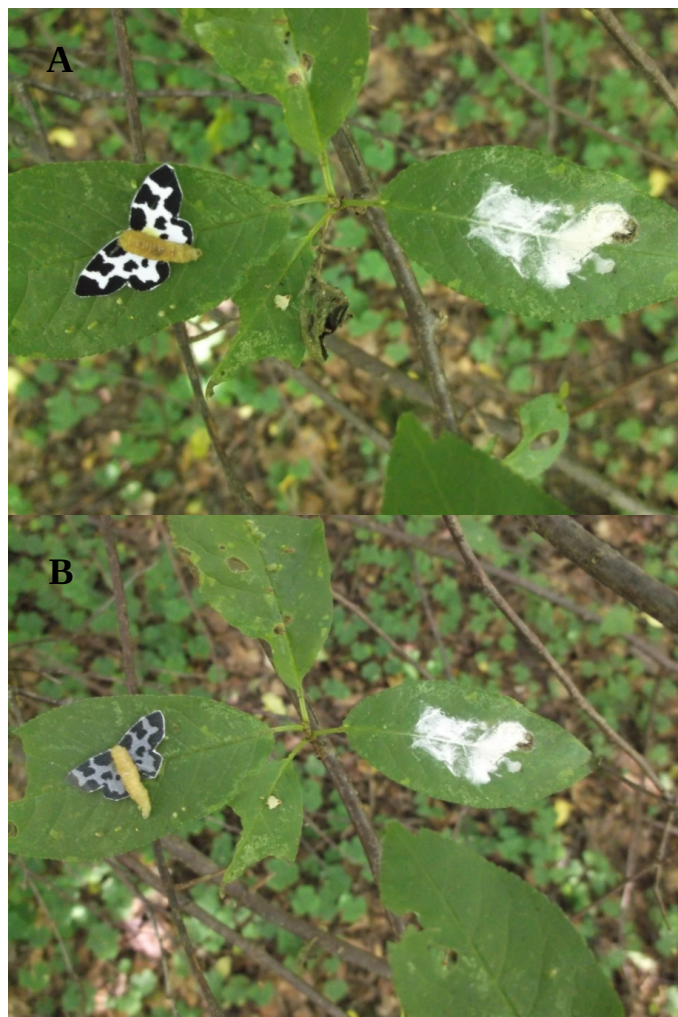
Joonis 1 A) mustvalge tiivamudel; B) hall tiivamudel



Joonis 2 Tiivamudelid koos liimitud kärbevastsega

3.1.3 Mudelite paigutamine ja otsimine

Igale transektille paigutati 10 mustvalget ja 10 halli tiivamudelit, viiemeetriste vahedega, mustvalge ja hall vaheldumisi. Tiivamudelid kleebiti PVA liimiga paarikaupa sarnastele objektidele, mis tähendab seda, et kui mustvalge tiivamudel kleebiti lehe peale siis viis meetrit eemal kinnitati ka hall tiivamudel lehe peale ja kui mustvalge kinnitati oksale siis sama tehti ka järgmise kleebitava halli mudeliga. Mudeleid paigutati madalatele taimedele, puuokstele, puulehtedele, puutüvedele ja langenud tüvedele küllaltki juhuslikult, ent paigutuskohti üritati siiski varieerida (Joonis 3).



Joonis 3 Võrdluseks pildistatud tiivamudelid linnu väljaheite kõrval. A) mustvalge tiivamudel; B) hall tiivamudel.

Tiivamudeleid käidi kontrollimas järgmisel päeval. Kui tiivalt oli kärbsevastne kadunud, tiivad ise olid alles ja tiivakiri polnud vihma või mõne selgrootu poolt kahjustatud, siis loeti mudel linnu poolt sööduks. Kui mudel oli vihma tõttu kahjustatud, siis mudel eemaldati ja märgiti eraldi üles. Kui kärbsevastne oli kaetud sipelgatega siis märgiti see eraldi üles ja kahjustatud tiivamudel eemaldati. Enamasti ei suutnud sipelgad kärbsevastset ühe ööpäevaga täielikult ära süüa, nii et neid polnud võimalik linnu poolt söödud mudeliga segi ajada. Erandiks on siin neljandal transektil liikuvad kuklased, kes on piisavalt tugevad, et kärbsevastset paberist tiiva küljest lahti kiskuda ja ära viia. Selle tõttu märgiti neljandas transektis ilma kärbsevastseta tiivad sipelgate poolt sööduks ka siis kui mõni kuklane tiivamudeli vahetus läheduses lehe või oksa peal liikus. Ka poolikult või osaliselt söödud „kehaga“ mudelid märgiti putukate pool hävitatuks, sest enamasti olid sellised vastsed seest tühjad või oli näha, et mõni putukas on sealt uuristanud. Mitmeid mudeleid hävitasid ka teod, keda oli eriti märgata pärast vihmasedu, ja nad jätsid paberile iseloomuliku jälje, mida oli võimalik teo omaks tunnistada ka siis kui tigu ise oli lahkunud ja need märgiti eraldi üles. Kui tiivad oli täielikult kadunud siis märgiti see eraldi üles, sest ei saanud kindlalt väita, et mudeli viis minema lind mitte ei olnud mingil muul põhjusel kadunud. Selliseid juhtumeid, kus terve mudel oli kadunud esines väga üksikult.

3.1.4 Andmeanalüüs

Tiivamudelite kiskluse katses uuriti, kas lindude poolt söödud mustvalgete ja hallide tiivamudelite hulcade erinevus muutub ajas. Teiseks uuriti lindude väljaheidete hulga sõltuvust ajast ja kolmandaks uuriti, kas tiivamudelite kisklus sõltub väljaheidete hulgast. Analüüsi kaasati ainult tiivamudelid, mida märgiti lindude poolt sööduks. Selleks, et leida mustvalgete ja hallide tiivamudelite vahelist erinevust arvutati iga mudelite kontrollimise päeva kohta eri transektidel välja kisklusindeks. Kisklusindeksi arvutamiseks lahutati söödud mustvalgete tiivamudelite hulgast söödud hallide hulk ja saadud vahe jagati nende summaga. Väljaheidete hulga muutuse analüüsis kasutati kahel järjestikusel päeval loetud väljaheidete hulga keskmist väärtust.

Analüüsis mõõdeti autokorrelatsiooni väljaheidete ja aja vahel, ning samuti kisklusindeksi ja aja vahel. Mõõdeti ka korrelatsioon väljaheidete keskmise hulga ja kisklusindeksi vahel, eeldades, et suurema väljaheidete hulga korral kaitseb mustvalge maskeering mudeleid paremini, seega kisklusindeks on väiksem. Igaks juhuks tehti ka kõik need analüüsid iga transekti kohta eraldi ning viidi läbi ka analüüs, kus ajalist autokorrelatsiooni ja transektide olemasolu ei arvestatud. Lisaks viidi läbi eraldi analüüs, kus kisklusindeksit kaaluti söömiste üldarvuga antud katsekordal ja antud transektil, ehk arvestati, et kisklusindeksi täpsus sõltus söömiste üldarvust. Kuna kõige esimene katsekord (4.juuni) erines ülejäänud katsekordades loenduse läbiviimise päevade arvu ja tiivamudelite poolest, siis eelnevates analüüsides seda ei kaasatud, kuid kuna oli võimalus, et need välja jäänud andmed võivad tulemusi kvalitatiivselt mõjutada, siis viidi ka eraldi väljaheidete hulga analüüs läbi, kus esimese katsekorra loendusandmed olid kaasatud ja ülejäänud katsekordadest võeti esimese loenduse päeva andmed.

Käesolevas töös kasutati kõigi uurimuste puhul, kui pole teisiti märgitud, statistikaprogrammi R versiooni 3.0.2. Kisklusindeksi ja väljaheidete ajalise muutuse analüüsiks kasutati üldistatud vähimruutude (GLS) mudelit, mida sobitati paketi *nlme* abil. Samal transektil mõõdetud sõltuva tunnuse väärtuste võimalik korreleeritus on mudelisse kaasatud mudeli jääkide pideva autoregressiivse struktuuri abil (korrelatsioonistruktuur *corCAR1*). Söömiste üldarvu järgi arvutati valimipunkti kaal dispersioonifunktsiooniga *varIdent*, mis arvestab jääkide hajuvuse heterogeensust. Kõigi analüüsides puhul kaasati binaarse abitunnusena ilm, mille puhul oli märgitud kas katse ajal sadas või ei sadanud.

3.2 Teine uurimus: Vaksiklaste tiivavärvuse ja lennuaja seos

3.2.1 Vaksiklaste tiivavärvuse hindamine

Eesmärk on uurida, kas linnuväljaheitele sarnasema tiivakirjaga vaksiklaste lennuaege on keskmiselt lähemal väljaheite eeldatavale tippajale. Eri liiki vaksiklaste tiivavärvuse hindamiseks kasutati raamatut „Eesti liblikate määraja” (Viidalepp & Remm, 1996). Selleks vaatasin eelnevalt lennuaege teadmata, vaksikuliikide pilte ja andsin hinnangu nende tiivavärvuse sarnasusele linnu väljaheitega, ning jagasin nad kategooriatesse: „sarnaneb” - selgelt mustvalged ja täiesti valged liblikad, „pigem sarnaneb” - enamjaolt mustvalged ja valged, kellel on mõni ilmne lisavärvus või varjund juures, „ei sarnane” - kõik ülejäänud liblikad, kellel puudus selge sarnasus väljaheitega. Viimane kategooria, „ei sarnane“, jaotati omakorda värvuse alusel kolme kategooriasse: (1) hallid ja pruunid, (2) rohelised, (3) kollakad ja oranžid; kuigi see polnud otseselt seotud käesoleva töö põhiküsimusega, pakkus see head võimalust selgitada ka nende värvuste dünaamikat suve jooksul ja samuti võimalust võrrelda väljaheitega sarnanevate liblikate lennuaege iga värvusrühmaga eraldi. Alternatiivse tunnuseks, mis võiks peegeldada liblika sarnasust väljaheitega linnu silmis, hinnati tiivakirjas valge värvuse osakaalu skaalal 0-10, kus 0 vastab valge värvuse puudumisele ja 10 on üleni valge liblikas.

