

TARTU ÜLIKOOL

ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT

ZOOLOOGIA OSAKOND

ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

Kadi Tõnurist

PATOGEENIDE MÕJU PUTUKATE ELUKÄIGUTUNNUSTELE:
KOOSMÕJUD TOIDU KVALITEEDI JA HULGAGA

Bakalaureusetöö

Juhendaja: kaasprofessor Toomas Esperk

TARTU 2023

INFOLEHT

Patogeenide mõju putukate elukäigutunnustele: koosmõjud toidu kvaliteedi ja hulgaga

Putukapatogeenide ning toidu kvaliteedi ja hulga koosmõjude uurimine peremeesorganismi elukäigutunnustele on oluline, sest putukad on kõige suurem ja majanduslikult oluline organismide klass. Putukad on kasutusel nii biotõrjes ning nende parasiite kasutatakse ka insektitsiididena. Nii putukapatogeenid kui ka toitumine on üksikaspektidena uuritud, kuid nende koosmõjust on vähe teada ning kokkuvõtvaid ülevaateuuringud ei ole. Selle uurimistöö eesmärk on välja selgitada, kas ja/või milline on putukapatogeenide ning toidu kvaliteedi ja hulga mõju putuka elukäigutunnustele, täpsemalt suremusele, kehasuurusele, arenguajale ja viljakusele. Töö tulemusena selgus, et enamustes uuringutes ei leitud patogeenide ja toidu kvaliteedi koosmõjusid elukäigutunnustele. Enamasti esines vaid patogeeni peamõju, kuid leiti ka mõned koosmõjud ja vastuolulised tulemused. Koosmõjud esinesid enamasti mudelorganismide või majanduslikult oluliste liikide puhul, keda on palju uuritud, mis näitab, et koosmõjud võivad olla tavalisemad, kuid väheste uuringute tõttu on koosmõjud jäänud tähelepanuta. Koosmõju esinemisel oli peamiselt ebakvaliteetse toidu puhul nakatunud isendite suremus suurem kui nakatamata isenditel ning kvaliteetse toidu puhul ei leitud erinevusi kahe uurimisgrupi vahel. Üheski uuringus ei leitud koosmõju viljakusele ning kehasuuruse ja arenguaja kohta saadi erinevaid tulemusi.

Märksõnad: putukapatogeen, elukäigutunnus, toidu kvaliteet

The impact of pathogens on insect life-history traits: interactive effects of diet quality and quantity

The investigation of interactions between insect pathogens, food quality and quantity on the life history traits of host organisms is important because insects constitute the largest and economically significant class of organisms. Insects are used as biocontrol and their parasites are used as insecticides. Both insect pathogens and nutrition have been studied separately, but their combined effects are relatively understudied, and there are no recent attempts to synthesize the results of relevant case studies. The main aim of this thesis is to evaluate the existence of interactive effects between insect pathogens and food quality and quantity on insect life history traits (mortality, body size, developmental time, and fecundity). In most studies evaluated, interactive effects between pathogens and food quality on life history traits were not found. Mostly, only the main effects of the pathogen were present, although some interactions and conflicting results were also identified. Interactions were mainly observed in

model organisms or economically important species that had been extensively studied, indicating that interactions may be more common but have been overlooked due to limited research. When interactions occurred, infected individuals exhibited higher mortality rates than uninfected individuals, particularly in the case of poor food quality, while no differences between the two treatments were found on high-quality food. No interactions between pathogens and food quality/ quantity were found in any study examining fertility, and contradictory results were obtained concerning body size and developmental period.

Keywords: entomopathogen, life-history, diet quality

SISUKORD

INFOLEHT	3
SISSEJUHATUS	6
1. PUTUKAPATOGEENID	8
2.1. Viirused.....	8
2.2. Bakterid.....	10
2.3. Seened	12
2. METOODIKA	14
3. TOITUMISE JA PATOGEENI KOOSMÕJU PUTUKATE ELUKÄIGUOMADUSTELE.....	16
4.1. Suremus.....	16
4.2. Kehasuurus.....	17
4.3. Viljakus	18
4.4. Arenguaeg	19
5. ARUTELU	21
KOKKUVÕTE	35
SUMMARY	36
TÄNUAVALDUSED	37
KASUTATUD KIRJANDUS.....	38

SISSEJUHATUS

Putukad on kõige suurem organismide klass, kuhu kuulub üle miljoni kirjeldatud liigi (Stork, 2018). Oluliste lagundajate, peamiste tolmeldajate ja kahjurliikide arvukuse piirajatena on putukate näol tegemist ökosüsteemides ja põllumajanduses väga oluliste organismidega (Scudder, 2017). Tänapäeval on saanud aktuaalseks ka putukafarmide kasutuselevõtt. Need võivad olla rajatud nii sööda-, toidu- kui meditsiinitööstuse eesmärgil (Qian jt, 2022) ning kasvandustes tekib ka jääke ja teisi kõrvalprodukte, mida on võimalik kasutada põllumajanduses (Simmer, 2022). Nii saab arendada jätkusuutlikku maaviljelust ning ringmajandust (Poveda, 2021). Oluline valdkond on ka mesindus (Poveda, 2021), kus mesilaste parasiitidel ning korjetaimede limiteeritusel on ka otsesed majanduslikud tagajärjed (Collison jt, 2016).

Eelmainitud valdkondades on olulisel kohal putukaparasiidid (Sharma jt, 2023). Patogeenidega tuleb arvestada ning teada, kuidas potentsiaalsed infektsioonid võivad mõjutada putukate elukäigutunnuseid (Hurd, 2009) nagu suremus, mass, suurus, viljakus jne, sest ootamatu patogeenipuhang (Joosten jt, 2020) võib tuua kaasa tootlikkuse languse. Putuka- ja toiduainetööstustes tuleb kasuks teadmine, kuidas patogeenipuhangud võivad mõjutada ka järgnevaid putukapõlvkondi (Pauli jt, 2018), sest nii on võimalik ennetada või leevendada tekkivat kahju, samuti võib ka biotõrjes kasutatavate patogeenide vastu tekkida putukatel aja möödudes resistentsus (Abd-Alla jt, 2020).

