

TARTU ÜLIKOOL

ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT

ZOOLOOGIA OSAKOND

ZOOLOOGIA ÕPPETOOL

Kirke Lõõndre

TIIVAVÄRVUSE EVOLUTSIOONILISED SELETUSED LIBLIKATEL

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Juhan Javoš

Tartu 2013

Sisukord

1 Sissejuhatus.....	3
2 Suhtlus liigikaaslastega.....	6
2.1 Üldine käsitlus.....	6
2.2 Liigi tuvastamine.....	7
2.3 Oma kvaliteedi näitamine.....	8
2.4 Isaste vaheline konkurents.....	8
3 Suhtlus vaenlasega.....	10
3.1 Üldine käsitlus.....	10
3.2 Hoiatusvärvus.....	10
3.2.1 Batesi mimikri.....	10
3.2.2 Mülleri mimikri.....	11
3.2.3 Suured silmalaigud.....	12
3.3 Varjumine.....	14
3.4 Hälvitamine (deflection).....	15
4 Geenitriiv.....	17
5 Immuunsüsteemi seos tiivavärvusega.....	18
6 Termoregulatsioon.....	19
7 Polüfenism.....	21
8 Arutelu.....	22
Kokkuvõte.....	24
Summary.....	25
Tänuavaldus.....	26
Kasutatud kirjandus.....	27

1 Sissejuhatus

Liblikaliste (*Lepidoptera*) selts on väga mitmekesine ja eriti külluslik on ta tiivamustrite poolest. Enamasti jäävad liblikad silma oma suurte tiibadega. Tiibu on neil kaks paari ja enamikul liblikatel on eestiivad kolmnurksed ning tagatiivad munaja kujuga. Liblikate tiivad koosnevad membraanist, mis omakorda koosneb kahest õhukesest kitiinkelmest, mille vahel paiknevad tiibu toetavad sooned. Liblika tiibu katavad soomused, mis on paigutunud pesadesse ja enamus liblikatel paiknevad soomused ridadena. Soomused jagunevad suuremateks kattesoomusteks ning väiksemateks alussoomusteks. Nad ulatuvad üksteise peale, nii et nad katavad terve membraani pinna ära. Soomused koosnevad kahest kihist (*lamina*), mis moodustavad lapiku koti taolise struktuuri. Membraanipoolne lamina on sile plaat, kuid ülemine lamina koosneb erinevatest pikisuunalistest harjadest, mida omavahel ühendavad nendega risti paiknevad ribad (*cross-rib*) (Ghiradella, 1991).

Liblika tiibadel on kahte tüüpi värvuseid, milleks on struktuursed värvused ja pigmentide värvused. Struktuurseid värvusi tekitavad soomustel paiknevad harjad ja need värvid on küütlevad. Enamasti tekib struktuurne värvus pealmistelt soomustelt peegeldudes, kuid mõningatel juhtudel võivad pealmised soomused olla läbipaistvad ja pealmised ning alumised soomused koos tekitavad küütleva värvuse (Ghiradella, 1991). Struktuursed värvid on sinine, ultravioletne, roheline ja mõnikord ka vasekarva (Ghiradella, 1991).

Pigmendid paiknevad soomuste sees olevates graanulites või sambalaadsetes trabekulates (*trabeculae*), mis ühendavad alumist ja ülemist soomuse kihti (Ghiradella, 1991). Keemiliselt kuuluvad põhilised pigmendid nelja kategooriasse, milleks on melaniinid, ommokroomid, pteriinid ja flavonoidid (Nijhout, 1991). Melaniinid aitavad moodustada detailseid mustreid ja värvuselt on nad mustad või pruunid (Nijhout, 1991). Melaniinidel on suur roll ka termoregulatsioonis (Kingsolver, 1987; Watt, 1968) ja putukate immuunsüsteemis (Mikkola & Rantala, 2010; van Ooik et al., 2008). Ommokroomid annavad tiivale kollase, punase või pruuni värvuse ja pteriinid on värvuselt valged, kollased või punased. Flavonoide putukad ise sünteesida ei saa, kuid nad saavad flavonoide toidust (Chapman, 2013). Flavonoidid annavad liblikale kreemja või kollase värvuse.

Liblikate tiivavärvuse puhul on ka tähtis, kuidas liblikad ise ja nendest toituvad röövloomad värve näevad. Liblikate silmades leidub üldiselt kolme tüüpi retseptoreid, mis on tundlikud sinisele, rohelisele ja ultravioletsele valgusele, kuid leidub ka liike, kellel on retseptoreid rohkem ning nad võivad näha näiteks ka punast värvust (Chapman, 2013). Liblika silmade ülemine ja alumine pool on tundlikud erinevatele värvidele. Erinevuse põhjus seisneb selles, et silmaosadel võivad olla erinevad funktsioonid. Näiteks liblika silma ülemine pool on tundlik sinisele ja UV-valgusele, sest kui liblikas lendab, siis on sinine taevastema kohal, kuid silma alumises osas leidub ka rohelisele värvusele tundlike retseptoreid, sest rohelised taimed paiknevad temast allpool (Chapman, 2013).

Erinevad liblikaliigid näevad värve erinevalt ja nende silmade värvitundlikkus on seotud oma liigi tiibade värvusega. Liblikate silmades olevad retseptorid on tundlikud just nende värvuste suhtes, mis on nende enda liigi tiibadele omane. Näiteks kuldtiival *Lycaena heteronea* on sinised tiivad ja nende silma alumine pool näeb nelja värvi, kaasa arvatud sinist, kuid kuldtiiva *Lycanea rubidus* tiibadel sinine värvus puudub ja tema silma alumine pool näeb kolme värvust ning sinist värvust ta ei näe (Bernard & Remington, 1991). Retseptorite tundlikkus võib isegi varieeruda liigisiselt emaste ja isaste liblikate vahel, sest liblikatel võib emaste ja isaste tiivavärvus olla väga erinev ning sellest tulenevalt võib näiteks isane väike-kapsaliblikas *Pieris rapae crucivora* näha värve, mis on emaste tiibadele iseloomulikud ning emased seda värvust ei näe (Arikawa et al., 2005). Kuldtiiva *Lycaena rubidus* isaste silma ülemises pooles puudub retseptor, mis oleks tundlik punasele valgusele, kuid emastel on see olemas ja neile on see vajalik kaugelt punaste lehtedega taime märkamiseks, millele ta tavaliselt muneb (Bernard & Remington, 1991).

Röövloomade seast on üheks olulisemateks liblikatest toitujateks linnud. Lindude nägemisspekter jääb vahemikku 300-700 nm, mis tähendab, et nad näevad lisaks nähtavale valgusele, mida inimesed näevad, ka lühema lainepikkusega UV-valgust. See on tähtis seoses liblikatega, sest mitmetel liblikaliikidel võivad tiivad peegeldada UV-valgust.

Liblika tiivavärvuste suurele mitmekesisuse seletamiseks on mitmeid teooriaid. Käesoleva töö eesmärk on anda ülevaade liblika tiivavärvuse evolutsioonilisest kujunemisest ja selgitada, mis on selle evolutsiooni peamised mõjutajad. Põhiliselt

tuleb juttu tiivavärvuste funktsioonidest ja loodusliku valiku teguritest, mis on tiivavärvust kujundanud.

Käesolev töö kõigepealt kirjeldab erinevaid tiivavärvuse funktsioone, mis on tähtsad kas sugulisel valikul või röövloomade rünnaku vältimisel. Edasi tuleb juttu liblika immuunsüsteemi ja termoregulatsiooni mõjust melaniini sisaldusele tiibades. Kuid tiivavärvuse evolutsiooni ei mõjuta ainult valikusurve liigikaaslaste, vaenlaste ja muu keskkonna poolt, vaid tähtis osa on ka geenitriivil. Liblikate tiivavärvus võib varieeruda ka aastaajati. Kuna ühelgi tiivamustri elemendil pole ühest seletust, siis on töös välja toodud ka mõnede tunnuste puhul erinevaid seletusi.