Pärast tiivavärvuse hindamist pandi samast liblikate määrajast kirja kõikide vaksiklaste lennuajad, kelle pilti hinnati. Hindamisest jäid välja ainult need liigid, keda oli Eestist leitud ainult mõni üksik isend ja sellest tulenevalt puudus ka pilt määrajast. Kuna määrajas oli lennuajad märgitud enamasti 1/3 kuu täpsusega (kuu algus, keskpaik, lõpp), siis loodi numbriline kood, kus iga number vastab mingi kuu perioodile alates aprilli algusest, kui esimene lennuaege algas ja lõpetades novembri algusega, kui viimane lennuaege lõppes ning sealjuures eristas kood iga kuu puhul algust, keskpaika ja lõppu.

Kui määrajas ei olnud täpsustatud lennuaja alguse puhul kuusisest perioodi, vaid oli märgitud üksnes kuu, siis pandi perioodina kirja kuu algus. Samamoodi, kui lennuaja lõppu ei oldud täpsustatud kuu siseselt, siis pandi perioodina kirja kuu lõpp. Mitmes põlvkonnas lendavate liblikate puhul pandi kirja esimese põlvkonna lennuaege, eeldades, et esimene põlvkond on arvukam ja teine põlvkond on fakultatiivne, seega, esimesele põlvkonnale mõjub looduslik valik tugevamalt. Erandiks olid juhud, kui raamatus oli konkreetselt välja toodud, et teine põlvkond on arvukam: sel juhul pandi kirja teise põlvkonna lennuaege.

3.2.2 Andmeanalüüs

Lennuaegade ja väljaheidete ajalise kattuvuse mõõtmiseks fikseeriti eeldatav väljaheidete tippaeg, kus lindude väljaheidete hulk võiks kõige suurem olla. Aluseks võeti Rimmel jt. (2009) graafik, mille järgi suve jooksul kõige rohkemates rasvatihaste pesades olid koorunud pojad 2.juuni paiku. Selleks, et leida vaksiklaste lennuaja ajaliskaugust väljaheidete tippajast, teisendati lennuaegade kood konkreetseteks kuupäevadeks. Kuu algusele omistati 5. kuupäev, kuu keskpaigale 15. kuupäev ja kuu lõpule 25. kuupäev. Iga liigi lennuaja alguse ja lõpu järgi leiti seejärel lennuaja keskpunkti kuupäev ning seejärel leiti keskpunkti ja väljaheidete tippaja vahe absoluutväärtus. Seda absoluutväärtust kasutati analüüsis mõõtmaks liigi lennuaja lähedust väljaheidete tippajaga. Kuna kategooriate vahel on lennuaja keskpunktide dispersioonide erinevus väga suur, siis viidi kategooriate vahelise võrdluse analüüs läbi Kruskal-Wallise testiga, kus sõltuvaks muutujaks oli liigi lennuaja kaugus väljaheidete tippajast ning sõltumatu muutuja liigi sarnasuskategooria väljaheidete ja värvuskategooria. Valge värvuse osakaalu analüüsis oli samuti sõltumatuks muutujaks lennuaja kaugust eeldatavast väljaheidete tippajast. Analüüsis mõõdeti Spearmani astakorrelatsiooni.

Vaksiklaste liikide lennuaegade puhul uuriti lisaks ka hajuvust ehk kui pika perioodi vältel mingi värvuse kategooria liigid lendavad. Hajuvuste võrdlemiseks loodi igale värvuse ja sarnasuse kategooriale bootstrap-jaotus. Selleks modelleeriti iga liigi kohta lennuaega normaaljaotusega, mille keskväärtuseks oli lennuaegade alguse ja lõpu aritmeetiline keskmine. Standardhälve saadi lennuaja lõpu ja keskväärtuse vahe jagamisel kolmega. Seejärel võeti igast kategooriast juhuslikult kindel arv liike. Väljaheitele sarnanemise järgi jaotunud liblikate puhul oli selleks arvuks 10 (kategooriaid oli 3) ja värvuse järgi 9 (kategooriaid oli 5), kuna need oli väikseimad liikide arvud vastavates kategooriates. Selle tulemusel saadi iga kategooria kohta valim, mille kohta arvutati standardhälve ja mis omakorda salvestati. Sama protsessi alates kindla arvu liikide võtmisest korrati kokku 1000 korda ja tulemuseks saadi standardhälvete bootstrap-jaotus.

3.3 Kolmas uurimus: Põlvkondade võrdlus

3.3.1 Vaksiklaste pildistamine ja värvuse parameetrite võrdlemine

Kuna vaksikute esimene põlvkond lendab suve esimeses pooles, kui linnuväljaheite laike leidub eeldatavasti rohkem kui suve teises pooles teise põlvkonna ajal, siis uuriti, kas esimene põlvkond on sarnasem väljaheitele kui teine põlvkond. Selleks võrreldi põlvkondade vahel kolme parameetrit, milleks on kontrastsus, valge ala suhtelise pindala ja valge ala heledus. Põlvkondkondade võrdluseks valiti aastas kaks põlvkonda andvaid vaksiklasi, kes on väljaheite sarnased (Toomas Tammaru, Erki Õunap, otseinfo) (Tabel 1). Vaksiklasi pildistati Eesti Maaülikooli entomoloogilises kogus (IZBE) ja kokku pildistati 68 isendit 16 liigist. Pildistamiseks kasutati Fujifilm FinePix AX650 kaamerat. Pildistamine käis paaride kaupa, nii et igale pildile jäid kõrvuti sama liigi kaks erinevat põlvkonda. Iga liigi puhul üritati teha kolm pilti erinevate isenditega, kuid mõnede liikide puhul polnud piisavalt mõlema põlvkonna esindajaid ja selle tõttu oli mõnest liigist võimalik pildistada ainult 1 või 2 pilti. Kolm liiki jäi pildistamata, kuna liblikakogus oli ainult üks isend või teine põlvkond puudus täielikult. Eri põlvkondade isendite järjekorda pildil varieeriti nii, et osadel pildidel paiknes näiteks esimese põlvkonna isend vasakul pool ja osadel paremal pool.

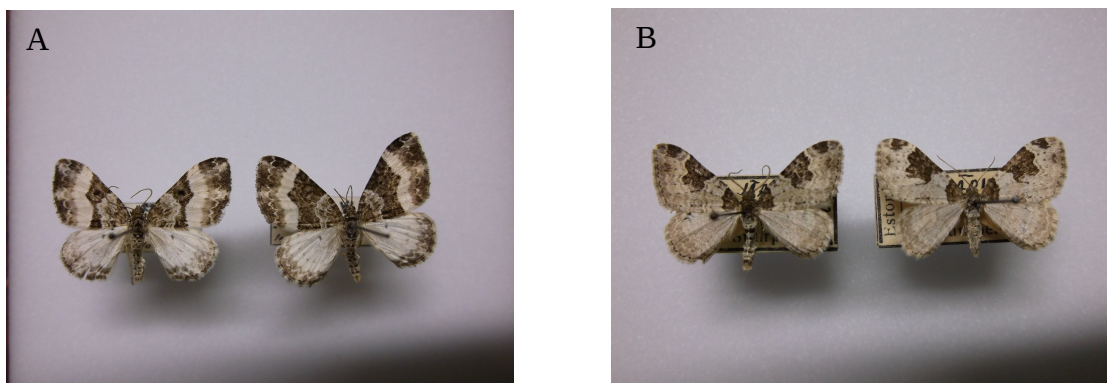
Tabel 1 Pildistatud vaksikud. Võrdluseks kategooriad, kuhu nad paigutati lennuaegade uurimuses väljaheitele sarnanemise alusel

Liik	Pildistatud Eksemplaride arv	Kategooriad lennuaegade uurimuses
Xanthorhoe fluctuata	6	pole sarnane
Xanthorhoe spadicearia	4	pole sarnane
Epirrhoe alternata	6	pole sarnane
Euphyia unangulata	6	pole sarnane
Eupithecia centaureata	2	pigem sarnane
Calospilos sylvatus	4	pigem sarnane
Lygdia adustata	4	pigem sarnane
Cabera pusaria	2	sarnane
Cabera exanthemata	6	pigem sarnane
Cyclophora albipunctata	4	pigem sarnane
Cyclophora annulata	2	pole sarnane
Lomaspilis marginata	6	sarnane
Lomaspilis opis	2	sarnane
Chiasmia clathrata	6	pole sarnane
Scopula ornata	4	sarnane
Epirrhoe pupillata	4	pole sarnane
Xanthorhoe biriviata*	-	pole sarnane
Epirrhoe rivata*	-	**
Discoloxia blomeri*	-	pole sarnane

*Liigid, mis jäid pildistamata, sest liblikakogus polnud piisavalt isendeid

**Teisest uurimusest jäi välja kuna määrajas pilt puudus

Selleks, et võrrelda eri põlvkondade sarnasust väljaheitega, koostati internetis küsitlus, kus olid kõik 34 pilti ja iga pildi kohta paluti ära märkida kumb liblikate paarist on kontrastsem, kummal on valge värvuse suhteline pindala suurem ja kumma valge värvus on valgem (Joonis 4). Küsitlus saadeti 10-le inimesele, kes teadmata kumb liblikas millisesse põlvkonda kuulub, neid parameetreid hindasid.