Toitumise ning toidu mõju putukate elukäigutunnustele on palju uuritud ning võrdlemisi hästi teada (Teder jt, 2014). On näidatud, et stressitingimustes on putukad vastuvõtlikumad haigustele ja patogeenidele ning ebakvaliteetne toit mõjutab peamiselt putukate kehasuurust, arenguaega ja viljakust (Clissold & Simpson, 2015). Ka Teder jt (2014) näitasid, et enamike putukaliikide puhul jäävad ebakvaliteedilisel toidul isendid kehasuuruselt väiksemaks ning nende arenguaeg pikeneb. Samuti on uuritud patogeenide mõju putukatele ning seda eelkõige biotõrje seisukohalt (González-Mas jt, 2019; Wilberts jt, 2022). Samas stressorite koosmõjule keskenduvaid uuringuid on tehtud vähe. Putukatele oluliste stressorite, näiteks toidunappuse, madala kvaliteediga toidu ja patogeenide esinemise koosmõju puudutavaid uuringuid on samuti vähe ja hiljutised selleteemalisi tulemusi kokkuvõtvaid ja analüüsivaid tööd puuduvad.

Putukate toitumisel võib olla ka otsene mõju sellele, milliseks kujuneb infektsiooni intensiivsus ning kuidas reageerib immuunsüsteem. Cotter ja Al Shareefi (2021) tõid välja erinevad viisid,

kuidas toitumine võib patogeeni nakatumist mõjutada. Nimelt mõjutab toitumine putukate puhul väga otseselt soolestiku mikrofloorat ning see on otseselt seotud immuunvastuse algamisega. Kuna viimane on kulukas tegevus, vajab putukas ka kvaliteetset toitu energia saamiseks. Samas on ka näidatud, et toitainetevaene toit võib ka patogeeni mõjuda negatiivselt, jättes patogeeni ilma talle olulistest ainetest ning seeläbi panustada putuka vastupanusse infektsiooni suhtes (Aalto jt, 2015).

Nii alus- kui rakendusteaduslikust seisukohast on oluline teada, kuidas toitumise ning infektsiooni koosmõjud võivad mõjutada putukaid ning nende edasist elukäiku. Patogeeni mõju putukatele, peamiselt majanduslikult olulistele putukaliikidele, on küll uuritud, kuid vähe on teada, kuidas ja kas sõltub patogeeni mõju teistest keskkonnateguritest. Kuna toitumise ja toidu mõju putukatele on hästi teada ning enamasti ühese ja selge mõjuga, siis on selle teguri puhul võimalik efektiivsemalt hinnata, kui palju sõltub patogeeni mõju keskkonnast. Selles bakalaureusetöös antakse esmalt ülevaade erinevatest entomopatogeenidest ja nende mõjust putukale, võetakse kokku varasemad uuringud putuka toitumise ning patogeeni infektsiooni koosmõjust ning seejärel analüüsitakse, kas ja kuidas need koosmõjud mõjutavad putukate elukäigutunnuseid.

1. PUTUKAPATOGEENID

2.1. Viirused

Viiruste puhul on tegemist peremeesorganismist täielikult sõltuva parasiidiga. Kuna neil puudub võime liikuda, reageerida ärritustele ning puudub ka ainevahetuseks vajalik energiatootmine, siis ei ole tegemist elusolenditega (Del Rincón-Castro & Ibarra, 2011; Kalha jt, 2014). Pärast rakku sisenemist hakkab viiruse genoom tootma raku ressursside arvelt uusi viiruseid, kuni vahendid on ammendunud ja rakk sureb (Del Rincón-Castro & Ibarra, 2011). Viirused moodustavad virione või nukleokapsiide, mille genoom (DNA või RNA) asub tsentraalselt ning on kaetud valgulise katte ehk kapsiidiga (Kalha jt, 2014). Kui viirused on koondunud omakorda valgumaatriksisse, siis nimetatakse seda oklusioonikehaks (ingl *occlusion body*)(Del Rincón-Castro & Ibarra, 2011).

Kõige rohkem ning tõsisemaid infektsioone tekitavad putukatele bakuloviiruste (Baculoviridae, (hõimkond: ebakindla paigutusega)), densoviiruste (*Densoviridae*, (hõimkond: *Cossaviricota*)), entomopoksviiruste (*Entomopoxvirinae*, (hõimkond: *Nucleocytoviricota*)) ja reoviiruste (*Reoviridae*, (hõimkond: *Duplornaviricota*)) sugukonna viirused (Harish jt, 2021). Viiruste klassifitseerimisel on määravaks geneetilised analüüsid ning nomenklatuuris kasutatakse putukaviirustel nii peremeesorganismi liiginime kui ka viirusrühma akronüümi. Näiteks on kõikide entomopoksviiruste lühendiks EPV, nukleopolühedroviirustel NPV, granuloviirustel GV, iridoviirustel IV ning tsütoplasmaatilised polühedroosiviirustel (tsüpopviirused) CPV (Del Rincón-Castro & Ibarra, 2011).

Viirusinfektsiooni on alguses putukate puhul raske tuvastada, sest sümptomid avalduvad tihti alles suure patogeeni hulga juures, mil viirus on juba laialdaselt levinud (Del Rincón-Castro & Ibarra, 2011; Pauli jt, 2018). Peremeesorganism jätkab üldjuhul toitumist, mis intensiivistab veelgi infektsiooni arengut (Park jt, 1993). Tihti on esmasteks tunnusteks viirusnakkusest putuka liikumise ja kasvu aeglustumine ning viimaks ka vähenenud või lõppenud toitumine (Del Rincón-Castro & Ibarra, 2011).