2 Suhtlus liigikaaslastega

2.1 Üldine käsitlus

Liblika tiivavärvuse evolutsiooni on väga palju mõjutanud suguline valik. Näiteks Kemp (2007) näitas katses koerlibliklasega *Hypolimnas bolina*, et emased eelistavad isaseid, kellel on sädelevad ja UV-valgust peegeldavad tiivamuustrid. Katsed viidi läbi õues olevas suures puuris. Isaste tiibu manipuleeriti kas musta värviga või UV-valguse peegeldust vähendava aine lahusega. Katses ilmnes, et isaste tiibadelt silmatorkava mustri eemaldamine vähendas isastel tõenäosust emastega paarituda. Samamoodi isastel, kelle tiivad peegeldasid nõrgemalt UV-valgust, vähenes tõenäosus paaritumiseks.

Mõned tiivamuustri elemendid, mis on kasulikud sugulisel valikul võivad teistes olukordades olla liblikale kahjulikud. Näiteks liblikatel võib suurenedes tõenäosus langeda röövloma saagiks, kui tiibadelt peegeldub tugevalt UV-valgus (Lyytinen et al. 2004). Seesuguste tunnuste tekke seletamiseks on loodud mitu teooriat. Fisheri *runaway* teooria (1930) kohaselt on emastele kasulik, et nende isane järglane saaks ka paarilise ja seetõttu on neile kasulik valida sigimispartneriks selliseid isaseid, kes pärandaksid nende poegadele selliseid tunnuseid, mis meeldivad emastele, isegi kui need tunnused on muul moel kasutud või kahjulikud. Koos tunnuse evolutsioneerumisega pärandub ka emaste valik selle tunnuse järgi. Zahavi *handicap* teooria (1975) kohaselt näitab isase võime ellujäämisele kahjuliku tunnusega ellujäämine tema üldist kvaliteeti.

Sugulise ja muu loodusliku valiku vaheline konflikt võib tekkida ka liikidel, kus isase valik mõjutab emase tiivavärvust. Ellers & Boggs (2003) viisid läbi katse põualibliklasega *Colias philodice eriphyle*, et uurida kuidas isane valib emase tema tiivavärvuse järgi. Selle liigi puhul toimub ka emase valik, kuid antud katses peeti seda ebaoluliseks, sest emane valib isast pigem käitumise järgi. Katse läbiviimiseks pildistati surnud emase *Colias philodice eriphyle* tiibu ja arvutis manipuleeriti pilti mustade soomuste hulka suurendades või vähendades. Seejärel prinditi tiivapildid välja ja paigutati kas maapinnale või taimestiku kohale. Seejärel jälgiti, kas isane muudab oma lennusuunda peibutise juures, et sellele läheneda. Katse tehti ka elusate emaste liblikatega, keda püüti loodusest kinni. Seejärel neid lahati ning loeti üle

spermatofoorid, mis näitas isaste arvu, kes on ühe emasega paaritunud. Katses selgus, et isased eelistavad emaseid, kelle tiivad sisaldavad vähem melaniini.

Mägedes kõrguse suurenedes õhutemperatuur väheneb ja suurem melaniini sisaldus tiibades võib aitata liblikatel paremini saavutada vajaliku kehatemperatuuri päikesekiirguse neeldumise kaudu (Watt, 1968). Seega kõrgustikes on emastel kasulikum olla melaniseeritum, kuid antud katses eelistasid igas kõrguses levinud isased heledamat emast. Ellers & Boggs (2003) pakkusid üheks põhjenduseks geenisiiret, mille tagajärjel on kõrgemal elavatel isastel sarnane eelistus emaste suhtes nagu madalamal elavatel isastel. Sellest tulenevalt peaks aga kollasemaid emaseid eelistavate isaste hulk olema erinevates kõrgustes erinev ja seda antud katse ei toetanud. Isaste eelistust võib seletada lisaks ka see, et tumedamad emased olid raskemini märgatavad või on see seotud oma liigi eristamisega teisest samas piirkonnas elava põualibliklasest *Colias alexandra*, kelle emased on tunduvalt tumedamad.

2.2 Liigi tuvastamine

Sigimispartneri leidmisel on kõigepealt vaja tuvastada, kas teine liblikas on samast liigist. Liblikatel võib see toimuda feromoonide abil, kuid lisaks võib äratundmisel abistada tiivamuster. Sarnaste liikide puhul võib oma liigi eristamine olla raskendatud. Estrada & Jiggins (2008) viisid läbi katse, et selgitada, kas koerlibliklaste *Heliconius erato* ja *Heliconius melpomene* isastel võib tekkida segadus oma liigi eristamisel. Nimetatud liblikad kuuluvad üksteise suhtes Mülleri mimikri alla ja kummalgi esineb palju erinevaid rasse (*race*). Estrada & Jiggins püüdsid loodusest kahe *Heliconius* liigi erinevatest rassidest isaseid ja esitlesid neile emaseid kujutavaid objekte ning jälgisid isaste lähenemist nendele. Peibutise valmistamiseks kleebiti emaste liblikate küljest eemaldatud tiivad teibi külge ja kinnitati traadi otsa. Veendumaks, et isased valivad emaseid ikka tiivavärvuse järgi, tehti osad tiivad paberist. Katse käigus selgus, et mõlema *Heliconius* liigi isased valivad oma kaaslast tiivamustri järgi ja nad eelistavad emaseid, kellel on samasugune tiivavärvus nagu neil endal ning seega valisid nad emaseid, kes kuuluvad lisaks samale liigile ka samasse rassi. Isastel liblikatel kulus märkimisväärselt palju aega, et emastele ligineda. Isased liblikad lähenesid teise liigi paberist emastele peaaegu sama tihti kui oma liigi emastele. Kui aga tehti katse

emaste päristiibu kasutades, siis *Heliconius erato* suurema tõenäosusega lähenes oma liigi emastele, samas kui *Heliconius melpomene* puhul seda erinevust ei leitud. Sellest järeldati, et *Heliconius erato* kasutab kaaslaste äratundmiseks ka lisasignaale, milleks võivad olla feromoonid ent *Heliconius melpomene* otsib emaseid ainult visuaalsete signaalide järgi.

2.3 Oma kvaliteedi näitamine

Tiivamustri üks võimalikke otstarbeid võib olla näidata võimalikele sigimispartneritele enda kvaliteeti (Kemp & Macedonia, 2006). Kemp & Macedonia (2006) leidsid, et koerlibliklase *Hypolimnas bolina* UV-valguse peegeldus tiibadelt on korrelatsioonis isase liblika vanusega. *Hypolimnas bolina* liblikad püüti loodusest kinni ja nende vanust hinnati tiibade seisukorra järgi ehk vaadati kui katkised ja kulunud olid tiivad. Seejärel eemaldati tiivad liblikatelt ja mõõdeti nende UV-valguse peegeldumise taset. Vähem kulunud tiibadega isased, keda eeldati olevat nooremad peegeldasid rohkem UV-valgust kui kulunud tiibadega isased. Kemp (2007) näitas katses koerlibliklasega *Hypolimnas bolina*, et emased eelistavad isaseid, kelle tiivad peegeldavad rohkem UV-valgust ja siit saab järeldada, et emased eelistavad nooremaid isaseid. Emaste liblikate jaoks võib isase vanus olla tähtis tema sperma kvaliteedi tõttu (Kemp & Macedonia, 2006) ja võimalik, et seetõttu hindavadki emased võimalikke sigimispartnereid nende tiibadelt peegelduva UV-valguse järgi.