Joonis 4 Näide pildistatud vaksiklastest. A) vesiheina-kirivaksik (*Euphyia unangulata*) vasakul II põlvkonna eksemplar, paremal I põlvkonna eksemplar; B) mustlaik-kirivaksik (*Xanthorhoe fluctuata*). Vasakul I põlvkonna eksemplar, paremal II põlvkonna eksemplar

3.3.2 Andmeanalüüs

Küsitluse põhjal saadi iga parameetri kohta tabel, kus igal pildil oli kaks väärtust vastavalt esimese ja teise põlvkonna kohta. Põlvkondade erinevuse tuvastamiseks viidi läbi iga värvuse parameetri kohta logistiline regressioon, kus pilt ja liik olid juhuslikuks faktoriks. Analüüsi läbiviimiseks kasutati üldistatud lineaarset segamudelit (GLMER) paketi *lme4*. Lisaks saamaks ülevaadet, millistel konkreetsetel liikidel erinevus esineb, liideti liigisisest tulemust kokku ja iga liigi kohta eraldi viidi läbi binoomtest, mis mõõtis hindamistulemuste erinevust 1:1 suhtest.

4 Tulemused

4.1 Esimene uurimus: linnuväljaheidete hulga ja kisklusindeksi muutused suve jooksul

Transektide andmeid koos uurides väljaheidete hulga muutus suve jooksul ei osutunud statistiliselt oluliseks (Tabel 2). Transekte eraldi analüüsidest tuli ainult kolmandal transektil väljaheidete hulga kahanemine statistiliselt oluliseks ($p=0,045$). Kaasates kõige esimest loendust, mis eelmistest analüüsides välja jäi, ei osutunud aja mõju kõiki transekte koos uurides statistiliselt oluliseks, kuid igal transektil eraldi analüüsi läbi viies ilmnes kolmandal transektil aja mõju veelgi usaldusväärsemalt kui eelmises analüüsis ($p=0,0027$). Autokorrelatsiooni ja transektide arvessevõtmine ning lisaks ilma väljajätmine tulemust kvalitatiivselt ei muutnud.

Tabel 2 Väljaheidete sõltuvus ajast ja ilmast, sealjuures ilm kaasatud abitunnusena.

	hinnang	t	p
ilm	-1,47	-0,57	0,57
aeg	-0,81	-1,42	0,16

Tiivamudelite katses oli lindude poolt ärasöömine väga väike. Terve suve peale kokku 440-st metsa viidud mustvalgest tiivamudelist söödi ära 77 mudelit ja 440-st hallist tiivamudelist 58. Rohkem tiivamudeleid, 82 mustvalget ja 92 halle hävines vihma, sipelgate ja tigude tõttu, kadunuks jäi 5 mustvalget ja 10 halli tiivamudelit.

Kisklusindeksi muutuse puhul suve jooksul oleks oodatav tulemus olnud selle kasv, mis oleks tähendanud, et suve lõpupoole kasvab kontrastsete tiivamudelite osakaal ärasöödud mudelite seas, kuid kisklusindeksi sõltuvus ajast kõigi transektide peale kokku, statistiliselt oluliseks ei tulnud (Tabel 3). Transekte eraldi analüüsides ei ilmnenu samuti kiskluse olulist muutust suve jooksul, ehkki graafikul (Joonis 5) on näha kolmandal transektil kerget tõusu. Kisklusindeksi kaalumise söömiste üldarvuga tulemust statistiliselt oluliseks ei muutnud ning ilma mudelist välja jätmine kvalitatiivselt ei mõjutanud. Samuti autokorrelatsiooni ja transektide olemasolu mitte arvestamine tulemust kvalitatiivselt ei muutnud.

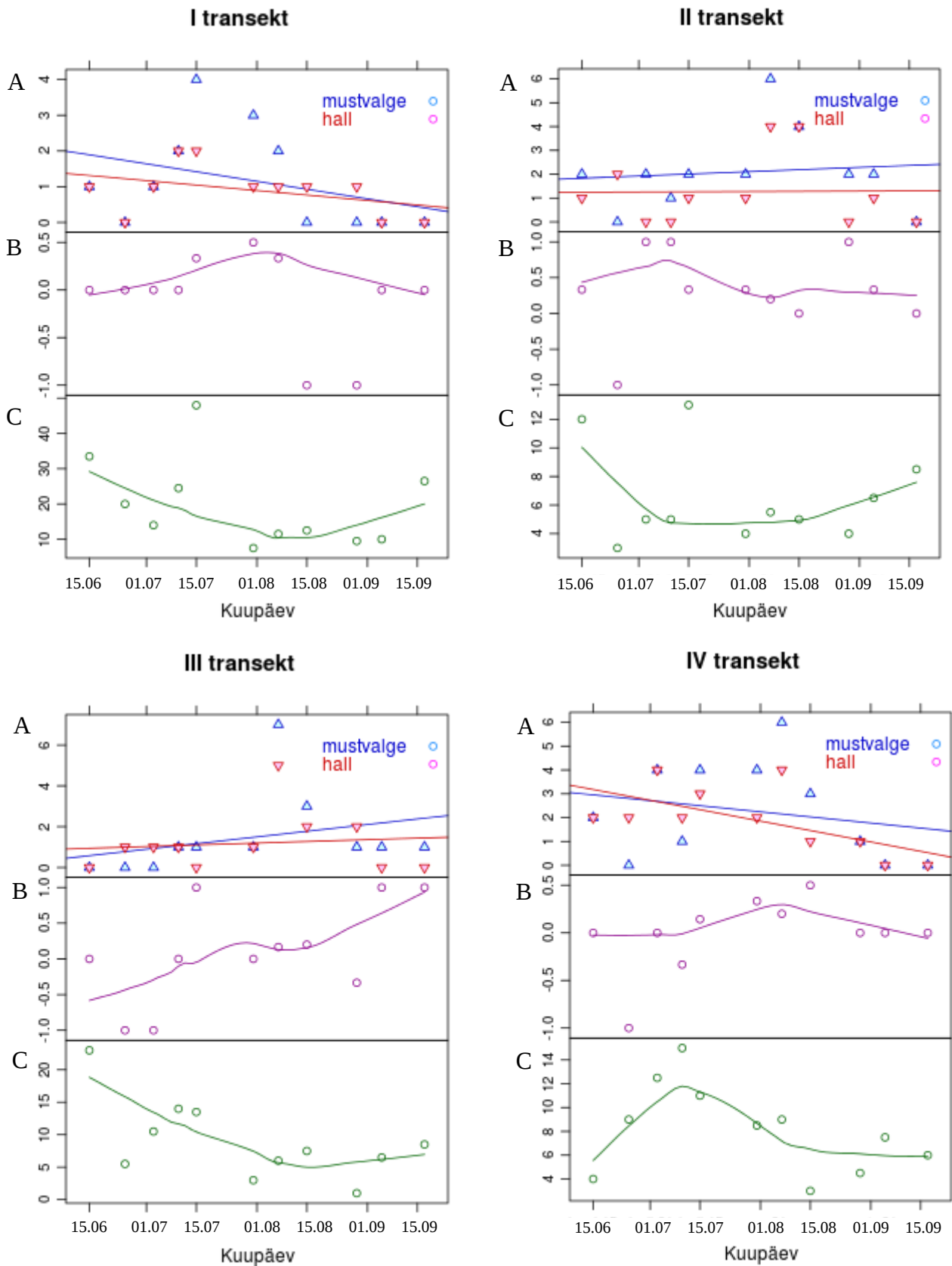
Tabel 3 Kisklusindeksi sõltuvus ajast ja ilmast, sealjuures ilm on kaasatud abitunnusena.

	hinnang	t	p
ilm	-0,09	-0,58	0,56
aeg	0,00	0,65	0,52

Väljaheidete hulga ja kisklusindeksi korrelatsioon ei osutunud oluliseks (Tabel 4). Hoolimata sellest, et kisklusindeksi ja väljaheidete graafikul (Joonis 5) on näha kolmandal transektil vastavalt tõusu ja langust, transektidel eraldi analüüsi läbi viies ka seal olulist seost ei leitud.

Tabel 4 Korrelatsioon väljaheite hulga ja kisklusindeksi vahel. Ilm on kaasatud abitunnusena.

