

Tartu Ülikool
Ökoloogia ja maateaduste instituut
Zoologia osakond
Entomoloogia õppetool

Kadri Ude

TIIVAKUJU EVOLUTSIOON VAKSIKLASTEL (*GEOMETRIDAE*)

Magistritöö

Juhendaja: prof. Toomas Tammaru

Tartu, 2023

Tiivakuju evolutsioon vaksiklastel (*Geometridae*)

Lennuvõime mõjutab oluliselt liblikate nagu teistegi tiivuliste putukate kohasust, mistõttu võib eeldada tugevat loodusliku valiku survet tiivamorfoloogiale. Liblikate tiivakuju evolutsiooni on liikidevaheliste võrdluste abil seni uuritud vaid üksikutes väiksemates rühmades. Käesolev töö keskendub tiivakuju evolutsioonile suures ööliblikasugukonnas vaksiklased (*Geometridae*) ning hõlmab kõiki Põhja-Euroopas esindatud 374 liiki. Töös kasutati internetist vabalt leitavaid fotosid, millelt mõõdeti kokku kümme eestiiva kuju iseloomustavat parameetrit ning ees- ja tagatiiva suuruse proportsioon, ning analüüsiti nende parameetrite seoseid liikide ökoloogia ja kehasuurusega, lisaks hinnati tiivakuju evolutsioneerumise kiirust. Töö tulemusena selgus, et vaksiklaste sugukonnas on erinevad tiivakuju parameetrid evolutsioneerunud aeglaselt ning tiivakuju on olulisel määral seletatav liikidevaheliste sugulussuhetega. Mitmedki tiivakuju aspektid olid seotud liigi kehasuuruse, valmiku lennuperioodi ja elupaigaeelistusega, ent need seosed olid eranditult nõrgad. Tulemustest võib järeldada, et vaksiklaste tiivakuju ei evolutsioneeru kiiresti vastavalt keskkonniti erinevatele lennuvõime ja -käitumise eeldustele. Edaspidi vajab pigemini uurimist tiivakuju seos krüptilisuse ehk kiskjatele märkamatuks jäämisega.

Märksõnad: *Geometridae*, tiivamorfoloogia, morfomeetria, fülogenees, võrdlev meetod

Evolution of wing shape in *Geometridae*

Flight abilities greatly influence the fitness of lepidopterans as well as other winged insects; strong selective pressures on wing morphology are therefore expected. Previous comparative studies on lepidopteran wing shape have remained limited in scope and number of species investigated. This study focuses on the evolution of wing shape in the large moth family *Geometridae* and includes all 374 species of the North-European fauna. Photos of mounted collection specimens from Internet databases were used to measure 10 parameters describing the forewing shape as well as the ratio of forewing and hindwing areas. The rate of evolution of wing shape was estimated in addition to testing associations between wing shape and species' ecology and body size. The results indicate that the wing shape in *Geometridae* has evolved slowly and variation in forewing shape can to a large extent be explained by phylogenetic relatedness of the species. Several parameters of wing shape were associated with body size, flight period and preference for forest habitats, albeit weakly. It can be concluded that wing shape in geometrid moths does not evolve quickly in correspondence with the demands on flight capabilities in different environments. Rather, the association of wing shape with cryptic appearance of resting moths should be investigated further.

Key words: *Geometridae*, wing morphology, morphometrics, phylogeny, comparative methods

Sisukord

1. Sissejuhatus	5
2. Materjal ja metoodika.....	13
2.1. Vaksiklaste kirjeldus ja ökoloogia.....	13
2.2. Andmete kogumine ja töötlemine.....	14
2.3. Andmeanalüüs	17
2.4. Töö autori roll	19
3. Tulemused	20
4. Arutelu.....	29
5. Kokkuvõte	35
6. Summary.....	36
Tänuavaldused.....	37
Kasutatud kirjandus	38
Lisa 1. Põhja-Euroopa vaksiklaste liiginimekiri.....	45
Lisa 2. Browni liikumise ja Pageli evolutsioonimudelitel põhinevate fülogeneetiliste regressioonanalüüside tulemused	53
Lisa 3. Vaksiklaste tiivaparametrite, kehamassi, fenoloogia ja elupaigaeelistuse evolutsiooni illustreerivad diagrammid	55
Lisa 4. Fülogeneetiline signaal alamsugukondades.....	67
Lisa 5. Ühe sõltumatu muutujaga fülogeneetilise regressioonanalüüsi tulemused alamsugukondades.....	68
Lisa 6. Kahe sõltumatu muutujaga fülogeneetilise regressioonanalüüsi tulemused	69
Lisa 7. Fülogeneetilise ANOVA tulemused	70

ja selle ületamiseks kuluvat energiat (Dudley, 2000). Seega vähendavad suure siruulatusega kitsad tiivad lendamise energeetilist kulu ning võiksid olla soositud liikidel, kes läbivad pikki vahemaid, näiteks sooritavad kaugrännet. Samas seostatakse suure pikkuse ja laiuse suhtega tiivakuju vähenenud manööverdamisvõimega (Betts ja Wootton, 1988). Tiiva pikkuse ja laiuse suhtest sõltumatult võivad õhukeeristest tulenevat õhutakistust minimeerida ja seeläbi energiakulu vähendada ka terava tipuosaga tiivad (LeRoy *et al.*, 2019a).

Võrreldes liuglennuga on aktiivset lihastööd nõudev sõudlenn energeetiliselt palju kulukam, ent seotud ökoloogiliselt esmaoluliste tegevustega nagu lendu tõusmine, suuna muutmine ja muud keerukamad manöövrid, paigal lendamine jms (LeRoy *et al.*, 2019a). Erinevalt aeronautikas rakendust leidnud liuglennu printsiipidest ei ole sõudlennu aerodünaamika paraku veel hästi teada (Chin ja Lentink, 2016). Siiski on tuvastatud mitmeid parameetreid, mis sõudlennu tõhusust mõjutavad. Üheks neist on telginertsimoment (*second moment of area*), mis kirjeldab tiiva pindala jaotust pikitelje suhtes: kuna tiivalöögi ajal liigub tipuosa kiiremini kui kannaosas, mõjutab see oluliselt tekkivaid aerodünaamilist jõude (Dudley, 2000; LeRoy *et al.*, 2019a). Suure telginertsimomendiga tiibadel on suurem osa tiiva pindalast kontsentreerunud tipuosa lähedale, seega liigub suurem osa tiivast kiiremini ja tiivalöök on jõulisem (Aiello *et al.*, 2021). Samas kaasneb sellega suurem energiakulu ja väheneb manööverdamisvõime (Ellington, 1984).

Samuti mõjutab sõudlennu omadusi kehamassi ja tiivasuuruse interaktsioon, mida kvantifitseeritakse tiivakoormuse (*wing loading*) ehk kehamassi ja tiiva pindala suhte abil. Väiksema tiivakoormusega liblikad (Betts ja Wootton, 1988; Berwaerts *et al.*, 2002) nagu ka linnud (Burns ja Ydenberg, 2002) võivad lennata aeglasemalt ning on parema manööverdamisvõimega (Aiello *et al.*, 2021), samas kui sama suure tiivapindalaga, ent raskemad loomad peavad õhus püsimiseks lendama kiiremini (LeRoy *et al.*, 2019a). Üheaegselt suure pikkuse ja laiuse suhtega ning väikese tiivakoormusega tiivad võimaldavad lennata aeglaselt ja väikese energiakuluga, suure pikkuse ja laiuse suhte ning tiivakoormusega tiivad on aga enamasti seotud võimega lennata kiiresti (LeRoy *et al.*, 2019a).

Kehasuurusega on seotud ka tiivakuju, kuigi vastavas seoses võib eeldada nii allomeetrilist kui ka mitteallomeetrilist komponenti ning lihtne proportsionaalne muutus tiivakujus kehasuuruse suurenedes või vähenedes on ebatõenäoline (Outomuro *et al.*, 2013b). Allomeetrilised efektid on erinevate organismide kujuelemente käsitlevates uuringutes vaieldamatult olulised ning kehasuurus seletab sageli suurt osa kuju varieeruvusest (Outomuro

ja Johanson, 2017). Näiteks leidsid de Camargo jt (2015) surulaste (*Sphingidae*) näitel, et kuni 60% ees- ja tagatiiva kuju varieeruvusest saab kirjutada allomeetrilise efekti arvele – kuigi silmas tuleb pidada, et valimisse kuulus vaid seitse liiki. Samuti on kehasuuruse olulist korrelatsiooni nii ees- kui ka tagatiiva kujuga näidatud paabusilmlaste (*Saturniidae*) alamsugukonnas *Arsenurinae*: pikemate tagatiibadega liigid on väiksemad, samas kui kehasuuruse kasvades eestiiva kuju lihtsustub (Hamilton *et al.*, 2022).

Tiibade aerodünaamiliste omadustega seostatavad parameetrid nagu näiteks pikkuse ja laiuse suhe, tiiva tipu teravus või tiivakoormus on lineaarmõõtmega hõlpsasti väljendatavad ning liblikaliste tiivakuju makroevolutsiooni uurimiseks ka rakendust leidnud (nt Montejó-Kovacevich *et al.*, 2019). Teisalt on üha populaarsemaks muutumas geomeetrilise morfomeetria meetodid, mis põhinevad anatoomiliste võrdluspunktide (*landmarks*) koordinaatide statistilisel analüüsil (Webster ja Sheets, 2010), liblikatiibade korral kasutatakse võrdluspunktidenäidatuna tüüpiliselt tiivasoonte otspunkte. Geomeetriline morfomeetria võimaldab tuvastada ja analüüsida väiksemaidki variatsioone ka lähedaste liikide tiivakujus (nt Chazot *et al.*, 2016; Hegedus *et al.*, 2019). Samas on geomeetrilise morfomeetria abil saadud kuju kirjeldavate mitmemõõtmeliste muutujate tõlgendamine ja ökoloogiliste tegurite või valikusurvevetega seostamine keerulisem.

Liblikatel on anteromotoorne lend ehk eestiibadel on lennates juhtroll (Dudley, 2000). Ees- ja tagatiibade erinevat funktsiooni on ka katseliselt näidatud: eestiibade eemaldamine muutis liblikad täiesti lennuvõimetuks (Jantzen ja Eisner, 2008) ning eestiiva ülaserava ja tipu kahjustus vähendas lennukiirust (LeRoy *et al.*, 2019b), samas kui ilma tagatiibadeta (Jantzen ja Eisner, 2008) või väiksemaks lõigatud tagatiibadega (Stylman *et al.*, 2019) olid liblikad võimelised lendama, kuigi vähenes võime kiirelt suunda muuta ja takistatud oli liuglend. Seega võiks eeldada, et tugevamate aerodünaamiliste piirangute tõttu on eestiiva kuju konserveerunud ja sellele rakendub tugevam stabiliseeriv valik kui tagatiibadele. Pääsusaba (*Papilio*) perekonnas ongi näidatud, et eestiiva kujus on tugevam fülogeneetiline signaal ning see evolutsioneerub aeglasemalt kui tagatiiva kuju (Owens *et al.*, 2020). Tagatiiva kuju labiilsuse ilmeks näiteks on pääsusabadele iseloomulike siilakute vormiline mitmekesisus (Owens *et al.*, 2020) ning isegi siilakute esinemine ja puudumine sama liigi mittemimeetiliste ja Batesi mimikriga mimeetiliste vormide seas (Hegedus *et al.*, 2019).

Eestiiva morfoloogia mitmekesisust on liblikatel seostatatud järskude evolutsiooniliste nihetega elukäigus ja ökoloogias. Näiteks seostub troopilise morfo (*Morpho*) perekonna

päevaliblikate radiatsioon ning tiivasuuruse ja -kuju mitmekesisustumine mikroelupaiga nihkega alusmetsast võrastikku ning üleminekuga üheidulehelistelt kaheidulehelistele toidutaimedele (Chazot *et al.*, 2021). *Bombycoidea* ülemsugukonna näitel aga kaasnes sõsartaksonite surulased (*Sphingidae*) ja paabusilmlased (*Saturniidae*) lahknemisega seni konservatiivsena püsinud tiivamorfoloogias adaptiivne nihe ja järgnev mitmekesisustumine, mis vastab erinevustele elukäigus (Aiello *et al.*, 2021). Lühiealiste ja valmikuna mitte toituvate paabusilmlaste tiivad on kehaga võrreldes suuremad ning väiksema pikkuse ja laiuse suhtega, mis võib soosida kaootilist lennustiili ja aidata seeläbi kiskjate eest pääseda. Õiele laskumata paigal lennates toituvatel surudel seevastu on valik soosinud suhteliselt väikeseid ning kitsaid tiibu, mille raskuskese on nihkunud tipuosa suunas, mida seostatakse energilise, ent samas manöövriosa lennuviisiga (Aiello *et al.*, 2021).

Kuna emastele ja isastele rakenduvad erinevad valikusurved, mis võivad eeldada erinevat lennu- ja puhkekäitumist, võiks igati ootuspärase suuruse sugulise dimorfismi (Allen *et al.*, 2011) kõrval esineda ka tiivakuju dimorfism. Paljudel liblikaliikidel on emased vähem mobiilsed võrreldes isastega, kes on sageli aktiivsed lendajad ja paljudel juhtudel ka territoriaalsed, patrullides ja kaitstes konkurentide eest alasid, kus on suur tõenäosus emaseid kohata (Kemp ja Wiklund, 2004). Juhul kui isaste kohasust määrab suuresti võime jõuda paariliseni konkurentidest kiiremini, võiks valik ootuspäraselt soosida kiiresti, ent paratamatult energeetiliselt kulukama lendamisega seostatavat morfoloogiat (Dudley, 2000). Selliste päevaliblikaliikide korral, mille isastele on omane õhus patrullimine, võiks seevastu valik soosida energiakulu vähendavaks liuglennuks optimaalset tiivamorfoloogiat (LeRoy *et al.*, 2019a).

Emaste olulisim ülesanne seevastu on leida sobilik munemissubstraat. Seetõttu võiks eeldada, et valiku all on mitte niivõrd lendamise kiirus, kuivõrd vastupidavus ajas. Toidutaimet või muu munemissubstraadi otsimiseks ei ole usutavasti tarvis lennata kiiresti, küll aga pikalt ning sageli suunda muutes, mistõttu võiks valik soosida väiksema energiakulu ning parema manööverdamisvõimega seostatavat morfoloogiat. Emastel on ka tugev lõivusuhe energeetiliselt kuluka mobiilsuse ja viljakuse vahel (Davis *et al.*, 2016), mis sobilike eeltingimuste (muuhulgas polüfaagsus ja hilissügisese või varakevadesse langev valmikuperiood) korral võib olla viinud viies sugukonnas emase tiibade taandarengu või täieliku kadumiseni (Wahlberg *et al.*, 2010). Lennuvõimeliste emaste korral võiks seega eeldada isastest suurema kehamassi kompenseerimist laiema tiivapinnaga, mis vähendab tiivakoormust (Dudley, 2000). Olulisi erinevusi emaste ja isaste tiivakujus ongi leitud nii

ööliblikatel (nt de Camargo *et al.*, 2015) kui ka päevaliblikatel (nt Cespedes *et al.*, 2015; Chazot *et al.*, 2016; Hegedus *et al.*, 2019): näiteks koerlibliklaste triibusesse *Haeterini* kuuluvatel liikidel on emaste esitiivad ümaramad kui isastel (Cespedes *et al.*, 2015).

Liblikate tiivakuju korreleerumist ökoloogiliste teguritega on uuritud eeskätt elupaiga kontekstis ning seda troopiliste päevaliblikate näitel mikroelupaiga tasemel, võrreldes omavahel alusmetsas ja võrastikus lendavaid liike. Eeldatavasti võiks alusmetsas olla soositud tiivakuju, mis parandab manööverdamisvõimet ja võimaldab kiirelt suunda muuta ehk alusmetsa liikidel võiks olla esindatud suhteliselt suuremad ning ümaramad tiivad (Betts ja Wootton, 1988). Latvade kohal lendavad päevaliblikad seevastu kasutavad enam liuglevat lendu, millega seostatakse sihvakamaid tiibu (Park *et al.*, 2010). Koerlibliklaste sugukonda kuuluvate morfo perekonna päevaliblikatel ongi näidatud, et võrreldes alusmetsa liikidega on võrastikuga seotud liblikate ees- ja tagatiivad pikemad ja kitsamad ning suurema siruulatusega (DeVries *et al.*, 2010; Chazot *et al.*, 2016), mis viitab sellele, et kõrgemal lendavad ja korruga pikemaid vahemaid katvatel liikidel on tiivakuju evolutsioneerunud aerodünaamilise tõhususe ja energiakulu vähendamise suunas. Sarnaselt on koerlibliklaste alamsugukonna silmiklased (*Satyrinae*) kohta näidatud, et ka alusmetsa asustavate liikide sees eristub tiivakujult selgelt kaks klaadi, millest tüüpiliselt maapinna kohal liuglevatele liikidele on iseloomulikud pikemad ja kitsamad tiivad (Cespedes *et al.*, 2015).

Samuti on näidatud, et tiivakuju võib olla seotud elupaiga kõrgusega merepinnast. Nii on näiteks troopilises selvaliblikate (*Heliconius*) perekonnas kõrgemal mäestikes elavad liigid enamasti ümaramate eestiivadega (Montejo-Kovacevich *et al.*, 2019). Kuna õhurõhk kõrguse kasvades langeb, võib siinkohal olla tegemist vähenenud tõstejõu kompenseerimisega suurema tiivapinna abil (Dudley, 2000).

Samas ei ole päris selge, millised on elupaigati erinevad valikusurved, mis võivad olla tiibade evolutsiooni suunanud. Elupaiga struktuuri ja abiootiliste keskkonnategurite kõrval võib üheks potentsiaalseks seletuseks olla ka varieeruvus kiskjakooslustes, mis eeldab erinevat lennustiili ja -võimet – näiteks troopikas võivad tüüpilised alusmetsa kiskjad nagu roomajad ja röövritsikad soosida võimet kiiresti lendu tõusta (LeRoy *et al.*, 2019a). Empiirilisel ei ole aga kisklussurve mõju tiibade evolutsioonile seni näidatud. Alternatiivselt võivad elupaigaerinevustega korreleeruda ka erinevused röövikute toidutaimedes ning nende levimuses. Näiteks võib pidada usutavaks, et monofaagsete ehk ühele või mõnele toidutaimele spetsialiseerunud liikide valmikud, eeskätt emased, peavad olema märkimisväärselt

mobiiilemad võrreldes polüfaagidega, kelle röövikutele sobivaid toidutaimi leidub tihedalt ja kõikjal. Kaudselt toetab sellist hüpoteesi seegi, et lennuvõimetute emastega liblikaliigid on pea eranditult polüfaagid (Wahlberg *et al.*, 2010). Samuti võib lennukäitumist ja seeläbi tiivamorfoloogiat mõjutada see, kas sobilik munemissubstraat on madal rohttaim või puu. Seni ei aga ole uuritud, kuidas on tiivamorfoloogia seotud toidutaime kasvuvormi ning liikide spetsialiseerituse astmega.

Ehkki tiibade esmane funktsioon on vaieldamatult lendamine, ei pruugi aerodünaamika põhine lähenemine siiski olla ainus või ammendav seletus liblikatel esindatud tiivakuju mitmekesisuse seletamiseks. Mitmete, eeskätt troopiliste päevaliblikate valmikud on mürgised või ebameeldiva maitsega ning signaliseerivad oma söögiks kõlbmatust hoiatusvärvusega. Sageli on mittesöödavad liigid omavahel morfoloogiliselt sarnased (Mülleri mimikri) või on ohutud ja lindudele suupärased liigid evolutsioneerunud mürgiseid liblikaid jäljendama (Batesi mimikri). Mimikri uurimises on seni keskendunud eeskätt värvusmuustritele (Mallet ja Joron, 1999). Samas on igati võimalik, et mimeedi poolt edastatava visuaalse signaali – ja kiskja otsingukujutise – osa võib värvuse kõrval olla ka tiibade kuju ja üldine kehaplaan või nendega seotud lennustiil (Hill, 2021).

Mülleri mimikriga päevaliblikate kohta ongi üksikuid viiteid, et sarnase hoiatusvärvusega liikide tiivakujud on ka fülogeneetilisi suhteid arvesse võttes sarnasemad kui võiks neutraalse evolutsiooniga seletada. Näiteks leidis Hill (2021) koerlibliklaste sugukonda *Ithomiini* triibusesse kuuluvate Mülleri mimikriga päevaliblikaliikide kohta, et erinevate mimikrikomplekside vahel on tiivakuju oluliselt erinev, mimikrikompleksi siseselt aga on toimunud keha- ja tiivakuju konvergeerumine. Samuti näitasid Rossato jt (2018), et selvaliblikate perekonna Mülleri mimikriga liigid on esitiiva kujult praktiliselt eristamatud, mis võib viidata kuju ja värvuse koevolutsioneerumisele mimikri signaalina.

Batesi mimikri korral ei ole aga tõendeid, et mimeetid jäljendaks lisaks tiivakirjale ka mittesöödavate modellide tiivakuju. Näiteks uurisid Hegedus jt (2019) erinevaid mittesöödavaid koerlibliklaste jäljendava pääsusaba *Papilio dardanus* emaste vorme. Ehkki erinevaid liike jäljendavad *P. dardanus*'e vormid moodustasid tiivakuju parameetrite alusel klastreid, ei korreleerunud see vastavate modellide tiivaparameetrite jaotusega tunnusruumis. Sarnasele tulemusele jõudsid ka Nixon ja Parzer (2021), kes võrdlesid mittesöödava modelli *Battus philenor*'i tiivakuju seda liiki jäljendava *P. glaucus*'e mimeetiliste ja mittemimeetiliste vormidega ning leidsid, et ehkki *P. glaucus*'e eri vormide tiivakujud on oluliselt erinevad,

puudub kattuvus modelli tiivamorfoloogiaga. Sellest võiks järeldada, et tiivakuju on oluliselt konserveerunud tunnus võrreldes värvusega, kuna mõjutab lisaks valmiku elumusele ka muid või olulisemaidki kohasust määravaid tegevusi – näiteks liigispetsiifilist munemiskäitumist (Hegedus *et al.*, 2019).

Tiivakujul võib aga olla ka varjatuid funktsioone. Öise eluviisiga liblikad veedavad päevase aja puhkeolekus, varjudes taimestikku või liibudes substraadile. Vältimaks visuaalsete signaalide abil jahti pidavate lindude saagiks langemist, on ööliblikatel sageli krüptiline tiivakiri, mis jäljendab substraati – näiteks meenutab paljude ööliblikate tiivakiri puukorpa ning nad on võimelised kehaasendit ja orientatsiooni vastavalt substraadile kohandama (Kang *et al.*, 2013). Võib pidada tõenäoliseks, et paralleelselt tiivakirjaga on ka tiivakuju evolutsioneerunud osana kamuflaažist või maskeraadist. Sellele viitavad kas või mitmed sügisesed vaksikud alamsugukonnast *Ennominae*, kelle laiad, sakilise servaga ning puhkeolekus keha kohal koos asetsevad tiivad loovad koostoimes kollakate värvitoonidega illusiooni kolletunud puulehest. Senini ei ole liikidevaheliste võrdluste abil uuritud, mil määral on tiivakuju seotud varjumiseks kasutatava keskkonna või substraadi ning liigiomase tiibade asendiga puhkeolekus.

Kokkuvõtvalt on leitud seega mitmeid aerodünaamiliste printsiipidega seletuvaid erinevusi liblikate tiivamorfoloogias, mis vastavad liigi- või soospetsiifilisele lennukäitumisele. Nii on piisavalt tõendeid, et enam aega liuglendu rakendavate päevaliblikate tiivad on sihvakamad, nagu aerodünaamika ennustabki. Isaste ja emaste tiivakuju erinevused viitavad ka sellele, et tiivakuju evolutsioneerumist on suunanud soospetsiifilised valikusurved mobiilsusele. Samuti on Mülleri mimikriga liikide tiivakuju konvergeerumise toel leitud mõningast kaudset toetust hüpoteesile, et tiivamorfoloogiat võib suunata kisklussurve.

Samas on tiivamorfoloogiale rakenduvate konkreetsete valikusurve tuvastamine jäänudki pigem hüpoteeside tasandile (LeRoy *et al.*, 2019a) ning tiivakuju seostamine erinevustega ökoloogias piirdunud üksikute näidete ja väikeste klaadidega. Tiivakuju potentsiaalset evolutsioneerumist vastavalt elupaigaspetsiifilistele keskkonnatingimustele on näidatud vaid metsaelupaikade vertikaalse stratifikatsiooni tasemel, samas kui metsa- ja avatud elupaiku asustavate liikide tiivamorfoloogia erinevusi seni uuritud ei ole. Ei ole ka teada, mil määral on tiivakuju seotud valmikute toitumiskäitumisega, kui jätta kõrvale markantne valmikuna mittetoituvate paabusilmade ja toitudes paigallendu rakendavate surude näide. Potentsiaalselt erinevat valmiku mobiilsust eeldava rööviku toiduspetsialismi seos lennumorfoloogiaga on

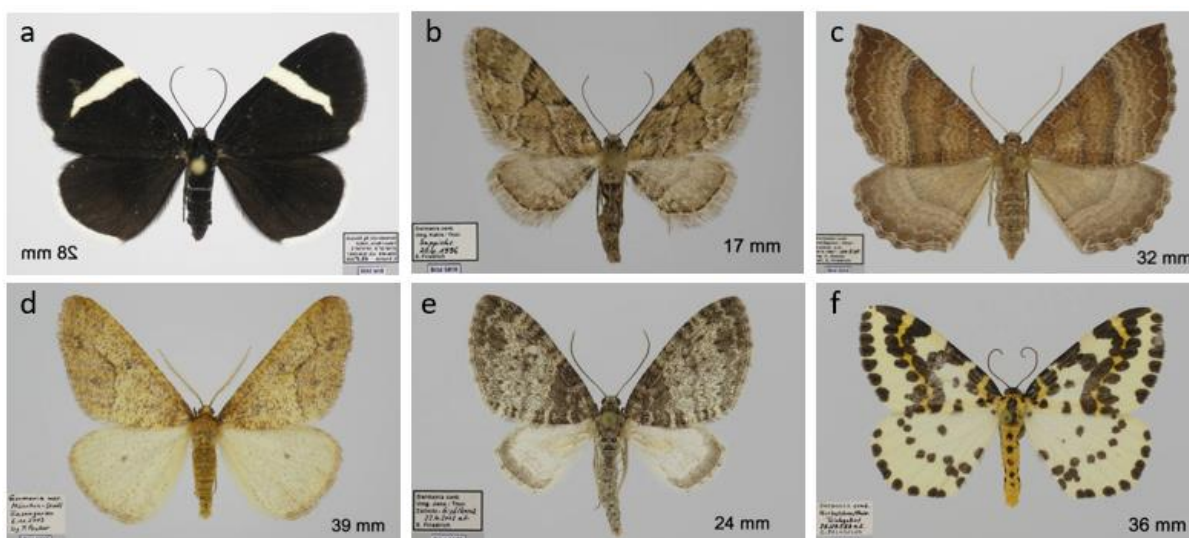
seni liblikatel täiesti uurimata. Samuti ei ole seni tähelepanu pööratud võimalikule seosele tiiva kuju ja kamuflaaži vahel.