2.4 Isaste vaheline konkurents

Tiivamustril võib olla ka roll isaste vahelises konkurents. Lederhouse & Scriber (1996) uurisid seda pääsusabal *Papilio polyxenes asterius*, mille isased on territoriaalsed ja neil toimub isastevaheline konkurents. Selle liigi emased mimikeerivad ebameeldiva maitsega silmatorkavat ratsurlibliklast *Battus philenor*; isastel aga mimikri puudub. Lederhouse & Scriber värvisid osadel isastel kollased tiivamustri elemendid musta ja sinise värviga üle, et nad sarnaneksid emastega. Katse viidi läbi 4-hektarisel heinamaal, kus isastel lasti vabalt ringi lennata. Selgus, et muudetud tiibadega isastel oli raskem hoida territooriumit enda valduses kui muundamata tiibadega isastel. Värvitud isastel olid pikemaajalised kohtumised

tavaliste isastega kui tavalistel isastel teiste isastega. See nõudis värvitud isastelt rohkem energiat. Aeg, mis kulus tavalistel isastel värvitud isastega veetmiseks, mahub vahemikku, mille jooksul tavaliselt isased üritavad emastele läheneda ja millele järgneb kas paaritumine või paaritumiskatse tõrjumine emase poolt. Sellest tulenevalt arvavad Lederhouse & Scriber, et värvimata isased peavad värvitud isaseid ekslikult emasteks ja lähenevad neile paaritumiskatsega. Värvitud isaste väiksem tõenäosus hoida kõrge nõudlusega territooriumit enda käes võib olla seotud pikema kokkupuute ajaga teiste isastega. Kui võrreldi emaste eelistust isaste suhtes, siis emased olid valmis paarituma nii värvitud kui ka värvimata tiibadega isastega. Seega isaste värvimustrit ei mõjuta nii väga emase valik, vaid hoopis isaste vaheline konkurents

Isased saavad konkurentsi vähendada sigimispartneri otsimise käitumisega. Liblikate sigimispartneri otsimise strateegiate alla kuuluvad patrullimine (*patrolling*) ja passimine (*perching*) (Scott, 1974). Patrullimise käigus otsib isane võimalikku sigimispartnerit aktiivselt ringi lennates ja passimise käigus püsib isane ühe koha peal ning ootab kuni emased lähedusse lendavad. Orasheinasilmiku (*Pararge aegeria*) tumedamad isased on suurema tõenäosusega patrullijad ja heledamad on passijad ning põhjus seisneb termoregulatsioonis (Van Dyck & Matthysen, 1998). Patrullivad isased lendavad pikema aja vältel varjulistes kohtades ringi ja kaotavad selle käigus rohkem kehasoojust ning sellest tulenevalt on neil vaja kiiremini ja sagedamini soojeneda, et saavutada lendamiseks vajalik kehatemperatuur, mida tumedamad tiivad võimaldavad (Van Dyck & Matthysen, 1998; Kingsolver, 1987).

3 Suhtlus vaenlasega

3.1 Üldine käsitlus

Liblikad on saagiks paljudele loomadele, nende hulgas ka lindudele. Liblikad on oma suurte tiibade tõttu suhteliselt silmatorkav saak ja seetõttu on neil vaja mitmeid kaitsekohastumisi röövloomade vältimiseks. Näiteks üheks strateegiaks on halb maitse või mürgisus. Ärasöömisest pääsemiseks ainult oma söödamatusest ei piisa, seda on vaja röövloomale ka mingil viisil teada anda ja signaliseerimisfunktsiooni kannab hoiatusvärvus. Kui röövloom on õppinud mingit silmatorkava värvusega liblikat seostama halva maitse või kehva enesetundega, siis ta seda liblikat enam ei pruugi rünnata. Teatud värvimustrite vältimine on röövloomadel ilmselt ka geenides. Erinevatel hoiatusvärvusega liikidel on kasulik sarnane välja näha, et röövloomale jääks paremini meelde seos silmatorkava signaali ja selle kandja söödamatuse vahel. Söödamatu liigi silmatorkavust võivad ära kasutada ka söödavad liigid. Üheks võimaluseks röövloomade peletamiseks on silmatorkav tiivamuster, mis kas hoiatab liblika söödamatuse eest või hoopis ehmatab röövloomad. Teine võimalus röövloomade eest pääsemiseks on ennast märkamatuks teha. Olulist rolli etendavad saagiks sattumise vältimisel ka silmalaigud, mis kas ehmataavad röövloomad või juhivad rünnaku liblika elutähtsatest kehapiirkondadest eemale.

3.2 Hoiatusvärvus

3.2.1 Batesi mimikri

Batesi mimikri puhul jäljendab söödav liik söödamatut liiki. Kui mimikeeriva liigi arvukus läheb liiga suureks ja röövloomad satuvad liiga tihti söödavate mimikeerijate peale siis nad seda värvimustrit enam ei pruugi vältida ja nii kasvab mõlema liigi suremus. Eriti kahjulik on see mimikeeritavale liigile, kes peab maksma mürkide haldamisega seotud hinna, kuid ei saa neist kasu.

Ries & Mullen (2008) leidsid see-eest, et alati ei ole mimikeeritavale liigile kahjulik kui mimikeerijaid on rohkearvuliselt. Nendes uurimuses analüüsiti 29 aastat kogutud andmeid Põhja-Ameerika erinevates piirkondades elutseva lumiku *Limenitis arthemis*

kohta, kes on mürgise ratsurlibliklase *Battus philenor* mimikeerija. Selgus, et Batesi mimikri säilis lumikul *Limenitis arthemis* isegi siis kui mimikeeritav liik oli vastavas piirkonnas väga haruldane. Ries & Mullen (2008) pakkusid üheks põhjuseks, et samad röövloomad võivad kokku puutuda erinevate populatsioonidega, kus mimikeeritava liigi arvukus on erinev. See tähendab, et populatsioonist, kus on söödamatute mimikeeritavate liblikate arvukus suur, jääb röövloomale meelde selle liblika söödamatus ka siis kui ta satub teise piirkonda, kus mimikeeritavaid liblikaid on vähe või puuduvad. Teiseks võimaluseks pakuti mimikeerijate migratsiooni, mis aitab fenotüübil säiluda ka keskkonnas, kus sellest tegelikult kasu ei ole.

Batesi mimikri näib olevat emaste liblikate seas üldiselt rohkem levinud, kui isaste seas (Kunte, 2008), mis omakorda tähendab tiivavärvuste sugulist dimorfismi, mis puhul isaste tiivavärvus on emaste omast erinev. Emase põhise Batesi mimikri põhjuseks võib olla emaste suurem haavatavus võrreldes isastega, sest emased on munakoorma tõttu raskemad ning nende tagakehad on suuremad lennuliha arvelt (Marden & Chai, 1990). Teiseks põhjuseks soolisele dimorfismile võib olla suurem sugulise valiku surve isastele emaste valiku ja isaste konkurentsi näol (Lederhouse & Scriber, 1996).

3.2.2 Mülleri mimikri

Mülleri mimikri on nähtus, mille puhul erinevad söödamatud liigid on evolutsioneerunud üksteisele välimuselt väga sarnaseks. Sellist mimikrit peetakse mõlemale mimikeerivale liigile kasulikuks, sest see suurendab kindlat hoiatusmustrit kandvate liblikate hulka, mis omakorda aitab röövloomadel paremini õppida seda mustrit vältima. Mülleri mimikri kasutajad ei pea üksteisele identselt sarnased olema, nende muster võib natuke varieeruda, sest kui mõlemad liigid on söödamatud siis piisab tihti vähesest sarnasusest, et röövloomad neid väldiksid.

Mülleri mimikri on levinud näiteks koerlibliklaste *Heliconius* seas. *Heliconius erato* ja *Heliconius melpomene* kuuluvad fülogeneetiliselt erinevatesse klaaditesse, kuid neil on peaaegu identne silmatorkav tiivamuster ja nad mõlemad on söödamatud (Turner & Mallet, 1996). Söödamatul *Heliconius cydno* liigil leidub kaks erinevat vormi, milleks on valge ja kollane vorm. Kumbki vorm moodustab Mülleri mimikri kahe erineva söödamatu liigiga, valge vorm on sarnane liblikaga *Heliconius sapho* ja kollane vorm liblikaga *Heliconius eleuchia* (Kapan, 2001).