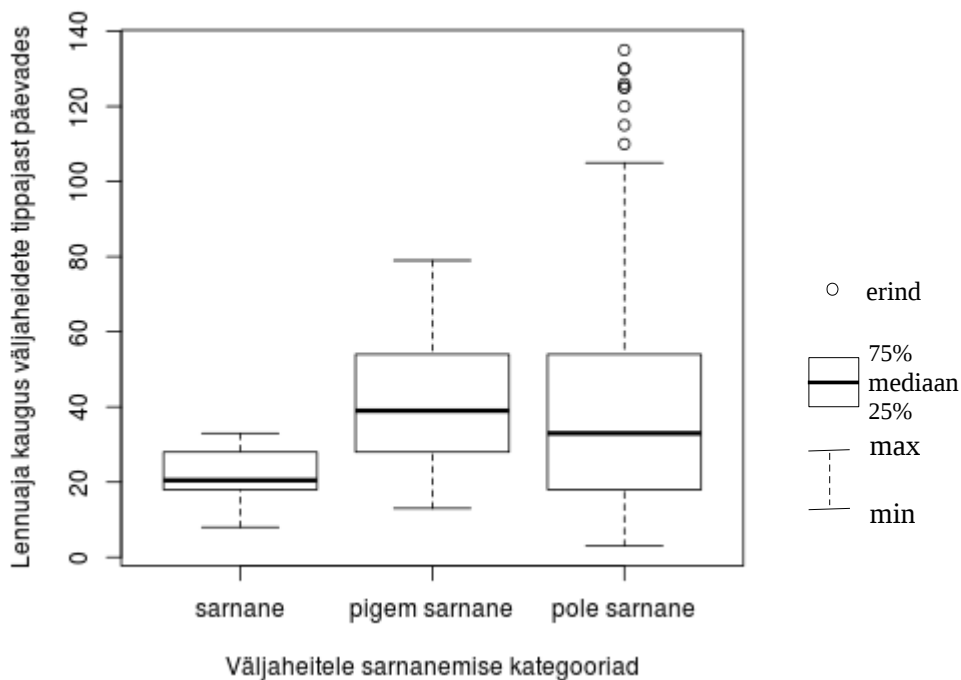
	hinnang	t	p
ilm	-0,19	-1,17	0,25
väljaheited	0,00	0,19	0,85



Joonis 5 Lindude poolt söödud tiivamudelite arvu (A), kisklusindeksi (B) ja väljaheidete hulga (C) muutumine läbi suve neljal transektil. Üks punkt on üks katsekord. Lindude poolt söödud tiivamudelite arvu joonisel on regressioonijooned vastavalt söödud mustvalgete ja söödud hallide tiivamudelite kohta. Kisklusindeksi ja väljaheidete joonisel on LOESS-tüüpi regressioonikõver.

4.2 Teine uurimus: Vaksiklaste tiivavärvuse ja lennuaja seos

Vaksikuliikide lennuaja kaugus väljaheidete tippajast erines sarnasuse alusel jaotatud kolme kategooria vahel ($\chi^2=8,05$, $df=2$, $p=0,02$): väljaheitele sarnased vaksikuliigid lendavad keskmiselt lähemal väljaheidete tippajale kui teised kategooriad (Joonis 6). Samuti leiti erinevus värvuse alusel jaotatud viie kategooria vahel ($\chi^2=9,67$, $df=4$, $p=0,046$). Kui võrreldi sarnasuse kategooriaid kahe kaupa siis tuli erinevus oluliseks „sarnane” ja „pigem sarnane” kategooriate vahel ($\chi^2=11,24$, $df=1$, $p=0,0008$) ning „sarnane” ja „pole sarnane” kategooriate vahel ($\chi^2=5,08$, $df=1$, $p=0,02$). Erinevust polnud „pigem sarnane” ja „pole sarnane” kategooriate vahel ($\chi^2=1,98$, $df=1$, $p=0,16$). Valge värvuse osakaalu ja keskmise lennuaja kauguse vahel korrelatsiooni ei leitud ($r_s=-0,09$, $N=49$, $p=0,12$).

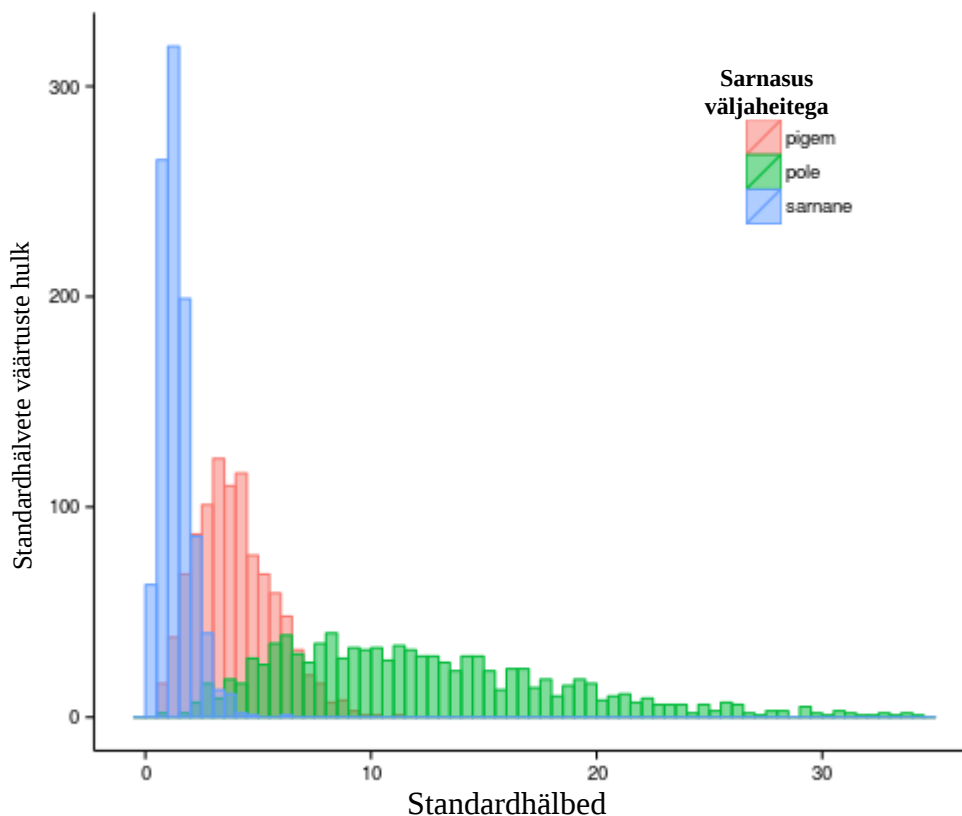


Joonis 6 Keskmise lennuaja kaugus väljaheidete eeldatavast tippajast väljaheitele sarnanemise kategooriate kaupa

Bootstrapi teel saadud standardhälvete jaotuste puhul osutus „sarnane” kategooria kõige kitsama hajuvusega ja „pole sarnane” kategooria kõige suurema hajuvusega (Tabel 5)(Joonis 7, 8). Kui „pole sarnane” kategooria jaotada kolmeks värvuse rühmaks, siis jääb ka nendega võrreldes „sarnane” kategooria kõige kitsamasse vahemikku. Siiski „roheline” kategooria hajuvus jääb samuti kitsasse vahemikku. (Tabel 6)

Tabel 5 Standardhälvete jaotuste kvantiilid. Näitab standardhälbeid, millest väiksemaid väärtusi esineb antud tõenäosusega.

	sarnane	pigem sarnane	pole sarnane
0%	0,1	0,7	1,3
25%	0,9	3,0	7,5
50%	1,3	4,0	11,3
75%	1,8	5,2	16,0
100%	5,1	11,8	37,7



Joonis 7 Lennuaegade standardhälvete bootstrapimise teel saadud jaotus väljaheitele sarnanemise kategooriate kaupa

Tabel 6 Standardhälvete jaotuste kvantiilid värvuste kategooriates. Näitab standardhälbeid, millest väiksemaid väärtusi esineb antud tõenäosusega.

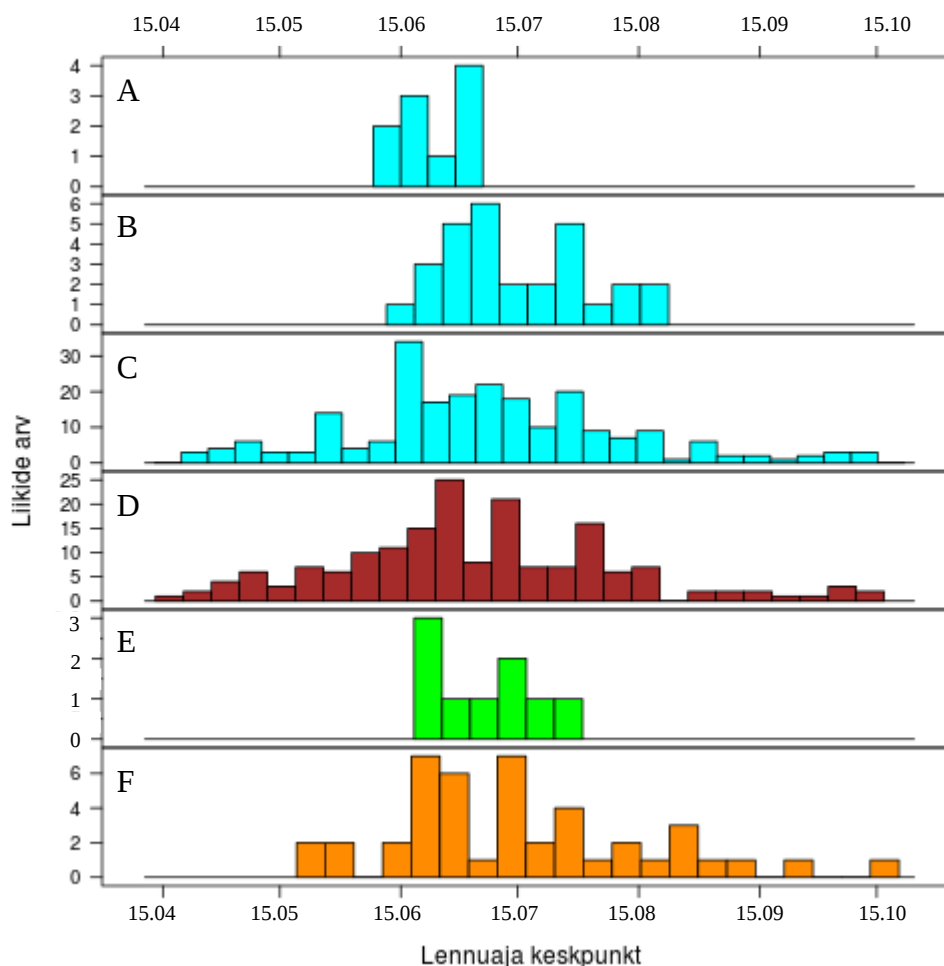
	sarnane (mustvalge ja valge)	pigem sarnane (mustvalge varjundiga)	pruun ja hall	roheline	kollane ja oranž
0%	0,3	0,6	1,4	0,9	0,7
25%	0,9	2,7	8,1	2,0	7,0
50%	1,3	3,8	11,8	2,3	10,7
75%	1,8	5,2	16,7	2,8	14,5
100%	4,9	12,8	42,4	5,1	29,4