Käesolev magistritöö uurib fülogeneetilis-võrdlevat meetodit rakendades tiivakuju evolutsiooni Põhja-Euroopa vaksiklastel (*Geometridae*). Vaksiklased on üks suurimaid ning morfoloogiliselt ja ökoloogiliselt mitmekesine ööliblikasugukond. Kui võrdleva meetodi abil liblikaliste või muude putukate makroevolutsiooni uurimist on seni paratamatult piiranud puudulikud teadmised fülogeneesi kohta, siis Põhja-Euroopa vaksiklaste jaoks on hiljuti valminud täielik fülogeneesipuu. Seeläbi kasutab käesolev töö võimalust viia läbi seni ulatuslikem uurimus tiivakuju evolutsioonist liblikaliste seltsis. Töö eesmärgiks on kaardistada varieeruvus Põhja-Euroopa vaksiklaste tiivakujus ning heita valgust selle evolutsioneerumise kiirusele. Teiseks uuritakse, kuidas on erinevused tiivakuju kirjeldavates parameetrites seotud kehasuurusega. Kuna vaksiklaste seas esineb märkimisväärset varieeruvust ökoloogias, mis seab usutavasti lennuvõimele erinevaid eeldusi, uuritakse kolmandaks tiivakuju seoseid liigi elupaiga ja fenoloogiliste tunnuste ning rööviku toitumisega.

2. Materjal ja metoodika

2.1. Vaksiklaste kirjeldus ja ökoloogia

Vaksiklased (edaspidi vaksikud) on globaalse levikuga ja suur ööliblikate sugukond, millest Euroopas on esindatud ligi 1000 liiki (Hausmann *et al*, 2019). Vaksikud on üldiselt keskmist mõõtu ööliblikad, ent suurus on liigiti märkimisväärselt varieeruv: kui Euroopa suurima vaksiku hiid-samblikuvaksiku (*Hypomecis roboraria*) tiibade siruulatus küündib 60 mm-ni, siis perekonnas kuluvaksikud (*Idaea*) võib see jääda isegi alla 10 mm (Hausmann *et al.*, 2019). Enamusele vaksikuliikidele on omane enamikust ööliblikarühmadest eristuv sale keha (Casey ja Joos, 1983). Vaksiklaste tiivad varieeruvad ümaratest (nt kontrastvaksik (*Baptria tibiale*), joonis 1a) pikkade ja sihvakate (nt kevad-pisivaksik (*Eupithecia lanceata*), joonis 1b), teravatipsete (nt kassinaerivaksik (*Larentia clavaria*), joonis 1c) või kolmnurksete ja püstakateni (nt suur-talivaksik (*Erannis defoliaria*), joonis 1d). Vaksikute tagatiivad võivad olla ligikaudu sama suured kui eestiivad (nt karusmarja-tähnkvaksik (*Abraxas grossulariata*), joonis 1f) või isegi üle kahe korra väiksemad (nt sagaravaksik (*Lobophora halterata*), joonis 1e).



Joonis 1. Näiteid tiivakuju varieeruvusest vaksiklastel: (a) kontrastvaksik (*Baptria tibiale*); (b) kevad-pisivaksik (*Eupithecia lanceata*); (c) kassinaerivaksik (*Larentia clavaria*); (d) suur-talivaksik (*Erannis defoliaria*); (e) sagaravaksik (*Lobophora halterata*); (f) karusmarja-tähnkvaksik (*Abraxas grossulariata*).

Vaksikud on üldiselt kehva lennuvõimega (Zheng *et al.*, 2021) ning neile on iseloomulik aeglane ja kohmakas lennustiil (Hausmann *et al*, 2019). Puhkeasendis hoiab suurem osa

Euroopa vaksikutest oma tiibu horisontaalselt keha kõrval vastu substraati surutuna, ent on ka liike, kes asetavad tiivad päevaliblikate kombel vertikaalselt keha kohale kokku või hoiavad neid öölaste (*Noctuidae*) kombel katusjalt tagakeha kohal (Hausmann *et al.*, 2019).

Ehkki enamik vaksikuid on öise eluviisiga, leidub ka päeval aktiivseid liike, kes ökoloogiliselt sarnanevad enam päevaliblikatega (Tammaru *et al.*, 2018). Liikide elupaigaeelistus on enamasti seotud rööviku toidutaimede kasvukohaga. Suur osa vaksikuist toitub puittaimedel ja elab pigem metsamaastikes, ent mitmed rühmad (nt alamsugukonnas *Sterrhinae* või alamsugukonna *Larentiinae* triibuses *Eupitheciini*) asustavad avamaastikke (Hausmann *et al.*, 2019). Valmikute lennuperiood varieerub varakevadest hilissügiseni. Talvituvaks arengujärguks on sagedaimini nukk, ent Põhja-Euroopa liikidest talvitub arvestatav osa ka röövikuna ja väiksem osa liikidest muna või valmikuna. Mitmetel hilissügisel lendavatel liikidel esineb hulgisigimist ja tegemist on oluliste metsakahjuritega, selles rühmas esineb ka emaste tiibade taandarengut ja lennuvõimetust (Tammaru *et al.*, 2001).

2.2. Andmete kogumine ja töötlemine

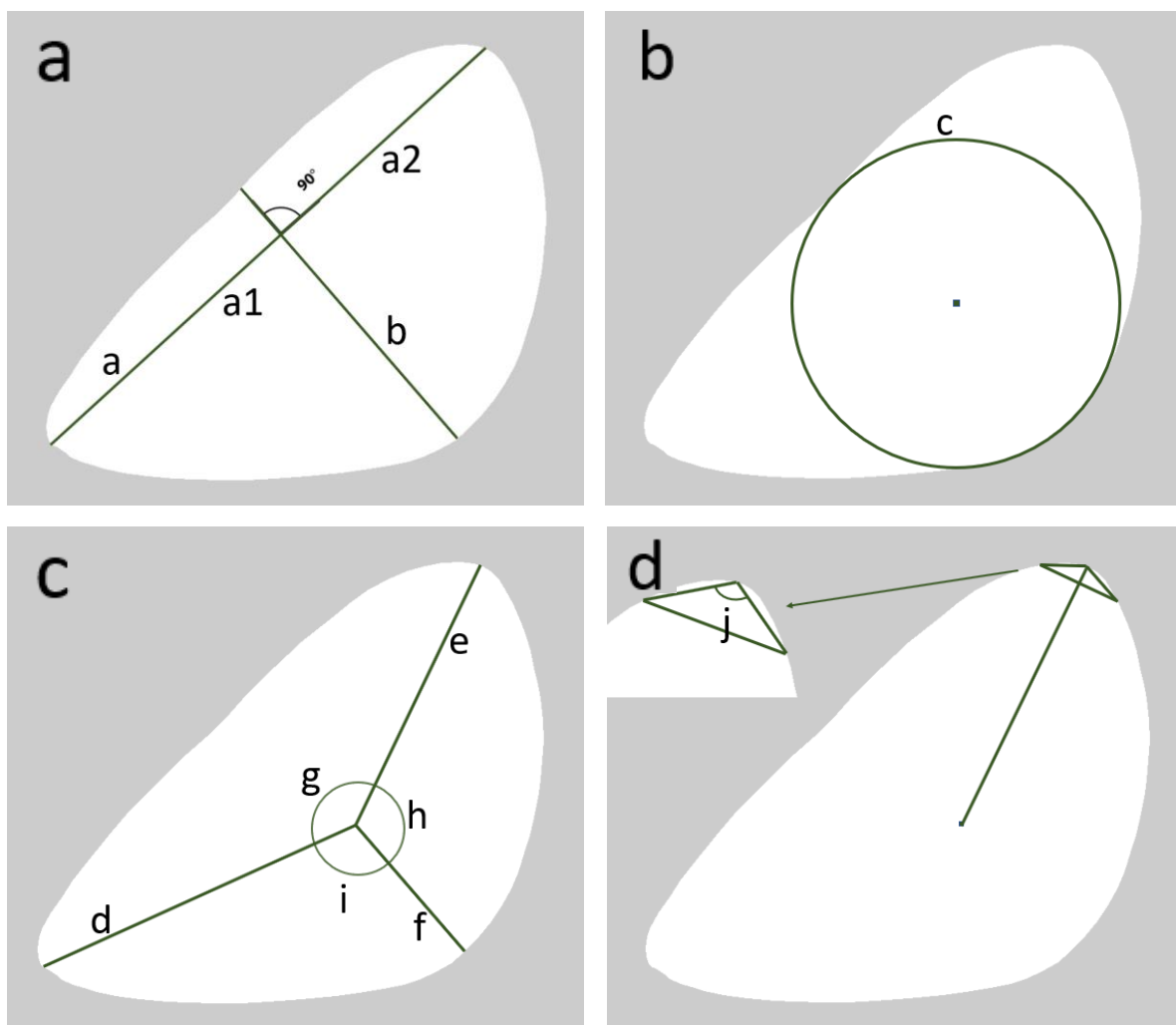
Käesolev töö hõlmab 374 vaksikuliiki (lisa 1) ehk kogu Põhja-Euroopa fauna (Aarvik *et al.*, 2017). Vaksiklaste eestiiva kuju kvantifitseerimiseks kasutati valdavalt fotosid Euroopa liblikate andmebaasist Lepiforum (<https://lepiforum.org/>). Kasutatud fotod olid traditsiooniliselt sirutatud (joonis 1) kollektsioonieksemplaridest ja varustatud soomääranguga. Iga liigi kohta analüüsiti ühe emase ja ühe isase isendi tiivakuju, välja arvatud selliste liikide korral, mille emased on tiivutud või redutseerunud tiibadega. Andmebaasist puuduvate liikide ja/või sooeksemplaride korral pildistas töö autor Eesti Maaülikooli ning Erki Õunapi kogusse kuuluvaid eksemplare (n=9).

Fotosid kasutati kokku 10 eestiiva kuju iseloomustava parameetri mõõtmiseks ja arvutamiseks, mis kirjeldavad tiiva üldist kuju (nt sihvakas vs ümar), aga ka tiivapinna jaotust eri telgede suunas ning tiiva orientatsiooni kehatelje suhtes (joonis 2; tabel 1). Fotode esmaseks töötlemiseks kasutati pilditöötlus- ja analüüsiprogrammi Fiji (Schindelin *et al.*, 2012). Edasise analüüsi tarbeks osutus vajalikuks Fiji keskkonnas käsitsi markeerida tiibade täpsed piirjooned. Samuti mõõdeti Fijis parema ees- ja tagatiiva pindala, selle põhjal arvatud ees- ja tagatiiva suuruse suhet kasutati edasises analüüsis täiendava muutujana. Eestiiva kontuurjoone põhjal mõõdeti seejärel andmetöötlusprogrammis R (RStudio Team, 2022) järgmised tiivakuju iseloomustavad parameetrid, kasutades pakette *terra*, *sf*, *ngeo* ja *lwgeom*.

Tabel 1. Fotodelt mõõdetud ja arvutatud tiivakuju parameetrite kirjeldus

muutuja nimetus	kirjeldus	viide joonisele 2
sihvakus	eestiiva pikkuse ja laiuse suhe	2a: a/b
ümarus	eestiiva piirjoone sisse mahtuva suurima ringi pindala ja eestiiva pindala jagatis	2b
laiuskese	tiiva pikilõigu lõikamisel ristlõiguga tekkivate kannapoolse ja tipupoolse lõigu pikkuste jagatis	2a: a1/a2
tipunurk	eestiiva tipuosa teravus	2d
lõigud 1	tiiva tsestrist kannani ja tipuni ulatuvate lõikude pikkuste jagatis	2c: d/e
lõigud 2	tiiva tsestrist tipuni ja taganurgani ulatuvate lõikude pikkuste jagatis	2c: e/f
lõigud 3	tiiva tsestrist kannani ja taganurgani ulatuvate lõikude pikkuste jagatis	2c: f/d
nurk 1	tiiva tsestrist kannani ja tipuni ulatuvate lõikude vaheline nurk	2c: g
nurk 2	tiiva tsestrist tipuni ja taganurgani ulatuvate lõikude vaheline nurk	2c: h
nurk 3	tiiva tsestrist kannani ja taganurgani ulatuvate lõikude vaheline nurk	2c: i
ees/tagatiib	eestiiva ja tagatiiva pindala jagatis	-

Esmalt leiti iteratiivselt tiiva kannaosast tiiva tipuni pikim sirglõik (pikilõik) ning sellega 90kraadise nurga all olev pikim sirglõik (ristlõik) (joonis 2a), vastavate lõikude jagatis väljendab tiiva pikkuse ja laiuse suhet ehk sihvakust. Tiiva laiuskeskme kvantifitseerimiseks arvutati lisaks pikilõigu ristumispunktist ristlõiguga tiiva kanna poole ja tiiva tipu poole jäävate lõikude suhe (joonis 2a: a1/a2). Tiiva ümaruse väljendamiseks arvutati tiiva kontuurjoone sisse mahtuva maksimaalse diameetriga ringi pindala ja tiiva pindala suhe (joonis 2b). Nimetatud ringi keskpunktist tõmmati maksimaalse pikkusega lõigud tiiva kanna (joonis 2c: d), tipu (joonis 2c: e) ja taganurgani (joonis 2c: f) ja arvutati nende lõikude pikkuste suhted. Samuti mõõdeti lõikude d-f vahelised nurgad (joonis 2c: g-i), mis väljendavad sirutatud tiiva orientatsiooni kehatelje suhtes. Tiiva tipu teravuse kvantifitseerimiseks leiti esmalt 5% lõigu e (joonis 2c) pikkusest, vastaval kaugusel tiiva tipust tõmmati nimetatud lõiguga risti olev sirglõik, selle lõikepunktidest tiiva üla- ja välisservaga tõmmati sirglõigud tiiva tipupunkti ning leiti tekkiv nurk (joonis 2d).



Joonis 2. Fotodelt mõõdetud ja arvutatud tiivakuju parameetrid: (a) sihvakus ehk pikkuse ja laiuse suhe (a/b) ja laiuskese ($a2/a1$); (b) ümarus ehk suurima tiiva piirjoonte sisse mahtuva ringi pindala ja tiiva pindala jagatis; (c) tiiva pinna jaotumist ja tiiva orientatsiooni kirjeldavad lõikude pikkuste jagatised (lõigud 1: d/e , lõigud 2: e/f ja lõigud 3: f/d) ja nurgad ($g-i$); (d) tipunurk ehk tiiva tipu teravus.

Kirjeldatud tiivakuju parameetreid seostati järgnevatel analüüsidel uuritavate liikide kehasuuruse ning ökoloogiliste parameetritega, milleks olid valmiku lennuaeg, talvituv arengujärk, põlvkondade arv, rööviku toidutaimele spetsialiseerituse aste ja toidutaime kategooria ning elupaik (tabel 2). Kehasuuruse andmete saamiseks kasutati andmebaasides Geometridae Mundi (<https://www.zsm.mwn.de>) ja Lepiforum leiduvaid fotosid, millelt mõõdeti tiiva maksimaalne siruulatus ja tagakeha laius, saadud andmed keskmistati emaste ja isaste kohta eraldi ning arvutati ennustatav kehamass (metoodika kohta vt Foerster *et al.*, esitatud avaldamiseks). Andmed valmikute esimese põlvkonna lennuperioodi kohta koguti kirjandusest (Skou, 1986; Hausmann *et al.*, 2019), arvutati lennuperioodi mediaankuupäeva kaugus päevades suvisest pööripäevast ja võeti sellest absoluutväärtus (pöördsuvisuse indeks).

Andmed talvituva arengujärgu, põlvkondade arvu, rööviku spetsialiseerituse ja toidutaimede kategooria kohta koguti Euroopa vaksiklaste monograafiast (Hausmann *et al.*, 2019). Liigi elupaigaeelistust paluti hinnata eksperdil (Toomas Tammaru), kasutades väärtusi ühest viieni, millest üks väljendab rangelt avamaastiku ja viis rangelt metsaliiki. Võrdlevates analüüsid kasutati töörühmas hiljuti valminud Põhja-Euroopa vaksiklaste fülogeneesipuud (Nedumpally, V., Davis, R., Oopkaup, O.E., Õunap, E., avaldamata).

Tabel 2. Analüüsid kasutatavad sõltumatud muutujad: kehasuurus ja ökoloogilised tunnused

muutuja	kirjeldus ja kodeerimise põhimõtted
kehasuurus	fotodelt mõõdetud tiibade maksimaalse siruulatuse ja tagakeha laiuse põhjal ennustatud keha kuivmass (mg)
pöördsuvisus	esimese põlvkonna lennuperioodi mediaani kaugus suvisest pööripäevast, väljendatuna absoluutväärtusena; väikese väärtusega liigid lendavad seega kesksuvel, suure väärtusega liigid sügisel või kevadel
metsalembesus	elupaigaeelistus skaalal 1 (rangelt avamaastiku liik) kuni 5 (rangelt metsaliik); tugineb eksperthinnangule
talvituv arengujärk	muna, röövik, nukk, valmik; tugineb kirjandusele
toiduspetsialism	monofaag, oligofaag, polüfaag; tugineb kirjandusele
toidutaim	puittaimed; rohttaimed; nii puit- kui rohttaimed; peamiselt puittaimed; peamiselt rohttaimed; samblik; tugineb kirjandusele
põlvkondade arv	rangelt ühe põlvkonnaga (univoltiinne) või vähemalt areaali mõnes osas mitme põlvkonnaga (multivoltiinne); tugineb kirjandusele

2.3. Andmeanalüüs

Liblikatele iseloomuliku soolise dimorfismi tõttu analüüsiti emaste ja isaste tiivaparametreid kõigis järgnevatel analüüsid eraldi. Esmalt hinnati mõõdetud tiivakuju tunnuste korreleerumist omavahel ning seejärel hinnati, kuidas korreleeruvad omavahel eri sugudel mõõdetud kujuparametrite väärtused. Selleks kasutati baaspaketi *stats* funktsiooni *cor* Pearsoni korrelatsioonikordaja leidmiseks.

Kuna tiivakuju ei pruugi kogu sugukonnas ühtmoodi evolutsioneeruda, koostati edasiste fülogeneetiliste analüüside tarbeks lisaks kolm alamandmestikku: 1) alamsugukond *Larentiinae* (liikide $n=206$) ; 2) alamsugukond *Sterrhinae* ($n=50$) ning 3) alamsugukond *Ennominae* ($n=104$) + sõsartaksonid *Geometrinae* ($n=12$) ja *Archierinae* ($n=2$) (edaspidi koondnimetusega *Ennominae*). Järgmiseks hinnati fülogeneetilise signaali tugevust tiivakuju tunnustes kogu vaksiklaste sugukonnas ning kolmes alamklaadis eraldi. Selleks kasutati Pageli

λ indeksit paketi *caper* (Orme, 2018). Pageli λ tugineb Browni liikumisel põhinevale evolutsioonimudelile ning võib saada väärtusi vahemikus 0-1. Nullilähedased väärtused viitavad, et tunnus on evolutsioneerunud fülogeneesist sõltumatult ning lähedases suguluses olevad liigid ei ole omavahel sarnasemad võrreldes kaugemate liikidega, väärtusele 1 lähenev λ seevastu tähendab, et liikidevahelised sarnasused uuritavas tunnuses seletuvad ühise evolutsioonilise taustaga (Molina-Venegas ja Rodríguez, 2017). Seejärel visualiseeriti kõigi töösse hõlmatud tiivakuju parameetrite ning kehamassi, lennuperioodi ja metsalembesuse evolutsiooni fülogeneesipuul, kasutades paketi *phytools* funktsiooni *contMap* (Revell, 2013). See funktsioon kasutab fülogeneesipuu tippude väärtusi ehk antud juhul igal liigil mõõdetud ja/või arvutatud tiivaparametrite väärtusi selleks, et suurima tõepära (*maximum likelihood*) meetodiga ennustada vastava parameetri väärtusi sügavamates sõlmedes.

Uurimaks seda, mil määral korreleeruvad vaksikute tiivakuju kvantifitseerivad parameetrid kehasuuruse, valmikute lennuperioodi ning elupaigaeelistusega, viidi läbi fülogeneesi arvestav regressioonanalüüs (PGLS ehk *phylogenetic generalised least squares*), kasutades paketti *caper*. Fülogeneetiline regressioonanalüüs kasutab tavapäraselt vähimruutude meetodit ning arvutab hinnangud tõusu, algordinaadi ja usaldusintervalli kohta, arvestades seejuures sõltuva ja sõltumatu muutuja väärtustes esinevat fülogeneetilist autokorrelatsiooni. Seeläbi välditakse artefakteid tulemusi, mis võivad tekkida pelgalt muutujate fülogeneetilisest autokorreleeritusest.

Esimeses etapis viidi läbi ühe sõltumatu muutujaga regressioonanalüüsid iga tiivakuju parameetri jaoks üle terve vaksikute andmestiku, kasutades kaht alternatiivset mudelit. Neist esimene kasutab Browni liikumisel põhinevat evolutsioonimudelit ning eeldab, et fülogeneetiline signaal (λ) on fikseeritud 1. Pageli mudel seevastu hindab fülogeneetilist signaali regressiooni jääkides, transformeerib sellele vastavalt fülogeneesipuu harude pikkust ning kasutab lõplikus analüüsis transformeeritud puud – seeläbi on võimalik vastavalt λ väärtusele korrigeerida fülogeneetilise autokorrelatsiooni kaalu. Mudelite sobivust andmetega hinnati Akaike informatsioonikriteeriumi (AIC) alusel ning järgnevates analüüsid kasutati vaid eranditult madalama AIC skooriga Pageli mudeleid (lisa 2). Samuti jäeti edasistest analüüsidest välja muutujate paarid, kus kummagi sugupoole andmestiku põhjal ei leitud statistiliselt olulist seost. Statistilise olulisuse kriitiliseks p-väärtuseks seati 0,01.

Järgnevalt viidi ülaltoodud kitsendusi arvestades läbi ühe sõltumatu muutujaga analüüsid kolmes vaksikute alamklaadis. Kuna kehasuurus, valmiku lennuperiood ja elupaigaeelistus

korreleerusid omavahel ($r > 0,1$), lisati nimetatud muutujaid vahendatud mõju testimiseks kovariaadina ükshaaval mudelitesse. Lisaks testiti ruutliikme mudelisse kaasamise abil, kas muutujate vaheline seos võib olla mittelineaarne. Kõigi mudelite korral kontrolliti regressioonanalüüsi eelduste täidetust, uurides mudeli jääkide jaotusi.

Testimaks tiivakuju parameetrite seost põlvkondade arvu, talvituva arengujärgu, rööviku toidutaimede(k) kategooria ja toiduspetsialismiga, viidi paketi *phytools* funktsiooni *phylANOVA* (Revell, 2012) abil läbi fülogeneetilise ANOVA. Tegemist on fülogeneetilise regressioonanalüüsi analoogiga, mis on kohandatud kategooriliste muutujate kaasamiseks analüüsi. Kõik analüüsid viidi läbi tarkvaraprogrammis R studio (RStudio Team, 2022, versioon 2022.07.2+576).

2.4. Töö autori roll

Autor ja juhendaja töötasid koostöös välja töö probleemipüstituse ja üldise metodoloogilise lähenemisviisi. Töö autor kogus analüüsitavate liikide fotod ja töötles neid programmis Fiji. Ants Kaasik kirjutas skripti tiivakuju parameetrite arvutamiseks programmis R. Stenio Foerster kogus enamiku liikide kehasuuruse arvutamiseks vajalikest andmetest ning Tiit Teder jagas autoriga oma olemasolevat andmebaasi vaksiklaste talvituva arengujärgu, põlvkondade arvu, rööviku toidutaimede spetsialiseerituse astme ja toidutaimede kategooria kohta, mõlemal puhul täiendas töö autor andmeid puuduvate liikide osas. Juhan Javoš kogus liikide lennuperioodi algandmed. Toomas Tammaru panustas liikide elupaigaeelistuse eksperthinnanguga. Andmetöötluste ja kõik statistilised analüüsid viis juhendaja ja Robert Davise juhendamisel läbi töö autor.

3. Tulemused

Mõõdetud tiivakuju iseloomustavate parameetrite osas leiti vaksikuliikide vahel arvestatavaid erinevusi (tabel 3). Kõige varieeruvamateks tunnusteks olid ees- ja tagatiiva suuruse proportsioon ning tiiva laiuskese, kõige vähem varieerusid seevastu tiiva orientatsiooni iseloomustavad nurgad. Emaste ja isaste tiivaparametrite keskmised väärtused olid väga sarnased, erandiks oli tiiva tipu teravus (tipunurk): emastel vaksikutel olid keskmiselt teravama tipuga tiivad ning liigiti varieeruvus suurem kui isastel.