Siiski on tekkinud teooria, et Mülleri mimikri ei ole alati kõigile osapooltele ühtemoodi kasulik. Rowland et al. (2010) tegid puurikatse, kus röövloomaks olid rasvatihased ja saagiks mandlitükid, millele oli külge kleebitud valged paberitükid. Osasid mandlitükke leotati erineva kontsentratsiooniga klorokiin-fosfaadi lahuses, et neile ebameeldiv maitse anda. Paberitükkide peale trükiti erinevad mustad mustrid, mis vastavalt signaliseerisid kas söödamatust või olid krüptilised. Katses selgus, et sama hoiatusvärvusega mimikeerijad, mis on erineva söödamatusega ei ole alati omavahel mutualistlikus suhtes, sest üks mimikri kasutaja ei saa üldse kasu. Söödamatul mimikeerijal on kasulikum olla liigi moodi, kes on veel rohkem söödamatu, sest sellisel juhul väldivad röövloomad teda rohkemal määral kui teda muidu välditaks. Samas teine osapool võib saada sellisest mimikrist kasu asemel hoopis kahju. Lisaks näidati katses veel seda, et söödavama mimikeerija arvukuse kasvades suureneb ka vähem söödava mimikeerija tõenäosus sattuda röövloomahvriks. Sellist suhet nimetatakse Batesi-taoliseks (*quasi-Batesian*) mimikriks, sest nii Batesi mimikri kui ka ülalkirjeldatud mimikri puhul saab üks liik kasu jäljendades temast söödamatumat liiki. Batesi-taolise mimikri ja Batesi mimikri vahe seisneb selles, et Batesi-taolise mimikri puhul on ka mimikeerija mingil määral söödamatu samas kui Batesi mimikri puhul on mimikeerija täiesti söödav.

3.2.3 Suured silmalaigud

Paljudel liblikatel esinevad tiibadel hästi märgatavad suured silmalaigud. Arvatakse, et silmalaik meenutab looma silma ja suurte silmalaikudega ehmatab liblikas lähenevat röövloomat. Röövloomat peletamist silmalaikudega näitas Vallin et al. (2005) katses päevapaabusilmaga (*Inachis io*). Röövloomana kasutati loodusest püütud sinitihaseid ja katse viidi läbi puuris. Osadel liblikatel värviti silmalaigud mustaks ja teistel jäeti silmalaigud samaks ning jälgiti sinitihase ja liblika käitumist. Päevapaabusilm on puhkeasendis suletud tiibadega ja ta on krüptiline. Kui sinitihane liblikale läheneb siis lööb viimane äkitselt oma tiivad lahti, millega ta lindu ehmatab. Katse käigus jäid silmalaiguga liblikad suurema tõenäosusega ellu kui ilma silmalaikudeta.

Blut jt. (2012) leidsid, et selgroogsete silmi mimikeerivat efekti suurendab mõnedel liblika liikidel valge laiguke silmalaigu pupillis, mis jäljendab valguse

peegeldumist selgroogse looma silmas. Lisaks peegeldab see laik UV-valgust, mida näevad linnud ja see võib suurendada lindude jaoks usutavust.

Stevens jt. (2008) leidsid, et röövloomi tõrjuva efekti ei tekita silmade mimikeerimine vaid lihtsalt silmalaigu suur silmatorkavus. Selleks tegid nad kolm katset, kus saagiks olid kolmnurksed paberitükid, mille keskele asetati surnud jahuuss. Saakobjektid kinnitati metsas puude külge ja kindlate ajavahemike tagant käidi neid kontrollimas. Esimeses katses olid kolmnurgale prinditud silmalaigud erineva suurusega ja neid oli ühe katseobjekti peal erinev arv. Teises katses olid paberitükkidel silmalaigud erineva kujuga, nad olid kas ringid, nelinurgad või jämedad jooned. Kolmandas katses paigutati kahel silmalaigul pupill kas keskele või ääre poole. Esimeses katses jäid suurema silmalaiguga objektid kõige suurema tõenäosusega röövloomade poolt puutumatuks ja sageduselt järgnes kolme väikese silmalaiguga objektide ellujäävus ning kehvemini jäid ellu kahe ning ühe väiksema laiguga objektid. Kõik silmalaikudega objektid jäid aga tunduvalt suurema tõenäosusega ellu kui ilma silmalaiguta objektid. Teises katses ei leitud erinevust erikujuga silmalaikude ellujäämusel ja kolmandas katses ei jäänud paremini ellu sissepoole ehk keha suunas paigutatud pupillidega objektid, mis pidid jäljendama looma silmi, kui lihtsalt keskele paigutatud pupilliga objektid. Need katset toetasid hüpoteesi, et silmalaigu suur silmatorkavus, mitte silma mimikeerimine peletab röövloomi.

Stevens jt. (2008) arvavad, et ringikujuliste silmalaikude suur esinemissagedus liblikatiibadel tuleneb sellest, et ringe on liblikatiiva arengus lihtsam toota. Mõnedel liikidel siiski ümbritseb tumedat silmalaigu pupilli valge rõngas ja see peaks viitama silma mimikeerimisele. Valge rõnga esinemise taga peituv evolutsiooniline põhjus võib olla aga tegelikult hoopis see, et silmalaigud, mis koosnevad kahest värvist, näiteks must südamik ja seda ümbritsev valge ring on kontrastsemad ümbritseva keskkonna suhtes kui ühevärvilised silmalaigud (Stevens et al. 2007).

Silmalaikude tõrjuva mõju üheks osaks peetakse liblikate tiibade välgutamise käitumist. Kui lind läheneb puhkeasendis olevale liblikale võib viimane oma tiivad järsult lahti lüüa ja lind võib ehmuda ning minema lennata. Kodandaramaiah jt. (2009) tegid katse uurimaks, kas silmalaigud mõjuvad röövloomi peletavalt ka ilma tiibade välgutamise käitumiseta. Katse viidi läbi puuris, kus puuhalu peale kinnitati surnud koerlibliklastelt *Junonia almana* eemaldatud tiivad koos surnud jahuussiga.

Röövloomana kasutati loodusest püütud rasvatihaseid. Osadel liblikatiibadel kaeti silmalaigud värviga. Katse käigus ründasid linnud harvemini silmalaiguga saaki kui silmalaikudeta saaki ja kui nad siiski ründasid silmalaiguga saaki siis oli selgelt märgata linnu ärevust ja kõhklemist enne ründamist. Antud katse toetas hüpoteesi, et silmalaigud mõjuvad röövloomale peletavalt lihtsalt olemasoluga, olgugi, et välgutamine võib nende mõju suurendada.

3.3 Varjumine

Liblikatel on röövloomade rünnaku eest pääsemise üheks võimaluseks krüptilisus, mis tähendab, et liblika tiivamuster sarnaneb keskkonnaga, kus liblikas elutseb. Sellel viisil ei paista liblikas ümbritsevast keskkonnast välja ja jääb röövloomade pilgule märkamatuks. Teine võimalus on katkestav muster, mille puhul tiivamuster varjab näiliselt liblika tegelikku kehakuju ja sellest tulenevalt ei erista röövloom saaki kehakuju järgi ümbritsevast ning liblikas jääb röövloomade silmale märkamatuks.

Merilaita & Lind (2005) tegid katse uurimaks, kas krüptilisus on maksimaalne siis kui tiivamuster jäljendab täpselt mingit suvalist osa taustast. Katses kasutati loodusest püütud rasvatihaseid ja liblikate asemel paberitükke, mille keskele asetati pähklitükk. Paberid kujundati kas krüptiliseks, mis puhul nad nägid täpselt samasugused välja nagu osa taustast, milleks oli keerulise mustri paber või kujundati paberitükke vastavalt katkestava mustri põhimõttele. Katse viidi läbi puuris, kus tihane sai saaki otsida. Katses selgus, et erinevate krüptiliste mustrite märkamiseks kuluv aeg oli erinev. See-eest kõige raskemini märgatava krüptilise mustri ja katkestava värvusega mustri märkamiseks kuluv aeg ei erinenud üksteisest. Sellest tulenevalt järeldati, et maksimaalseks krüptilisuseks ei pea tiivamuster täpselt jäljendama mingit osa taustast, vaid piisab lihtsalt katkestavast mustrist. Merilaita & Lind (2005) töid välja, et tihti on raske teha vahet krüptilisel ja katkestaval mustril.