Lennuaegade keskmisi väärtusi võrreldes on näha, et väljaheitele sarnanevate vaksiklaste lennuajad on varem kui teistel kategooriatel. „Pigem sarnane” kategoorias olevate vaksiklaste lennuajade keskmised väärtused jäävad hilisemasse aega, kui „pole

sarnane” kategooria vaksikutel. Roheliste vaksiklaste keskmine lennuaja lõpp paikneb mustvalgete ja valgete keskmisele väga lähedale, kuid teised roheliste keskvaartused erinevad suuremal määral mustvalgete ja valgete omast (Tabel 7).

Tabel 7 Värvuse järgi jaotatud vaksiklaste lennuaeegade keskmised väärtused

värvuse kategooriad ja sarnasus väljaheitega	keskmine lennuaja algus	keskmine lennuaja keskpunkt	keskmine lennuaja lõpp
Sarnane (mustvalge ja valge)	29. mai	22. juuni	17. juuli
Pigem sarnane (mustvalge muu värvusega)	19. juuni	14. juuli	09. aug
Pole sarnane (kõik ülejäänud kokku)	16. juuni	07. juuli	28. juuli
Pruun ja hall	13. juuni	04. juuli	26. juuli
Roheline	21. juuni	06. juuli	20. juuli
Kollane ja oranž	24. juuni	16. juuli	07. aug



Joonis 8 Erineva värvuse kategooria liikide lennuaja keskpunktid. A) Sarnane (mustvalge ja valge); B) pigem sarnane (mustvalge muu värvuse varjundiga); C) pole sarnane (siin on koos kõik ülejäänud kategooriad, milleks on pruun ja hall (D), roheline (E), kollane (F))

4.3 Kolmas uurimus: Põlvkondade võrdlus

Kontrastsemaks hinnati pigem esimene põlvkond ($z=2,6$, $df=31$, $p=0,009$). Valge ala hinnati suuremaks pigem teisel põlvkonnal ($z=-4,91$, $df=31$, $p<0,0001$). Valge ala hinnati valgemaks pigem teisel põlvkonnal ($z=-2,2$, $df=31$, $p=0,03$). (Tabel 8)

Tabel 8 Põlvkondade erinevus kolme parameetri põhjal, kõik küsitluse tulemused on kokku liidetud.

	I põlvkond	II põlvkond
Kontrastsem	231	109
Valge ala suurem	131	209
Valge ala valgem	129	211

Esimene põlvkond hinnati kontrastsemaks 8 liiki 16-st ja teisel põlvkonnal hinnati kontrastsemaks ühel liigil. Valge ala hinnati suuremaks 7 liigi puhul teisel põlvkonnal ja ühe liigi puhul esimene põlvkond. Valge ala hinnati valgemaks samuti 7 liigil teisel põlvkonnal ja ühel liigil esimesel põlvkonnal. (Lisa 1)

5 Arutelu

Röövloomale ebahuvitava objekti jäljendamist on peamiselt uuritud röövikute peal (Skelhorn & Ruxton 2010; Skelhorn et al., 2010b, c) ning kirjeldatud lehtesarnaste liblikate peal (Stoddard, 2012), kuid käesolev töö on esimene, mis uurib liblika tiivavärvuse väljaheidete jäljendamise funktsiooni. Tulemused näitavad, et väljaheitele sarnanevad vaksikuliigid lendavad lähemal eeldatavale väljaheidete tippajale ning nende lennuaeg jääb kitsamasse perioodi kui teistel vaksikuliikidel. Kuigi väljaheidete tippaeg oli võetud tinglikult pesitushooaja järgi, viitab mustvalgete ja valgete vaksiklaste lennuaegade ajaline kokkusurutus siiski mingi kaitse olemasolule röövloomade eest konkreetsel perioodil. Peale lindude väljaheidete metsa all rohkem valgeid jäljendatavaid objekte eriti ei leidu. Kohati esineb küll valgeõielisi taimi, kuid need paistavad üldiselt olevat väiksemate mõõtmetega ja teistsuguse kujuga kui vaksiklased, mistõttu on need ebatõenäolised jäljendatavad objektid. Mõnede valgete vaksiklaste puhul küll täheldasin suvel, et nad kippusid ennast lehtede alla peitma, kuid palju oli ka neid isendeid, kes puhkasid eksponeeritult lehtede peal.

Mustvalge ja valge tiivavärvuse funktsiooniks on tõenäolisemalt maskeerumine, kuna krüptiliseks ei saa neid pidada, sest roheline lehestiku taustal võivad nad kaugelt silma paista. See aga toetaks teistes uurimustes välja toodud erinevusi maskeerumise ja krüptilisuse vahel (Stevens & Merilaita, 2009; Stevens & Merilaita, 2011). Põualibliklaste puhul on pakutud valge värvuse funktsiooniks aposemaatilisust, kuid linnud siiski katsetingimustes valget värvust ei väldi (Lyytinen et al., 1999). Pealegi vaksiklaste puhul on ebatõenäoline, et nende seas söödamatuid liike esineks. Näiteks Eeva jt. (2005) leidsid, et lindude poolt poegadele toodavas toidus täiskasvanud liblikatest moodustavad vaksiklaste ja öölaste sugukonna isendid 87%.

Maskeerumisel on oluline roll ka polüfenismis. Varasemalt on näidatud, kuidas väljaheite sarnane röövik muudab välimust arengu käigus, kuna enne nukkumist muutub liikuvamaks ja seega poleks liikumatu objekti jäljendamine enam nii efektiivne (Valkonen et al., 2014). Käesolev töö aga näitab võimalust, et põlvkondade vahelises polüfenismis võib üks vorm olla väljaheitesarnane ja teine mitte. Seda toetab esimese põlvkonna suurem kontrastsus, mis peaks näitama suuremat sarnasust väljaheitele. Siiski vastupidiselt oodatavale tulemusele on suurema valge värvuse suhtelise pindalaga tõenäolisemalt teine põlvkond. Samuti selgus, et esimese põlvkonna isendite valge värvus on pigem tuhmim ja mitte nii valge kui teisel põlvkonnal. Mõlemad valge

värvuse parameetrid viitavad, et väljaheitele sarnanemist esimese põlvkonna puhul ei esinegi, kuid siiski võib siin põhjus milleski muus seisneda. Skelhorn & Ruxton (2010) näitasid katses oksasarnaste röövikutega, et maskeerumine on efektiivsem siis kui keskkonnas on jäljendatava objekti hulk väiksem. Kuna teise põlvkonna lennuaeg peaks üldiselt jääma perioodi, kus väljaheidete hulk pole maksimaalne, siis tekib lindudel harvemini võrdlusmoment päris väljaheite ja valge liblika vahel. See võib tähendada, et kontrastsusel polegi väljaheite jäljendamisel mingit rolli, kuid siiski on võimalus, et väljaheidete tippajal suurendab maskeeruv liblikas usutavust just läbi kontrastsuse. Seda võib saavutada läbi katkestava värvuse, mis puhul liblikas varjab oma tegelikku kehakuju ja seega võib liblikas näida linnu silmis rohkem ebamääraste piirjoontega väljaheite sarnane. Katkestava mustri puhul on ka näidatud, et see on efektiivsem suurema kontrastsuse korral (Schaefer & Stobbe, 2006). Üldise heledama värvusega teise põlvkonna liblikad võivad näida rohkem liblika kujulised ja on seega viletsama maskeeringuga hoolimata oma heledusest.

Valge värvuse parameetrite tulemust võis mõjutada see, et värvuste parameetreid hinnati inimsilmaga, mitte näiteks arvutiprogrammiga, mis oleks võinud olla mõnevõrra täpsem. Teiseks lindude silmanägemine on inimese omast erinev, kuna linnud näevad UV-valgust. Pole teada, kas põlvkondade võrdluses kasutatud liblikaliikide tiivad peegeldava UV-valgust või mitte, kuid on võimalik, et kuigi esimese põlvkonna isendite tiibadel on vähem valget värvust võivad nad siiski peegeldada UV-valgust sarnasemalt väljaheidetega kui teise põlvkonna liblikad ning suurendada seeläbi sarnasust väljaheidetega. Tulemust võis mingil määral mõjutada ka see, et liblikakogu oli erinevate põlvkondade isendite puhul suhteliselt piiratud. Mõnede piltide puhul ei pruukinud isendite suurused klappida ning mõnede isendite tiivakiri oli mõnevõrra kulunud, kuid siiski suuruste erinevust ja kulunud isendeid esines suhteliselt vähe.