Bakuloviirused on väga suur rühm putukapatogeene, mis eraldavad äratuntavaid oklusioonikehasid (ingl *occlusion bodies* (OBs)) (Granados, 1980). Bakuloviirused jagatakse veel eraldi kahte viiruserühma, milleks on nukleopolühedroidviirused (NPV) ja granuloviirused (GV) (Okano jt, 2006). Nukleopolühedroidviirused jaotatakse morfoloogia alusel omakorda kahte rühma. Esimese tüübi puhul on mitmed üksikud nukleokapsiidid koondunud oklusioonikehaks, teise tüübi puhul on mitmed nukleokapsiidid koondunud üheks rühmaks ning mitmest rühmast on kokku tekkinud oklusioonikeha (Granados, 1980). Granuloviiruste puhul võivad kokku koonduda nii üksikud kui ka mitmed nukleokapsiidid ning oklusioonikeha koosneb vaid ühest kokkukoondunud grupist (Granados, 1980). Peamiselt on bakuloviirused virulentsed liblikaliste (*Lepidoptera*), kiletiivaliste (*Hymenoptera*), ja kahetiivaliste (*Diptera*) seltside esindajatele, kuid rühm granuloviirused on spetsiifiliselt leitud vaid kahetiivalistelt (Okano jt, 2006).

Putukad on võimelised nakatuma bakuloviirustega erinevatel viisidel: toiduga oklusioonikehasid tarbides, järglastele edasikandumisel transovariaalse ülekande (vertikaalne ülekande) teel, munade nakatumisel keskkonnas või parasiitide vahendusel (horisontaalne ülekande) (Granados, 1980). Kuna peamine nakatumine toimub oralselt, siis on soolestikul oluline roll infektsiooni tekkimisel (Harish jt, 2021). Ees- ja tagasool on ektodermaalse päritoluga ning selle tõttu ka viirusele mitte nii tundlikud, seega toimub peamine nakatumine kesksooles. Kesksoole tugevalt aluseline keskkond (pH 9,5-11,5) lagundab oklusioonikehad, mille tagajärjel vabanevad virionid (Granados, 1980). Kahjulike mikroorganismide tõkestamiseks ja ka mehhaaniliseks kaitseks on kesksooles peritroofiline membraan, millest tuleb viirusel samuti läbi tungida (Terra & Ferreira, 2012). Sümptomiteks on halvatus, nõrkus, kutiikula hõrenemisest ja rasvikus (ingl *fat body*) vohavast infektsioonist tingitud värvuse luitumine ning röövikute puhul siidniidiga substraadil rippumine (ingl *tree-top hanging*) (Harish jt, 2021; Deschodt, 2022).

2.2. Bakterid

Bakterid on ainuraksed prokariöödid ning neil ei esine tuumamembraani, mis eristaks rakus geneetilist materjali. Baktereid jagatakse rakumembraani morfoloogia põhjal kolmeks: gramnegatiivsed (GN), grampositiivsed (GP) ja rakuseinata bakterid (Vega jt, 2012). Hõimkond firmikuudid (*Bacillota*) on grampositiivsed bakterid ja *Gracilicutes* on hõimkond gramnegatiivseid baktereid. Lisaks rakuseina ehituse erinevusele on grampositiivsed bakterid suutelised moodustama ka spore, mille tõttu on neid hinnatud heaks biotõrje vahendiks (Emmert & Handelsman, 1999). Rakuseinata bakterid on paleomorfsed, kuid grampositiivsed ja -negatiivsed bakterid võivad olla ümarad, pulgakujulised või spiraalsed (Vega jt, 2012). Lüljalgsed patogeenedena on tuvastatud rohkem kui 100 bakteriliiki ning enamik sugukonnad, mis on putukapatogeensed on *Bacillaceae* (GP), *Pseudomonadaceae* (GN), *Enterobacteriaceae* (GN), *Streptococcaceae* (GP) ja *Micrococcaceae* (GP) (Kalha jt, 2014).

Infektsioon võib olla põhjustatud nii entomopatoogensetest bakteritest kui ka stressikeskkonna poolt põhjustatud peremeesorganismis leiduvate bakterite vohamisest. Bakteriga nakatumine võib toimuda oralselt saastunud toidu tarbimisega, läbi mehaanilise kahjustuse ning parasiitide kaudu (Vallet-Gely jt, 2008). Kui bakterid on jõudnud putuka kehasse ning sealt hemolümfi ning on võimelised tootma toksiine, siis putukas sureb, kui mürgistust ei teki, siis võib kaasneda baktereemia, mille sümptomiteks on toitumise lõpetamine, oksendamine, kõhulahtisus ja halvatus. Bakteriinfektsiooni surnud isendid muudavad värvi (tavaliselt muutuvad pruuniks, kuid on ka erandeid) ja lõtvuvad, putuka keha võib ka olla algselt paistetunud, kuid hiljem tõmbub kokku ning kuivab (Vega jt, 2012).

Grampositiivsed bakterid on suurel hulgal kasutuses putukate biotõrjes (Emmert & Handelsman, 1999). Väga tuntud patogeened sellest rühmast on *Bacillaceae* ja *Paenibacillaceae* sugukonna esindajad ning suur hulk insektitsiidseid toksiine, mis on kasutuses põllumajanduses, on pärit *Bacillaceae* sugukonna liigilt *Bacillus thuringiensis* (Castagnola & Stock, 2014). *Bacillaceae* sugukonna bakterid on generalistid ning nakatavad mitmeid putukarühmi ja on tekitanud infektsiooni mardikaliste (*Coleoptera*), kahetiivaliste (*Diptera*) ja liblikaliste (*Lepidoptera*) seltside liikidele (Kaur, 2000), kuid on näidatud, et selle sugukonna bakterid on võimelised nakatama ka teisi putukaseltse (Vega jt, 2012). *Paenibacillaceae* sugukonna bakterid on peamiselt tekitanud infektsioone mesilaslaste (*Apidae*) ja põrniklaste (*Scarabaeidae*) sugukondade liikidele ning ka liblikaliste (*Lepidoptera*) seltsi esindajatele (Grady jt, 2016).