Stevens jt. (2006) uurisid, kas silmatorkav katkestav muster aitab varjuda röövloomade pilgu eest. Nad kasutasid selleks kolmnurkseid paberitükke, mille peal olevad mustri elemendid jäljendasid tammepuu koort ja osadel paberitükkidel muudeti need mustri elemendid katkestavateks. Paberitükid kinnitati metsas puude külge ja keskele asetati surnud jahuuss. Kindlate ajavahemike tagant käidi kontrollimas, kas jahuuss oli alles või oli ära söödud. Katsest selgus, et katkestava

muustriga paberid jäid suurema tõenäosusega lindude poolt puutumatuks kui lihtsalt taustaelemente sisaldavad mittekatkestava muustriga paberid. Lisaks näitas katse, et katkestav muster oli vähem efektiivne juhul kui mõni mustri element ei sobitunud tausta heledusega. Siiski vähenes taustaga mittesobituvaid elemente sisaldava katkestava mustri olemasolul tõenäosus langeda röövlooma saagiks rohkem kui mitte katkestava muustriga või üldse muustrita objektidel.

Liblika krüptilisust võib mõjutada ka keskkonna saastatus. Kase-kedrikvaksik (*Biston betularia*) on heaks mudeliks tiivavärvuse evolutsiooni jälgimiseks. 20. sajandi algul oli Suurbritannias kase-kedrikvaksiku tumeda vormi osakaal tunduvalt suurem heledast vormist, kuid sajandi teisel poolel hakkas tumeda vormi osakaal vähenema (Cook, 2003). Põhjuseks sellisele muutusele on peamiselt lindude valikuline surve (Cook, 2003). Tumedamate vormide suurema esinemissageduse tingis arvatavasti tööstusrevolutsioon, mille tagajärjel masinad töötasid söel. Sellest tulenes keskkonna suur saastatus tööstuspiirkondades ja omakorda selle tõttu muutusid puutüved tumedamaks ning samblikuid jäi puutüvedel järjest vähemaks. Tumedam kase-kedrikvaksiku vorm oli selliste puude taustal krüptilisem. 20. sajandi keskel asendati süsi nafta ja elektriga ning selle tagajärjel keskkonna saastatus vähenes tunduvalt. Samblikud said hakata taas puude peal kasvama ning puutüvedele ei kogunenud nii palju söel töötavatest masinatest tulevat tolmu. Kase-kedrikvaksiku heledam vorm omab eelist heledama tüve ja samblikute taustal ning tumedama vormi osakaal on hakanud veidi vähenema (Cook, 2003).

3.4 Hälvitamine (deflection)

Hälvitamise hüpotees seisneb selles, et liblikatiiva marginaalsed väikesed silmalaigud tõmbavad röövlooma tähelepanu liblika elutähtsatest kehaosadest eemale. Nii võib liblikas pääseda küll katkiste tiivaservadega, kuid siiski eluga ja lennuvõimelisena röövlooma käest. Olofsson jt. (2010) uurisid hälvitamise hüpoteesi ja nad kasutasid selleks loodusest püütud sinitihaseid ja sõõrsilmikuid (*Lopinga achine*). Sõõrsilmikutel on suured marginaalsed silmalaigud, mis peegeldavad ka UV-valgust. Katse viidi läbi puuris, kus surmatud liblikas paigutati puuhalu peale ja liblikaid esitleti sinitihastele erineva valguse käes. Katse näitas, et hälvitamine toimib paremini tugevama UV-valguse ja nõrgema inimesele nähtava valguse juures, sest UV-

valgust peegeldavad silmalaigud tiiva ääres meelitavad linnu rünnaku liblika kehast eemale. Looduses esinevad sellised valguse tingimused koidikul kui ümbritsev nähtav valgus on nõrgem ja UV-valgus on tugevam. Päeval ajal saavad liblikad röövlooma rünnaku eest ära lennata, kuid päikesesoojusest sõltuvatel liblikatel on koidikuaegsel jahedama ümbritseva temperatuuri korral ära lendamine raskendatud ja vajavad teistsugust kaitsekohastumust, mille üheks võimaluseks on rünnaku suunamine tiiva servadele (Olofsson et al. 2010).

Hälvitamise hüpoteesi toetas ka Hill & Vaca (2004) katse kolme koerlibliklase *Pierella* liigiga, kus näidati, et liblikatiivad, mille servas esinesid silmalaigud rebenesid äärest palju kergemini kui tiivad, millel marginaalsed silmalaigud puudusid. Katses kasutati koerlibliklasi *Pierella astyoche*, *Pierella lamia* ja *Pierella lena* ning tiiva rebestamiseks kasutati masinat, mis ühtlasi ka mõõtis rebimiseks kuluvat jõudu. Kuna hälvitamise hüpoteesi järgi ründab röövloom liblika tiiva ääres paiknevat silmalaiku, siis peaks liblikal pärast seda rünnakut olema võimalik ka ära lennata. Selle tõttu on kasulik liblikale kui linnu noka vahele jääv tiiva osa kergesti ära rebeneks, et liblikas saaks rutem minema lennata ja vigastus oleks väiksem.

4 Geenitriiv

Liblikate tiivavärvuse mitmekesisuse põhjuseks võivad olla ka juhuslikud geenimutatsioonid, mis on juhuslikult pärandunud ja liblikate genoomi püsima jäänud. Geenitriivi üheks võimalikuks näiteks on koerlibliklaste perekond *Heliconius*, mille sümpatrilised liigid on väga mitmekesised. *Heliconius melpomene* ja *Heliconius erato* kuuluvad üksteise suhtes Mülleri mimikri alla, mis tähendab, et nad mõlemad on söödamatud ja sarnanevad üksteisele tiivamustri poolest. Kesk- ja Lõuna-Ameerikas leidub kummagi liigil umbes 30 erinevat fenotüüpi (Turner & Mallet, 1996).

Kronforst & Gilbert (2007) arutlesid, et hoiatusvärvus toimib siis kui röövloomal on seos värvimustri ja söödamatuse vahel. Uute silmatorkavate mustrite tekkimisel puudub röövloomal kogemus uue mustriga ja selle mustri kandja satub suurema tõenäosusega silmatorkavuse tõttu röövlooma saagiks. Sellest tulenevalt peaks toimuma stabiliseeriv valik hoiatusmustritele. Mülleri mimikri puhul peaksid mimikeerivate liblikate tunnused sarnasemaks muutuma. Eelnimetatud kahe teooria kohaselt ei soosi looduslik valik üksteist mimikeerivate liikide puhul värvuse mitmekesisust ja koerlibliklase *Heliconius* perekonna suure mitmekesisuse üheks põhjuseks arvatakse olevat hoopis geenitriiv.

Kronforst & Gilbert (2007) uurisid 8 Costa Rica *Heliconiuse* liigi genotüüpi. Genotüübi analüüsist selgus, et *Heliconius* liikidel, kellel arvatavasti tekkis uus muster geenitriivi tagajärjel, olid rassid geneetiliselt väga erinevad ja liikidel, kes kelle muster muutus hiljem olemasoleva mustri sarnaseks, oli geneetiline mitmekesisus tunduvalt väiksem. Antud uurimuses järeldati, et *Heliconiuse* mitmekesisuse tekkimisel oli roll geenitriivil.

5 Immuunsüsteemi seos tiivavärvusega

Lisaks sellele, et pigmendid määravad liblika tiivavärvuse, leidub neil teisi funktsioone. Melaniin on üheks liblika tiiva pigmentiks ja ta määrab musta ning pruuni värvuse ning näiteks kapsaliblika *Pieris occidentalis* emane valib isast tema tiiva melanisatsioonitaset põhjal (Wiernasz, 1989). Melaniinil on lisaks värvuse andmisele funktsiooniks ka kapseldamine (*encapsulation*). Kapseldamine on putuka immuunvastus, mis toimub siis kui putuka kehasse siseneb võõrkeha, milleks võib olla parasitoid, patogeen või kemikaal. Hemotsüüdid moodustavad võõrkeha ümber kapsli, millesse paigutub ka melaniin. Kapsel muutub kõvaks ja lammatab sissetungija või eritab mürgiseid aineid (Nappi et al., 1995).