Väljaheidete hulga muutust suve jooksul käesolev uurimus ei näidanud. See aga ei pruugi tähendada, et sellist dünaamikat, et suve alguses on rohkem väljaheiteid, ei esine, sest katse läbiviimine sattus äärmiselt vihmassele suvele. Sellest tulenevalt võis suuresti mängida rolli väljaheidete mahapesemine vihma poolt, millele viitab see, et suve kõige kuivemal perioodil, 15.juuli ja umbes kaks nädalat enne seda, muutus väljaheidete hulk tunduvalt suuremaks ning kahel transektil koguni kahekordistus. Ilm oli küll andmete analüüsis abitunnusena kaasatud ja mudel sademete mõju ei tuvastanud, kuid siiski oli ilm kaasatud ainult läbi selle, kas katsekorra ajal sadas või mitte. Ilma puhul omab tähtsust ka see kui palju ja kui pikalt eelnevatel päevadel sadas.

Väljaheidete dünaamika ei pruukinud välja tulla ka transektide erinevuse tõttu. Siiski nähti katse käigus valgeid ja mustvalgeid vaksiklasi ning sealhulgas ka harilikku laikvaksikut igal transektil lendamas ja seega peaks väljaheidetele sarnanemine kõikides metsatüüpides piisavalt efektiivne olema. Kolmas põhjus, mille tõttu väljaheidete muutust katsest välja ei tulnud võis olla ka selles, et katse algas juuni keskel ja on võimalus, et kui katse oleks alanud varem, oleks võib-olla paremini väljaheidete muutus välja tulnud. Sellele viitab ka asjaolu, et kui kolmandale transektile lisati kõige esimese loenduskorra (4.juuni) andmed, mis teistes analüüsides välja jäid, siis aja mõju väljaheidete hulgalet muutus veidi usaldusväärsemaks. Samas kui vaadata väljaheidetele sarnanevate vaksiklaste keskmist lennuaja keskpunkti, siis see langes juunikuu lõppu, mis jäi katse läbiviimise aega sisse.

Kisklusindeksi muutus suve jooksul ei leidnud samuti kinnitust, kuid ka seal võib olla mitmeid katset mõjutavaid tegureid. Esiteks võis taaskord olla suureks mõjutajaks vihm, mis mitmeid tiivamudeleid rikkus ja pole ka teada, kuidas pidevalt sajune ilm võis lindude söömiskäitumist ja erivärvi mudelite märgatavust muuta. Teiseks võisid tiivamudelid olla lindude jaoks liiga ebaloomulikud ja lisaks rohkem tiivamudeleid sattus sipelgate ning muude selgrootute saagiks kui linnud neid söid. Üheks teguriks võib olla ka see, et tiivamudelid oleksid võinud kauem metsas olla, kuid teisest küljest poleks saanud mitu päeva hiljem tuvastada, kas tiivamudeli pealt söi kärbsevastse ära lind või hoopis sipelgad, eriti kui osa mudelid sai paigutatud lehtedele, mis puhul on palju keerulisem sipelgaid tõrjuvaid vahendeid kasutada.

Valge värvuse osakaalus eri vaksikuliikidel oleks oodatav tulemus olnud, et eeldataval väljaheidete tippajal lendavatel vaksiklastel on suurem valge värvuse osakaal, kuid korrelatsiooni siiski ei esinenud. Põhjus võib seisneda teistes värvustes, mida lisaks valgele tiivakirjas leidub. Teised värvused mõjutavad suuresti tiiva kontrastsust ja üleüldist väljanägemist, mis mitte sugugi ei pruugi meenutada väljaheidet isegi siis kui valget värvust leidub omajagu. Paljud suurema valge osakaaluga liblikad, kelle tiibadel oli lisaks mustvalgele mõni muu värvus või varjund liigitusid väljaheidetele pigem sarnanemise kategooriasse ja võrreldes puhtalt mustvalgetega jäid nende lennuaja keskmised kuupäevad pikema perioodi sisse. Samas võrreldes vaksiklastega, kes üldse ei meenutanud väljaheidet oli ka muu värvuse varjundiga vaksiklaste lennuaja keskmiste periood lühem. Siin võib oluline roll olla ka sellel, et vaksiklased, kelle tiibadel on vähesel määral valget värvust, võivad olla siiski näiteks krüptilised ja selliste liikide lennuajad võivad katta terve suve.

Siiski on võimalik ka, et väljaheidete jäljendamist liblikate poolt ei toimu. Pesitsushooajal toidavad putuktoidulised linnud oma poegi enamasti röövikutega (Perrins, 1991) ja kuigi linnupesadest on leitud ka mingil määral täiskasvanuid liblikaid (Eeva et al., 2005; Mägi et al., 2009; Sisask et al., 2010), võib siiski olla võimalus, et tiivavärvusele varasuvel nii suurt kiskluse survet polegi ja suurem kontrastsus on hoopis sugulise valiku tulemus. Lisaks on võimalik, et väljaheidete hulk on suurelt jaolt ühtlane terve suve vältel, millele viitab siinse uuringu negatiivne tulemus väljaheidete ajalise dünaamika osas, ka ekspertide hinnangud selles osas lähevad lahku (Toomas Tammaru, Marko Mägi, otseinfo). Väljaheidete hulk võib olla suur ka siis kui pojad lendama hakkavad. Lisaks pesitsushooajal võib väljaheidete hulk olla väiksem selle tõttu, et mõned linnuliigid peidavad või isegi söövad poegade väljaheiteid, et pesa asukohta varjata (Petit et al., 1989). Kui väljaheidete hulk ei muutu oluliselt suve jooksul, siis sellisel juhul võivad ühtemoodi nii esimese kui ka teise põlvkonna isendid saada kaitset röövloomade eest läbi väljaheite jäljendamise, kuid see ei seleta, miks väljaheitele sarnanevate vaksiklaste lennuaeg langeb enamasti kitsamale perioodile.

Isegi kui väljaheite jäljendamist ei toimu esineb siiski osadel vaksikuliikidel polüfenism kontrastsuse, valge ala pindala ja heleduse näol. Varasemad uurimused on kõige enam seletanud polüfenismi läbi termoregulatsiooni (Kingsolver & Wiernasz, 1991; Davis et al., 2005; Stoehr & Goux, 2008) ja suurem kontrastsus viitab ilmselt tumedate alade tumedam olemisele, eriti kui valge ala hinnati valgemaks just teisel põlvkonnal, kellel kontrastus on väiksem. Kui lisaks arvestada valge ala väiksemat pindala esimese põlvkonna puhul, siis võiks eeldada, et mustvalgetel liblikatel on suurema kontrastsuse funktsiooniks termoregulatsioon. Samas kui vaadata vaksiklaste keskmist lennuaega, siis see jääb mustvalgete ja valgete vaksiklaste puhul üldiselt juunikuusse, mis on üldiselt soe periood. Kui arvestada võimalust, et vaksiklaste tihedus võib olla kõige suurem lennuaja alguses, algab mustvalgete ja valgete vaksiklaste lennuaeg siiski soojal perioodil. Teine võimalus oleks see, et kuna juunikuus on lindude pesitsusaeg ja poegade toidunõudlus suur, siis termoregulatsioon läbi tiivavärvuse võimaldab liblikal kiiremini lendu tõusta ja ära lennata. Näiteks mõnedel liikidel on polüfenism tingitud vormide erinevast aktiivsuses (Brakefield & Larsen, 1984). Kuid uurimused, mis on näidanud termoregulatsiooni rolli polüfenismis, on välja toonud, et liblika tiivakirjas leidub elemente, mida termoregulatsiooniga ei saa seletada (Kingsolver & Wiernasz, 1991; Stoehr & Goux, 2008). Lisaks eeldab

termoregulatsiooni toimumine pigem tiibade kehalähedase osa tumenemist, mitte terve tiivakirja elementide tumenemist (Kingsolver, 1987).

Käesolev uurimus näitas, et vähemalt inimsilmale väljaheitega sarnanevad liblikad lendavad pigem kitsamal varasuvisel perioodil, kuid pole selge, kas põhjus on just selles, et siis leidub metsas rohkem väljaheiteid. Seega vajaks väljaheidete suvise dünaamika paremaks mõistmiseks loendust kuivemal suvel, kuid paraku on suve ilmastikuolud üldiselt etteennustamatud. Lisaks oleks vaja loendus läbi viia rohkematel transektidel. Põlvkondade erinevuse paremaks tuvastamiseks oleks vaja seda uurida rohkemate isendite peal ja kasutada tiivavärvuse võrdlemiseks arvutiprogrammi, mis mõõdab täpselt vajalikke parameetreid. Lisaks vajaks võrdlemist värvus konkreetsete väljaheitelaikude ja liblika tiiva vahel ning vaadata, kas väljaheitelt peegelduv valgusspekter on samasugune kui liblika tiival. Kuna mustvalgete ja valgete vaksiklaste tiivavärvust võib mõjutada ka fülogeneetiline pagas, siis oleks kindlasti vajadus täiendavate fülogeneetiliselt korrigeeritud uuringute järgi.

Kokkuvõte

Liblikatel on paljudel juhtudel teadmata tiivavärvuse funktsioon. Väga vähe on uuritud maskeerumist ja ka seda on peamiselt röövikute peal uuritud. Polüfenismi ja hakatud järjest rohkem uurima, kuid siiski paljudel juhtudel on näiteks põlvkondade vahelise erinevuse põhjused teadmata. Vaksiklaste puhul on uuritud enamasti krüptilisust, kuid valge ja mustvalge tiivavärvuse kohta uurimused puuduvad. Käesoleva töö eesmärk on uurida, kas valge ja mustvalge tiivavärvus on kohastumus vaksiklastel röövlooma eest märkamatuks jääda, kuna jäljendab lindude väljaheiteid.