Tabel 3. Tiivakuju iseloomustamiseks kasutatud parameetrite ning pidevate sõltumatute muutujate (kehamass, pöördsuvisus ja metsalembesus) maksimaalsed, minimaalsed ja keskmised väärtused ning standardhälve

	isased			emased		
	maks	min	keskmine (SD)	maks	min	keskmine (SD)
sihvakus	2,37	1,65	1,94 (0,13)	2,57	1,60	1,92 (0,14)
ümarus	0,62	0,45	0,55 (0,034)	0,64	0,40	0,55 (0,037)
laiuskese	2,09	0,81	1,22 (0,17)	2,69	0,78	1,23 (0,19)
tipunurk	142,5	93,49	126,0 (8,19)	145,7	68,29	123,1 (11,12)
lõigud 1	1,71	0,81	1,12 (0,13)	1,95	0,86	1,14 (0,14)
lõigud 2	2,69	1,49	1,89 (0,19)	2,63	1,36	1,86 (0,20)
lõigud 3	2,85	1,70	2,10 (0,17)	3,00	1,70	2,10 (0,19)
nurk 1	156,6	131,6	145,3 (4,36)	157,9	131,5	144,1 (4,50)
nurk 2	127,6	88,40	107,5 (6,70)	127,3	85,54	109,1 (7,11)
nurk 3	132,6	88,63	107,2 (6,92)	129,4	86,55	106,8 (6,42)
ees/tagatiib	2,38	1,02	1,38 (0,23)	2,02	0,89	1,40 (0,21)
kehamass	51,10	1,60	10,15 (7,93)	93,63	1,87	14,88 (14,52)
pöördsuvisus	143	2	28,45 (25,02)	--*	--	--
metsalembesus	5	1	3,26 (1,36)	--	--	--

*pöördsuvisuse ja metsalembesuse korral ei eristu tunnuse väärtused isastel ja emastel

Üle poole analüüsitavatest tiivaparametritest oli omavahel seotud vaid nõrgalt ($r < 0,2$) ja andsid seega tiivakuju kohta sõltumatut infot (tabel 4). Nii puudus pea täielikult seos tiivapinna jaotust tiiva tipu, kanna ja taganurga suunas iseloomustavate lõikude (lõigud 1-3) ning tiiva orientatsiooni kirjeldavate nurkade (nurgad 1-3) vahel. Samuti olid tiiva tipuosa teravust väljendav tipunurk ning tiiva püstakust väljendav nurk 1 ülejäänud parameetritega väga nõrgalt seotud. Samas esines mitme muutuja vahel ka tugev korrelatsioon: mõlemal sugupoolel olid tugevalt seotud tiiva pikkuse ja laiuse suhe ning ümarus (isastel: $r = -0,94$, emastel: $r = -0,95$), nimetatud parameetritega olid seotud ka tiiva tsentrist tipuni ja taganurgani ulatuvate lõikude pikkuste (lõigud 2) ning taganurgani ja tiiva kannani ulatuvate lõikude pikkuste (lõigud 3) jagatised. Tugev korrelatsioon esines ka tiiva laiuskeskme ja tiiva tsentrist kannani ning tipuni ulatuvate lõikude pikkuste (lõigud 1) jagatise vahel ning tiiva orientatsiooni väljendavate nurkade 2 ja 3 vahel.

Tabel 4. Tiivakuju parameetrite omavahelised korrelatsioonid (Pearsoni korrelatsioonikordaja r) isastel ja emastel vaksikutel

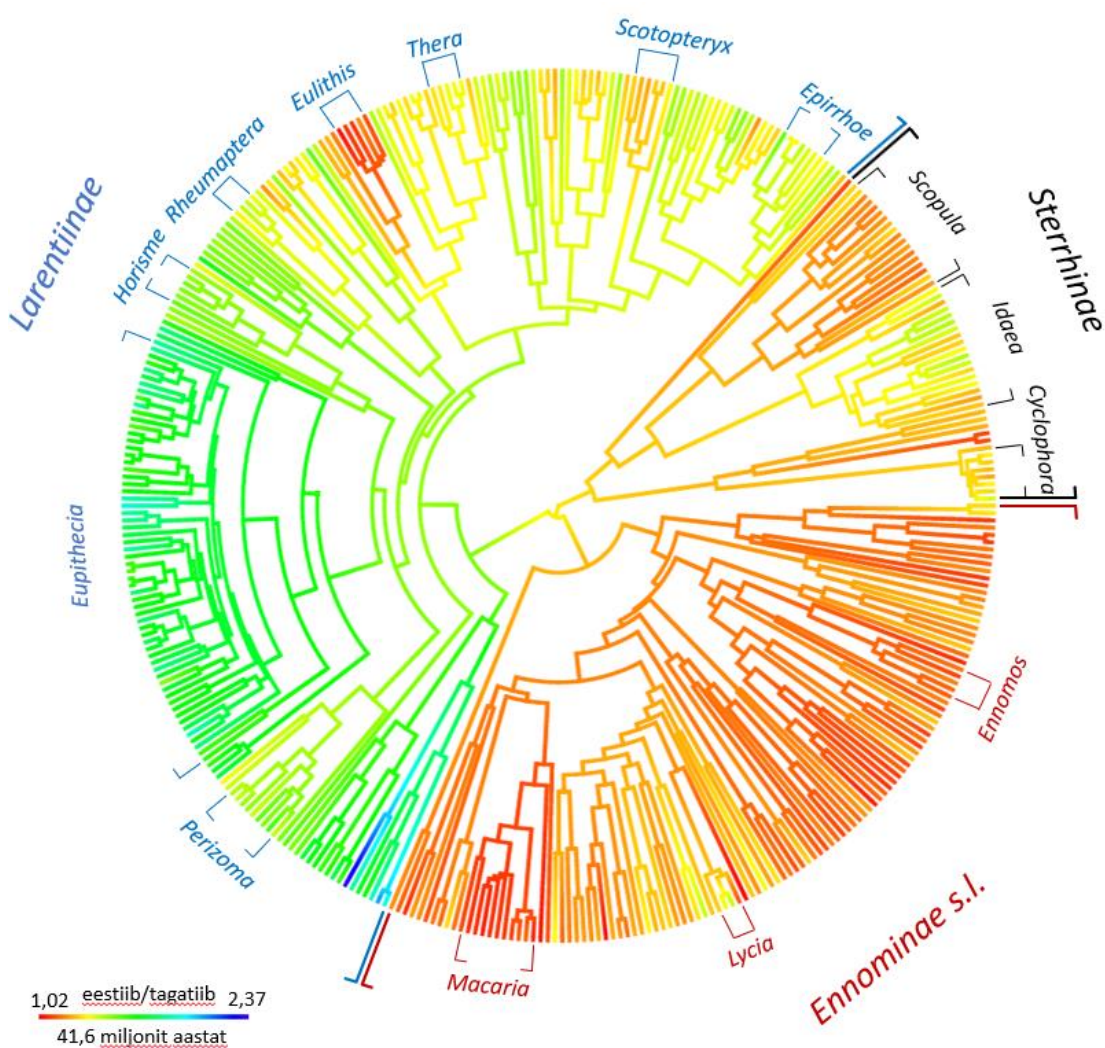
Isased	pikkus- laius	ümarus	laiuskese	tipunurk	lõigud1	lõigud2	lõigud3	nurk1	nurk2	nurk3
sihvakus	1									
ümarus	-0,94	1								
laiuskese	0,12	0,13	1							
tipunurk	0,058	0,11	0,10	1						
lõigud 1	0,13	0,19	0,86	0,13	1					
lõigud 2	-0,78	-0,78	-0,59	-0,10	-0,70	1				
lõigud 3	-0,74	-0,66	0,47	0,067	0,55	0,21	1			
nurk 1	-0,34	-0,19	-0,19	0,20	-0,14	0,25	0,10	1		
nurk 2	0,18	0,21	-0,20	0,086	0,070	-0,16	-0,086	-0,27	1	
nurk 3	0,033	-0,08	0,31	-0,21	0,020	-0,0042	0,019	-0,37	-0,80	1
ees/ tagatiib	-0,21	-0,20	-0,44	0,14	-0,53	0,48	-0,18	0,38	-0,088	-0,15
Emased	pikkus- laius	ümarus	laiuskese	tipunurk	lõigud1	lõigud2	lõigud3	nurk1	nurk2	nurk3
sihvakus	1									
ümarus	-0,95	1								
laiuskese	0,080	0,11	1							
tipunurk	0,16	0,19	0,17	1						
lõigud 1	0,10	0,17	0,87	0,168	1					
lõigud 2	-0,78	-0,78	-0,58	-0,18	-0,68	1				
lõigud 3	-0,78	-0,70	0,44	0,0043	0,51	0,27	1			
nurk 1	-0,37	-0,24	-0,10	0,20	-0,12	0,26	0,15	1		
nurk 2	0,23	0,24	-0,15	0,080	0,12	-0,18	-0,051	-0,46	1	
nurk 3	-0,0036	-0,10	0,24	-0,23	-0,055	0,019	-0,048	-0,18	-0,78	1
ees/ tagatiib	-0,26	-0,28	-0,45	0,23	-0,54	0,54	-0,092	0,42	-0,20	-0,067

Emaste ja isaste tiivakuju oli enamike mõõdetud parameetrite kohaselt omavahel tugevas korrelatsioonis. Kõige tugevamalt korreleerusid sugupoolte ees- ja tagatiiva suuruse suhe ($r=0,92$, $p<0,001$). Samuti olid omavahel tugevalt seotud isaste ja emaste vaksikute tiibade ümarus ($r=0,83$, $p<0,001$), sihvakus ($r=0,79$, $p<0,001$), lõigud 1 ($r=0,81$) ja lõigud 2 ($r=0,84$). Nõrgem oli seos vaid emaste ja isaste tiiva orientatsiooni kirjeldavate nurkade 2 ja 3 vahel (vastavalt $r=0,33$ ning $r=0,32$).

Fülogeneetiline signaal oli enamiku mõõdetud parameetrite kohaselt tugev nii emaste kui ka isaste vaksikute tiivakujus (tabel 5; lisa 3). Kõige konserveerunud tiivakuju parameeter oli sugukonna lõikes ees- ja tagatiiva suuruse suhe (isastel $\lambda=0,87$ (joonis 3); emastel $\lambda=0,90$). Nõrk fülogeneetiline signaal tuvastati nurkades 2 ja 3, samas kui ülejäänud parameetrite korral jäi λ vahemikku 0,67-0,85.

Tabel 5. Fülogeneetiline signaal (Pageli λ) emaste ja isaste vaksikute tiivakuju parameetrites

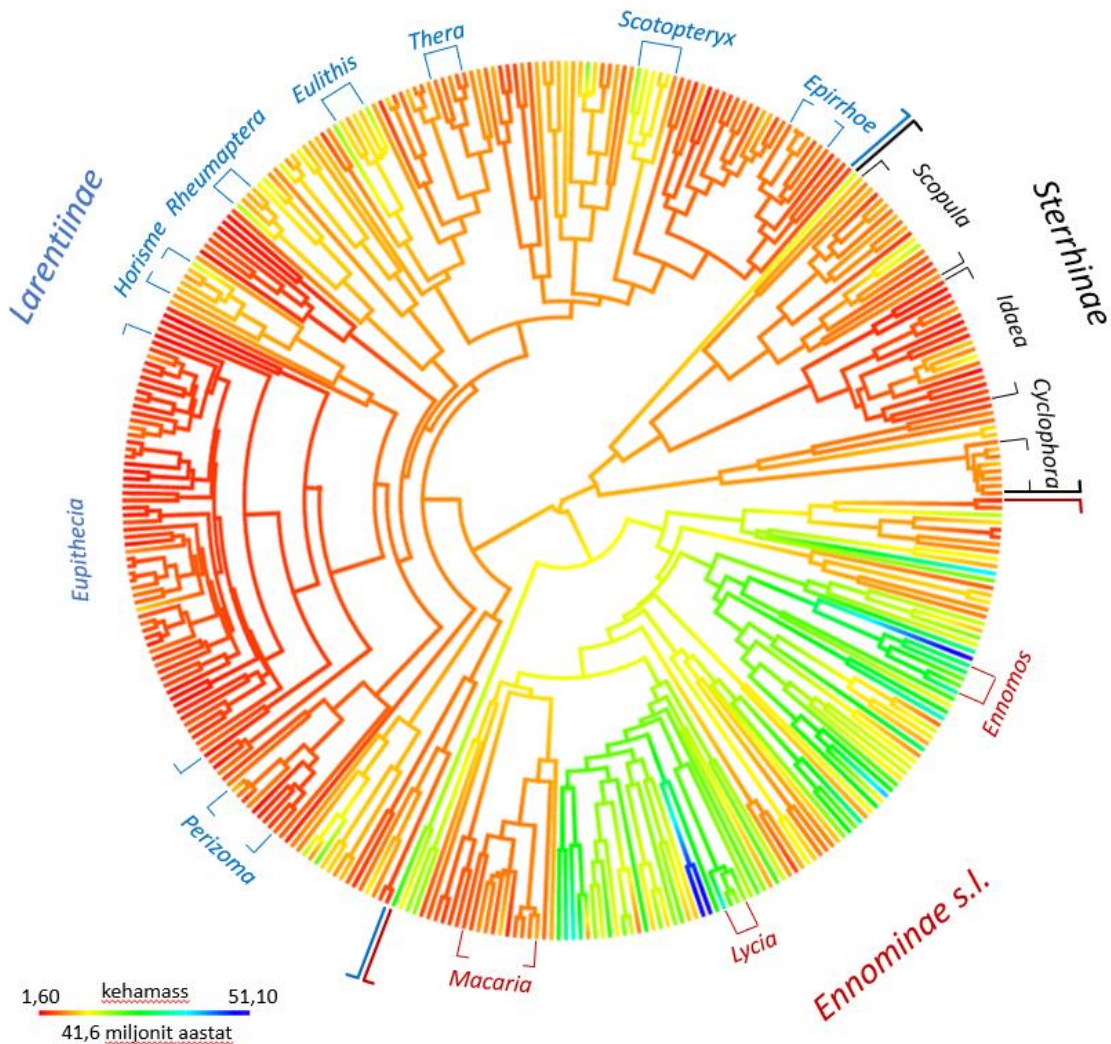
	Isased		Emased	
	λ	95% usaldusintervall	λ	95% usaldusintervall
sihvakus	0,79	0,67–0,88	0,67	0,52–0,80
ümarus	0,81	0,71–0,89	0,72	0,58–0,83
laiuskese	0,73	0,58–0,84	0,78	0,66–0,86
tipunurk	0,75	0,62–0,85	0,84	0,72–0,91
lõigud1	0,82	0,72–0,89	0,85	0,77–0,91
lõigud2	0,77	0,64–0,86	0,78	0,65–0,88
lõigud3	0,84	0,74–0,91	0,67	0,53–0,80
nurk1	0,78	0,66–0,87	0,81	0,66–0,90
nurk2	0,21	0,038–0,42	0,29	0,08–0,53
nurk3	0,34	0,15–0,54	0,27	0,090–0,46
ees/tagatiib	0,87	0,81–0,92	0,90	0,83–0,95



Joonis 3. Ees- ja tagatiiva suuruse suhte evolutsioon isastel vaksikutel. Pideva tunnuse evolutsiooni illustreerival diagrammil on välja toodud alamsugukonnad (*Sterrhinae*, *Ennominae sensu lato*, *Larentiinae*) ning suuremad perekonnad.

Alamsugukondades oli fülogeneetilise signaali tugevus varieeruv (lisa 4). Väiksema liikide arvuga *Sterrhinae* alamsugukonnas ($n=50$) ei õnnestunud mitme tiivaparametri fülogeneetilist signaali usaldusväärset hinnata. *Larentiinae* alamsugukonnas oli tugeva fülogeneetilise signaaliga ees- ja tagatiiva suuruse suhe (isastel $\lambda=0,89$). *Ennominae* alamsugukonnas osutusid fülogeneetiliselt tugevalt konserveerunud tunnusteks tiiva ümarus ($\lambda=0,90$) ning tiiva tsentrist kannani ja tipuni ulatuvate lõikude pikkuste (lõigud 1: $\lambda=0,80$) ja tsentrist tipuni ja taganurgani ulatuvate lõikude pikkuste jagatised (lõigud 2: $\lambda=0,94$).

Fülogeneetiline signaal vaksikute kehamassis oli väga tugev (joonis 4), küündides isastel vaksikutel 0,98 (95% usaldusintervall 0,94...0,99) ning emastel 0,99-ni (0,97...1). Samuti osutusid fülogeneetiliselt konserveerunud tunnusteks valmiku lennuperioodi väljendav pöördsuvisuse indeks ($\lambda=0,82$ (0,71...0,90); lisa 3: joonis L11) ja mõneti vähemal määral metsalembes ($\lambda=0,71$ (0,56...0,83); lisa 3: joonis L12).



Joonis 4. Kehasuuruse (väljendatud kui kehamass milligrammides) evolutsioon isastel vaksikutel. Pideva tunnuse evolutsiooni illustreerival diagrammil on välja toodud alamsugukonnad (*Sterrhinae*, *Ennominae sensu lato*, *Larentiinae*) ning suuremad perekonnad.

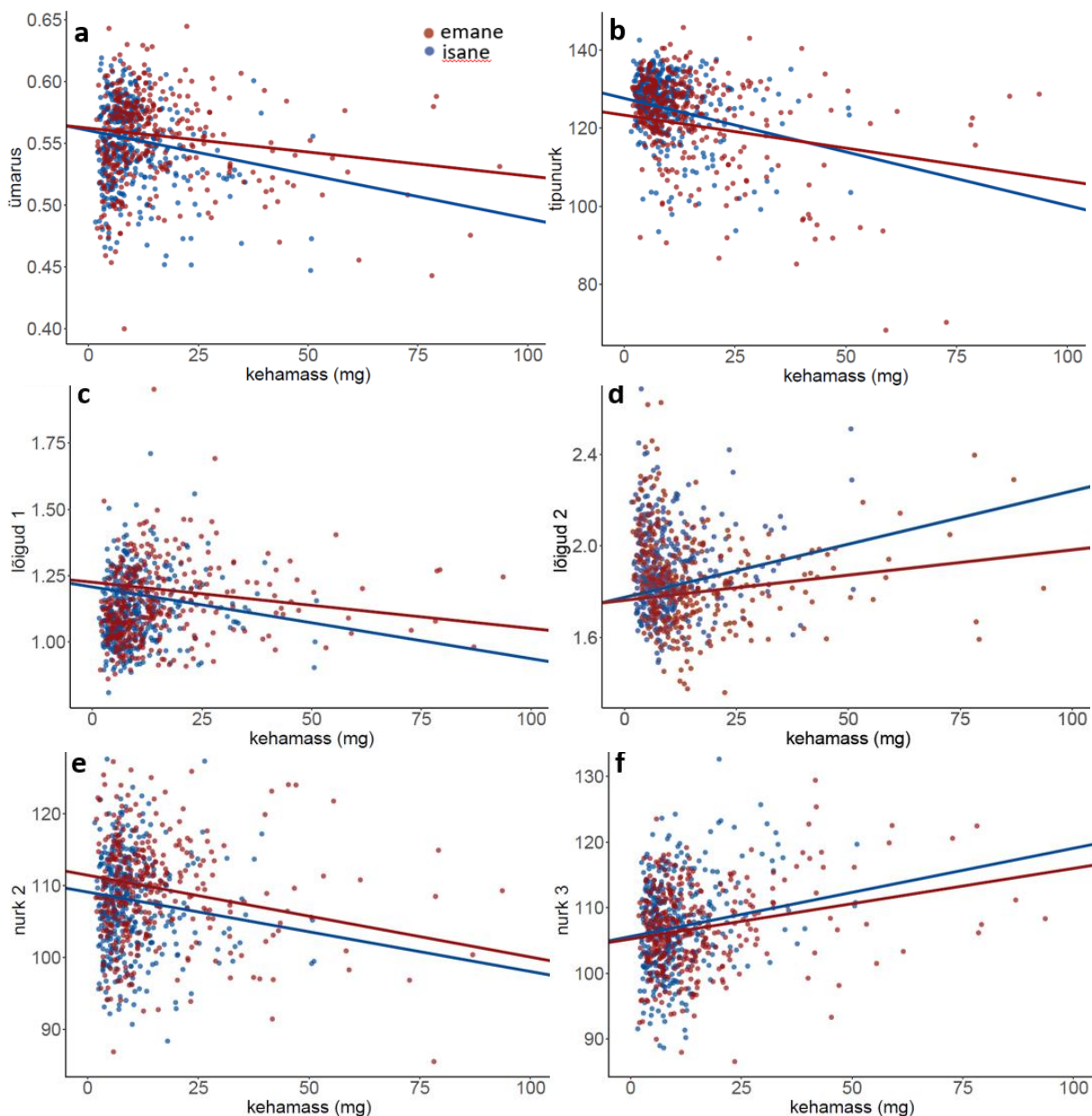
Analüüsidest seoseid tiivakuju ning kehasuuruse, lennuperioodi ja metsalembesuse vahel, seati statistilise olulisuse lävendiks $p < 0,01$ lineaarses seoses sõltuva ja sõltumatu muutuja vahel vähemalt ühe sugupoole korral. Sellise kriteeriumi kohaselt osutusid oluliseks 17 muutujate paari (tabel 6). Mittelineaarne seos tuvastati ees- ja tagatiiva suuruse proportsiooni ja kehamassi vahel (2. astme polünoomiga mudel: isastel ruutliikme $p = 0,0092$, emastel $p = 0,017$).

Tabel 6. Ühe sõltumatu muutujaga mudelite fülogeneetilise regressioonanalüüsi tulemused vaksikute sugukonnas isastel ja emastel. Jämedas kirjas on tähistatud olulised seosed ($p < 0,01$).

mudel	tõus	Isased		Emased		
		R ²	p	tõus	R ²	p
ümarus ~ kehamass	-0,00071	0,016	0,008	-0,00038	0,014	0,014
tipunurk ~ kehamass	-0,27	0,038	<0,0001	-0,17	0,026	0,0014
lõigud 1 ~ kehamass	-0,0027	0,027	0,0055	-0,0017	0,022	0,0028
lõigud 2 ~ kehamass	0,0047	0,025	0,0013	0,0022	0,017	0,0080
nurk 2 ~ kehamass	-0,11	0,0073	0,054	-0,11	0,028	0,00098
nurk 3 ~ kehamass	0,13	0,011	0,023	0,11	0,052	<0,0001
sihvakus ~ pöördsuvisus	0,00099	0,040	<0,0001	0,0010	0,028	0,0010
ümarus ~ pöördsuvisus	-0,00022	0,029	0,00052	-0,00025	0,027	0,0010
tipunurk ~ pöördsuvisus	-0,033	0,0077	0,049	-0,094	0,039	<0,0001
lõigud2 ~ pöördsuvisus	0,0014	0,043	<0,0001	0,00092	0,013	0,018
nurk 1 ~ pöördsuvisus	0,022	0,016	0,0076	0,014	0,0027	0,16
sihvakus ~ metsalembesuse	-0,015	0,026	0,001	-0,017	0,028	0,00089
ümarus ~ metsalembesuse	0,0043	0,035	0,00015	0,0047	0,036	0,0018
lõigud 2 ~ metsalembesuse	-0,018	0,019	0,0043	-0,022	0,030	0,00057
lõigud 3 ~ metsalembesuse	-0,023	0,042	<0,0001	-0,019	0,021	0,0035
nurk 1 ~ metsalembesuse	0,42	0,018	0,0053	0,49	0,019	0,0049
ees/tagatiib ~ metsalembesuse	0,020	0,059	<0,0001	0,028	0,12	<0,0001

Kehamass oli nii emastel kui ka isastel vaksikutel negatiivses seoses tiiva tipunurga ning tiiva tsentrist kannaga ja tipuni ulatuvate lõikude pikkuste jagatisega (lõigud 1) ning positiivses seoses tiiva tsentrist tipuni ja taganurgani ulatuvate lõikude pikkuste jagatisega (lõigud 2) (tabel 6). Vastavad seosed olid isastel ja emastel vaksikutel samasuunalised (joonis 5). Isastel oli kehamass negatiivselt seotud ka tiiva ümarusega ning emastel negatiivselt nurgaga 2 ja

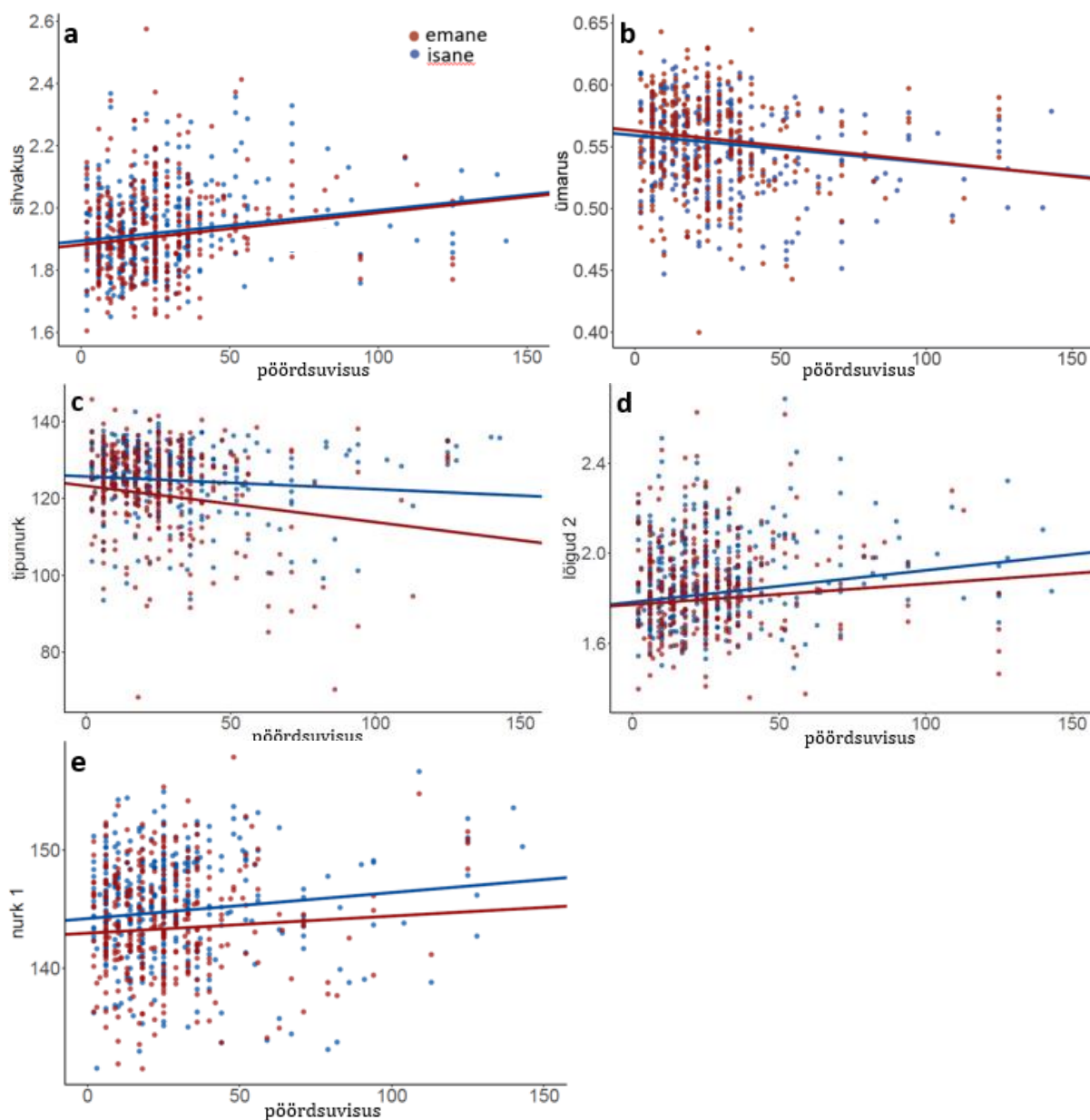
positiivselt nurgaga 3. Ka statistiliselt oluliseks osutunud seosed olid nõrgad ja seletasid 1,6-5,2% variatsioonist vastavates tiivakuju parameetrites. Alamsugukondade lõikes olid vastavad seosed ootuspäraselt nõrgemad ega osutunud kõigis alamsugukondades oluliseks, ent järgisid üldiselt sama trendi (lisa 5). Seosed jäid kvalitatiivselt muutumatuks ka pöördsuvisuse ja metsalembesuse kovariaadina mudelisse kaasamisel (lisa 6).