Mikkola & Rantala (2010) uurisid, kas okkalainelase (*Lymantria monacha*) tumedamatel liblikatel on tugevam immuunvastus kui heledamatel isenditel. Immuunvastuse mõõtmiseks viidi loodusest püütud liblika rindmikusse nailonkiud, mida eelnevalt hõõruti liivapaberiga ja leotati etanoolis. Mõne aja möödudes võeti nailonkiud liblika kehast välja, pildistati neid ning pilte analüüsiti. Katses selgus, et tumedamatel liblikatel oli tugevam immuunvastus. Seos võib seisneda selles, et kapseldamiseks ja tiivavärvuseks vajaliku melaniini süntees võib olla kontrollitud samade geenide poolt, mis tähendab, et kui ühe funktsiooni tarbeks toodetakse rohkem melaniini, siis arvatavasti toodetakse ka teise jaoks rohkem melaniini. Kui keskkonnas on kõrge raskemetallide saaste, siis sellega aktiveerub liblikatel immuunvastus ning sellest tulenevalt võivad tumedamad liblika vormid saastatud keskkonnas paremini hakkama saada (van Ooik et al., 2008).

6 Termoregulatsioon

Liblikad sõltuvad elutegevuses palju ümbritsevast temperatuurist ja päikeselt saadud soojusest ning vajaliku kehatemperatuuri saavutamist soodustavad tumedad melaniini sisaldavad tiivad, mis neelavad päikesekiirgust (Watt, 1968). Katses erinevate võiliblikate (*Colias*) liikidega uuris Watt (1968) kehatemperatuuri suurenemist päikese käes. Temperatuuri mõõtmiseks paigutas ta liblikate keha sisse andurid, mis ei häirinud liblikate elutegevust. Katses selgus, et liblikad on aktiivsed kui nende kehatemperatuur on vahemikus 28°-38°C. Kui õhutemperatuur on liiga madal, et sellist kehatemperatuuri saavutada, siis liblikad saavad vajaliku lisa soojuse päikesekiirgusest. Sellest tulenevalt on külmematel aladel elavatel liblikatel rohkem vaja päikesekiirguse neeldumist. Põhja-Ameerikas elavate erinevate võiliblika liikide uurimisel on leitud, et külmematel aladel, mille alla kuuluvad põhjapoolsemad alad ja ka mägedes kõrgemad alad, on levinud tumedama tiivavärvusega liblikad kui soojematel aladel (Watt, 1968).

Naeriliblika (*Pieris napi*) puhul suureneb samuti tiiva alakülje melaniini tase Fennoskandias lõunast põhja suunas liikudes ja emastel liblikatel suureneb lisaks ka tiiva ülemise külje melanisatsiooni tase (Tuomaala et al., 2012). Emaste liblikate suurema melaniini hulga põhjus võib seisneda sellest, et munade küpsemisel on samuti soojust vaja. Ellers & Boggs (2004) tegid katse võiliblikatega *Colias eurytheme*, kus nad värvisid osade emaste tiibade alakülje kehapoolse osa markeriga mustaks ja osad emased jätsid värvimata. Nad kinnitasid emased liblikad paberi külge, nii et tiivaküljed jäid valgusallika poole. Katses selgus, et tumedama tiivaga emastel küpses suurem hulk mune kui heledate tiibadega liblikatel.

Soojuse juhtimine liblika kehasse toimub kahel viisil. Esiteks võiliblikatel on kõige tumedam tiiva kehapoolsem osa, kust soojus kandub mööda tiiba üle kehale või soojendab õhku keha lähedal (Kingsolver, 1987). Katses erinevate võiliblika liikidega sulgesid madalama kehatemperatuuriga liblikad oma tiivad ja keerasid tiiva alakülje päikse suunas, et tiib saaks paremini päikese-soojust kätte (Watt, 1968). Kuna liblikatiivad on väga õhukesed ja kehvad soojusjuhid, siis arvestatava hulga soojuse ülekandumine saab toimuda ainult piirkonna kaudu, mis on mõne millimeetri kaugusel kehast (Kingsolver, 1987).

Teine võimalus termoregulatsiooniks on päikesekiirguse peegeldumine tiibadelt kehale, mida näitas Kingsolver (1987) katses nelja kapsaliblika liigiga, milleks olid naeriliblikas *Pieris napi macdunnoughii*, väike-kapsalibikas (*Pieris rapae*), *Pieris occidentalis* ja *Pieris protodice*. Liblika kehatemperatuuri mõõtmiseks kasutati termopaari, mis sisestati liblika rindmikusse. Katse viidi läbi laboris lahtise akna all. Liblika asendit sai mõjutada termopaari traatide abil. Tiibade vahelise nurga mõõtmiseks kasutati malli, mis oli kinnitatud tüübli peale, mida sai omakorda suunata pikki liblika kehatelge. Valgust peegeldub rohkem tiiva osadest, mis asuvad kehast kaugemal ja mida rohkem on need tiiva piirkonnad melaniseeritud seda rohkem valgust neeldub ja seda vähem peegeldub päikesekiirgust liblika kehale.

7 Polüfenism

Polüfenism tähendab, et ühest genotüübist võivad areneda erineva fenotüübiga isendid olenevalt keskkonna tingimustest. Brakefield & Larsen (1984) kirjeldasid koerlibliklaste *Melanitis leda*, *Orsotrioena medus* ja *Junonia almana* kuiva ning niiske perioodi vorme. Niiske aastaaja vormidel olid silmatorkavad tiiva äärtes paiknevad silmalaigud, mis olid nähtaval kui liblikas oli puhkeasendis. Nende silmalaikude eesmärgiks oli arvatavasti hälvitamine. Kuiva aastaaja vormidel see-eest olid kas väga väikesed silmalaigud või need puudusid ja liblikad olid krüptilised. Niiske aastaaja vormid olid aktiivsemad kui kuiva aastaaja vormid ja lendasid rohkem ringi ning sellest tulenevalt on neil ilmselt kasu hälvitamisest, mille puhul liblikat küll rünnatakse, kuid ta saab end päästa kiire äralendamisega. Kuiva aastaaja vormid ei olnud nii aktiivsed ja püsisid peamiselt ühe koha peal, mistõttu on neil ilmselt kasulikum olla krüptiline, sest neil on raskem kiirelt põgeneda.

Mõningatel juhtudel pole leitud seost liblika parema kohasuse ja erinevate tiivavärvuste vahel erinevatel aastaegadel. Näiteks nõgeseliblika (*Araschnia levana*) kevadel ringi lendavad isendid on oranži -ja mustakirjud ning suvel lendavad isendid musta-ja valgekirjud (Ihalainen & Lindstedt, 2012). Põhjus sellisele värvierinevusele on teadmata. Ihalainen & Lindstedt (2012) pakkusid välja, et nõgeseliblika puhul on polüfenism tingitud röövlooma survest ja uurisid, kas suve vorm on suvel hoiatusvärvuse abil rohkem röövloomade eest kaitstud kui kevade vorm ja vastupidi. Selleks tegid nad puurikatse esitledes sinitihastele petri tassile kinnitatud liblikaid ja teise katse looduses, kus nad kinnitasid paberist liblikatiivad paju okstele. Nad ei leidnud hüpoteesile kinnitust, sest nii suvel kui ka kevadel rünnati mõlemaid vorme sama palju.

8 Arutelu

Liblikate tiivavärvuse funktsioonidest paistab rohkem levinud olevat röövlooma rünnaku vältimine. Suur roll on tiivavärvuse evolutsioonis muidugi ka sugulisel valikul, kuid tundub, et kõige silmatorkavamad mustrid on tekkinud hoiatusvärvuse näol, mida mõjutab just röövlooma surve. Sugulise valiku signaalid võivad tiivavärvuses olla kombineeritud hoiatusvärvusega, kuid silmatorkava tunnuse arenemisel ainult sugulise valiku teel tuleb mingi piir ette kui röövlooma saagiks langemise tõenäosus läheb väga suureks.