Gramnegatiivsed bakterid on putukatele oportunistlikud patogeenid ning neid võib leida laialdaselt loodusest ning surnud organismidest. Laboritingimustes võivad gramnegatiivsed bakterid tekitada putukates tugevaid infektsioone, kuid looduses ei ole see nii tavapärane (Vega jt, 2012). Kaks suurt gramnegatiivsete bakterite sugukonda on *Pseudomonadaceae* ja *Enterobacteriaceae* (Kalha jt, 2014). *Pseudomonadaceae* sugukonna bakterid tekitavad peamiselt infektsioone kahetiivaliste (*Diptera*) seltsi esindajatele, nii vastse- kui ka valmikueas (Vega jt, 2012). *Pseudomonadaceae* sugukonda kuulub perekond *Pseudomonas*, mis on üks peamised kõdukärblaste (*Drosophila*) sugukonnale infektsioone tekitavate patogeenide rühmi (Vodovar jt, 2005). *Enterobacteriaceae* bakterid ei tekita peremeesorganismis tugevat infektsiooni (Vega jt, 2012). Neid on leitud mitmete putukate kõhust, kuid infektsiooni tekitamist on näidatud kahetiivaliste (*Diptera*), mardikaliste (*Coleoptera*), kiletiivaliste (*Hymenoptera*) ja liblikaliste (*Lepidoptera*) seltside esindajatel (Behar jt, 2005; McQuade & Stock, 2018). *Enterobacteriaceae* sugukonda kuulub perekond *Serratia* gramnegatiivsed baktereid, kelle seas esineb mitmeid putukatele tõsiseid infektsioone tekitavaid liike (McQuade & Stock, 2018).

2.3. Seened

Seeni on kirjeldatud üle 100 000 liigi ning neist umbes 700 on putukapatogeenid (Roy, 2010). Putukapatogeenseid seeni saab jagada viite suurde rühma. Nendeks on väikeosloomade hõimkond (*Microsporidia*), zoospore tekitavate seente polüfüleetiline rühm, polüfüleetiline ikkeseente (*Zygomycota*) hõimkond, kottseened (*Ascomycota*) ja kandseened (*Basidiomycota*) (Vega jt, 2012). Zoospore tekitavate seente polüfüleetilisse rühma kuuluvad kolm hõimkonda (*Blastocladiomycota*, *Neocallimastigomycota* ja viburseened (*Chytridiomycota*). Polüfüleetilisse ikkeseente (*Zygomycota*) hõimkonda kuuluvad kolm putukapatogeenset disvisjoni (*Zoopagomycotina*, *Entomophthormycotina* ja *Kickxellomycotina*). Kottseente (*Ascomycota*) rühma kuulub üks putukapatogeenne alamhõimkond *Pezizomycotina* ja kandseente (*Basidiomycota*) hulka kuulub üks putukapatogeenne klass roosteseened (*Pucciniomycetes*) (Vega jt, 2012). Enamik putukapatogeene on rühmitunud kolme klaadi, milleks on helekottseenelaadsed (*Hypocreales*) ja keratiiniseenelaadsed (*Onygenales*) seltsid (kuuluvad mõlemad kottseente hõimkonda) ning *Entomophthoromycota* (kuulub ikkeseente hõimkonda) (Boomsma jt, 2014).

Seened on eukariüotsed heterotroofid ning peavad eluks vajalikke toitaineid koguma teistelt organismidelt, enamasti saprotroofidena või parasiteerides (Vega jt, 2012). Seentel esinevad anamorfne ja teleomorfne staadium ning sõltuvalt keskkonnast on nad võimelised paljunema kas mitesuguliselt või suguliselt (Shah & Pell, 2003; Vega jt, 2012). Mitesugulisel paljunemisel toimub enamasti kas mütseeli fragmenteerumise käigus uue klooni moodustumine või tekitatakse hüüfides mitoosi teel eoseid või koniide. Enamik entomopatogeenseid seeni põhjustavad spooride ja/või koniidide tootmise teel infektsiooni (Shah & Pell, 2003). Koniide on erinevaid – kui seen parasiteerib putuka välispinnal, siis produtseeritakse õhus levivaid koniide (ingl *aerial conidia*), kui koniidide tootmine toimub putuka sisekeskkonnas, kus on toitainetevaene keskkond, siis on tihti tegu hüdrofiilsete koniididega (ingl *submerged conidia*), millel on õhemad rakuseinad kui õhus levivatel koniididel (Jaronski & Mascarin, 2017). Putuka hemolümfis, kus on vedel ja toitainerikas keskkond tekitatakse blastospoore (ingl *blastospores*) (Vega jt, 2012). Blastosporid on entomopatogeensete seente põhiline koniidide vorm, mis on samuti hüdrofiilne ja moodustatakse hemotsöölis, kuid mis erinevalt toitainetevaeses keskkonnas moodustatud koniididest on suuremad ning tekivad pungumise mitte hüüfirakkude diferentseerumise teel (Cho jt, 2006).

Putuka nakatumine seenega toimub peamiselt kokkupuutel ja seened koniidid peavad infektsiooni tekitamiseks tungima läbi putuka kutiikula (Vega jt, 2012). Seltsi *Entomophthorales* isendid moodustavad hüüfi kehasid (ingl *hyphal bodies*), mis pärast putuka kehasse tungimist levivad ning läbi mille tarbib seen toitaineid. Selle tagajärjel sureb putukas füsioloogilisse nälga (Shah & Pell, 2003). Blastospore tootvate seente puhul (helekottseenelaadsed (*Hypocreales*), nagu *Beauveria bassiana*, *Hirsutella thompsonii* ja *Metarhizium flavoviridis*) kanduvad blastosporid hemolümfis laiali ning toodavad toksiine, mis surmavad peremeesorganismi (Shah & Pell, 2003).