Joonis 5. Tiivakuju iseloomustavate parameetrite seos keha kuivmassiga (mg) vaksikute sugukonnas isastel (sinine joon) ja emastel (punane joon) vastavalt fülogeneetilist autokorrelatsiooni arvestavale regressioonaanalüüsile.

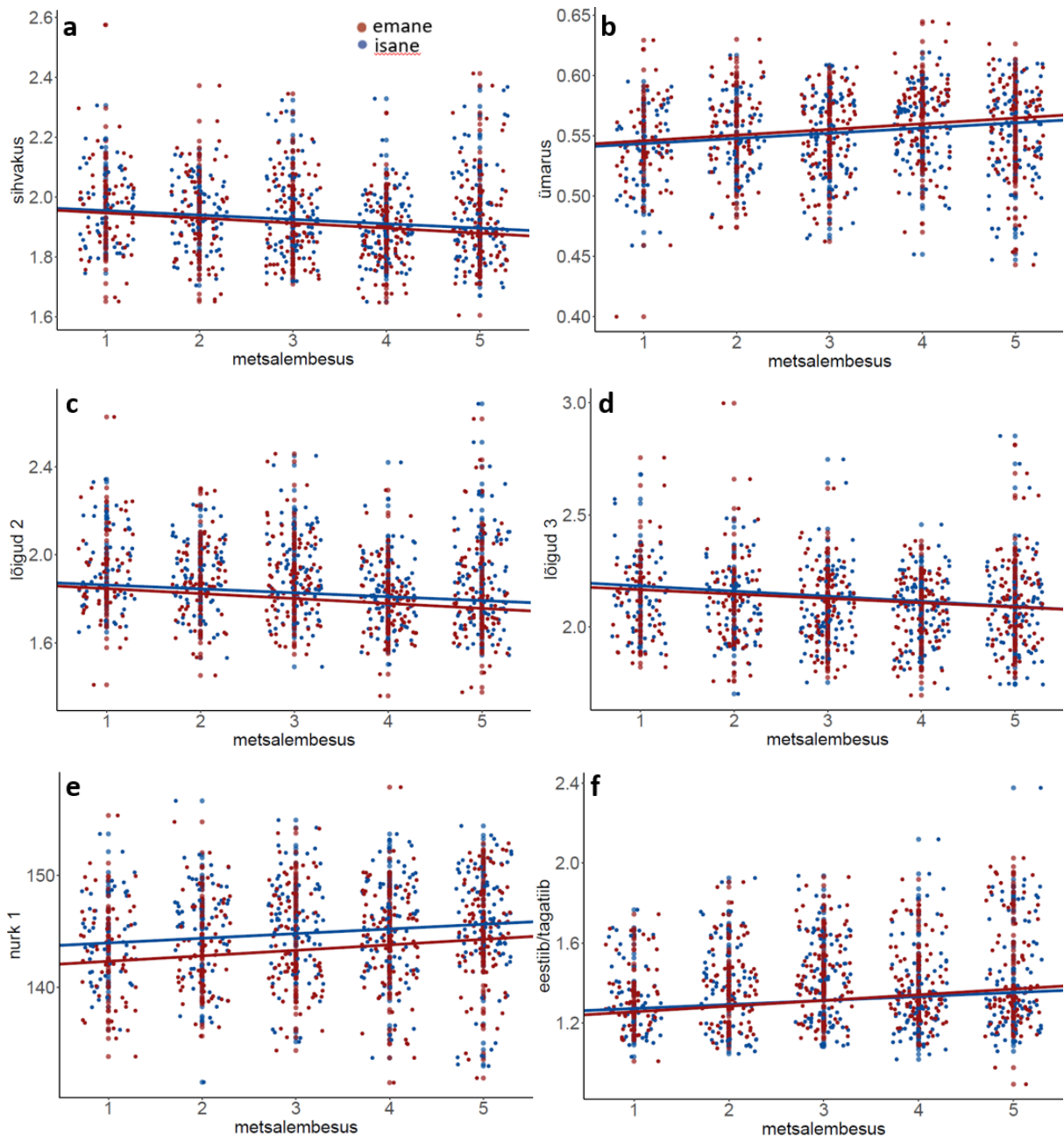
Pöördsuvisus oli mõlemal sugupoolel positiivselt seostud tiiva sihvakusega ning negatiivselt ümarusega. Vastav trend oli mõlemas sugupooles peaaegu identne (tabel 6; joonised 6a-b) – kesksuvel lendavaile liikidele osutus omasemaks ümaram tiivakuju. Emaste vaksikute puhul

osutus oluliseks ka tiiva tipu teravuse seos pöördsuvisusega (joonis 6c) ning isaste korral tiiva tsentrist tipu ja taganurgani ulatuvate lõikude pikkuste jagatis (lõigud 2) ning tiiva püstakust väljendav nurk 1 (joonised 6d-e). Pöördsuvisus seletas 1,6-4,3% vaksikute tiivakuju variatsioonist. Alamsugukondade lõikes oli pöördsuvisus seotud eeskätt *Ennominae* alamsugukonna emaste ning *Larentiinae* alamsugukonna isaste tiivakuju varieeruvusega (lisa 5). Seosed jäid kvalitatiivselt muutumatuks ka kehamassi ja elupaigaeelistuse kovariaadina mudelisse kaasamisel (lisa 6).



Joonis 6. Tiivakuju iseloomustavate parameetrite seos pöördsuvisuse ehk lennuperioodi kaugusega kesksuvest vaksikute sugukonnas isastel (sinine joon) ja emastel (punane joon) vastavalt fülogeneetilist autokorrelatsiooni arvestavale regressioonaanalüüsile. Lennuaeg 0 = valmikute lennuperioodi mediaankuupäev langeb suvisele pööripäevale.

Vaksikute elupaigaeelistust hinnati skaalal 1: avamaastiku spetsialist kuni 5: metsaelupaikade spetsialist. Sugukonna tasemel olid elupaigaeelistusega seotud tiiva sihvakus ning ümarus, tiiva tsentrist tipu ja taganurgani ulatuvate lõikude pikkuste (lõigud 2) ning tsentrist taganurgani ja tiiva kannani ulatuvate lõikude pikkuste (lõigud 3) jagatise, tiiva püstakust kirjeldav nurk 1 ning ees- ja tagatiiva suuruse suhe (tabel 6; joonis 7). Nimetatud seosed olid emastel ja isastel vaksikutel samasuunalised ja sarnase tugevusega, seletades 1,2-5,9% tiivakuju varieeruvusest.



Joonis 7. Tiivakuju iseloomustavate parameetrite seos elupaigaeelistustega vaksikute sugukonnas isastel (sinine joon) ja emastel (punane joon) vastavalt fülogeneetilist autokorrelatsiooni arvestavale regressioonaanalüüsile. Metsalembesust on väljendatud skaalal 1 = rangelt avamaastikulii kuni 5 = rangelt metsaliik.

Alamsugukondi eraldi analüüsidest ilmnest, et esimese nelja nimetatud parameetri (joonis 7a-d) seosed elupaigaga olid olulised *Larentiinae* alamsugukonnas, tiiva püstakus ehk nurk 1 olid metsaelupaiksusega seotud *Ennominae* alamsugukonnas ning ees- ja tagatiiva suuruse suhe seostus metsalembesusega nii *Ennominae* kui ka *Larentiinae* alamsugukondades (lisa 5). Seosed jäid kvalitatiivselt muutumatuks ka kehamassi ja pöördsuvisuse kovariaadina mudelisse kaasamisel (lisa 6).

Ühegi tiivakuju kirjeldamiseks kasutatava parameetri seost põlvkondade arvu, talvitava arengujärgu, rööviku toidutaime(de) kategooria ja spetsialiseerituse astmega ei õnnestunud tõestada (lisa 7).

4. Arutelu

Käesolevas magistritöös uuriti Põhja-Euroopa vaksiklaste näitel liblikaliste tiivakuju evolutsiooni kiirust ning seoseid kehasuuruse ja erinevate ökoloogiliste teguritega, heitmaks valgust võimalikele valikusurvetele. Tegemist on seni suurimat arvu liike hõlmava võrdleva uurimusega, mis käsitleb tiivakuju evolutsiooni putukatel. Tiivakuju iseloomustamiseks töötati välja fotodelt hõlpsasti mõõdetavate muutujate süsteem, mida saab kasutada ka siis, kui tiivasoonestusega seotud fikseeritud võrdluspunktide analüüsile tugineva geomeetrilise morfomeetria meetodite rakendamine ei ole võimalik. Töö käigus õnnestus leida mitmed üksteisest sõltumatud muutujad, mis iseloomustavad tiivakuju eri aspekte, nagu tiiva tipu teravus, tiiva orientatsiooni kirjeldavad nurgad ning tiiva tipu, kanna ja taganurga suunas jaotuva tiivapinna proportsioonid.

Mõned välja töötatud parameetrid olid siiski omavahel tugevalt seotud. Sellised olid eelkõige tiiva pikkuse ja laiuse suhe ning ümarus, mida võib vaksikute näitel käsitleda peaaegu sama tunnuse pöördväärtustena, nii et tiiva kuju varieerub gradiendil suure pikkuse ja laiuse suhtega ehk sihvakatest tiibadest ümarateni. Veidi vähemal määral kirjeldasid sama tiivakuju tunnust ka tiiva laiuskese ning tiiva keskosast kannani ja tipuni ulatuvate lõikude jagatis, mida võib käsitleda telginertsmomendi analoogina. Sellest tulenevalt on edasistes uurimustes võimalik teha valik ühe või teise samaväärset infot edastava tiivatunnuse kasutamiseks vastavalt mõõtmis- ja kasutamismugavusele.

Töö ühe piiranguna tuleb välja tuua, et igast liigist õnnestus aja- ja töömahu kaalutluste tõttu analüüsida vaid ühe isase ja ühe emase tiivakuju. Vaksikute tiivakuju liigisisene varieeruvus on siiski ilmselgelt oluliselt väiksem kui liikidevaheline, mistõttu peegeldab ka piiratud valim piisavalt hästi tiivakuju tunnuste jaotust vaksiklastel. Kaudselt annab sellest tunnistust ka tuvastatud emaste ja isaste tiivakuju suur sarnasus ning tugev fülogeneetiline signaal enamikus mõõdetud tunnustes.

Vaksikute tiivakuju on üksjagu varieeruv, mis annab ainet süübibmaks morfoloogilise mitmekesisuse evolutsioonilisse tagamaasse. Ehkki enamiku teiste ööliblikatega võrreldes on vaksikud keskmiselt suhteliselt laiade ja ümarate tiibadega, meenutades haabitusel mõneti päevaliblikaid, leidub igas alamsugukonnas pikkade ja kitsaste tiibadega liikidest moodustuvaid klaade. Sellised on käesoleva töö tulemustele toetudes näiteks *Larentiinae*

alamsugukonnast enamik pisivaksikuid (*Eupithecia*), *Ennominae* alamsugukonnast karusvaksikud (*Lycia*) või *Sterrhinae* alamsugukonnast mõned kuluvaksikud (*Idaea*). Sarnaselt esineb ilmset heterogeensust mitmes teises tiivakuju tunnuses, näiteks varieerub tiiva tipuosa kuju suhteliselt ümarast (nt valgevaksikud (*Ennominae: Cabera*)) teravatipseni (nt täpikvaksikud (*Sterrhinae: Cyclophora*)).

Oluliselt varieeruvad ka vaksikute kehasuurus ja ökoloogia, mis võiks aidata seletada tiivakuju varieerumist. Töös hõlmatud liikide seas erines kehamass suurima (hiid-samblikuvaksik (*Hypomecis roboraria*)) ja väikseimate liikide (kääbus-pisivaksik (*Eupithecia conterminata*) ja õievaksik (*Gymnoscelis rufifasciata*)) vahel mitmekümnekordselt. Valmikute lennuperiood varieerub Põhja-Euroopa vaksikute seas kesksuvest (näiteks kase-kärbvaksik (*Macaria notata*) ja kontrastvaksik (*Baptria tibiale*)) varakevade (näiteks lumevaksik (*Phigalia pilosaria*) või hilissügiseni (näiteks külmavaksikud (*Operophtera spp.*)). Võttes arvesse ka erinevusi muudes ökoloogilistes tegurites nagu elupaigaeelistus, spetsialiseeritus või toidutaimetüüp, on vaksikute ökoloogia piisavalt mitmekesine, et anda alust erinevatele morfoloogilistele kohastumustele, mis tiivakuju mitmekesisust võiks seletada.

Pea kõigis vaksikute tiivakuju tunnustes leiti tugev fülogeneetiline signaal, teisisõnu on tiivakuju enamikus aspektides aeglaselt evolutsioneerunud ning suur osa liikidevahelistest erinevustest tuleneb nende evolutsioonilisest ajaloost. Kõige konservatiivsem tiivaparameter vaksikutel on ees- ja tagatiiva suuruse suhe, mille fülogeneetiline signaal jäi vahemikku 0,87-0,90. Nii näeme tunnuse evolutsiooni illustreerivalt diagrammilt (joonis 3), et pea kogu alamsugukonnas *Ennominae* on ees- ja tagatiibade pindalad lähedased ja kogu ligikaudu 70 miljoni aasta vanune klad eristub seeläbi alamsugukonnast *Larentiinae*, mille põhiosas on ees- ja tagatiibade pindalade suhe oluliselt suurem. Aeglaselt evolutsioneerunuks võib pidada ka tiiva üldist kuju ümarast sihvakani, millest annab tunnistust tugev fülogeneetiline signaal (0,67-0,81): pea eranditult on selle poolest selgelt eristuvad kladid lahknenu ühisest eellasest vähemalt 40 miljoni aasta eest (lisa 3: joonised L1 ja L2). Sarnaselt on võrdlemisi konservatiivne tunnus tiiva püstakust kirjeldav nurk 1 (fülogeneetiline signaal 0,78-0,81), milles on üksikud suuremad muutused näiteks *Ennominae* alamsugukonnas toimunud mitmekümne miljoni aasta eest (lisa 3: joonis L8).

Samas leiab üksikutest kladidest ka erandeid, kus mõni tunnus on evolutsioneerunud märkimisväärselt kiiremini kui ülejäänud sugukonnas. Näiteks *Sterrhinae* alamsugukonda kuulavas täpikvaksikute (*Cyclophora*) perekonnas on tiiva tipuosa kuju mitmekesisustunud

viimase kümne miljoni aasta jooksul (lisa 3: joonis L3). Samuti esineb liigirikkas pisivaksikute (*Eupithecia*) perekonnas näiteid võrdlemisi kiirest tiivakuju evolutsioonist kitsamate ja sihvakate tiibade suunas (lisa 3: joonis L2).

Vaksikute kehasuurus on äärmiselt konserveerunud (fülogeneetiline signaal 0,98-0,99) ja aeglaselt evolutsioneerunud tunnus (joonis 4). Samuti on kõrge fülogeneetilise signaaliga nii valmikute lennuperiood kui ka metsalembesus (vastavalt 0,82 ja 0,71). Valdav enamus vaksikuid lendab ootuspäraselt suvel, ent üksikutes klaadides on toimunud võrdlemisi kiire evolutsioon kevadise või sügise fenoloogia suunas (lisa 3: joonis L12). Evolutsioonilised nihked metsalembesuses ehk elupaigaeelistuses on toimunud oluliselt sagedamini ja kiiremini kui tiivakuju tunnustes. Nii on näiteks pisivaksikute (*Eupithecia*) ja kirivaksikute (*Xanthorhoe*) võrdlemisi hiljuti lahknunud sugulasliikide seas esindatud nii metsa- ja avatud maastiku spetsialiste kui ka elupaigageneraliste (lisa 3: joonis L11).

Vastupidiselt ootustele oli tiiva kuju kehasuurusega nõrgalt seotud, ehkki mitme mõõdetud parameetri osas osutus seos statistiliselt oluliseks. Üldiselt esines igasugust tiivaparametri väärtust mis tahes suurusega vaksikutel. Näiteks tiiva sihvakus ehk suur pikkuse ja laiuse suhe oli väga sarnase väärtusega nii uuritud vaksikute seas pea suurima kehamassiga kedrikvaksikutel (*Biston*), neist enam kui kaks korda kergemal karusvaksikutel (*Lycia*) kui ka mitmel kõige väiksemaid vaksikuid esindaval pisivaksikute (*Eupithecia*) liigil. Mõningaseks erandiks oli ees- ja tagatiiva suuruse suhe: eestiibadest palju (enam kui 1,7 korda) väiksemaid tagatiibu esines vaid väikese kehamassiga vaksikutel, näiteks perekondades lapivaksik (*Acasis*) ja pisivaksik (*Eupithecia*). Eeldusel et kehamassi ja tiivamorfoloogia interaktsioon mõjutab oluliselt lendamise energeetilist kulu (Darveau *et al.*, 2005), tundub mõistlik oletada, et tiivakuju ja kehamass peaksid energiakulu minimeerimiseks ja lennuvõime maksimeerimiseks tugevalt korreleeruma. Sellise tugeva seose puudumine võib aga viidata sellele, et vaksikute sugukonnas ei pruugi tiivakuju mitmekesisuse taga olla ainult või peamiselt tiibade aerodünaamilistele omadustele rakenduvad valikusurved.

Lendamisega seotud valikusurvete nõrkusele viitab ka suur sarnasus isaste ja emaste tiivakujus: mõõdetud tiivaparametrite keskmised väärtused olid sooti sarnased ning korrelatsioon isaste ja emaste tiivakuju vahel enamjaolt tugev. Ometi on isaste ja emaste elukäik ja soospetsiifilised lendamisega seotud valikusurved piisavalt erinevad, et kui tiivakuju evolutsiooni suunaksid peamiselt tiibade aerodünaamilised omadused, võiks eeldada suurt sugulist dimorfismi. Emaste vaksikute realiseerunud viljakust ja seeläbi kohasust määrab

suuresti sobivale substraadile munetud munade arv (Tammaru *et al.*, 1996a), isastel aga on määravaks emase leidmise kiirus (Tammaru *et al.*, 1996b). Nõrk suguline dimorfism viitab aga pigem sellele, et vaksikul rakendub mõlemale soole sarnane tiivakuju selekteerinud valikusurve.

Samuti ei leidnud tõestust seos toidutaimede spetsialiseerumise ning toidutaimede kasvuvormi ja tiivakuju vahel. Kui lendamise efektiivsus oleks peamine tiivakuju selekteeriv valikufaktor, oleks ootuspärane spetsialistide ja generalistide tiivakuju selgelt eristumine. Monofaagide elukäigus on mobiilsusel kriitilisem roll, kuna röövikud on spetsialiseerunud ühele või mõnele üksikule taimeliigile, mille leidmine määrab valmiku paljunemisedukuse. Polüfaagsus seevastu seab mobiilsusele madalamaid nõudeid – isegi sedavõrd, et liblikatel võib polüfaagsust pidada tiivutuse evolutsioneerumise eeltingimuseks (Snäll *et al.*, 2007). Sarnaselt võib pidada tõenäoliseks, et lennuvõimele rakenduvate valikusurvete esinemise korral eristuks rohttaimedel ning puittaimedel toituvate vaksikuliikide tiivakuju. Morfo perekonna päevaliblikatel on näidatud selget erinevust alusmetsas ning võrastikus lendavate liikide tiivakujus, mis seostub erinevate aerodünaamikapõhiste tiivakuju optimumidega vastavas keskkonnas lendamiseks (Chazot *et al.*, 2016). Kui lennuvõime mõjutaks oluliselt vaksikute tiivamorfoloogiat, võiks sarnast erinevust oodata ka rohttaimevööndis ning puude kõrgusel lendavate liikide korral.

Vaksikute sugukonnas on elupaigaeelistuse evolutsioon olnud kiirem (lisa 3: joonis L11) kui tiivakuju evolutsioon, millest võib järeldada, et tiivakuju ei adapteeru kiiresti ökoloogilise keskkonnaga. Samas siiski osutusid mitmete tiivaparameetrite seosed elupaigaga oluliseks: näiteks võrreldes avamaastiku liikidega on metsaelupaikadega seostatavate vaksikute tiivad pigem ümaramad, samuti suhteliselt väiksemate tagatiivadega. Pelgalt korrelatiivsetest seostest ei piisa küll põhjuslikkuse tuvastamiseks, ent ometi võiks pidada ootuspäraseks adaptiivset seost elupaiga biotiliste ja abiotiliste tingimuste ning vastaval maastikul lendamiseks optimaalse tiivakuju vahel. Ehkki vaksikutest oluliselt erineva ökoloogia ja lennuvõimega, seostub näiteks ka kiilidel eestiiva kuju elupaiga gradiendiga avamaastikust metsani (Outomuro *et al.*, 2013a). Võrreldes niidu või muu avamaastikuga on mets tüüpiliselt tihedama taimestikuga, mille vahel lendamiseks võiks olla soositud manööverdamisvõimet parandavad ümarad tiivad (Betts ja Wootton, 1988). Samuti erineb metsa ja avamaastiku vahel paratamatult õhuvoogude iseloom, mis võib seada nõudmisi nii käitumise kui ka morfoloogiaga seotud kohastumustele (LeRoy *et al.*, 2019). Samas viitab leitud seoste nõrkus

taaskord sellele, et vaid aerodünaamika printsiipidest ei piisa vaksikute tiivakuju evolutsiooni seletamiseks.

Mitmed tiivakuju parameetrid seostusid ka valmikute lennuperioodiga: eelkõige oli kevadel ja sügisel lendavatel liikidel trend sihvakamate, vähem ümarate tiibade suunas (joonis 6a). See on vastupidine ennustusele, et madalal temperatuuril lendamise kohastumuseks on väiksem tiivakoormus (Marden, 1995; Rohner *et al.*, 2019). Ehkki tiivakoormust käesolevas töös ei käsitleta, seostuvad väikese tiivakoormusega üldiselt laiad ja ümarad tiivad, mille pindala on enamasti suurem võrreldes suure pikkuse ja laiuse suhtega tiibadega. Madalal temperatuuril lennates langeb reeglina tiivalöökide sagedus (Azevedo *et al.*, 1998), mille kompenseerimiseks peab suurenema tiivapind (Casey ja Joos, 1983). Teisalt ei ole tiivamorfoloogia ainus külmas lendamise kohastumus, vaid olulised või olulisemadki on ainevahetuslikud ja lennulihaaste tööga seotud adaptatsioonid (Marden, 1995). Madalal või isegi nullilähedasel temperatuuril lendamise kohastumused oleksid ootuspärased varakevadiste või hilissügiseste liikide korral, kelleks Põhja-Euroopas on näiteks külmavaksikud (*Operophtera spp.*) või lumevaksik (*Phigalia pilosaria*). Mõõdetud parameetrite alusel ei eristu aga nende liikide tiivakuju olulisel määral mitmetest suvel lendavaist vaksikuist (joonis 6).

Tugeva soolise dimorfismi puudumine, samuti seose puudumine rööviku toidutaimede kasvuvormi ja spetsialiseerituse ning tiivakuju vahel võivad koos tõlgendatuna viidata sellele, et vaksikute tiivamorfoloogiale rakenduvad muudki valikusurved peale lennuvõimega seostuvate. Nõrgad, ent olulised seosed elupaiga ja valmiku lennuperioodiga võivad alternatiivse tõlgenduse läbi seletuda ka sellega, et erinevas maastikus – kas või niidul kõrreliste ja väikeste rohttaimede seas või metsas puutüvedel – või eri aastaegadel võib erineda tiivakuju, mis võimaldab tulemuslikumalt kiskjate eest varjuda.

Näiteks võib pidada tõenäoliseks, et rohumaadega seotud vaksikuliikidel aitavad paremini keskkonda sulanduda pikad ja kitsad tiivad. Kõrreliste kitsastele lehtedele liibudes või tiibu kõrre ümber keerates on sellised isendid usutavasti vähem märgatavad kui laiade ja ümarate tiibadega liblikad, kes ohtralt lineaalseid kujuelemente sisaldavas niidukeskkonnas enam silma torkaksid. Heaks näiteks selle kohta on kas või enamasti rohukõrtel istuv avamaastikuliik kõrbevaksik (*Rhodometra sacraria*), kelle puhkeasendis katusjalt hoitavatel sihvakatel tiibadel on lisaks tiiba poolitav jäme ruuge joon. Enamasti puutüvedele liibuvatel liblikatel seevastu võivad puukorba muustriga sulandumiseks olla soositud laiemad tiivad.

Samuti võib optimaalne tiibade kuju olla seotud sellega, milliseid elemente valmikute lennuperioodil looduses leidub – näiteks mimikeerivad kevadel lendavad kuuvaksikud (*Selenia*) usutavasti eelmise aasta kärbatanud puulehti, sügisel lendavad sügisvaksikud (*Ennomos*) aga sügisesi kolletuvaid lehti.

Kiskjate, eeskätt lindude eest varjumise kui tiivamorfoloogiat kujundava valikusurve tõendamiseks tasuks seega edaspidi otsida seoseid ka tiivakuju ning varjumiseks kasutatava substraadi ja tiibade asendi vahel puhkeolekus. Kui senistes liblikate tiivakuju evolutsiooni käsitlevates uurimustes on keskendutud eeskätt tiivamorfoloogia seostele aerodünaamiliste omadustega, siis kuju kui osa varjemorfoloogiast on jäänud kahetsusväärsest tähelepanuta ja ootab edasist uurimist.