Tiivavärvuse uurimisel on üheks suuremaks puuduseks see, et uurimused põhinevad peamiselt samadel mudelliikidel ja uuritakse liiga vähe liike korraga. Näiteks termoregulatsiooni on kõige rohkem uuritud põualibliklaste (*Pieridae*) peal ja Mülleri mimikri kõige klassikalisemaks näiteks on koerlibliklased *Heliconius*. Mingi tunnuse evolutsioneerumise paremaks mõistmiseks oleks vaja uurida erinevaid liblikarühmi, kes pole fülogeneetiliselt nii lähedalt suguluses nagu *Heliconius* liblikad omavahel. See võimaldaks paremini aru saada kui tugevalt mõjutab arvatav valikusurve mingi kindla tunnuse evolutsiooni ja kui suur osa on tunnuse pärandumisel kaugelt eelaselt, kellel võis see tunnus mingi muu valikusurve mõjul tekkida.

Näiteks rohkem liike oleks vaja katses, mida tegid Hill & Vaca (2004) koerlibliklastega *Pierella*. Nad näitasid katses kolme liigiga, et ääres paiknevate silmalaikudega tiivad rebenesid kergemini kui ilma selliste silmalaikudeta liblika tiivad. Need liblikad kuuluvad samasse perekonda ja neist ainult üks oli ääres paiknevate silmalaikudega, kellel tiivad rebenesid paremini. See võis ka juhus olla, et ühel liigil on kergemini rebenevad tiivad. Selleks, et leida tõesti seos tiiva paremini rebenemise ja hälvitamise vahel oleks vaja katset teha palju rohkemate liikidega ja nende hulgas ka selliste liikidega, mis poleks fülogeneetiliselt nii lähedalt suguluses.

Üheks enim tuntud liblikatiiva mustri elemendiks on silmlaigud. Kaua aega arvati, et suured silmlaigud meenutavad looma silmi, kuid hilisemad uuringud on näidanud, et röövloomi peletab pigem silmatorkavus kui silma mimikeerimine (Stevens et al., 2008). Väikesed silmlaigud tiiva äärtes on tähtsad hälvitamise juures. Liblikatiibadel leidub erisuguseid silmlaike, mis on erineva suurusega ja paiknevad erinevates tiiva

piirkondades. Tuleks uurida, kus jookseb piir ehmatava silmalaigu ja röövlooma rünnakut endale tõmbava silmalaigu vahel. See aitaks paremini mõista silmalaigu evolutsiooni ja näha, kas ühe funktsiooniga silmalaik võis evolutsioneeruda teistsuguse funktsiooniga silmalaiguks.

Uurimist vajaksid rohkem konkreetse tunnuse erinevad funktsioonid. Ellers & Boggs (2003) katses eelistasid isased Colias liblikad vähem melaniseeritud emaseid kuigi melaniini kõrgem tase oleks emastele kasulik, kuid kas leidub liblikate seas ka liike, kus isane eelistab just kõrgema melaniini tasemega emaseid. See mida liblikad sigimispartneri otsimisel valivad on tohutult erinev. Tuleks uurida kui suurel määral kattub see ka füsioloogiliselt või röövlooma käest pääsemiseks tähtsa tunnusega ja kui suurel määral valivad liblikad kaaslase tunnuse järgi, mis ei oma otsest kasulikku funktsiooni peale sugulise valiku, või veelgi enam, mis on ellujäämise seisukohalt kahjulikud, nn. *handicap*-tunnused (nagu paabulinna saba).

Uurimist vajaksid polüfenism, mille puhul erinevate liblikaliikide puhul on erinevate aastaegade vormide tiivamuustril erinev funktsioon. Selle valdkonna kohta leidub mitmeid artikleid, mille hulgast sai eespool mainitud uurimus nõgeseliblika kohta (Ihalainen & Lindstedt, 2012), kuid seal püstitatud hüpotees röövloomade mõjust polüfenismile ei leidnud kinnitust ning pole teada, mis polüfenismi näiteks nõgeseliblika puhul tekitab.

Kokkuvõte

Käesoleva töö eesmärk oli anda ülevaade liblika tiivavärvuste evolutsioonilistest seletustest. Tiiva värvused võivad tekkida pigmentidest ja tiivasoomuste struktuurist. Liblikad ja linnud võivad näha UV-valgust, mida ka osade liblikaliikide tiivad võivad peegeldada.

Liblika tiibade värvusel on ilmselt palju erinevaid evolutsioonilisi põhjusi. Liigisiseses suhtluses võib tiivavärvus mängida rolli liigi tuvastamisel, isaste vahelises konkurentsisis ning ka oma kvaliteedi näitamisel. Sugulise valiku puhul võivad liblikad sigimispartnerit valida tiivavärvuse elementide järgi, mis pole otseselt liblikale kasulikud ellujäämise seisukohalt.

Tiivavärvusel on oluline roll ka suhtluses vaenlastega. Batesi mimikri puhul võib mimikeerija suur arvukus osutada kahjulikuks nii mimikeeritavale ja ka mimikeerijale. Siiski mõnede liikide puhul võivad röövloomad kindlat tiiva mustrit vältida isegi mimikeerijate suure arvukuse korral. Mülleri mimikri võib olla kasulik kõigile osapooltele, kuid see ei pruugi alati nii olla (nn Batesi-taoline mimikri). Varasemalt arvati, et suured silmalaigud mimikeerivad looma silmi, kuid on uurimusi, mis näitavad, et silmalaigud ehmatavad röövloomi lihtsalt oma silmatorkavusega.

Varjumine tiivavärvuse abil toimib ilmselt läbi krüpsise ja katkestava värvuse ning mõningatel juhtudel võib olla raske neid eristada. Hälvitamine toimib mõnel liigil ilmselt eelkõige kindlates valgustingimustes ja üks uurimus näitas äärmiste silmalaikudega tiibade kergemat rebenemist, kuid katse oli tehtud ainult paari liigiga ja seda oleks vaja korrata rohkemate liikidega.

Mõnede liikide puhul ei piisa tiivavärvuse evolutsiooni seletamisel adaptiivsetest funktsioonidest, vaid roll võib olla ka geenitriivil. Tiivavärvusele võib avaldada ka mõju keskkonnasaaste, kas mõjutades liblika krüptilisust või immuunsüsteemi. Termoregulatsioon tiivavärvuse abil toimib ilmselt läbi soojuse kandumise mööda tiiba või tiivalt peegeldudes. Esimesel juhul on liblikale ilmselt kasulikum kui kehapoolne tiivaosa on tumedam ja teisel juhul on arvatavasti kasulikumad heledamad tiibade ääred. Polüfenismi puhul on erinevate aastaegade liblika vormide värvusel ilmselt erinevad funktsioonid, kuid kõikide liikide puhul pole erinevuse funktsionaalne põhjus teada. Tiivavärvuse uurimise suureks probleemiks on samade mudelliikide ja väga väheste liikide kasutamine uurimustes.

Summary

Explanations of the evolution of wing color in butterflies. The purpose of present paper is to survey explanations of the evolution of wing color in butterflies. Colors of the wing can result from pigments and the structure of scales. Butterflies and birds can see UV-light and wings of some butterfly species can reflect UV-light.

There are apparently lots of different evolutionary reasons for wing color in butterflies. Wing color can be important for intraspecific communication which are species recognition, intrasexual competition among males and also showing its quality. In case of sexual selection butterflies can choose their mates by elements of wing color which are not beneficial for survival rate.

Wing color has an important part in communication with enemies. In Batesian mimicry when abundance of the mimic is high then it can be detrimental for the mimic and model. Still for some species can predators avoid certain wing pattern even when there are many mimics. Müllerian mimicry can be beneficial for all parties but it may not always be this way (the so-called quasi-Batesian mimicry). Previously were presumed that big eyespots mimic eyes of some animal but there are studies which show that eyespots can be intimidating just by being conspicuous.

Concealment with wing color can be achieved by chrypsis and disruptive coloration and in some occasions it could be hard to distinguish these two. Deflection in some species function apparently under certain light conditions and one study showed that wings with marginal eyespots can tear more easily but this experiment was conduct with only few species and it should be revised with many more species.

In some species it is not sufficient enough to explain evolution of wing color through only adaptive functions, genetic drift can also have a part in this. Color of the wing can also be affected by pollution which can influence chrypsis or immune system of butterflies. Thermoregulation apparently function through heattransfer along the wing or by reflecting solar radiation from distal wing region to the body. In the first case it could be beneficial for butterflies to have darker basal wing color and in the second case it could be beneficial to have lighter distal wing region. In the case of polyphenism there could be different functions of the wing color in different seasons but these functions are not always known. One of the biggest problem on studing wing colors is using the same model species and using to few species.