Entomopatogeensed seened võivad olla nii generalistid kui ka spetsialiseerunud kindlale taksonile. Levinuimad putukapatogeensed seened kuuluvad seltsidesse *Entomophthorales* ja *Hypocreales*, kus *Entomophthorales* seltsi esindajad on rohkem spetsialiseerunud (Hajek jt, 2007), kuid *Hypocreales* seltsi seened on enamasti generalistid (Vega jt, 2012). Tavaliselt on spetsiifilisema peremeesorganismiga seened virulentsemad (Vega jt, 2012), kuid on ka erandeid, näiteks selts sitikaseenelaadsed (*Laboulbeniales*) parasiteerib peamiselt vaid mardikalistel (*Coleoptera*), kuid ei surma neid (Roy, 2010).

2. METOODIKA

Bakalaureusetöös antakse ülevaade toidu kvaliteedi või hulga ning patogeenide võimalikust koosmõjust erinevate putukaliikide elukäigutunnustele. Täpsemalt on keskendutud suremuse, kehasuuruse, viljakuse ja arenguaja uurimisele. Andmete kogumiseks kasutati peamiselt Google Scholar (<https://scholar.google.com>) ja Web of Science (<https://www.webofscience.com/wos/woscc/basic-search>) otsingumootoreid, kuhu sisestati järgmisi märksõnu ja –fraase: entomopathogenic* "life-history" treatment* "diet quality".

Andmebaaside otsingu tulemustest osutus sobivaks kaheksa uuringut. Google Scholar otsingumootor andis eelnevalt mainitud otsingufraasidega 146 tulemust, millest sobis kuus. Web of Science otsingumootor andis samade otsingufraaside erinevate kombinatsioonidega liiga vähe (<5) või liiga palju (>20 000) vasteid. Erinevate märksõnade kombineerimisel õnnestus varem leitutele lisaks leida veel kaks sobivat uuringut. Nii vähese tulemi tõttu tuli otsingud läbi viia ka samateemaliste uuringute ja ülevaateartiklite refereeringute põhjal. Eelnevate uuringute andmestikust osutus sobivaks 12 uuringut. Üksikuurimused, mis valiti antud bakalaureusetöösse kajastasid putukatel läbi viidud toidukvaliteedi või toitumise manipuleerimist ja patogeeni nakatamist ning uurisid keskkonnamõju elukäiguomadustele, nagu suremus, kehasuurus, viljakus ja/või arengu-aeg. Valituks osutusid vaid need uuringud, kus patogeeni oli kasutatud seent, bakterit või viirust.

Valitud uuringud koondati tabelisse liikide kaupa ning võrreldi patogeeni menetlusi optimaalses ja suboptimaalses keskkonnas. Patogeeni menetlus hõlmas erinevaid patogeeni nakatamise viise ja koguseid (seal hulgas ka nakatamata isendid ehk kontrollrühm). Paljudes uuringutes oli läbi viidud mitmeid katseid erineva toidu või toidu hulga ning osades kasutati ka erinevates katsetes erinevaid patogeene ning sellisel juhul koondati tabelisse ka ühe uuringu mitu katset.

Patogeeni ning toitumise koosmõju uurivad uuringud koondati tabelisse ning osade uuringute puhul konverteeriti elumus suremuseks, sest tegu on pöördvõrdeliste tunnustega ning ülevaatlikkuse seisukohalt on tulemused sel moel paremini võrreldavad. Tabelis on esitatud 14 erineva liigi andmed 12 sugukonnast. Kokku on tabelis esitatud 20 üksikuurimust. 20 uuringust neljas oli mõjutatud toitumist, see tähendab, et suboptimaalses keskkonnas oli putukatel kas limiteeritud või osaliselt limiteeritud toitumine. 16 uuringus oli mõjutatud putukate toidukvaliteeti. Kuna enamustes katsetes oli mõjutatud toidukvaliteeti, siis järgnevat

peatükkides kehtib eeldus, et katsetes mõjutati isendite toitu, mitte toitumist, juhul kui ei ole välja toodud vastupidine. Hinnates mõju erinevatele tunnustele patogeenimenetlustes toetuti uurimistöode autorite poolt esitatud statistikutele ja uuritud seoste statistilise olulisuse hinnangutele. Kui uuringus oli kasutatud mitmeid patogeeni- või toitumismenetlusi, siis valiti selle bakalaureusetöö jaoks menetluste ekstreemumid. See tähendab, et kui kasutati erinevates kontsentratsioonides patogeene, siis esitati kõige kõrgema ja kõige madalama patogeenikontsentratsiooniga menetluse tulemus. Toidu mõju uuringute puhul kasutati analoogset lähenemist – kui uuringus oli kasutatud palju erineva kvaliteediga toite, siis selle bakalaureusetöö jaoks valiti analüüsimiseks kõige kvaliteetsema ja ebakvaliteetsema toidumenetluse võrdlus.

19 uuringus viidi katsed läbi laboritingimustes ning ühe uuringu üks katse viidi läbi poollooduslikes tingimustes (ingl *outdoors insectary*). Peremeesorganismid olid kasvanud peamiselt laboritingimustes. Täpsemalt kasutati 16 uuringus mitmeid põlvkondi laboritingimustes kasvatatud loomi, kahe uuringu puhul olid munad koorunud laboritingimustes ja kahes uuringus kasutatud isendid olid püütud loodusest. Patogeenikolooniad olid kas eraldatud looduses kasvanud isenditelt (8 uuringut) või laboratooriumi kolooniast (12 uuringut). Patogeeniga nakatamine toimus kas oraalset, süstimise või välispidise kontakti meetodil. Seitsme uuringu puhul nakatati isendeid bakteriga torkamise/süstimise teel ning ühe uuringu puhul kasutati oraalset manustamist. Seenega nakatamise puhul kasutati erinevaid meetmeid. Täpsemalt kasutati kahe katse puhul isendite seenega nakatamisel välispidise kokkupuute meetodit (kasteti patogeenilahusesse), neljas uuringus kasutati oraalset manustamist ning kahes uuringus süstiti isenditele patogeeni. Viirustega nakatamisel kasutati vaid oraalset manustamist (5 uuringut).