5. Kokkuvõte

Lennuvõime mõjutab oluliselt tiivuliste putukate, sealhulgas liblikate kohasust. Seetõttu võib eeldada, et tiivamorfoloogiale rakendub tugev valikusurve. Senised võrdlevad uurimused liblikate tiivamorfoloogiast ongi keskendunud eeskätt erineva kujuga tiibade aerodünaamilistele omadustele ning seostanud neid keskkonnaspetsiifiliste valikusurvetega. Käsitletud on aga peamiselt päevaliblikate üksikuid klaade ning senised uurimused on viidud läbi piiratud arvu liikide peal. Käesolevas töös uuriti võrdleva meetodi abil tiivakuju evolutsiooni ööliblikasugukonnas vaksiklased (*Geometridae*), hõlmates kõiki Põhja-Euroopas esindatud 374 liiki. Töös kasutati internetist vabalt leitavaid fotosid sirutatud kollektsoonieksemplaridest. Välja töötati 10 eestiiva kuju iseloomustavat ning fotodelt hõlpsasti mõõdetavat parameetrit, sealhulgas näiteks tiiva ümarus, sihvakus ja tipuosa teravus, lisaks analüüsiti ees- ja tagatiiva pindala suhet. Töö tulemusena selgus, et vaksiklaste tiivakuju on evolutsiooniliselt konserveerunud, millest annab tunnistust tugev fülogeneetiline signaal enamikus tiivakuju parameetritest. Mitmed tiivakuju aspektid olid seotud liigi kehasuuruse, valmiku lennuperioodi ning elupaigaeelistusega skaalal avamaastikust metsamaastikeni. Ehkki statistiliselt olulised, olid leitud seosed siiski eranditult nõrgad ning mis tahes tiivakuju võis olla esindatud mis tahes suuruse, elupaigaeelistuse või fenoloogiaga liigil. Sellest võib järeldada, et vaksikute tiivakuju ei evolutsioneeru kiiresti vastavalt keskkonnaspetsiifilistele valikusurvetele, mis rakenduvad tiibade aerodünaamilistele omadustele. Edaspidi tuleks pigemini uurida vaksiklaste tiivakuju adaptiivsust krüptilisuse kontekstis ning kuju seoseid puhkeolekus kasutatava substraadi ning tiibade asendiga.

6. Summary

Evolution of wing shape in Geometridae

The success in flying around in space is an important determinant of fitness for all winged insects, Lepidoptera included. Strong selective pressures on wing morphology are therefore expected. Previous comparative studies on wing shape in Lepidoptera have focused on the aerodynamic qualities of different wing shapes, linking these to possible environment-specific selective pressures. However, these studies have predominantly focused on particular butterfly clades and remain limited in scope. This study uses comparative methods to shed light on the evolution of wing shape in the moth family Geometridae, covering all 374 species of the North-European fauna. Photos of mounted collection specimens, readily available on the Internet, were used. A set of 10 parameters, easily measured from photos and describing the shape of forewing, such as aspect ratio, roundedness and pointedness of the apex, were used in addition to the ratio of the areas of forewing and hindwing. The wing shape in Geometridae is phylogenetically conserved, as attested by a strong phylogenetic signal in most of the wing shape parameters. Several aspects of wing shape were related to body size, phenology and preference for forest habitats. Despite being occasionally statistically significant, all of these associations remained notably weak, with any values of variables describing wing shape occurring under the whole range of predictors. It can be concluded that the wing shape of geometrids does not adapt readily to environment-specific selection pressures on the aerodynamic properties of wings. Rather, the adaptive role of wing shape in crypsis and the associations between the substrate and the position of wings of resting geometrids should be investigated further.

Tänuavaldused

*Mäd jiel um skuol, kus oppõmõ.
Se jiel um skūol, mis loptamõ,
nei iž kui kanad oudõ.*

Tänu ei sünni patta panna, ent sellegipoolest soovin puhtsüdamlikult tänada eeskätt oma juhendajat Toomas Tammaru, kes avas ukse evolutsioonilise ökoloogia valdkonda, toetas igakülgselt magistritöö valmimise protsessis ning oli alati valmis kaasa või üle mõtlema. Samuti tänan kõiki entomoloogia töörühma liikmeid, kes ühel või teiselt moel nõu või jõuga magistritöö valmimisele kaasa aitasid, eriti: Erki Õunapit vaksiklaste fülogeneesipuu eest, tänu millele magistritöö realiseeruda sai; Ants Kaasikut kunsttükide eest R-is, tänu millele sai fotodelt tiivamõõdud kätte; Juhan Javoishi vaksikute lennuaja andmete kokku koondamise eest; Robert Davist fülogeneetiliste analüüside õpetamise eest; Tiit Tederit oma liblikaökoloogilise andmestiku jagamise eest; Stenio Foersteri lahke loa eest kasutada lineaarmõõtmete põhjal kehamassi ennustamise algoritmi ning abi eest va lineaarmõõtmete mõõtmisega. Ma tienüb!

Kasutatud kirjandus

Kasutatud kirjanduse loetelu vormistamisel on juhitud ajakirja *Journal of Evolutionary Biology* nõuetest.

Aarvik, L., Bengtsson, B. Å., Elven, H., Ivinskis, P., Jürivete, U., Karsholt, O., Mutanen, M., & Savenkov, N. (2017). Nordic-Baltic Checklist of Lepidoptera. *Norwegian Journal of Entomology*, Supplement **3**, 1–236.

Aarvik, L., Bengtsson, B., Elven, H., Ivinskis, P., Jürivete, U., Karsholt, O., Mutanen, M., & Savenkov, N. (2021). Additions and corrections to the Nordic-Baltic Checklist of Lepidoptera. *Norwegian Journal of Entomology*, **68**, 1–14.

Aiello, B. R., Tan, M., Bin Sikandar, U., Alvey, A. J., Bhinderwala, B., Kimball, K. C., Barber, J. R., Hamilton, C. A., Kawahara, A. Y., & Sponberg, S. (2021). Adaptive shifts underlie the divergence in wing morphology in bombycoid moths. *Proceedings of the Royal Society B*, **288**, 20210677. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0677>.

Alatalo, R.V., Gustafsson, L., & Lundberg A. (1984). Why do young passerine birds have shorter wings than older birds? *Ibis*, **126**, 410–415. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1984.tb00264.x>.

Allen, C. E., Zwaan, B. J., & Brakefield, P. M. (2011). Evolution of sexual dimorphism in the Lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, **56**, 445–64. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-120709-144828>.

Azevedo, R. B. R., James, A. C., McCabe, J., & Partridge, L. (1998). Latitudinal variation of wing: thorax size ratio and wing-aspect ratio in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, **52**, 1353–1362. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1998.tb02017.x>.

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. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00650.x>.

Betts, C. R., & Wootton, R. J. (1988). Wing shape and flight behavior in butterflies (Lepidoptera, Papilionoidea and Hesperioidea): a preliminary analysis. *Journal of Experimental Biology*, **138**, 271–288. <https://doi.org/10.1242/jeb.138.1.271>.

- Burns, J. G., & Ydenberg, R. C. (2002). The effects of wing loading and gender on the escape flights of least sandpipers (*Calidris minutilla*) and western sandpipers (*Calidris mauri*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **52**, 128–136. <https://doi.org/10.1007/s00265-002-0494-y>.
- Casey, T. M., & Joos, B. A. (1983). Morphometrics, conductance, thoracic temperature, and flight energetics of noctuid and geometrid moths. *Physiological Zoology*, **56**, 160–173.
- Cespedes, A., Penz, C. M., & DeVries, P. J. (2015). Cruising the rain forest floor: butterfly wing shape evolution and gliding in ground effect. *Journal of Animal Ecology*, **84**, 808–816. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12325>.
- Chazot, N., Blandin, P., Debat, V., Elias, M., & Condamine, F. L. (2021). Punctuational ecological changes rather than global factors drive species diversification and the evolution of wing phenotypes in *Morpho* butterflies. *Journal of Evolutionary Ecology*, **34**, 1592–1607. <https://doi.org/10.1111/jeb.13921>.
- Chazot, N., Panara, S., Zilbermann, N., Blandin, P., Le Poul, Y., Cornette, R., Elias, M., & Debat, V. (2016). *Morpho* morphometrics: shared ancestry and selection drive the evolution of wing size and shape in *Morpho* butterflies. *Evolution*, **70**, 181–194. <https://doi.org/10.1111/evo.12842>.
- Chin, D. D., & Lentink, D. (2016). Flapping wing aerodynamics: from insects to vertebrates. *Journal of Experimental Biology*, **219**, 920–932. <https://doi.org/10.1242/jeb.042317>
- Darveau, C.-A., Hochachka, P. W., Welch, K. C., Roubik, D. W., & Suarez, R. K. (2005). Allometric scaling of flight energetics in Panamanian orchid bees: a comparative phylogenetic approach. *Journal of Experimental Biology*, **208**, 3581–3591. <https://doi.org/10.1242/jeb.01776>.
- Davis, R. B., Javoš, J., Kaasik, A., Õunap, E., & Tammaru, T. (2016). An ordination of life histories using morphological proxies: capital vs. income breeding in insects. *Ecology*, **97**, 2112–2124. <https://doi.org/10.1002/ecy.1435>.

- de Camargo, W. R., de Camargo, N. F., Corrêa, D., de Camargo, A. J., & Diniz, I. R. (2015). Sexual Dimorphism and Allometric Effects Associated With the Wing Shape of Seven Moth Species of Sphingidae (Lepidoptera: Bombycoidea). *Journal of Insect Science*, **15**, 107. <http://doi.org/10.1093/jisesa/iev083>.
- DeVries, P. J., Penz, C. M., & Hill, R. I. (2010). Vertical distribution, flight behaviour and evolution of wing morphology in *Morpho* butterflies. *Journal of Animal Ecology*, **79**, 1077–1085. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01710.x>.
- Dudley, R. (2000). *The Biomechanics of Insect Flight: Form, Function, Evolution*. Princeton University Press: Princeton, USA.
- Dudley, R., & P. Yanoviak, S. P. (2011). Animal Aloft: The Origins of Aerial Behavior and Flight. *Integrative and Comparative Biology*, **51**, 926–936. <https://doi.org/10.1093/icb/icr002>.
- Ellington, C. P. (1984). The aerodynamics of hovering insect flight. II. Morphological parameters. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **305**, 17–40. <https://doi.org/10.1098/rstb.1984.0050>.
- Foerster, S. I. A., Javoš, J., Holm, S., & Tammaru, T. Predicting insect body masses based on linear measurements: a phylogenetic case study on geometrid moths. *Esitatus avaldamiseks ajakirjas Biological Journal of the Linnean Society*.
- Hamilton, C. A., Winiger, N., Rubin, J. J., Breinholt, J., Rougerie, R., Kitching, I. J., Barber, J. R., & Kawahara, A. Y. (2022). Hidden phylogenomic signal helps elucidate arsenurine silkmoth phylogeny and the evolution of body size and wing shape trade-offs. *Systematic Biology*, **71**, 859–874. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syab090>.
- Hausmann, A., Viidalepp, J., Mironov, V., Skou, P., Sihvonen, P., Müller, B., Erlacher, S., & Rajaei, H. (2019). *The Geometrid Moths of Europe*, volumes 1–6. Brill.
- Hegedus, M., DeVries, P., & Penz, C. M. (2019). The Influence of Mimicry on Wing Shape Evolution in the Butterfly *Papilio dardanus* (Lepidoptera: Papilionidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **112**, 33–43. <https://doi.org/10.1093/aesa/say045>.
- Hill, R. I. (2021). Convergent flight morphology among Mullerian mimic mutualists. *Evolution*, **75**, 2460–2479. <https://doi.org/10.1111/evo.14331>.

- Jantzen, B., & Eisner, T. (2008). Hindwings are unnecessary for flight but essential for execution of normal evasive flight in Lepidoptera. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 16636–16640. <https://doi.org/10.1073/pnas.0807223105>.
- Kang, C., Moon, J., Lee, S., & Jablonski, P. (2013). Moths on tree trunks seek out more cryptic positions when their current crypticity is low. *Animal Behaviour*, **86**, 587–594. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.06.014>.
- Kemp, D. J., & Wiklund, C. (2004). Residency effects in animal contest. *Proceedings of the Royal Society B*, **271**, 1707–1711. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2775>.
- LeRoy, C., Debat, V., & Llaurens, V. (2019a). Adaptive evolution of butterfly wing shape: from morphology to behaviour. *Biological Reviews*, **94**, 1261–1281. <https://doi.org/10.1111/brv.12500>.
- Le Roy, C., Cornette, R., Llaurens, V., & Debat, V. (2019b). Effects of natural wing damage on flight performance in *Morpho* butterflies: what can it tell us about wing shape evolution? *Journal of Experimental Biology*, **222**, 1–10.
- Mallet, J., & Joron, M. (1999). Evolution of Diversity in Warning Color and Mimicry: Polymorphisms, Shifting Balance, and Speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* **30**, 201–233. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.30.1.201>.
- Marden, J. H. (1995). Evolutionary Adaptation of Contractile Performance in Muscle of Ectothermic Winter-Flying Moths. *Journal of Experimental Biology*, **198**, 2087–2094. <https://doi.org/10.1242/jeb.198.10.2087>.
- McCulloch, G. A., Wallis, G. P., & Waters, J. M. (2017). Does wing size shape insect biogeography? Evidence from a diverse regional stonefly assemblage. *Global Ecology and Biogeography*, **26**, 93–101. <https://doi.org/10.1111/geb.12529>.
- Minias, P., Meissner, W., Włodarczyk, R., Ożarowska, A., Piasecka, A., Kaczmarek, K., & Janiszewski, T. (2015). Wing shape and migration in shorebirds: a comparative study. *Ibis*, **157**, 528–535. <https://doi.org/10.1111/ibi.12262>.
- Molina-Venegas, R., & Rodríguez, M. Á. (2017). Revisiting phylogenetic signal; strong or negligible impacts of polytomies and branch length information? *BMC Evolutionary Biology*, **17**, 53. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-0898-y>.

- Montejo-Kovacevich, G., Smith, J. E., Meler, J. I., Bacquet, C. N., Whiltshire-Romero, E., Nadeau, N. J. & Jiggins, C. D. (2019). Altitude and life-history shape the evolution of *Heliconius* wings. *Evolution*, **73**, 2436–2450. <https://doi.org/10.1111/evo.13865>.
- Nicholson, D. B., Ross, A. J. & Mayhew, P. J. (2014). Fossil evidence for key innovations in the evolution of insect diversity. *Proceedings of the Royal Society B*, **281**, 20141823. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.1823>.
- Nixon, K. J. A., & Parzer, H. F. (2021). Mimicry: just wing it. Wing shape comparison between a mimicking swallowtail and its toxic model. *Biological Journal of the Linnean Society*, **134**, 707–715. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blab107>.
- Orme, D. (2018). The caper package: comparative analysis of phylogenetics and evolution in R. R. Package version 2022.07.2+576, 1-36.
- Ospina-Garcés, S. M., Escobar, F., Baena, M. L., Davis, A. L. V., & Scholtz, C. H. (2018). Do dung beetles show interrelated evolutionary trends in wing morphology, flight biomechanics and habitat preference?. *Evolutionary Ecology*, **32**, 663–682. <https://doi.org/10.1007/s10682-018-9958-z>.
- Outomuro, D., & Johansson, F.A. (2017). Potential pitfall in studies of biological shape: does size matter? *Journal of Animal Ecology*, **86**, 1447–1457. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12732>.
- Outomuro, D., Dijkstra, K. D. B., & Johansson, F. (2013a). Habitat variation and wing coloration affect wing shape evolution in dragonflies. *Journal of Evolutionary Biology*, **26**, 1866–1874. <https://doi.org/10.1111/jeb.12203>.
- Outomuro, D., Adams, D.C., & Johansson, F. (2013b). Wing shape allometry and aerodynamics in calopterygid damselflies: a comparative approach. *BMC Evolutionary Biology*, **13**, 118. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-13-118>.
- Owens, H. L., Lewis, D. S., Condamine, F. L., Kawahara, A. Y., & Guralnick, R. P. (2020). Comparative phylogenetics of *Papilio* butterfly wing shape and size demonstrates independent hindwing and forewing evolution. *Systematic biology*, **69**, 813–819. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syaa029>.

- Park, H., Bae, K., Lee, B., Jeon, W.-P., & Choi, H. (2010). Aerodynamic performance of a gliding swallowtail butterfly wing model. *Experimental Mechanics*, **50**, 1313–1321. <https://doi.org/10.1007/s11340-009-9330-x>.
- Revell, L. J. (2012). phytools: An R package for phylogenetic comparative biology (and other things). *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 217–223. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00169.x>.
- Revell, L. J. (2013). Two new graphical methods for mapping trait evolution on phylogenies. *Methods in Ecology and Evolution*, **4**, 754–759.
- Rohner, P. T., Roy, J., Schäfer, M. A., Blanckenhorn, W. U., & Berger, D. (2019). Does thermal plasticity align with local adaptation? An interspecific comparison of wing morphology in sepsid flies. *Journal of Evolutionary Biology*, **32**, 463–475. <https://doi.org/10.1111/jeb.13429>.
- Rossato, D. O., Boligon, D., Fornel, R., Kronforst, M. R., Gonçalves, G. L., & Moreira, G. R. P. (2018). Subtle variation in size and shape of the whole forewing and the red band among co-mimics revealed by geometric morphometric analysis in *Heliconius* butterflies. *Ecology and Evolution*, **8**, 3280–3295. <https://doi.org/10.1002/ece3.3916>.
- RStudio Team (2022). RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA. <http://www.rstudio.com/>.
- Schindelin, J., Arganda-Carreras, I., Frise, E. et al. (2012). Fiji: an open-source platform for biological-image analysis. *Nature Methods*, **9**, 676–682. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2019>.
- Skou, P. (1986). *The Geometroid Moths of North Europe (Lepidoptera: Drepanidae and Geometridae)*. Brill.
- Snäll, N., Tammaru, T., Wahlberg, N., Viidalepp, J., Ruohomäki, K., Savontaus, M.-L., & Huoponen, K. (2007). Phylogenetic relationships of the tribe Operophterini (Lepidoptera, Geometridae): a case study of the evolution of female flightlessness. *Biological Journal of the Linnean Society*, **92**, 241–252. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00834.x>.

- Stylman, M., Penz, C. M., & DeVries, P. (2019). Large hind wings enhance gliding performance in ground effect in a neotropical butterfly (Lepidoptera: Nymphalidae). *Annals of the Entomological Society of America*, **113**, 15–22. <https://doi.org/10.1093/aesa/saz042>.
- Zheng, Y., Wang, Y., Dai, B., Li, Z., Huo, Q., Cui, J., Liu, H., Li, X., Hughes, A. C., & Zhang, A. (2021). Flight Mill Experiments and Computer Simulations Indicate Islands Recruit More Capable Flyers of Moths. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **9**. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.771719>.
- Tammaru, T., Johansson, N. R., Õunap, E., & Davis, R. B. (2018). Day-flying moths are smaller: evidence for ecological costs of being large. *Journal of Evolutionary Biology*, **31**, 1400–1404. <https://doi.org/10.1111/jeb.13306>.
- Tammaru, T., Kaitaniemi, P., & Ruohomäki, K. (1996a). Realized Fecundity in *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae): Relation to Body Size and Consequences to Population Dynamics. *Oikos*, **77**, 407–416. <https://doi.org/10.2307/3545931>.
- Tammaru, T., Ruohomäki, K., & Saikkonen, K. (1996b). Components of male fitness in relation to body size in *Epirrita autumnata* (Lepidoptera, Geometridae). *Ecological Entomology*, **21**, 185–192. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1996.tb01186.x>.
- Tammaru, T., Tanhuanpää, M., Ruohomäki, K., & Vanatoa, A. (2001). Autumnal moth – why autumnal? *Ecological Entomology*, **26**, 646–654. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2001.00363.x>.
- Wahlberg, N., Snäll, N., Viidalepp, J., Ruohomäki, K., & Tammaru, T. (2010). The evolution of female flightlessness among Ennominae of the Holarctic forest zone (Lepidoptera, Geometridae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **55**, 929–938. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.01.025>.
- Wang, X., & Clarke, J. A. (2015). The evolution of avian wing shape and previously unrecognized trends in covert feathering. *Proceedings of the Royal Society B*, **282**, 20151935. <http://doi.org/10.1098/rspb.2015.1935>.
- Webster, M., & Sheets, H. D. (2010). A practical introduction to landmark-based geometric morphometrics. *The Paleontological Society Papers*, **16**, 163–188. <http://doi.org/10.1017/S1089332600001868>.

Lisa 1. Põhja-Euroopa vaksiklaste liiginimekiri

Nimekirja aluseks on Põhja-Euroopa suurliblikate nimekiri (Aarvik *et al.*, 2017, täiendatud Aarvik *et al.*, 2021)

Sterrhinae

Cyclophora pendularia (Clerck, 1759)
Cyclophora albipunctata (Hufnagel, 1767)
Cyclophora annularia (Fabricius, 1775)
Cyclophora pupillaria (Hübner, 1799)
Cyclophora quercimontaria (Bastelberger, 1897)
Cyclophora porata (Linnaeus, 1767)
Cyclophora punctaria (Linnaeus, 1758)
Cyclophora linearia (Hübner, 1799)
Timandra comae A. Schmidt, 1931
Timandra griseata W. Petersen, 1902
Rhodometra sacraria (Linnaeus, 1767)
Idaea serpentata (Hufnagel, 1767)
Idaea muricata (Hufnagel, 1767)
Idaea ochrata (Scopoli, 1763)
Idaea rusticata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Idaea dilutaria (Hübner, 1799)
Idaea fuscovenosa (Goeze, 1781)
Idaea humiliata (Hufnagel, 1767)
Idaea seriata (Schrank, 1802)
Idaea subsericeata (Haworth, 1809)
Idaea pallidata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Idaea sylvestraria (Hübner, 1799)
Idaea dimidiata (Hufnagel, 1767)
Idaea trigeminata (Haworth, 1809)
Idaea biselata (Hufnagel, 1767)
Idaea emarginata (Linnaeus, 1758)
Idaea aversata (Linnaeus, 1758)
Idaea straminata (Borkhausen, 1794)
Idaea deversaria (Herrich-Schäffer, 1847)
Scopula immorata (Linnaeus, 1758)
Scopula corrivalaria (Kretschmar, 1862)
Scopula caricaria (Reutti, 1853)
Scopula nemoraria (Hübner, 1799)
Scopula umbelaria (Hübner, 1813)
Scopula nigropunctata (Hufnagel, 1767)
Scopula virgulata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Scopula ornata (Scopoli, 1763)
Scopula decorata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Scopula rubiginata (Hufnagel, 1767)
Scopula incanata (Linnaeus, 1758)
Scopula marginepunctata (Goeze, 1781)
Scopula imitaria (Hübner, 1799)

Scopula immutata (Linnaeus, 1758)
Scopula frigidaria (Möschler, 1860)
Scopula ternata (Schrank, 1802)
Scopula floslactata (Haworth, 1809)
Scopula emutaria (Hübner, 1809)
Rhodostrophia vibicaria (Clerck, 1759)
Lythria purpuraria (Linnaeus, 1758)
Lythria cruentaria (Hufnagel, 1767)

Larentiinae

Phibalapteryx virgata (Hufnagel, 1767)
Scotopteryx coarctaria (Denis & Schiffermüller, 1775)
Scotopteryx mucronata (Scopoli, 1763)
Scotopteryx luridata (Hufnagel, 1767)
Scotopteryx bipunctaria (Denis & Schiffermüller, 1775)
Scotopteryx moeniata (Scopoli, 1763)
Scotopteryx chenopodiata (Linnaeus, 1758)
Psychophora sabini Kirby, 1824
Orthonama vittata (Borkhausen, 1794)
Orthonama obstipata (Fabricius, 1794)
Xanthorhoe biriviata (Borkhausen, 1794)
Xanthorhoe designata (Hufnagel, 1767)
Xanthorhoe abrasaria (Herrich-Schäffer, 1855)
Xanthorhoe decoloraria (Esper, 1806)
Xanthorhoe spadicearia (Denis & Schiffermüller, 1775)
Xanthorhoe ferrugata (Clerck, 1759)
Xanthorhoe quadrifasiata (Clerck, 1759)
Xanthorhoe montanata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Xanthorhoe fluctuata (Linnaeus, 1758)
Xanthorhoe annotinata (Zetterstedt, 1839)
Catarhoe rubidata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Catarhoe cuculata (Hufnagel, 1767)
Costaconvexa polygrammata (Borkhausen, 1794)
Camptogramma bilineata (Linnaeus, 1758)
Epirrhoe hastulata (Hübner, 1790)
Epirrhoe pupillata (Thunberg, 1788)
Epirrhoe tristata (Linnaeus, 1758)
Epirrhoe alternata (Müller, 1764)
Epirrhoe tartuensis Möls, 1965
Epirrhoe rivata (Hübner, 1813)
Epirrhoe galiata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Euphyia biangulata (Haworth, 1809)
Euphyia unangulata (Haworth, 1809)
Earophila badiata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Anticlea derivata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Mesoleuca albicillata (Linnaeus, 1758)
Pelurga comitata (Linnaeus, 1758)
Larentia clavaria (Haworth, 1809)
Entephria polata (Duponchel, 1830)

Entephria byssata (Aurivillius, 1891)
Entephria nobiliaria (Herrich-Schäffer, 1852)
Entephria flavicinctata (Hübner, 1813)
Entephria caesiata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Spargania luctuata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Hydriomena furcata (Thunberg, 1784)
Hydriomena impluviata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Hydriomena ruberata (Freyer, 1831)
Heterothera serraria (Lienig & Zeller, 1846)
Pennithera firmata (Hübner, 1822)
Thera obeliscata (Hübner, 1787)
Thera variata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Thera britannica (Turner, 1925)
Thera cognata (Thunberg, 1792)
Thera juniperata (Linnaeus, 1758)
Plemyria rubiginata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Cidaria fulvata (Forster, 1771)
Electrophaes corylata (Thunberg, 1792)
Cosmorhoe ocellata (Linnaeus, 1758)
Eustroma reticulata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Eulithis prunata (Linnaeus, 1758)
Eulithis testata (Linnaeus, 1761)
Eulithis populata (Linnaeus, 1758)
Eulithis mellinata (Fabricius, 1787)
Eulithis pyropata (Hübner, 1809)
Gandaritis pyraliata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Ecliptopera silaceata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Ecliptopera capitata (Herrich-Schäffer, 1839)
Chloroclysta siterata (Hufnagel, 1767)
Chloroclysta miata (Linnaeus, 1758)
Dysstroma citrata (Linnaeus, 1761)
Dysstroma infuscata (Tengström, 1869)
Dysstroma latefasciata (Blöcker, 1908)
Dysstroma truncata (Hufnagel, 1767)
Colostygia aptata (Hübner, 1813)
Colostygia olivata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Colostygia turbata (Hübner, 1799)
Colostygia pectinataria (Knoch, 1781)
Lampropteryx suffumata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Lampropteryx otregiata (Metcalf, 1917)
Malacodea regelaria Tengström, 1869
Operophtera brumata (Linnaeus, 1758)
Operophtera fagata (Scharfenberg, 1805)
Epirrita dilutata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Epirrita christyi (Allen, 1906)
Epirrita autumnata (Borkhausen, 1794)
Asthena albulata (Hufnagel, 1767)
Asthena anseraria (Herrich-Schäffer, 1855)
Euchoeca nebulata (Scopoli, 1763)
Hydrelia flammeolaria (Hufnagel, 1767)