Tänuavaldus

Ma soovin tänada oma juhendajat Juhan Javoiši, kes oli suureks abiks käesoleva töö valmimisel.

Kasutatud kirjandus

- Arikawa K., Wakakuwa M., Qiu X., Kurasawa M. & Stavenga D.G. (2005) Sexual dimorphism of short-wavelength photoreceptors in the small white butterfly, *Pieris rapae crucivora*. *The Journal of Neuroscience* 25:5935-5942
- Bernard G.D. & Remington C.L. Color vision in *Lycaena* butterflies: Spectral tuning of receptor arrays in relation to behavioral ecology. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88:2783-2787
- Blut C., Wilbrandt J., Fels D., Girgel E.I. & Lunau K. (2012) The 'sparkle' in fake eyes – the protective effect of mimic eyespots in lepidoptera. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 143:231-244
- Brakefield P.M. & Larsen T.B. (1984) The evolutionary significance of dry and wet season forms in some tropical butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 22:1-12
- Chapman, 2013 *The Insects: Structure and Function* 5th edition
- Cook L.M. (2003) The rise and fall of the carbonaria form of the peppered moth. *The Quarterly Review of Biology* 78:399-417
- Ellers J. & Boggs C.L. (2003) The evolution of wing color: male mate choice opposes adaptive wing color divergence in *Colias* butterflies. *Evolution* 57:1100-1106
- Ellers J. & Boggs C.L. (2004) Functional ecological implications of intraspecific differences in wing melanization in *Colias* butterflies. *Biological Journal of the Linnean Society* 82:79-87
- Estrada C. & Jiggins C.D. (2008) Interspecific sexual attraction because of convergence in warning colouration: is there a conflict between natural and sexual selection in mimetic species? *J. Evol. Biol.* 21:749-760
- Fisher, 1930 *The Genetical Theory of Natural Selection*
- Ghiradella H. (1991) Light and colors on the wing: structural colors in butterflies and moths. *Applied Optics* 30:3492-3500
- Hill R.I. & Vaca J.F. (2004) Differential wing strength in *Pierella* butterflies (*Nymphalidae*, *Satyrinae*) supports the deflection hypothesis. *Biotropica* 36:362-370
- Ihalainen E. & Lindstedt C. (2012) Do avian predators select for seasonal polyphenism in the European map butterfly *Araschnia levana* (Lepidoptera: *Nymphalidae*)? *Biological Journal of the Linnean Society* 106:737-748
- Kapan D.D. (2001) Three-butterfly system provides a field test of müllerian mimicry. *Nature* 409:338-340
- Kemp D.J. (2007) Female butterflies prefer males bearing bright iridescent ornamentation. *Proc. R. Soc. B* 274:1043-1047

- Kemp D.J. & Macedonia J.M. (2006) Structural ultraviolet ornamentation in the butterfly *Hypolimnys bolina* L. (*Nymphalidae*): visual, morphological and ecological properties. *Australian Journal of Zoology* 54:235-244
- Kingsolver J.G. (1987) Evolution and coadaptation of thermoregulatory behavior and wing pigmentation pattern in Pierid butterflies. *Evolution* 41:472-490
- Kodandaramaiah U., Vallin A. & Wiklund C. (2009) Fixed eyespot display in a butterfly thwarts attacking birds. *Animal Behaviour* 77:1415-1419
- Kronforst M.R. & Gilbert L.E. (2007) The population genetics of mimetic diversity in *Heliconius* butterflies. *Proc. R. Soc. B* 275:493-500
- Kunte K. (2008) Mimetic butterflies support Wallace's model of sexual dimorphism. *Proc. R. Soc. B* 275:1617-1624
- Lederhouse R.C. & Scriber J.M. (1996) Intrasexual selection constrains the evolution of the dorsal color pattern of male black swallowtail butterflies, *Papilio polyxenes*. *Evolution* 50:717-722
- Lyytinen A., Lindström L. & Mappes J. (2004) Ultraviolet reflection and predation risk in diurnal and nocturnal Lepidoptera. *Behavioral Ecology* 15:982-987
- Marden J.H. & Chai P. (1990) Aerial predation and butterfly design: how palatability, mimicry, and the need for evasive flight constrain mass allocation. *The American Naturalist* 138:15-36
- Merilaita S. & Lind J. (2005) Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration. *Proc. R. Soc. B* 272:665-670
- Mikkola K. & Rantala M.J. (2010) Immune defence, a possible nonvisual selective factor behind the industrial melanism of moths (Lepidoptera). *Biological Journal of the Linnean Society* 99:831-838
- Nappi A.J., Vass E. & Carton Y. (1995) Superoxide anion generation in *Drosophila* during melanotic encapsulation of parasites. *Eur J Cell Biol.* 68:450-456
- Nijhout, 1991 The development and evolution of butterfly wing patterns 15-20
- Olofsson M., Vallin A., Jakobsson S., Wiklund S. (2010) Marginal eyespots on butterfly wings deflect bird attacks under low light intensities with UV wavelengths. *PloS ONE* 5:e10798
- Ries L. & Mullen S.P. (2008) A rare model limits the distribution of its more common mimic: a twist on frequency-dependent batesian mimicry. *Evolution* 62:1798-1803
- Rowland H.M., Mappes J., Ruxton G.D. & Speed M.P. (2010) Mimicry between unequally defended prey can be parasitic: evidence for quasi-Batesian mimicry. *Ecology Letters* 13:1494-1502
- Scott J.A. (1974) Mate-locating behavior of butterflies. *American Midland Naturalist* 91:103-117
- Stevens M., Cuthill I.C., Windsor A.M.M. & Walker H.J. (2006) Disruptive contrast in animal camouflage. *Proc. R. Soc. B* 273:2433-2438

- Stevens M., Hardman C.J. & Stubbins C.L. (2008) Conspicuousness, not eye mimicry, makes “eyespot” effective antipredator signals. *Behavioral Ecology* 19:525-531
- Stevens M., Hopkins E., Hinde W., Adcock A., Connolly Y., Troscianko T & Cuthill I.C. (2007) Field experiments on the effectiveness of ‘eyespot’ as predator deterrents. *Animal Behaviour* 74:1215-1227
- Zahavi A. (1975) Mate selection- A selection for a handicap. *J. theor. Biol.* (1975) 53:205-214
- Tuomaala M., Kaitala A. & Rutowski R.L. (2012) Females show greater changes in wing colour with latitude than males in the green-veined white butterfly, *Pieris napi* (Lepidoptera: Pieridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 107:889-909
- Turner J.R.G. & Mallet J.L.B. (1996) Did forest islands drive the diversity of warningly coloured butterflies? Biotic drift and the shifting balance. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 351:835-845
- Vallin A., Jakobson S., Lind J. & Wiklund C. (2005) Prey survival by predator intimidation: an experimental study of peacock butterfly defence against blue tits. *Proc. R. Soc. B* 272:1203-1207
- Van Dyck H. & Matthysen E. (1998) Thermoregulatory differences between phenotypes in the speckled wood butterfly: hot perchers and cold patrollers? *Oecologia* 114:326-334
- van Ooik T., Pausio S. & Rantala M.J. (2008) Direct effects of heavy metal pollution on the immune function of a geometrid moth, *Epirrita autumnata*. *Chemosphere* 71: 1840-1844
- Watt W.B. (1968) Adaptive significance of pigment polymorphisms in *Colias* butterflies. I. Variation of melanin pigment in relation to thermoregulation. *Evolution* 22:437-458
- Wiernasz D.C. (1989) Female choice and sexual selection of male wing melanin pattern in *Pieris occidentalis* (Lepidoptera). *Evolution* 43:1672-1682

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina _____ Kirke Lõõndre _____
(sünnikuupäev: _____ 25.12.1989 _____)
(*autori nimi*)

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

_____ Tiivavärvuse evolutsioonilised seletused liblikatel _____

(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja on _____ Juhan Javoiš _____,
(*juhendaja nimi*)

- 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus 23.05.2013