Lindudel on tähtis roll liblikate tiivavärvuse kujundajana ja sellest tulenevalt on liblika tiivavärvuse funktsioonideks teiste seas röövlooma ehmataamine, hälvitamine ja varjumine. Röövlooma saagiks langemise eest aitab pääseda ka maskeerumine, mis puhul liblikas võib jäljendada oksa, kuivanud lehti ja väljaheiteid. Tiivavärvuse funktsioonid võivad erineda põlvkondade vahel ja seal võib oluline roll olla ümbritseva keskkonna temperatuuril.

Käesolevas töös viidi läbi kolm uurimust. Esimese uurimuse käigus loendati metsas lindude väljaheiteid ja paigutati transektidele erineva kontrastsusega tiivamudeleid ning vaadati, kuidas kisklus nendele muutub läbi suve. Teises uurimuses jagati vaksiklaste liigid kategooriatesse väljaheitega sarnanemise alusel. Seejärel võrreldi kategooriate lennuaegade lähedust linnuväljaheidete eeldatavale tippahooajale. Lisaks hinnati viimati nimetatud tunnuse seost valge värvuse osakaaluga tiivavärvuses, eeldades, et suurema valge osakaaluga liigid lendavad väljaheidete tippahooajale lähemal. Kolmandas uurimused võrreldi omavahel erinevaid põlvkondi oletades, et suve esimese põlvkonna puhul ilmneb tugevamini linnuväljaheite maskeerimine. Selleks viidi läbi küsitlus, kus inimestel paluti võrrelda kahe põlvkonna isendite tiivavärvust kolme parameetri alusel, milleks oli kontrastsus, valge ala suhteline pindala ja valge ala heledus.

Väljaheidete hulga muutus suve jooksul statistilist kinnitust ei leidnud. Samuti ei muutunud suve jooksul kisklusindeks ehk erineva kontrastsusega tiivamudelite kiskluse erinevus. Lennuaegade ja tiivavärvuse võrdluses leiti, et väljaheite sarnasemate (st mustvalge ja valge värvusega) vaksikuliikide lennuaeg on lähemal väljaheidete eeldatavale tippajale, ning nad lendavad tunduvalt kitsamal perioodil kui teised värvuse kategooriad. Erinevate liikide valge värvuse osakaalu ja lennuaja vahel oodatud seost ei leitud. Tiivavärvuste võrdlemisel põlvkondade vahel selgus, et esimene põlvkond on

vaatlejate arvates kontrastsem kui teine põlvkond. Teisel põlvkonnal on valge värvuse suhteline pindala suurem ja valge värvus on valgem kui esimesel põlvkonnal.

Valgete ja mustvalgete vaksiklaste kitsam lennuaja periood viitab mingi kaitse olemasolule sel perioodil. Esimese põlvkonna liblikad võivad suurendada väljaheite jäljendamist läbi katkestava tiivakirja ning teise põlvkonna valgemad isendid võivad saada samuti kaitset läbi väljaheite jäljendamise, kuna väljaheidete vähesema hulga tõttu tekib linnul harvemini võrdlusmoment väljaheite ja liblika vahel. Kuigi väljaheidete hulga ja kisklusindeksi muutust suve jooksul ei tuvastatud ei pruugi see kindlalt tähendada, et seost pole, vaid suureks mõjutajaks võis siin olla tavapärasest vihmase suvi. Väljaheidete jäljendamine liblikate poolt vajab täiendavaid uurimusi väljaheidete dünaamika ja eripõlvkonna liblikate tiivavärvuse täpsemate parameetrite (nt UV-kiirguse peegeldamise) võrdlemise näol. Lisaks on vaja fülogeneetiliselt korrigeeritud uuringuid.

Summary

Mimicking bird droppings among butterflies

There is still lot to learn about functions of wing colour. Very little research has been done about masquerade and mainly it has been done on caterpillars. Polyphenism has been studied increasingly but still there is more to learn about the reasons why seasonal differences exist. Among Geometridae there has been studied mainly cryptic colour, but there are no researches about white colour and black and white colour. The purpose of present paper is to study if black and white wing colour on Geometridae is an adaptation to prevent detection through mimicking bird droppings.

Birds have important role on the evolution of butterfly wing colour. Accordingly some functions of butterfly wing colour are aposematism, deflection and chrypsis. Also masquerading helps prevent detection. Butterflies can masquerade as twigs, leaves and bird droppings. Functions of wing colours can differ seasonally and surrounding temperature has important part in this.

The present paper includes three studies. In the first study I counted bird droppings and studied how predation of geometrids differ dependent on wing pattern during the summer. In the second study I divided Geometridae species into categories according to their similarity to bird droppings. After that I compared species flight period between categories asking if those resembling bird droppings fly more in the nesting season. I also measured percentages of white colour on butterfly wings and studied if there is correlation between percentage of white colour and flight period based on the same hypothesis. In the third research I compared wing colour between generations in those species which resemble bird droppings and which have two generations during summer. I asked people to estimate which of the two generations has more contrast, wider white areas and whiter white areas.

There appeared no significant changes in the amount of bird droppings and the expected changes of predation through summer. Geometridae who are similar to bird droppings fly in shorter period than other Geometridae species. Their flight period is closer to presumable time when abundance of bird droppings is highest. There appeared no correlation between percentage of white colour and flight period. The first generation butterflies of the summer were estimated to have more contrast on wing colour than the second generation of the summer but the second generation appears to have wider white area and whiter white area on the wings than the first generation.

The narrower flight period of the black and white butterflies refers to some protection from predators in this specific period. The first generation butterflies of the summer can increase their similarity to bird droppings through disruptive coloration and the second generation of the summer can also mimic bird droppings because in their flight period there is smaller abundance of bird droppings and consequently birds do not have so much comparison between mimicking butterflies and bird droppings. Although there where no significant change on the dynamics of bird droppings in our study, it may not reflect the common pattern in nature because the experiment took place in the extremely rainy summer. Mimicking bird droppings among butterflies needs more research on the dynamics of bird droppings in the summer and computer programs should be involved for more precise and unbiased measurement of wing colour. Also there is need for phylogenetically corrected research.

Tänuavaldused

Kõige suuremad tänusõnad lähevad mu juhendajale Juhan Javoišile, kes oli suureks abiks töö valmimisel. Tänuõnad lähevad ka Ants Kaasikule, kes abistas statistilise analüüsi juures. Siis ma tänan Toomas Tammaru, Erki Õunapit ja Marko Mägi ekspertarvamuste eest. Tänuõnad ka Triinu Remmelile, kes andis nõu tiivamudelite valmistamise osas. Siis ma tänan veel Olavi Kurinat Eesti Maaülikoolist, tänu kellele sain putukakollektsioonis liblikaid pildistada ja ka sealset laboranti, kes mind abistas. Ma tänan ka kõiki neid inimesi, kes mu küsitlusele vastasid ja inimesi, kes veel mu magistritöö edenemisele kaasa aitasid.

Kasutatud kirjandus

- Aronsson, M., & Gamberale-Stille, G. (2008) Domestic chicks primarily attend to colour, not pattern, when learning an aposematic coloration. *Animal Behaviour* 75:417–423
- Blut, C., Wilbrandt, J., Fels, D., Girgel, E. I., & Lunau, K. (2012) The “sparkle” in fake eyes - the protective effect of mimic eyespots in lepidoptera. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 143:231–244
- Bowers, M. D., Brown, I. L., & Wheye, D. (1985) Bird predation as a selective agent in a butterfly population. *Evolution* 39:93–103
- Brakefield, P. M., & Larsen, T. B. (1984) The evolutionary significance of dry and wet season forms in some tropical butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 22:1–12
- Brakefield, P. M., Shreeve, T. C. & Thomas, J. A. (1992) Avoidance, concealment, and defence. In: Dennis, R. L. H. (ed.) *The Ecology of Butterflies in Britain*. Oxford: Oxford University Press, 93-119
- Cook, L.M. (2003) The rise and fall of the carbonaria form of the peppered moth. *The Quarterly Review of Biology* 78:399-417
- Cuthill, I. (2006) Color perception. In: Hill, G. & McGraw, K. (ed.) *Bird Coloration: Mechanisms and Measurements*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 3–40.
- Davis, A. K. (2009) Wing color of monarch butterflies (*Danaus plexippus*) in Eastern North America across life stages: Migrants are “redder” than breeding and overwintering stages. *Psyche* 705780
- Davis, A. K., Chi, J., Bradley, C., & Altizer, S. (2012) The redder the better: wing color predicts flight performance in monarch butterflies. *PloS One* 7:e41323
- Davis, A. K., Farrey, B. D., & Altizer, S. (2005) Variation in thermally induced melanism in monarch butterflies (Lepidoptera: *Nymphalidae*) from three North American populations. *Journal of Thermal Biology* 30:410–421
- Eeva, T., Ryömä, M., & Riihimäki, J. (2005) Pollution-related changes in diets of two insectivorous passerines. *Oecologia* 145:629–639
- Endler, J. A. (1981) An overview of the relationships between mimicry and crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society* 16:25-31