3. TOITUMISE JA PATOGEENI KOOSMÕJU PUTUKATE ELUKÄIGUOMADUSTELE

4.1. Suremus

Üheksa liigi puhul üheksast sugukonnast (15 katset, 10 uurimust) ei sõltunud patogeenide mõju suremusele toidust (mitte arvestades vastuolulisi töid) (Tabel 1). Sellistel juhtudel oli alati nii optimaalses kui ka suboptimaalses keskkonnas patogeeniga nakatatud isendite suremus suurem kui kontrollrühmal. Kahel liigil (2 katset, 2 uurimust) leiti patogeenide ja toidu koosmõju ning kahel liigil (11 katset, 6 uurimust) olid erinevate katsete tulemused vastuolulised.

Patogeenide ja toidu koosmõju suremusele esines metsasääsel *Aedes aegypti* ja karukimalasel (*Bombus terrestris*). Mõlema puhul leiti, et optimaalsel toidul ei erinenud kontrollrühma ja nakatunud isendite suremus, kuid suboptimaalsel toidul oli nakatunud isendite suremus suurem kui kontrollrühmal (Tabel 1).

Hariliku äädikakärbse (*Drosophila melanogaster*) ja meemesilase (*Apis mellifera*) puhul saadi erinevates katsetes erinevaid tulemusi. Harilikku äädikakärbest (*Drosophila melanogaster*) uurinud katsetes esines patogeenide ja toidu kvaliteedi koosmõju kolmel juhul, see tähendab optimaalses keskkonnas ei esinenud olulist erinevust nakatatud ja nakatamata isendite suremuses, kuid suboptimaalses toidu puhul oli nakatunud isendite suremus suurem kui kontrollrühma isenditel. Kahes katses koosmõju puudus, ühes katses ei leitud võrreldes kontrollrühma ja nakatunud isendite suremuses erinevusi kummaski keskkonnas ning ühes katses oli nii optimaalses kui ka suboptimaalses keskkonnas patogeeniga nakatatud isendite suremus suurem kui kontrollrühmal (Tabel 1). Ka meemesilasi (*Apis mellifera*) uurinud töödes leiti kahes katses koosmõju, kuid neljas mitte. Sarnaselt harilikule äädikakärbsele leiti suboptimaalse toidu puhul nakatunud isenditel suurem suremus kui nakatamata isenditel, kuid optimaalses keskkonnas erinevus puudus (Tabel 1).

Suremust uurinud töödes, mis kasutasid vaid viirusnakkust (4 liiki, 4 uuringut, 5 katset), ei leitud üheski koosmõju suremusele ning tulemused olid samasuunalised (Tabel 1). Nimelt selgus kõigis viies katses, et sõltumata toidu kvaliteedist suri viirusega nakatunud isendeid rohkem kui kontrollrühma isendeid. Bakterite puhul leiti kolmes katses ühe liigi (harilik äädikakärbes (*D. melanogaster*)) puhul koosmõju, kuid kuues katses viie liigi puhul koosmõju puudus (kokku 5 liiki, 10 katset, 8 uuringut) (Tabel 1). Seeninfektsiooni mõju uuriti viiel liigil

(10 katset, 6 uuringut), millest seitsmes katses koosmõju ei leitud ja kolmes esines koosmõju. Seenega nakatamisel esines samasuunaline tulemus seitsmes katses (4 liiki), kus nii suboptimaalses kui ka optimaalses keskkonnas oli nakatunud isendite puhul suurem suurus kui kontrollrühma isenditel. Kolmes seenega nakatamise katses (2 liiki) osutus suboptimaalses keskkonnas nakatatud isendite suurem suurus suuremaks kui kontrollrühmal ja optimaalses keskkonnas puudus erinevus. Ühes uuringus oli viidud läbi kaks katset, kus kasutati seene ja viiruse ühisnakkust (Deschodt, 2022). Kummastki katses koosmõju ei ilmnenud ja leiti, et nii suboptimaalses kui ka optimaalses keskkonnas oli suurem suurus nakatunud isendite rühmas võrreldes kontrollrühmaga.

4.2. Kehasuurus

Patogeeni ja toidu mõju kehasuurusele oli uuritud seitsme liigi puhul (8 uuringut, 10 katset). Ühe liigi puhul esines koosmõju patogeeni ja toidu vahel, nelja liigi puhul ei tuvastatud koosmõju ning kahel liigil saadi vastuolulisi tulemusi (Tabel 1).

Patogeeni ja toidukvaliteedi koosmõju esines rõngakedrikul *Malacosoma californicum pluviale*, kelle puhul suboptimaalses keskkonnas vähenes nuku mass nakatatud isenditel kontrollrühmaga võrreldes, aga optimaalse toitumise puhul erinevust nakatatud isendite ja kontrollrühma isendite massis ei esinenud (Olson jt, 2017)(Tabel 1).

Nelja liigi puhul (4 uuringut, 5 katset), kellel koosmõju ei tuvastatud, saadi erisuunalisi tulemusi. Nimelt leiti ühes katses, et kehamass vähenes nakatunud isenditel kontrollrühmaga võrreldes, ühes katses tõusis kehamass nakatunud isenditel ning kolmes katses ei ilmnenud statistiliselt olulist erinevust nakatatud ja nakatamata isendite kehamassis.