Hydrelia sylvata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Venusia blomeri (Curtis, 1832)
Venusia cambrica Curtis, 1839
Philereme vetulata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Philereme transversata (Hufnagel, 1767)
Rheumaptera hastata (Linnaeus, 1758)
Rheumaptera subhastata (Nolcken, 1870)
Rheumaptera undulata (Linnaeus, 1758)
Rheumaptera cervinalis (Scopoli, 1763)
Triphosa dubitata (Linnaeus, 1758)
Pareulype berberata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Baptia tibiale (Esper, 1791)
Coenocalpe lapidata (Hübner, 1809)
Horisme vitalbata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Horisme corticata (Treitschke, 1835)
Horisme tersata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Horisme radicularia (La Harpe, 1855)
Horisme aemulata (Hübner, 1813)
Horisme aquata (Hübner, 1813)
Melanthia procellata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Anticollix sparsata (Treitschke, 1828)
Mesotype didymata (Linnaeus, 1758)
Mesotype parallelolineata (Retzius, 1783)
Perizoma affinitata (Stephens, 1831)
Perizoma alchemillata (Linnaeus, 1758)
Perizoma hydrata (Treitschke, 1829)
Perizoma lugdunaria (Herrich-Schäffer, 1855)
Perizoma bifaciata (Haworth, 1809)
Perizoma minorata (Treitschke, 1828)
Perizoma blandiata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Perizoma albulata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Perizoma flavofasciata (Thunberg, 1792)
Martania taeniata (Stephens, 1831)
Gagitodes sagittata (Fabricius, 1787)
Gymnoscelis rufifasciata (Haworth, 1809)
Chloroclystis v-ata (Haworth, 1809)
Pasiphila rectangulata (Linnaeus, 1758)
Pasiphila chloerata (Mabille, 1870)
Pasiphila debiliata (Hübner, 1817)
Eupithecia haworthiata Doubleday, 1856
Eupithecia tenuiata (Hübner, 1813)
Eupithecia inturbata (Hübner, 1817)
Eupithecia abietaria (Goeze, 1781)
Eupithecia analoga Djakonov, 1926
Eupithecia linariata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Eupithecia pulchellata Stephens, 1831
Eupithecia pyreneata Mabille, 1871
Eupithecia plumbeolata (Haworth, 1809)
Eupithecia pygmaeata (Hübner, 1799)
Eupithecia fennoscandica Knaben, 1949

Eupithecia abbreviata Stephens, 1831
Eupithecia dodoneata Guenée, 1858
Eupithecia pusillata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Eupithecia tripunctaria Herrich-Schäffer, 1852
Eupithecia virgaureata Doubleday, 1861
Eupithecia tantillaria Boisduval, 1840
Eupithecia lariciata (Freyer, 1841)
Eupithecia lanceata (Hübner, 1825)
Eupithecia groenblomi Urbahn, 1969
Eupithecia selinata Herrich-Schäffer, 1861
Eupithecia actaeata Walderdorff, 1869
Eupithecia egenaria Herrich-Schäffer, 1848
Eupithecia pimpinellata (Hübner, 1813)
Eupithecia simplicata (Haworth, 1809)
Eupithecia sinuosaria (Eversmann, 1848)
Eupithecia gelidata Möschler, 1860
Eupithecia nanata (Hübner, 1813)
Eupithecia innotata (Hufnagel, 1767)
Eupithecia ochridata Schütze & Pinker, 1968
Eupithecia irriguata (Hübner, 1813)
Eupithecia indigata (Hübner, 1813)
Eupithecia conterminata (Lienig & Zeller, 1846)
Eupithecia distinctaria Herrich-Schäffer, 1848
Eupithecia extraversaria Herrich-Schäffer, 1852
Eupithecia centaureata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Eupithecia insigniata (Hübner, 1790)
Eupithecia trisignaria Herrich-Schäffer, 1848
Eupithecia veratraria Herrich-Schäffer, 1850
Eupithecia intricata (Zetterstedt, 1839)
Eupithecia satyrata (Hübner, 1813)
Eupithecia cauchiata (Duponchel, 1831)
Eupithecia pernotata Guenée, 1857
Eupithecia extensaria (Freyer, 1844)
Eupithecia absinthiata (Clerck, 1759)
Eupithecia goossensiata Mabilille, 1869
Eupithecia expallidata Doubleday, 1856
Eupithecia valerianata (Hübner, 1813)
Eupithecia assimilata Doubleday, 1856
Eupithecia vulgata (Haworth, 1809)
Eupithecia immundata (Lienig & Zeller, 1846)
Eupithecia thalictrata (Püngeler, 1902)
Eupithecia addictata Dietze, 1908
Eupithecia exiguata (Hübner, 1813)
Eupithecia denotata (Hübner, 1813)
Eupithecia millefoliata Rössler, 1866
Eupithecia icterata (Villers, 1789)
Eupithecia succenturiata (Linnaeus, 1758)
Eupithecia subumbrata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Eupithecia orphnata W. Petersen, 1909
Eupithecia subfuscata (Haworth, 1809)

Odezia atrata (Linnaeus, 1758)
Carsia sororiata (Hübner, 1813)
Aplocera plagiata (Linnaeus, 1758)
Aplocera efformata (Guenée, 1857)
Aplocera praeformata (Hübner, 1826)
Chesias legatella (Denis & Schiffermüller, 1775)
Chesias rufata (Fabricius, 1775)
Lithostege griseata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Lithostege farinata (Hufnagel, 1767)
Lobophora halterata (Hufnagel, 1767)
Pterapherapteryx sexalata (Retzius, 1783)
Nothocasis sertata (Hübner, 1817)
Acasis appensata (Eversmann, 1842)
Acasis viretata (Hübner, 1799)
Trichopteryx polycommata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Trichopteryx carpinata (Borkhausen, 1794)

Archierinae

Archiearis parthenias (Linnaeus, 1761)
Archiearis notha (Hübner, 1803)

Ennominae

Abraxas grossulariata (Linnaeus, 1758)
Abraxas sylvata (Scopoli, 1763)
Ligdia adustata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Lomaspilis marginata (Linnaeus, 1758)
Lomaspilis opis Butler, 1878
Stegania cararia (Hübner, 1790)
Stegania trimaculata (Villers, 1789)
Narraga fasciolaria (Hufnagel, 1767)
Heliomata glarearia (Denis & Schiffermüller, 1775)
Isturgia arenacearia (Denis & Schiffermüller, 1775)
Macaria notata (Linnaeus, 1758)
Macaria alternata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Macaria signaria (Hübner, 1809)
Macaria liturata (Clerck, 1759)
Macaria wauaria (Linnaeus, 1758)
Macaria artesiaria (Denis & Schiffermüller, 1775)
Macaria carbonaria (Clerck, 1759)
Macaria fusca (Thunberg, 1792)
Macaria brunneata (Thunberg, 1784)
Macaria loricaria (Eversmann, 1837)
Chiasmia clathrata (Linnaeus, 1758)
Apocheima hispidaria (Denis & Schiffermüller, 1775)
Phigalia pilosaria (Denis & Schiffermüller, 1775)
Lycia hirtaria (Clerck, 1759)
Lycia lapponaria (Boisduval, 1840)
Lycia zonaria (Denis & Schiffermüller, 1775)

Lycia pomonaria (Hübner, 1790)
Biston strataria (Hufnagel, 1767)
Biston betularia (Linnaeus, 1758)
Agriopis leucophaearia (Denis & Schiffermüller, 1775)
Agriopis aurantiaria (Hübner, 1799)
Agriopis marginaria (Fabricius, 1776)
Erannis defoliaria (Clerck, 1759)
Synopsis sociaria (Hübner, 1799)
Peribatodes rhomboidaria (Denis & Schiffermüller, 1775)
Peribatodes secundaria (Denis & Schiffermüller, 1775)
Peribatodes ilicaria (Geyer, 1833)
Selidosema brunnearia (Villers, 1789)
Ascotis selenaria (Denis & Schiffermüller, 1775)
Cleora cinctaria (Denis & Schiffermüller, 1775)
Deileptenia ribeata (Clerck, 1759)
Alcis repandata (Linnaeus, 1758)
Alcis deversata (Staudinger, 1892)
Alcis jubata (Thunberg, 1788)
Arichanna melanaria (Linnaeus, 1758)
Hypomecis roboraria (Denis & Schiffermüller, 1775)
Hypomecis punctinalis (Scopoli, 1763)
Fagivorina arenaria (Hufnagel, 1767)
Ectropis crepuscularia (Denis & Schiffermüller, 1775)
Paradarisa consonaria (Hübner, 1799)
Parectropis similaria (Hufnagel, 1767)
Aethalura punctulata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Ematurga atomaria (Linnaeus, 1758)
Bupalus piniaria (Linnaeus, 1758)
Petrophora chlorosata (Scopoli, 1763)
Pachynemia hippocastanaria (Hübner, 1799)
Plagodis pulveraria (Linnaeus, 1758)
Plagodis dolabraria (Linnaeus, 1767)
Epione repandaria (Hufnagel, 1767)
Epione vespertaria (Linnaeus, 1767)
Cepphis advenaria (Hübner, 1790)
Pseudopanthera macularia (Linnaeus, 1758)
Opisthograptis luteolata (Linnaeus, 1758)
Epirranthis diversata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Apeira syringaria (Linnaeus, 1758)
Ennomos autumnaria (Werneburg, 1859)
Ennomos quercinaria (Hufnagel, 1767)
Ennomos alniaria (Linnaeus, 1758)
Ennomos fuscantaria (Haworth, 1809)
Ennomos erosaria (Denis & Schiffermüller, 1775)
Selenia dentaria (Fabricius, 1775)
Selenia lunularia (Hübner, 1788)
Selenia tetralunaria (Hufnagel, 1767)
Artiora evonymaria (Denis & Schiffermüller, 1775)
Odontopera bidentata (Clerck, 1759)
Crocallis elinguaris (Linnaeus, 1758)

Ourapteryx sambucaria (Linnaeus, 1758)
Colotois pennaria (Linnaeus, 1761)
Alsophila aescularia (Denis & Schiffermüller, 1775)
Cabera pusaria (Linnaeus, 1758)
Cabera leptographa Wehrli, 1936
Cabera exanthemata (Scopoli, 1763)
Lomographa bimaculata (Fabricius, 1775)
Lomographa temerata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Aleucis distinctata (Herrich-Schäffer, 1839)
Theria rupicaprararia (Denis & Schiffermüller, 1775)
Theria primaria (Haworth, 1809)
Campaea margaritaria (Linnaeus, 1761)
Hylaea fasciaria (Linnaeus, 1758)
Pungeleria capreolaria (Denis & Schiffermüller, 1775)
Hypoxystis pluviaria (Fabricius, 1775)
Angerona prunaria (Linnaeus, 1758)
Siona lineata (Scopoli, 1763)
Chariaspilates formosaria (Eversmann, 1837)
Aspitates gilvaria (Denis & Schiffermüller, 1775)
Aspitates ochrearia (Rossi, 1794)
Dyscia fagaria (Thunberg, 1784)
Perconia strigillaria (Hübner, 1787)
Gnophos obfuscata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Charissa obscurata (Denis & Schiffermüller, 1775)
Charissa ambiguata (Duponchel, 1830)
Elophos vittaria (Thunberg, 1788)
Glacies coracina (Esper, 1805)
Cleorodes lichenaria (Hufnagel, 1767)

Geometrinae

Pseudoterpna pruinata (Hufnagel, 1767)
Geometra papilionaria (Linnaeus, 1758)
Comibaena bajularia (Denis & Schiffermüller, 1775)
Thetidia smaragdaria (Fabricius, 1787)
Hemithea aestivaria (Hübner, 1789)
Chlorissa viridata (Linnaeus, 1758)
Chlorissa cloraria (Hübner, 1813)
Thalera fimbrialis (Scopoli, 1763)
Hemistola chrysoprasaria (Esper, 1795)
Jodis lactearia (Linnaeus, 1758)
Jodis putata (Linnaeus, 1758)
Phaiogramma etruscaria (Zeller, 1849)

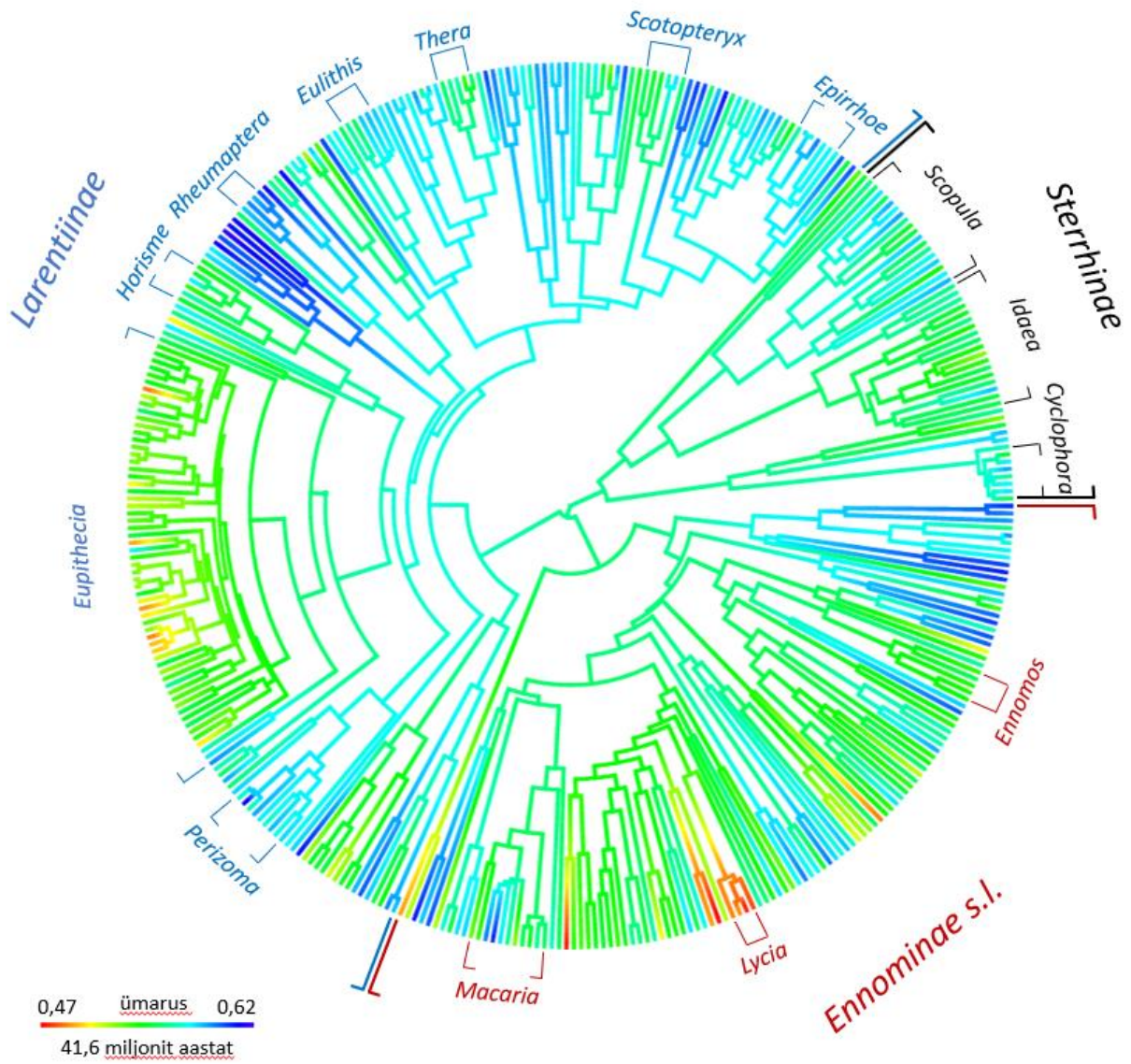
Lisa 2. Browni liikumise ja Pageli evolutsioonimudelitel põhinevate fülogeneetiliste regressioonanalüüside tulemused

Mudel	Browni liikumine				Pagel			
	Isased		Emased		Isased		Emased	
	AIC	p	AIC	p	AIC	p	AIC	p
sihvaku ~ kehamass	1458,9	0,62	-1382,7	0,98	-1651,1	0,029	-1500,7	0,024
ümarus ~ kehamass*	-1522,7	0,57	-1459,5	0,23	-1659,9	0,0082	-1533,5	0,014
laiuskese ~ kehamass	-296,2	0,029	-220,6	0,20	-429,5	0,043	-330,2	0,50
tipunurk ~ kehamass	2625,9	0,017	2664,2	0,050	2509,7	<0,0001	2590,8	0,0014
lõigud 1 ~ kehamass	-616,5	0,011	-544,5	<0,001	-707,1	0,0055	-635,2	0,0028
lõigud 2 ~ kehamass	-275,4	0,069	-283,3	0,050	-396,6	0,0013	-359,5	0,008
lõigud 3 ~ kehamass	-325,6	0,34	-234,5	0,0052	-465,7	0,7273	-339,5	0,77
nurk 1 ~ kehamass	2078,2	0,57	2081,6	0,16	1989,5	0,5211	1986,2	0,034
nurk 2 ~ kehamass	2710,2	0,60	2532,8	0,080	2480,3	0,0541	2398,6	0,001
nurk 3 ~ kehamass	2715,8	0,44	2511,9	0,30	2484,2	0,0229	2398,6	0,001
ees/tagatiib ~ kehamass	-606,0	0,14	-561,5	0,59	-685,2	0,0586	-647,0	0,93
sihvaku ~ pöördsuvisus	-1461,0	0,13	-1383,6	0,36	-1662,7	<0,0001	-1506,5	0,001
ümarus ~ pöördsuvisus	-1523,8	0,24	-1461,9	0,049	-1665,1	<0,0001	-1538,3	0,0011
laiuskese ~ pöördsuvisus	-292,79	0,24	-220,5	0,22	-425,9	0,5569	-330,0	0,58
tipunurk ~ pöördsuvisus	2628,9	0,097	2659,8	0,0042	2520,7	0,0494	2585,7	<0,0001
lõigud 1 ~ pöördsuvisus	-609,9	0,87	-528,7	0,38	-701,3	0,1594	-626,6	0,53

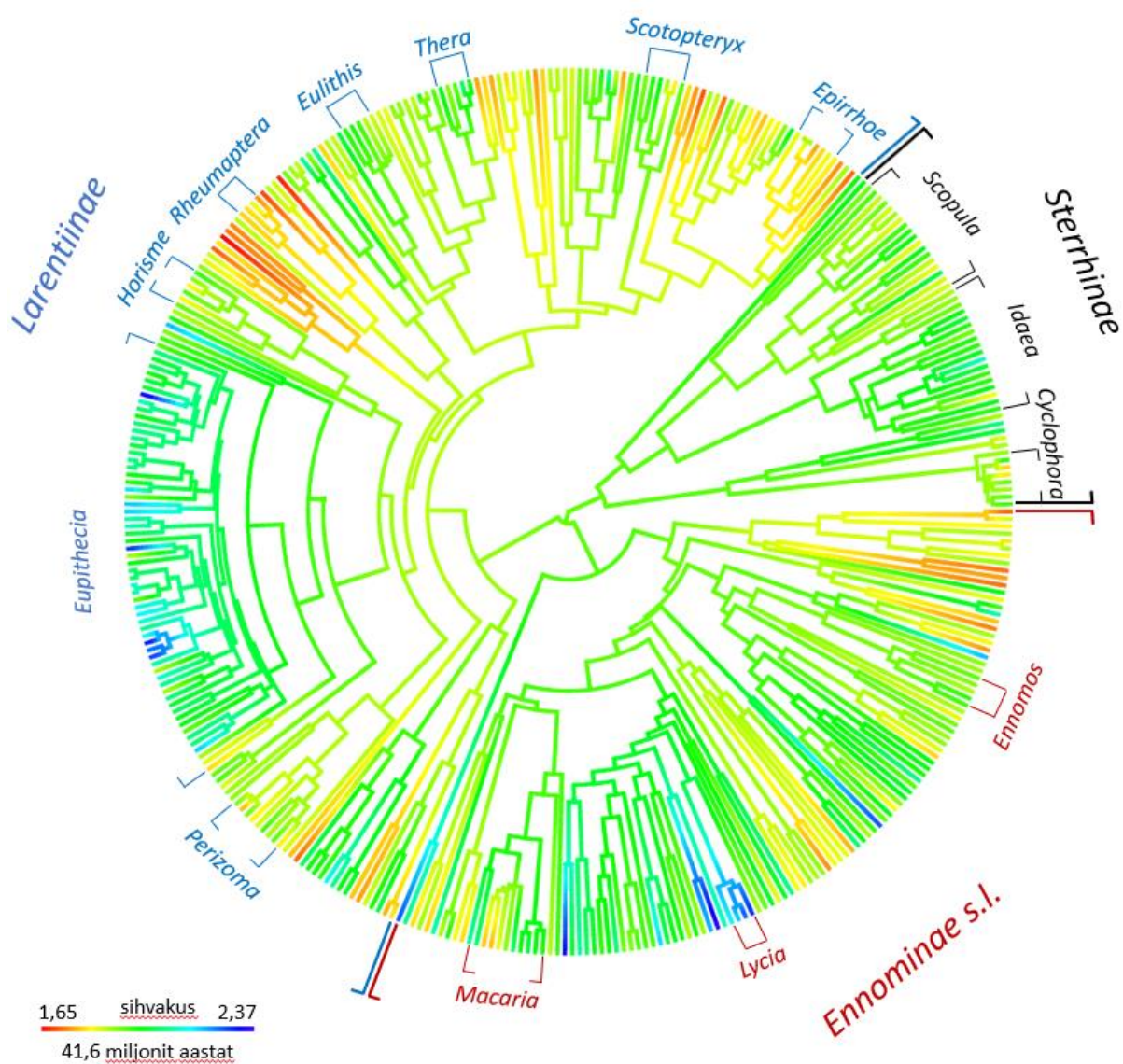
Mudel	Browni liikumine				Pagel			
	Isased		Emased		Isased		Emased	
	AIC	p	AIC	p	AIC	p	AIC	p
lõigud 2 ~ pöördsuvisus	-275,6	0,060	-280,6	0,27	-403,3	<0,0001	-358,1	0,018
lõigud 3 ~ pöördsuvisus	-327,0	0,13	-226,7	0,98	-471,4	0,0162	-342,4	0,079
nurk 1 ~ pöördsuvisus	2067,3	<0,0001	2083,4	0,70	1982,9	0,0076	1988,8	0,16
nurk 2 ~ pöördsuvisus	2704,9	0,019	2525,9	0,0017	480,0	0,0429	402,0	0,0061
nurk 3 ~ pöördsuvisus	2715,6	0,36	2503,8	0,0024	2488,4	0,5949	331,3	0,057
ees/tagatiib ~ pöördsuvisus	-604,3	0,49	-561,8	0,41	684,4	0,0901	-648,1	0,30
sihvakus ~ metsalembes	-1461,7	0,085	-1387,5	0,030	-1658,8	<0,0001	-1507,0	<0,0001
ümarus ~ metsalembes	-1525,8	0,063	-1465,7	0,0058	-1667,9	<0,0001	-1541,9	<0,0001
laiuskese ~ metsalembes	-292,8	0,24	-219,1	0,70	-425,6	0,7489	-331,1	0,24
tipunurk ~ metsalembes	2631,7	0,98	2667,5	0,43	524,5	0,8475	2600,8	0,84
lõigud 1 ~ metsalembes	-610,1	0,63	-528,4	0,49	-699,4	0,8236	-626,8	0,45
lõigud 2 ~ metsalembes	-274,3	0,14	-285,0	0,018	-394,8	0,0043	-364,4	<0,0001
lõigud 3 ~ metsalembes	-331,9	0,0077	-229,8	0,081	-482,7	<0,0001	-348,0	0,0035
nurk 1 ~ metsalembes	2071,7	0,0093	2078,5	0,026	982,2	0,0053	1983,0	0,0049
nurk 2 ~ metsalembes	2709,8	0,44	2535,8	0,79	2482,7	0,2365	2407,0	0,11
nurk 3 ~ metsalembes	2716,3	0,74	2510,8	0,13	2488,2	0,489	2334,7	0,63
ees/tagatiib ~ metsalembes	-623,3	<0,0001	-593,1	<0,001	-705,4	<0,0001	-694,3	<0,0001

* Jämedas kirjas on esile toodud mudelid, milles vähemalt ühel sugupoolel leiti väiksema AIC skooriga mudelis oluline ($p < 0,01$) seos.