- Estrada, C., & Jiggins, C. D. (2008) Interspecific sexual attraction because of convergence in warning colouration: is there a conflict between natural and sexual selection in mimetic species? *Journal of Evolutionary Biology* 21:749–60
- Higginson, A. D., De Wert, L., Rowland, H. M., Speed, M. P., & Ruxton, G. D. (2012) Masquerade is associated with polyphagy and larval overwintering in Lepidoptera. *Biological Journal of the Linnean Society* 106:90–103
- Hill, R. I., & Vaca, J. F. (2004) Differential wing strength in *Pierella* butterflies (*Nymphalidae*, *Satyrinae*) supports the deflection hypothesis. *Biotropica* 36:362–370
- Ihalainen, E., & Lindstedt, C. (2012) Do avian predators select for seasonal polyphenism in the European map butterfly, *Araschnia levana* (Lepidoptera: *Nymphalidae*)? *Biological Journal of the Linnean Society* 106:737-748
- Kemp, D. J. (2007) Female mating biases for bright ultraviolet iridescence in the butterfly *Eurema hecabe* (*Pieridae*). *Behavioral Ecology* 19:1–8
- Kemp, D. J., & Macedonia, J. M. (2006) Structural ultraviolet ornamentation in the butterfly, *Hypolimnas bolina* L. (*Nymphalidae*): visual, morphological and ecological properties. *Australian Journal of Zoology* 54:235-244
- Kemp, D. J., & Wiklund, C. (2001) Fighting without weaponry: a review of male-male contest competition in butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49:429-442
- Kingsolver, J. (1987) Evolution and coadaptation of thermoregulatory behavior and wing pigmentation pattern in *Pierid* butterflies. *Evolution* 41:472–490
- Kingsolver, J., & Wiernasz, D. (1991) Seasonal polyphenism in wing-melanin pattern and thermoregulatory adaptation in *Pieris* butterflies. *The American Naturalist* 137:816–830
- Kodandaramaiah, U., Vallin, A., & Wiklund, C. (2009) Fixed eyespot display in a butterfly thwarts attacking birds. *Animal Behaviour* 77:1415–1419
- Lyytinen, A., Alatalo, R. V., Lindström, L., & Mappes, J. (1999) Are European white butterflies aposematic? *Evolutionary Ecology* 13:709–719.
- Merilaita, S., & Lind, J. (2005) Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration. *Proc. R. Soc. B* 272:665–70

- Mikkola, K., & Rantala, M. J. (2010) Immune defence, a possible nonvisual selective factor behind the industrial melanism of moths (Lepidoptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 99:831–838
- Mägi, M., Mänd, R., Tamm, H., Sisask, E., Kilgas, P., & Tilgar, V. (2009) Low Reproductive Success of Great Tits in the Preferred Habitat: A Role of Food Availability. *Ecoscience* 16:145–157
- Nentwig, W. (1985) A tropical caterpillar that mimics faeces, leaves and a snake (Lepidoptera: *Oxytenidae*: *Oxytenis naemia*). *Journal of Research on the Lepidoptera* 24:136-141
- Noordwijk, A. J. Van, McCleery, R. H., & Perrins, C. M. (1995) Selection for the timing of great tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *Journal of Animal Ecology* 64:451–458
- Oostra, V., de Jong, M. a, Invergo, B. M., Kesbeke, F., Wende, F., Brakefield, P. M., & Zwaan, B. J. (2011) Translating environmental gradients into discontinuous reaction norms via hormone signalling in a polyphenic butterfly. *Proc. R. Soc. B* 278:789–797
- Ota, M., Yuma, M., Mitsuo, Y., & Togo, Y. (2014) Beak marks on the wings of butterflies and predation pressure in the field. *Entomological Science* 17:371–375
- Perrins, C. M. (1991) Tits and their caterpillar food supply. *Ibis* 133:49–54
- Petit, K. E., Petit, L. J., & Petit, D. R. (1989) Fecal sac removal: Do the pattern and distance of dispersal affect the chance of nest predation? *The Condor* 91:479–482
- Rommel, T., Tammaru, T., & Mägi, M. (2009) Seasonal mortality trends in tree-feeding insects: A field experiment. *Ecological Entomology* 34:98–106
- Rootsmäe, L. & Veromann, H. (1974) Eesti laululinnud. *Tallinn:Valgus*
- Rowland, H. M., Mappes, J., Ruxton, G. D., & Speed, M. P. (2010) Mimicry between unequally defended prey can be parasitic: evidence for quasi-Batesian mimicry. *Ecology Letters* 13:1494–1502
- Schaefer, H. M., & Stobbe, N. (2006) Disruptive coloration provides camouflage independent of background matching. *Proc. R. Soc. B* 273:2427–2432
- Sisask, E., Mänd, R., Mägi, M., & Tilgar, V. (2010) Is well adjusted to local conditions in a mosaic of deciduous and coniferous habitat. *Bird Study* 57: 447–457
- Skelhorn, J., Rowland, H. M., & Ruxton, G. D. (2010a) The evolution and ecology of masquerade. *Biological Journal of the Linnean Society* 99:1–8

- Skelhorn, J., Rowland, H. M., Speed, M. P., De Wert, L., Quinn, L., Delf, J., & Ruxton, G. D. (2010b) Size-dependent misclassification of masquerading prey. *Behavioral Ecology* 21:1344–1348
- Skelhorn, J., Rowland, H. M., Speed, M. P., & Ruxton, G. D. (2010c) Masquerade: camouflage without crypsis. *Science* 327:51
- Skelhorn, J., & Ruxton, G. D. (2010) Predators are less likely to misclassify masquerading prey when their models are present. *Biology Letters* 6:597–599
- Stevens, M., Hardman, C. J., & Stubbins, C. L. (2008) Conspicuousness, not eye mimicry, makes “eyespot” effective antipredator signals. *Behavioral Ecology* 19:525–531
- Stevens, M., & Merilaita, S. (2009) Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364:423–427
- Stevens, M. & Merilaita, S. (2011) Animal camouflage: mechanisms and function. *Cambridge University Press*
- Stoddard, M. C. (2012) Mimicry and masquerade from the avian visual perspective. *Current Zoology* 58:630–648
- Stoehr, A. M., & Goux, H. (2008) Seasonal phenotypic plasticity of wing melanisation in the cabbage white butterfly, *Pieris rapae* L. (Lepidoptera: Pieridae). *Ecological Entomology* 33:137–143
- Tuomaala, M., Kaitala, A., & Rutowski, R. L. (2012) Females show greater changes in wing colour with latitude than males in the green-veined white butterfly, *Pieris napi* (Lepidoptera: Pieridae) *Biological Journal of the Linnean Society* 107:899–909
- Valkonen, J. K. (2014) From deception to frankness: Benefits of ontogenetic shift in the anti-predator strategy of alder moth *Acronicta alni* larvae. *Current Zoology* 60:114–122
- Viidalepp, J. & Remm, H. (1996) Eesti liblikate määraja. *Tallinn: Valgus*
- Watt, W. (1968) Adaptive significance of pigment polymorphisms in *Colias* butterflies. I. Variation of melanin pigment in relation to thermoregulation. *Evolution* 22:437–458

Lisa 1

Põlvkondade võrdlused liikide kaupa koos küsitluse tulemustega vastavalt esimese ja teise põlvkonna kohta. Liikide siseselt on vastused kokkuliidetud.

liik	KONTRASTSUS			VALGE ALA SUUREM			VALGE ALA VALGEM		
	vastuseid (1./2.)	p	kontrastsem põlvkond	vastuseid (1./2.)	p	suurema valge alaga põlvkond	vastuseid (1./2.)	p	valgema valge alaga põlvkond
<i>Cabera exanthemata</i>	12/18	0,36	-	18/12	0,36	-	17/13	0,58	-
<i>Cabera pusaria</i>	9/1	0,02	1	1/9	0,02	2	2/8	0,11	-
<i>Calospilos sylvatus</i>	8/12	0,5	-	9/11	0,82	-	5/15	0,04	2
<i>Chiasmia clathrata</i>	20/10	0,10	-	19/11	0,2	-	20/10	0,10	-
<i>Cyclophora albipunctata</i>	4/16	0,01	2	12/8	0,5	-	9/11	0,82	-
<i>Cyclophora annulata</i>	10/0	0,002	1	7/3	0,34	-	7/3	0,34	-
<i>Epirrhoe alternata</i>	30/0	0,002	1	7/23	0,005	2	9/21	0,04	2
<i>Epirrhoe pupillata</i>	16/4	0,01	1	6/14	0,12	-	3/17	0,003	2
<i>Euphyia unangulata</i>	28/2	<0,001	1	3/27	0,000	2	14/16	0,85	-
<i>Eupithecia centaureata</i>	7/3	0,34	-	0/10	0,002	2	0/10	0,002	2
<i>Lomaspilis marginata</i>	10/20	0,10	-	24/6	0,001	1	11/19	0,20	-
<i>Lomaspilis opis</i>	9/1	0,02	1	7/3	0,34	-	4/6	0,75	-
<i>Lygdia adustata</i>	14/6	0,12	-	13/7	0,26	-	15/5	0,04	1
<i>Scopula ornata</i>	14/6	0,12	-	2/18	<0,001	2	0/20	<0,001	2
<i>Xanthorhoe fluctuata</i>	24/6	0,001	1	2/28	<0,001	2	5/15	0,04	2
<i>Xanthorhoe spadicearia</i>	16/4	0,01	1	1/19	<0,001	2	8/22	0,02	2

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Kirke Lõõndre

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

„Lindude väljaheidete jäljendamine liblikate poolt”

mille juhendaja on Juhan Javoiš

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, **25.05.2015**