Vastuolulisi tulemusi leiti kahe liigi puhul (Tabel 1). Harilikul äädikakärbsel saadi ühes uuringus tulemuseks, et emaste kehasuurus optimaalsel toidul nakatunud isenditel vähenes, aga suboptimaalses keskkonnas nakatunud ja nakatamata isendite vahel olulisi erinevusi ei leitud. Samas uuringus ei leitud isaste isendite puhul erinevust nakatatud ja nakatamata isendite vahel kummaski keskkonnas. Teises sama liiki uuritud töös patogeeni ja toidu koosmõju ei leitud – mõlemas toidumenetluses vähenes emaste isendite puhul kehamass nakatatud isenditel võrreldes kontrollrühma isenditega. Teine liik, mille puhul vastuolulisi tulemusi saadi oli rõngakedrik *Malacosoma disstria*. Ühes katses mõõdeti erinevatel aastatel nukumassi, valmikute massi ja tiibade pindala. Nukumassi ja valmiku massi puhul ei leitud patogeeni

mõju ega patogeenide ja toidu koosmõju, see tähendab, et ei esinenud erinevust nakatunud ja kontrollrühma isendite massides kummaski keskkonnas. Samas tiibade pindala puhul saadi erinevatel aastatel erinevad tulemused. Nimelt ühel aastal ei leitud patogeenide ja toidu koosmõju tiibade suurusele, kuid teisel aastal vähenes mõlemas keskkonnas nakatunud isenditel tiibade suurus võrreldes kontrollrühma isenditega.

Uuringutes, kus käsitleti vaid seennakkuse ja toitumise mõju kehasuurusele (3 uuringut) ei tuvastatud üheski patogeenide ja toidu koosmõju (Tabel 1). Leiti, et pintselloolase (*Trichoplusia ni*) puhul suurenes nakatunud isendite kehasuurus kontrollrühmaga võrreldes mõlemas toidumenetluses. Metsasääse *Aedes aegypti* puhul vähenes kehasuurus nakatatud isenditel mõlemas keskkonnas ning rõngakedrikul *Malacosoma disstria* ei leitud märkimisväärset erinevust nuku massis ja keha massis kontrollrühma ja seenega nakatatud isendite vahel nii optimaalses kui ka suboptimaalses keskkonnas (Tabel 1). Tiibade pindala puhul saadi vastuolulisi tulemusi (vt üleval). Vaid bakteriga nakatades (3 uuringut, 2 liiki) esines patogeenide ja toidu koosmõju (rõngakedrik *Malacosoma californicum pluviale*) ja saadi vastuolulisi tulemusi (harilik äädikakärbes (*Drosophila melanogaster*), Tabel 1). Üheski viirusnakkust kasutanud uuringus ei esinenud märkimisväärset erinevust viirusnakkusega isendite ning kontrollrühma isendite kehasuuruste vahel (Tabel 1). Lisaks kasutati ühes uuringus viiruse ja seene koosnakatamist, kus samuti ei leitud ei suboptimaalses ega optimaalses keskkonnas erinevust nakatatud ja nakatamata isendite kehasuurustes (Deschodt & Cory, 2022).

4.3. Viljakus

Patogeeni ning keskkonna koosmõju viljakusele oli uuritud 4 liigil (7 uuringut, 9 katset). Kolme liigi puhul ei leitud patogeenide ja toidu koosmõju ning ühe liigi puhul saadi vastuolulisi tulemusi (Tabel 1).

Kolme liigi puhul kolmest sugukonnast ei leitud mõju viljakusele ei nakatunud ega nakatamata isendite puhul ei erinenud viljakus kummaski keskkonnas. (Tabel 1). Hariliku äädikakärbse (*Drosophila melanogaster*) kohta saadi erinevaid tulemusi. Kutzer jt (2018), Singh jt (2022) ning McKean jt (2008) uuringutest ilmnes, et toitumine ega patogeenid ei mõjutanud viljakust ehk ei suboptimaalses ega optimaalses keskkonnas ei esinenud märkimisväärset erinevust nakatatud ja nakatamata isendite viljakuses. Howick ja Lazzaro (2014) uuringus selgus, et nii

optimaalses kui suboptimaalses keskkonnas vähenes nakatatud isendite puhul viljakus võrreldes kontrollrühma isenditega.

Vaid ühes viljakust uurinud uuringus kasutati patogeeni seennakkust, ning seal ei leitud patogeeni ja toitumise koosmõju viljakusele (Zurowski, 2019). Samuti oli kasutatud viirusnakkust vaid ühes katses ning ka seal ei erinenud patogeeni nakatatud ja kontrollgrupi vahel erinevusi viljakuses kummaski keskkonnas (Tabel 1). Bakterit oli kasutatud viies uuringus (2 liiki, 6 katset), millest üheski ei leitud patogeeni ja toidu koosmõju (Tabel 1).

4.4. Arenguaeg

Patogeeni ja toitumise koosmõju uurimine arenguaegadele andis erinevaid tulemusi. Kokku uuriti seda tunnus viies uuringus ning viidi läbi kuus erinevat katset, mudelorganismiks oli viis erinevat liiki neljast sugukonnast (Tabel 1). Koosmõju esines ühel liigil, koosmõju ei tuvastatud kolme liigi puhul ning ühe liigi puhul saadi vastuolulisi tulemusi (Tabel 1).

Patogeeni ja toidukvaliteedi koosmõju esines rõngakedrikul *Malacosoma californicum pluviale*, kelle puhul suboptimaalses keskkonnas pikenes arenguaeg nakatatud isenditel nakatamata isenditega võrreldes, aga optimaalse toitumise puhul erinevust nakatatud isendite ja kontrollrühma isendite arenguaegades ei leitud (Olson jt, 2017). Arenguaega oli mõõdetud neljandast vastse kasvujärgust kuni nukkumiseni.