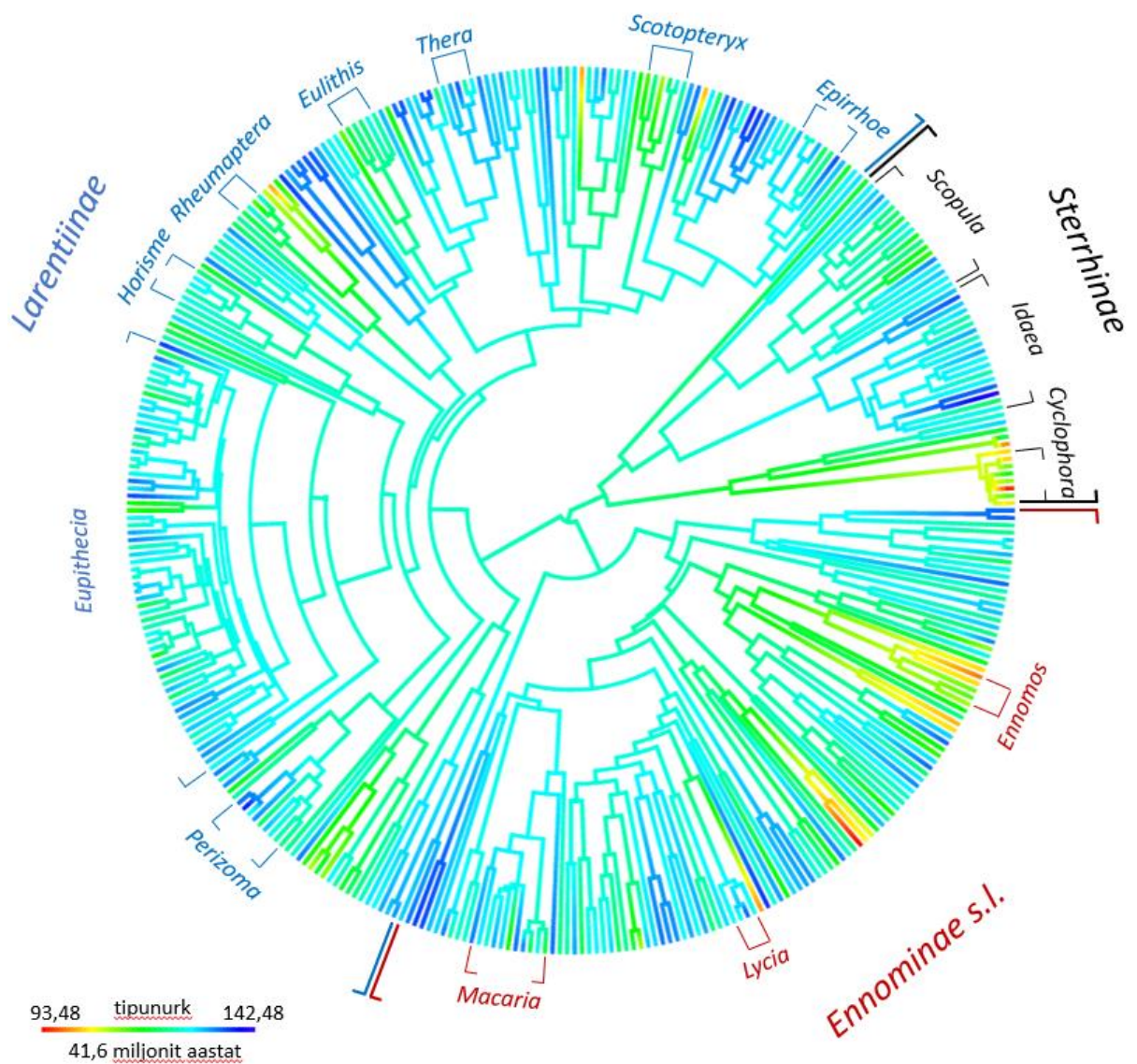
Lisa 3. Vaksiklaste tiivaparaameetrite, kehamassi, fenoloogia ja elupaigaeelistuse evolutsiooni illustreerivad diagrammid



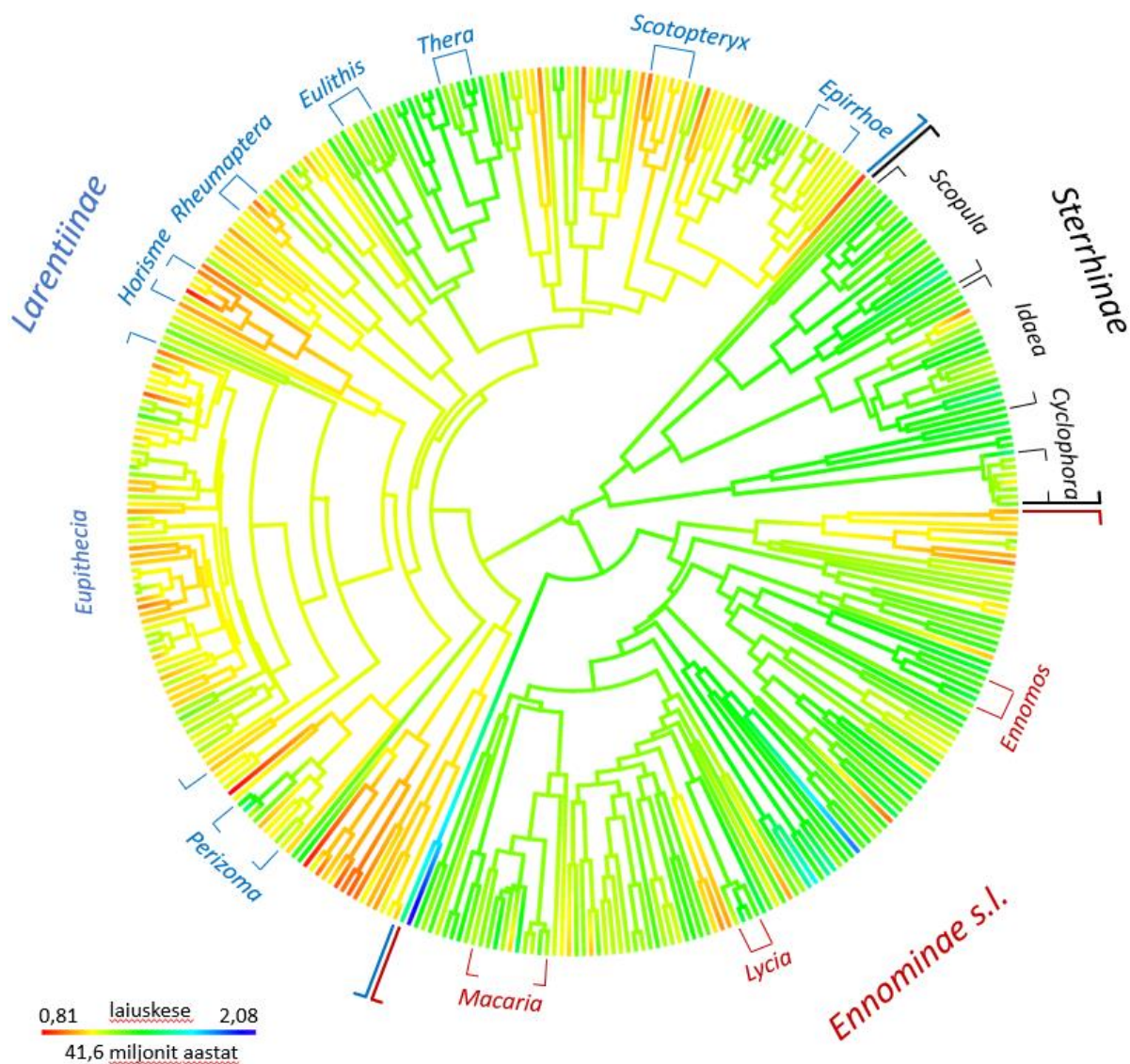
Joonis L1. Tiiva ümarus isastel vaksikutel. Tunnuse evolutsiooni illustreerival diagrammil on välja toodud alamsugukonnad (*Sterrhinae*, *Ennominae sensu lato*, *Larentiinae*) ning suuremad perekonnad.



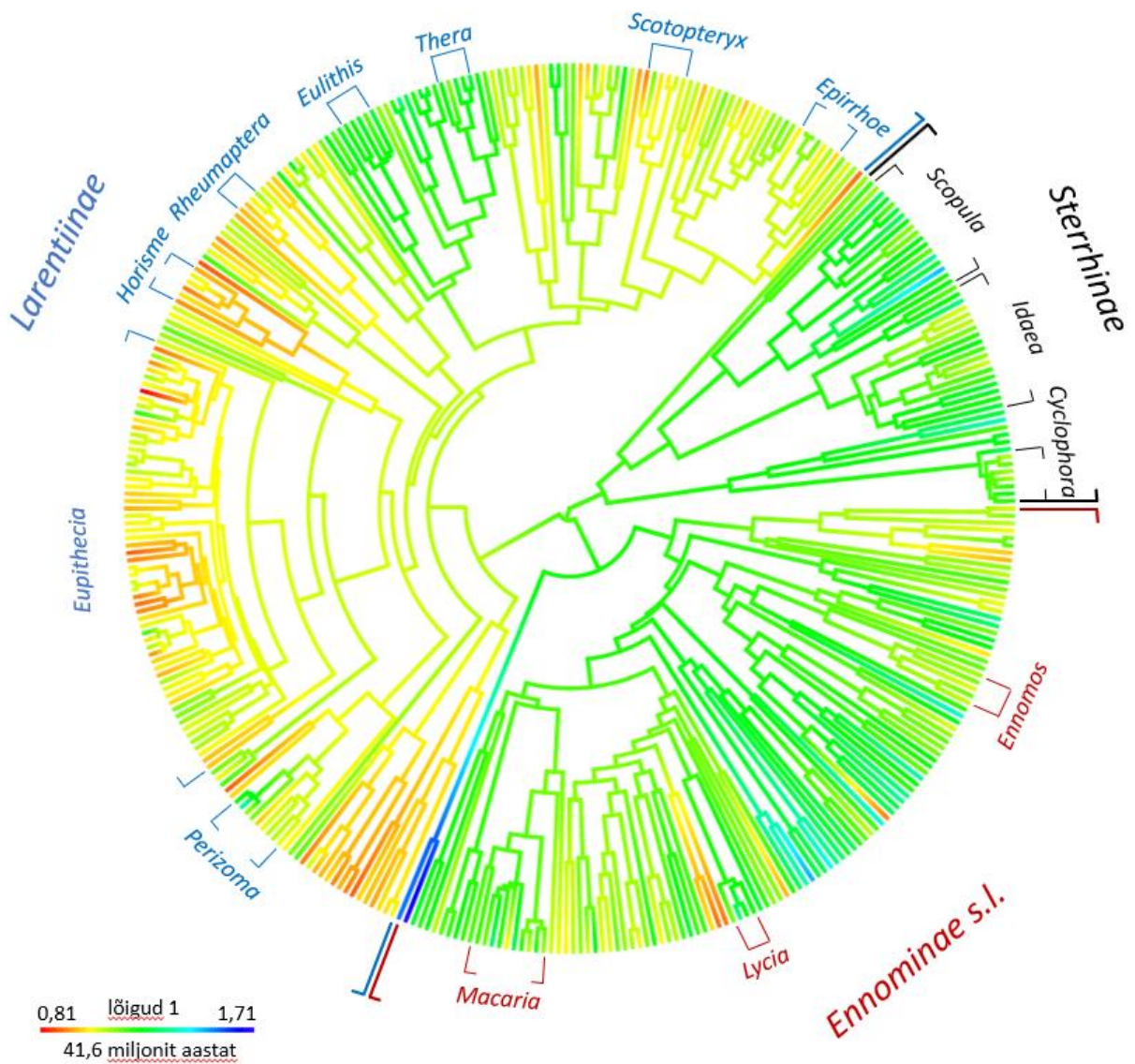
Joonis L2. Tiiva sihvakus ehk tiiva pikkuse ja laiuse suhe isastel vaksikutel. Tunnuse evolutsiooni illustreerival diagrammil on välja toodud alamsugukonnad (*Sterrhinae*, *Ennominae sensu lato*, *Larentiinae*) ning suuremad perekonnad.



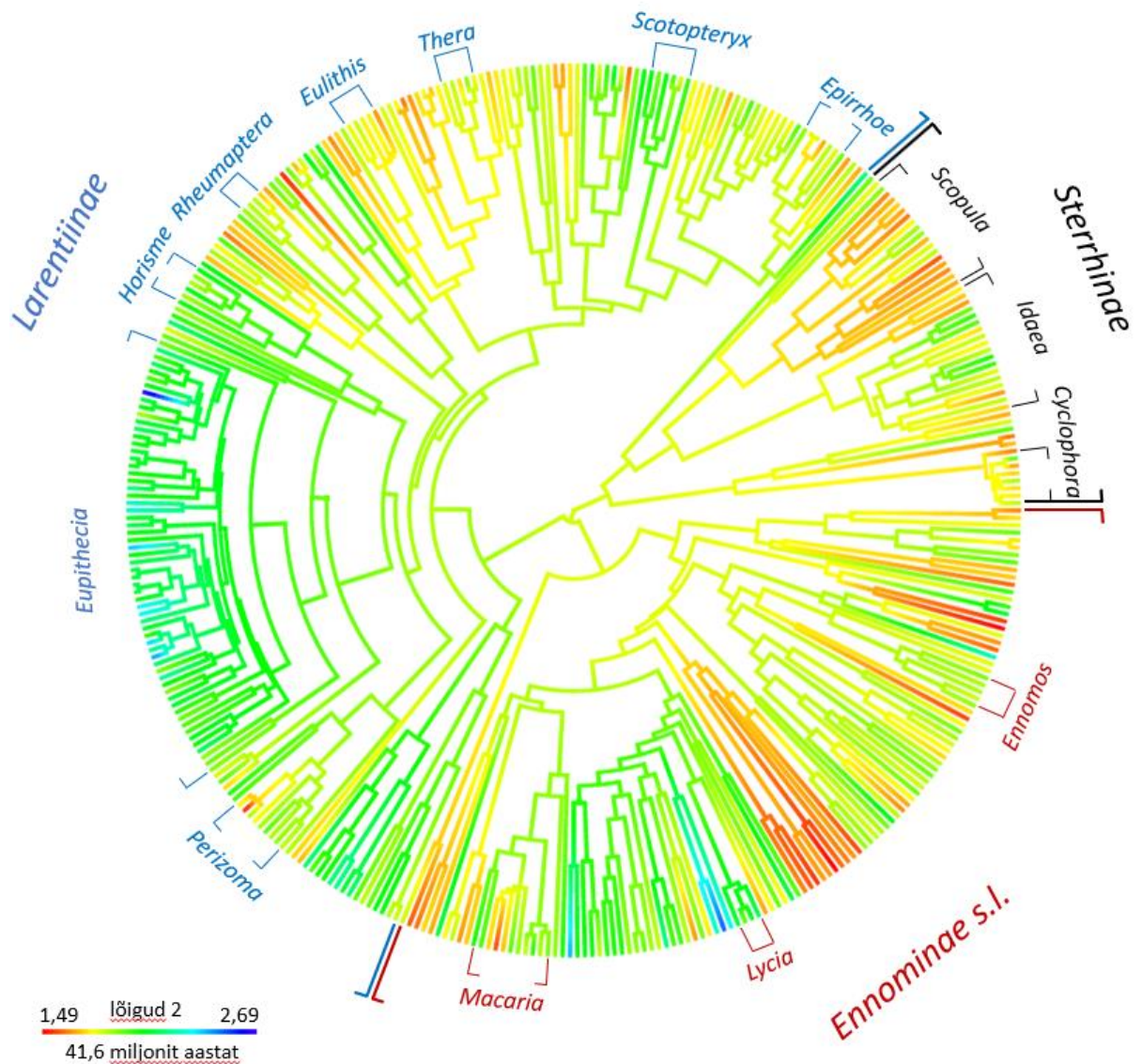
Joonis L3. Tipunurk ehk tiiva tipuosa teravus isastel vaksikutel. Tunnuse evolutsiooni illustreerival diagrammil on välja toodud alamsugukonnad (*Sterrhinae*, *Ennominae sensu lato*, *Larentiinae*) ning suuremad perekonnad.



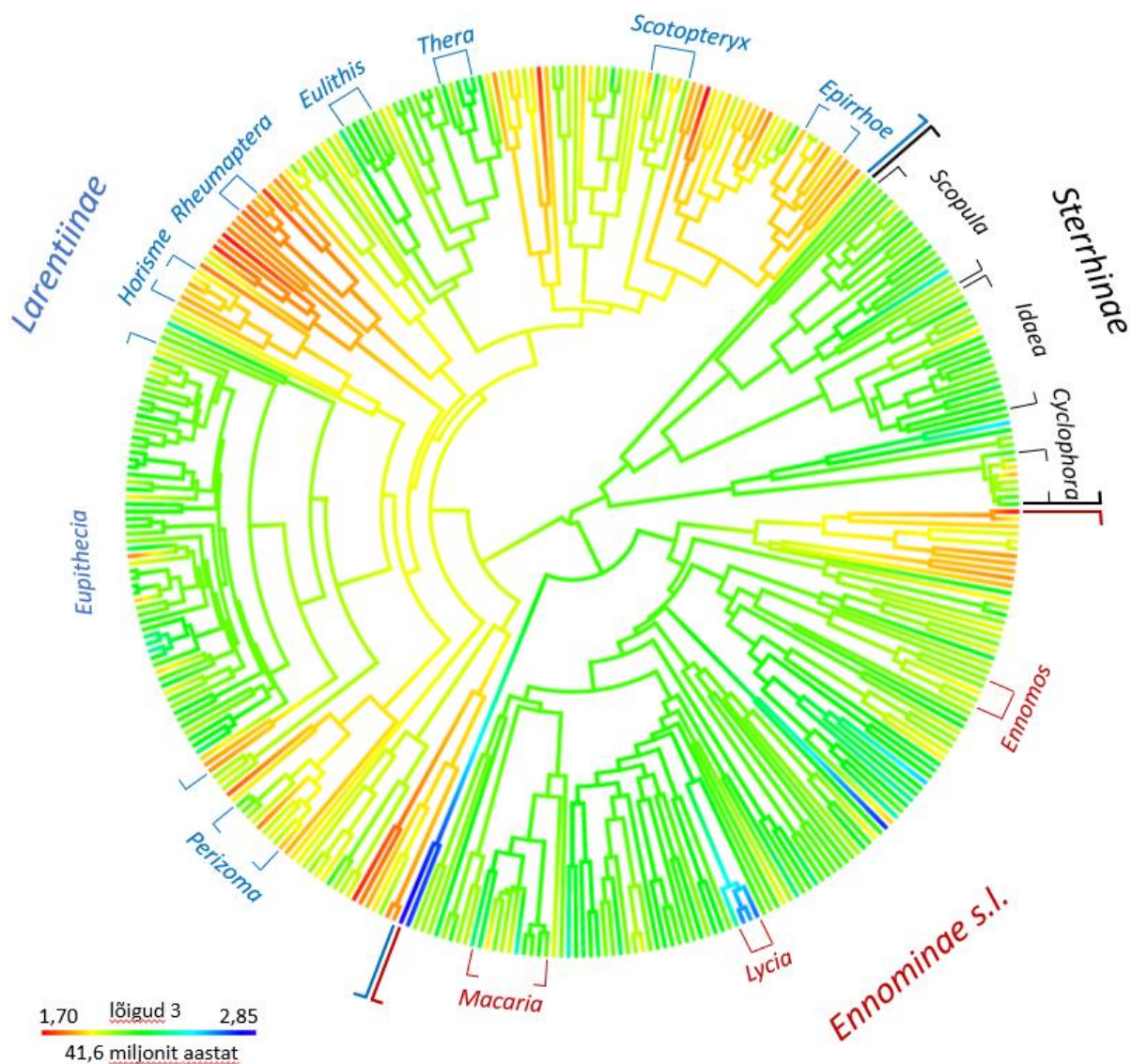
Joonis L4. Tiiva laiuskese isastel vaksikutel. Tunnuse suure väärtusega liikidel on tiiva kõige laiem osa koondunud tiivatipu suunas. Tunnuse evolutsiooni illustreerival diagrammil on välja toodud alamsugukonnad (*Sterrhinae*, *Ennominae sensu lato*, *Larentiinae*) ning suuremad perekonnad.



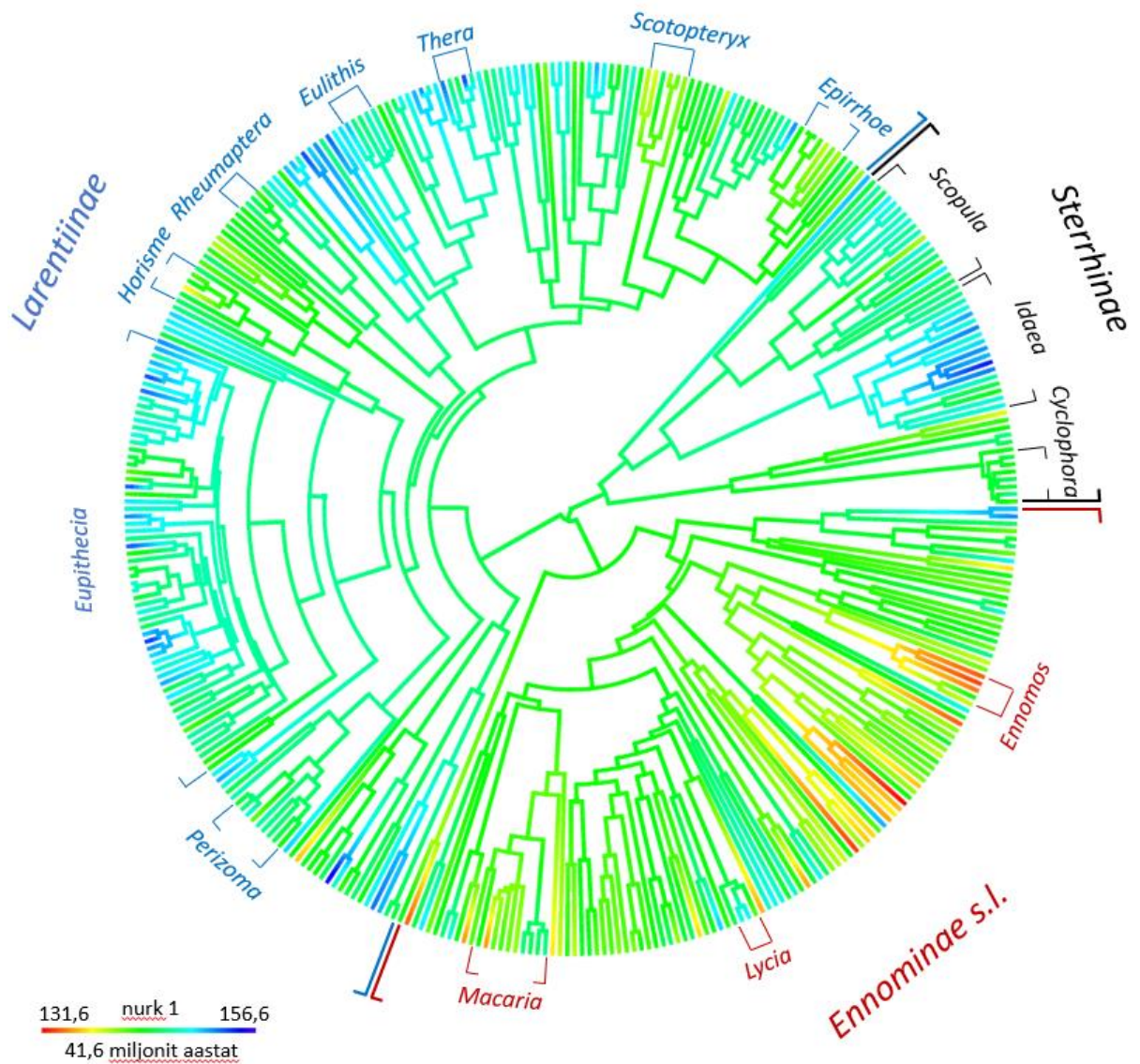
Joonis L5. Tiiva tsentrist kannani ja tipuni ulatuvate lõikute pikkuste jagatis ehk lõigud 1 isastel vaksikutel. Tunnuse evolutsiooni illustreerival diagrammil on välja toodud alamsugukonnad (*Sterrhinae*, *Ennominae sensu lato*, *Larentiinae*) ning suuremad perekonnad.



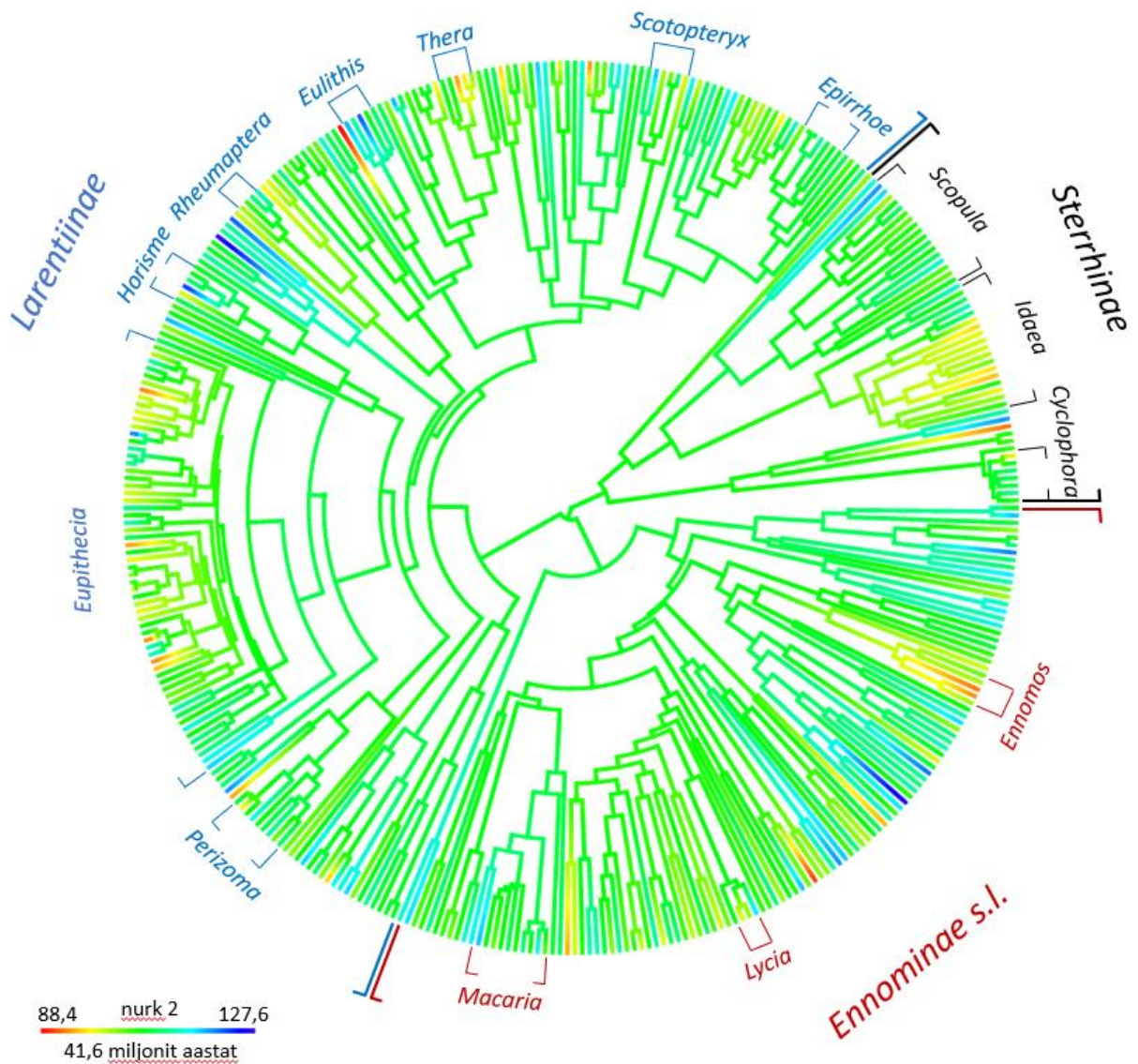
Joonis L6. Tiiva tsentrist tipuni ja taganurgani ulatuvate lõikute pikkuste jagatis ehk lõigud 2 isastel vaksikutel. Tunnuse evolutsiooni illustreerival diagrammil on välja toodud alamsugukonnad (*Sterrhinae*, *Ennominae sensu lato*, *Larentiinae*) ning suuremad perekonnad.



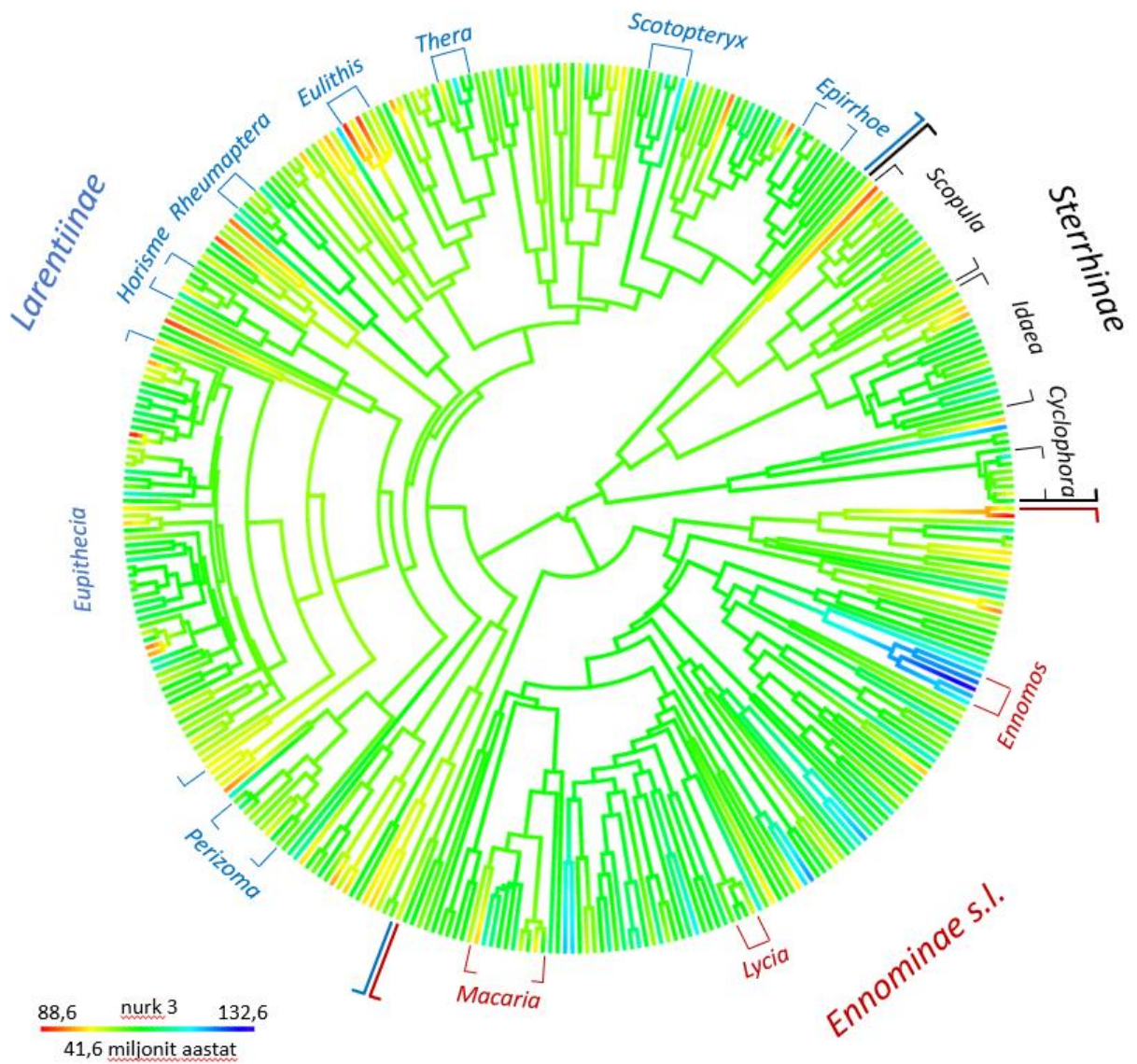
Joonis L7. Tiiva tsentrist kannani ja taganurgani ulatuvate lõikute pikkuste jagatis ehk lõigud 3 isastel vaksikutel. Tunnuse evolutsiooni illustreerival diagrammil on välja toodud alamsugukonnad (*Sterrhinae*, *Ennominae sensu lato*, *Larentiinae*) ning suuremad perekonnad.



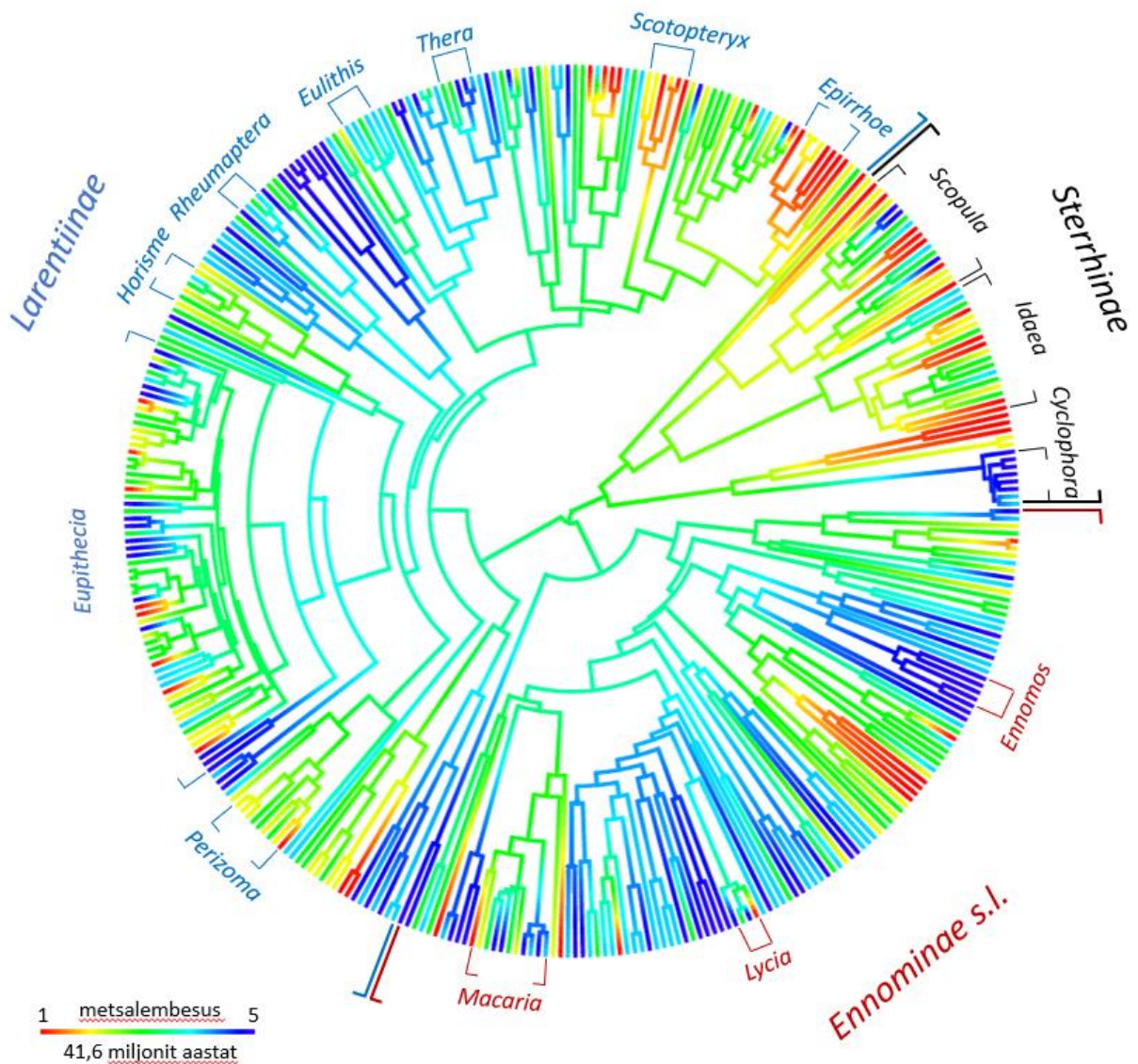
Joonis L8. Tiiva tsentrist kannani ja tipunurgani ulatuvate lõikute vaheline nurk ehk nurk 1 isastel vaksikutel. Tunnuse evolutsiooni illustreerival diagrammil on välja toodud alamsugukonnad (*Sterrhinae*, *Ennominae sensu lato*, *Larentiinae*) ning suuremad perekonnad.



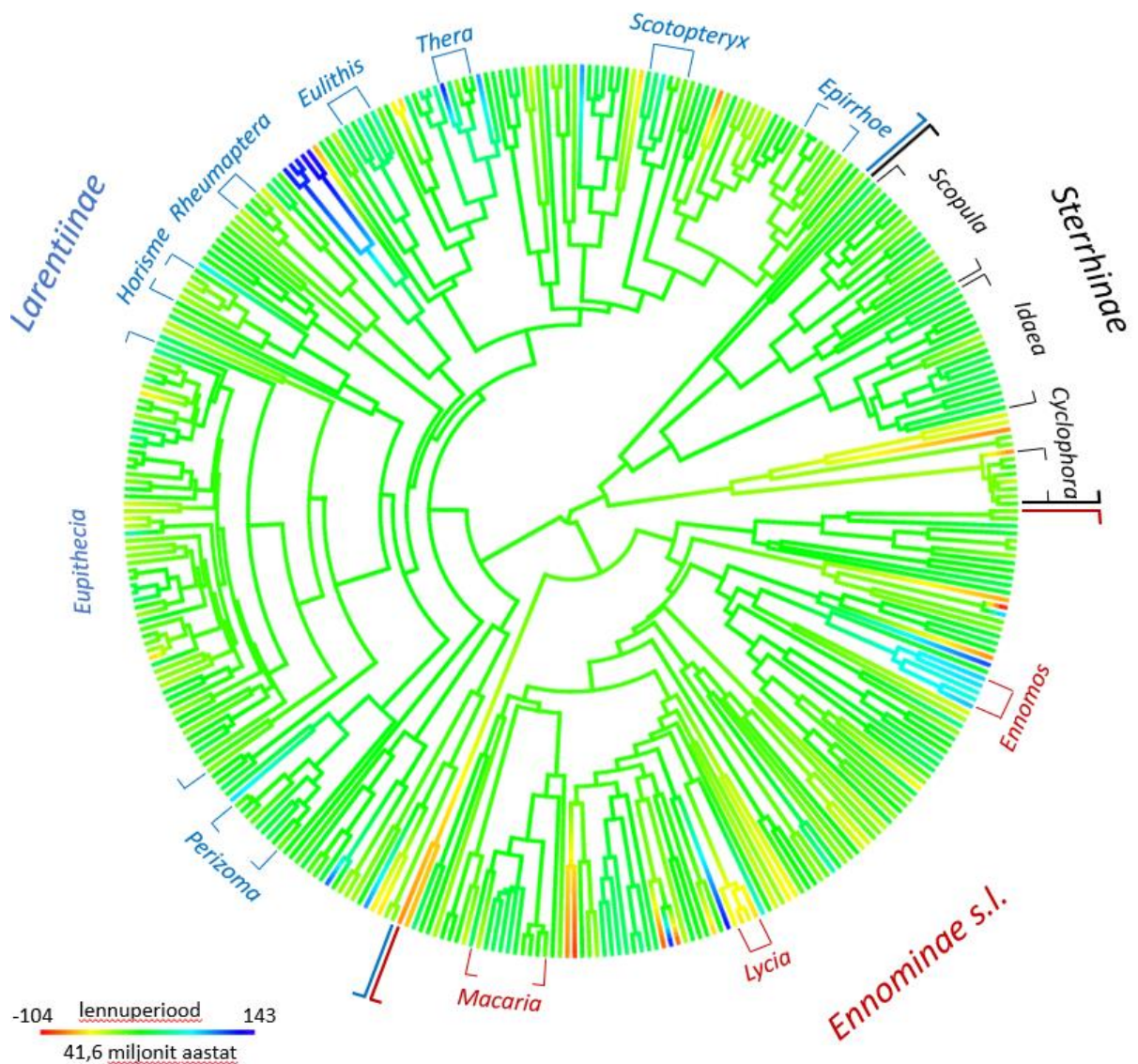
Joonis L9. Tiiva tsentrist tipuni ja taganurgani ulatuvate lõikute vaheline nurk ehk nurk 2 isastel vaksikutel. Tunnuse evolutsiooni illustreerival diagrammil on välja toodud alamsugukonnad (*Sterrhinae*, *Ennominae sensu lato*, *Larentiinae*) ning suuremad perekonnad.



Joonis L10. Tiiva tsentrist kannani ja taganurgani ulatuvate lõikute vaheline nurk ehk nurk 3 isastel vaksikutel. Tunnuse evolutsiooni illustreerival diagrammil on välja toodud alamsugukonnad (*Sterrhinae*, *Ennominae sensu lato*, *Larentiinae*) ning suuremad perekonnad.



Joonis L11. Metsalembesuse evolutsioon vaksiklaste sugukonnas. Metsalembesuse skaala (1-5): 1= rangelt avamaastikuliik, 5 = rangelt metsaliik. Tunnuse evolutsiooni illustreerival diagrammil on välja toodud alamsugukonnad (*Sterrhinae*, *Ennominae sensu lato*, *Larentiinae*) ning suuremad perekonnad.



Joonis L12. Fenoloogia evolutsioon vaksiklaste sugukonnas. Tunnuse evolutsiooni illustreerival diagrammil on toodud valmiku keskmise lennuaja kaugus päevades kesksuvest; tunnuse suure negatiivse väärtusega liigid lendavad kevadel ning suure positiivse väärtusega liigid sügisel. Välja on toodud alamsugukonnad (*Sterrhinae*, *Ennominae sensu lato*, *Larentiinae*) ning suuremad perekonnad.

Lisa 4. Fülogeneetiline signaal alamsugukondades

	<i>Ennominae</i>		<i>Sterrhinae</i>		<i>Larentiinae</i>	
	λ	95% usaldusintervall	λ	95% usaldusintervall	λ	95% usaldusintervall
sihvakus	0,59*	0,27–0,83	0,25	NA–0,79	0,68	0,48–0,84
ümarus	0,90	0,71–0,98	0,39	0,02–0,84	0,63	0,43–0,79
laiuskese	0,38	0,10–0,69	NA	NA	0,54	0,30–0,75
tipunurk	0,75	0,49–0,91	0,54	0,27–0,78	0,75	0,47–0,91
lõigud1	0,80	0,47–0,97	0,66	NA–0,95	0,61	0,42–0,77
lõigud2	0,94	0,76–NA	0,48	NA–0,87	0,59	0,39–0,76
lõigud3	0,79	0,43–0,99	NA	NA	0,71	0,52–0,85
nurk1	0,64	0,28–0,88	0,91	0,61–0,99	0,69	0,49–0,83
nurk2	0,33	0,047–0,65	0,47	NA–0,89	0,06	NA–0,30
nurk3	0,55	0,23–0,80	NA	NA–0,57	0	NA–0,28
ees/tagatiib	0,47	0,22–0,72	0,80	0,50–0,95	0,89	0,78–0,94

*tabelis on esitatud λ väärtused isaste vaksikute tiivapameetrites; emaste tiivakuju fülogeneetilises signaalis ei olnud isastega võrreldes kvalitatiivseid erinevusi.

Lisa 5. Ühe sõltumatu muutujaga fülogeneetilise regressioonanalüüsi tulemused alamsugukondades

mudel	<i>Ennominae</i>				<i>Sterrhinae</i>				<i>Larentiinae</i>			
	isased		emased		isased		emased		isased		emased	
	s*	p	s	p	s	p	s	p	s	p	s	p
ümarus ~ kehamass	-	0,14	-	0,026	0,36		0,76		-	0,30		0,36
tipunurk ~ kehamass	-	0,0028	-	0,047	-	0,061		0,62	-	0,10	-	0,0062
lõigud 1 ~ kehamass	-	0,018	-	0,017	-	0,0051	-	0,0051		0,89		0,89
lõigud 2 ~ kehamass	+	0,039	+	0,025	+	0,0025		0,274		0,33		0,50
nurk 2 ~ kehamass	-	0,093	-	0,0027		0,32		0,26		0,15		0,035
nurk 3 ~ kehamass		0,21	+	<0,001		0,052		0,54		0,30		0,18
sihvakus ~ pöördsuvisus		0,069	+	0,0022		0,049		0,50	+	0,0022		0,05
ümarus ~ pöördsuvisus		0,13	-	0,0031		0,064		0,13		0,017		0,083
tipunurk ~ pöördsuvisus		0,47	-	0,0012		0,55		0,045		0,075		0,089
lõigud2 ~ pöördsuvisus	+	0,0097	+	0,0049		0,56		0,48	+	0,0053		0,33
nurk 1 ~ pöördsuvisus		0,16		0,20		0,92		0,62	+	<0,001	+	0,010
sihvakus ~ metsalembebus		0,091		0,26		0,082		0,25	-	0,005	-	0,0033
ümarus ~ metsalembebus		0,24		0,37		0,24		0,19	+	<0,001	+	<0,001
lõigud 2 ~ metsalembebus		0,10	-	0,012		0,31		0,30		0,019	-	0,010
lõigud 3 ~ metsalembebus		0,016		0,167		0,18		0,19	-	0,0017		0,014
nurk 1 ~ metsalembebus	+	0,0029		0,093		0,86		0,32		0,15		0,76
ees/tagatiib ~ metsalembebus	+	<0,001	+	<0,001		0,68		0,057	+	<0,001	+	<0,001

*seose suund (positiivne või negatiivne), märgitud seoste kohta, mille $p < 0,01$. Jämeda kirjaga on esile tõstetud seosed, mille $p < 0,01$.

Lisa 6. Kahe sõltumatu muutujaga fülogeneetilise regressioonanalüüsi tulemused

mudel	<i>Geometridae</i>		<i>Ennominae</i>		<i>Sterrhinae</i>		<i>Larentiinae</i>	
	isased p	emased p	isased p	emased p	isased p	emased p	isased p	emased p
ümarus ~								
kehamass +	0,0083	0,024	0,093	0,029	0,32	0,77	0,41	0,50
pöördsuvisus	<0,001	0,0018	0,082	0,0036	0,064	0,13	0,022	0,11
tipunurk ~								
kehamass +	<0,001	0,0029	0,0034	0,058	0,061	0,68	0,14	0,011
pöördsuvisus	0,092	0,0002	0,59	0,0015	0,52	0,049	0,10	0,17
lõigud 1 ~								
kehamass +	0,0070	0,0032	0,022	0,020	0,0060	0,011	0,97	0,23
pöördsuvisus	0,21	0,69	0,10	0,43	0,26	0,29	0,35	0,80
lõigud 2 ~								
kehamass +	0,0019	0,013	0,025	0,020	0,0024	0,27	0,49	0,59
pöördsuvisus	<0,001	0,029	0,0062	0,0043	0,46	0,47	0,0071	0,37
nurk 2 ~								
kehamass +	0,099	0,0029	0,14	0,0093	0,36	0,7600	0,21	0,079
pöördsuvisus	0,079	0,019	0,12	0,30	0,375	0,1751	0,49	0,038
nurk 3 ~								
kehamass +	0,027	0,0023	0,31	0,0045	0,0018	0,55	0,11	0,21
pöördsuvisus	0,79	0,1413	0,027	0,047	0,023	0,12	0,017	0,67
sihvaku ~								
pöördsuvisus +	<0,001	0,0017	0,059	0,0035	0,042	0,51	0,0030	0,068
kehamass	0,036	0,042	0,25	0,036	0,065	0,81	0,34	0,53
nurk 1 ~								
pöördsuvisus +	0,0084	0,22	0,16	0,17	0,78	0,80	<0,001	0,02
kehamass	0,62	0,044	0,86	0,18	0,0050	0,15	0,87	0,075
sihvaku ~								
metsalembes	<0,001	<0,001	0,062	0,14	0,062	0,26	0,0052	0,0031
+ kehamass	0,011	<0,001	0,18	0,013	0,051	0,86	0,24	0,33
ümarus ~								
metsalembes	<0,001	<0,001	0,14	0,20	0,20	0,20	<0,001	<0,001
+ kehamass	0,002	0,0028	0,079	0,016	0,29	0,81	0,31	0,31
lõigud 2 ~								
metsalembes	0,0014	<0,001	0,047	0,0023	0,12	0,27	0,020	0,011
+ kehamass	<0,001	0,0018	0,018	0,0043	0,0013	0,25	0,35	0,49
lõigud 3 ~								
metsalembes	<0,001	0,0037	0,021	0,15	0,022	0,081	0,0018	0,014
+ kehamass	0,97	0,98	0,51	0,66	0,71	0,0071	0,44	0,82
Nurk 1 ~								
metsalembes	0,0060	0,0096	0,022	0,0053	0,15	0,91	0,15	0,09
+ kehamass	0,67	0,067	0,83	0,50	0,0082	0,14	0,70	0,040
sihvaku ~								
metsalembes	<0,001	<0,001	0,089	0,28	0,12	0,25	0,0023	0,0024
+ pöördsuvisus	<0,001	<0,001	0,06	0,0023	0,071	0,51	0,0010	0,036
ümarus ~								
metsalembes	<0,001	<0,001	0,22	0,40	0,31	0,20	<0,001	<0,001
+ pöördsuvisus	<0,001	<0,001	0,11	0,0032	0,084	0,13	0,0063	0,053
lõigud 2 ~								
metsalembes	0,0021	<0,001	0,091	0,014	0,34	0,30	0,0096	0,0099
+ pöördsuvisus	<0,001	0,014	0,0079	0,0057	0,63	0,48	0,0029	0,29
lõigud 3 ~								
metsalembes	<0,001	0,0032	0,017	0,15	0,036	0,21	0,0013	0,012
+ fenoloogia	0,013	0,071	0,60	0,086	0,017	0,84	0,41	0,20
lõigud 3 ~								
metsalembes	0,0056	0,0048	0,021	0,0030	0,087	0,88	0,17	0,066
+ pöördsuvisus	0,0079	0,15	0,15	0,22	0,88	0,62	<0,001	0,0091
ees/tagatiib ~								
metsalembes	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,63	0,053	<0,001	<0,001
+ kehamass	0,020	0,45	0,65	0,15	0,58	0,59	<0,001	<0,001
ees/tagatiib ~								
metsalembes	<0,001	<0,001	<0,001	0,0001	0,65	0,057	0,0013	<0,001
+ pöördsuvisus	0,0099	0,0014	0,03	0,24	0,50	0,74	0,0079	0,0014

Lisa 7. Fülogeneetilise ANOVA tulemused

mudel	Isased		Emased	
	F	p	F	p
sihvakus ~ talvitumine	2,96	0,63	0,39	0,97
sihvakus ~ toidutaim	0,48	0,99	1,00	0,83
sihvakus ~ spetsialism	3,98	0,50	3,55	0,42
sihvakus ~ põlvkonnad	14,38	0,039	7,93	0,17
ümarus ~ talvitumine	4,40	0,46	1,97	0,72
ümarus ~ toidutaim	0,39	0,97	0,95	0,82
ümarus ~ spetsialism	3,33	0,55	2,49	0,56
ümarus ~ põlvkonnad	7,62	0,15	4,84	0,32
tipunurk ~ talvitumine	4,14	0,47	6,87	0,30
tipunurk ~ toidutaim	3,02	0,39	8,25	0,03
tipunurk ~ spetsialism	0,39	0,90	1,08	0,81
tipunurk ~ põlvkonnad	0,00014	0,99	0,97	0,66
laiuskese ~ talvitumine	8,16	0,24	3,53	0,55
laiuskese ~ toidutaim	1,26	0,77	3,45	0,28
laiuskese ~ spetsialism	6,84	0,30	3,66	0,43
laiuskese ~ põlvkonnad	1,45	0,55	0,30	0,80
lõigud1 ~ talvitumine	7,98	0,25	6,10	0,36
lõigud1 ~ toidutaim	0,96	0,83	3,39	0,30
lõigud1 ~ spetsialism	6,09	0,36	4,02	0,38
lõigud1 ~ põlvkonnad	1,93	0,46	0,32	0,76
lõigud2 ~ talvitumine	10,18	0,17	4,84	0,42
lõigud2 ~ toidutaim	0,56	0,93	2,58	0,39
lõigud2 ~ spetsialism	0,84	0,84	1,50	0,72
lõigud2 ~ põlvkonnad	12,03	0,068	8,24	0,13
lõigud3 ~ talvitumine	1,11	0,87	1,21	0,85
lõigud3 ~ toidutaim	0,27	0,99	0,41	0,97
lõigud3 ~ spetsialism	8,99	0,26	5,53	0,27
lõigud3 ~ põlvkonnad	3,93	0,31	5,13	0,29
nurk1 ~ talvitumine	0,20	0,99	0,54	0,95
nurk1 ~ toidutaim	5,39	0,17	3,31	0,30
nurk1 ~ spetsialism	1,03	0,80	0,45	0,94
nurk1 ~ põlvkonnad	7,34	0,16	3,23	0,37
nurk2 ~ talvitumine	0,18	0,99	0,16	0,99
nurk2 ~ toidutaim	0,47	0,96	1,60	0,65
nurk2 ~ spetsialism	0,69	0,88	1,76	0,68
nurk2 ~ põlvkonnad	0,61	0,69	0,48	0,73
nurk3 ~ talvitumine	0,40	0,97	0,38	0,97
nurk3 ~ toidutaim	1,43	0,70	2,44	0,44
nurk3 ~ spetsialism	1,24	0,77	1,42	0,74
nurk3 ~ põlvkonnad	0,88	0,64	0,24	0,84
ees/tagatiib ~ talvitumine	23,23	0,021	22,25	0,03
ees/tagatiib ~ toidutaim	2,86	0,39	1,21	0,76
ees/tagatiib ~ spetsialism	15,55	0,086	4,63	0,33
ees/tagatiib ~ põlvkonnad	2,76	0,43	7,28	0,19

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Kadri Ude

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Tiivakuju evolutsioon vaksiklastel (Geometridae)“, mille juhendaja on Toomas Tammaru, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, alates 02.06.2026 kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Kadri Ude

02.06.2023