Kolmel liigil, kelle puhul koosmõju ei tuvastatud leiti ühes uuringus, kus mõõdeti arengut esimesest kasvujärgust kuni valmiku nukust väljumiseni, et mõlemas keskkonnas oli nakatatud ja nakatamata isendite arenguaeg sarnane (Preti, 2021). Teises uuringus, kus arenguaega oli mõõdetud neljandast vastse kasvujärgust kuni nukkumiseni, leiti, et nii suboptimaalses kui ka optimaalses keskkonnas pikenes nakatatud isenditel arenguaeg võrreldes kontrollrühma isenditega (Shikano jt, 2016). Sama tulemus saadi ka uuringus, kus mõõdeti aega vastse koorumisest kuni valmiku nukust väljumiseni (Bedhomme jt, 2004). Singh jt (2022) uuringus hariliku äädikakärbsega (*Drosophila melanogaster*), kus mõõdeti arenguaega munast koorumisest kuni valmikuks kujunemiseni, saadi vastuolulised tulemused. Nimelt kasutati uuringus kahte erinevat bakterit ning bakteriga *Pseudomonas entomophila* nakatades pikenes optimaalses keskkonnas nakatatud isendite arenguaeg võrreldes kontrollrühmaga ning suboptimaalses keskkonnas puudus erinevus kontrollrühma ja nakatunud isendite

arenguaegades (koosmõju esines), kuid bakteri *Enterococcus faecalis* puhul ei esinenud koosmõju arengujale.

Seennakkust uuriti kahes uuringus (2 liiki), kummalgi ei leitud patogeenide ja toidu koosmõju (Tabel 1). Ühes uuringus ei tuvastatud mõju putukate arengujale kummaski keskkonnas ega leitud erinevust nakatatud ja nakatamata isendite vahel (Preti, 2021). Teises uuringus (Bedhomme jt, 2004) saadi teistsugune tulemus, kus nii suboptimaalses kui ka optimaalses keskkonnas pikenes nakatatud putukate arenguaeg võrreldes nakatamata isenditega. Viirusnakkust oli uuritud vaid ühes uuringus (1 liik) ning seal leiti samasuunaline mõju suboptimaalses ja optimaalses keskkonnas – viirusega nakatatud isendite arenguaeg pikenes võrreldes kontrollrühmaga (Shikano jt, 2016). Bakternakkust oli uuritud kahes uuringus (2 liiki, 3 katset), kus kahes katses leiti koosmõju arengujale (Tabel 1). Singh jt (2022) uuringus viidi katse läbi kahe erineva bakteriga ning saadi erinevad tulemused, mis on kirjeldatud eelmises lõigus (mõju kas puudus või arenguaeg pikenes optimaalses keskkonnas nakatunud isenditel). Olson jt (2017) katses saadi vastupidine tulemus – mõju arengujale esines vaid suboptimaalses keskkonnas, kus nakatunud isenditel pikenes arenguaeg võrreldes kontrollrühma isenditega.

5. ARUTELU

Enamasti ei esinenud kvalitatiivset koosmõju patogeeni ja toidu kvaliteedi või hulga vahel (Tabel 1). Suremuse puhul esines enamasti vaid patogeeni samasuunaline peamõju, kehasuuruse ja arenguaja kohta saadi erinevaid tulemusi ning koosmõju viljakusele ei esinenud üheski katses. Siiski leiti erinevatesse sugukondadesse kuuluvatel liikidel toidu ja patogeeni koosmõjusid, kuid tihti ei olnud sugukonna siseselt tulemused konstantsed.

Patogeeni mõju elukäigutunnustele võib sõltuda toidust mitme aspekti tõttu. Põhiline ja üldtunnustatud tõdemus on, et stressitingimustes on isendid patogeeni vastu vastuvõtlikumad (Boots, 2011) ning on näidatud, et ebakvaliteetsel toidul kasvanud isendid ei suuda immuunreaktsiooni algatada nii efektiivselt kui kvaliteetsel toidul kasvanud isendid ning seetõttu on peremeesorganismil patogeeni vastu kaspeldusvõime langenud (Klemola jt, 2007). Samuti võib putukal esineda kohastumus patogeeni suhtes, näiteks viirusinfektsiooni puhul toitumise lõpetamine või vähendamine, et vältida edasist patogeeni tarbimist toidu kaudu (Adamo jt, 2007; Povey jt, 2014). On ka näidatud, et osad peremeesorganismi toidutaimed on otseselt mürgised või elutegevust pärssivad kindlatele patogeeni suhtes. Näiteks on leitud, et mustja paju lehtedes olevad fenoolglükosiidid võivad olla pärssiva mõjuga seeninfektsioonile (Sandre jt, 2011) ning hariliku äädikakärbse (*D. melanogaster*) võime tarbida käärimisprodukte, annab talle kaitse osade parasiitsete kiletüüpide vastu (Milan jt, 2012).

Suremuse puhul esines toidu ja patogeeni koosmõju vaid siis, kui patogeeni oli kasutatud bakterit või seent ning viirusinfektsiooni puhul esines alati vaid patogeeni peamõju (Tabel 1). Kui koosmõju esines, siis oli alati suboptimaalses keskkonnas patogeeni negatiivne mõju suurem (enamasti oli vähendatud toidukvaliteeti, kuid ühel juhul limiteeriti toitu). Liigid, kelle puhul esines koosmõju suremusele kuulusid kõdukärbaste (*Drosophilidae*), pistesääsklaste (*Culicidae*) ja mesilaste (*Apidae*) sugukondadesse (Tabel 1). Tulemustest selgub, et nende liikide puhul, kellega oli läbi viidud mitmeid katseid, esines koosmõju ja erinevaid tulemusi rohkem. Kuna koosmõju on näidatud peamiselt mudelliikidel, keda on palju uuritud, siis tegelikkuses võivad koosmõjud olla laialdasemalt levinud kui praeguste üksikuurimuste tulemustest võiks järeldada. Patogeeni peamõju oli oodatav, sest osades katsetes kasutatud patogeenidel on tugev mõju putuka elukäigule ning suremust uurivates töödes kasutati letaalseid patogeeni kontsentratsioone. Toidustress võib suurendada vastuvõtlikust patogeeni ja haiguste (Boots, 2011) ning viia seeläbi suremuse suurenemisele (Muturi jt, 2011). Paljudes uuringutes näidati, et suboptimaalses keskkonnas oli suremus suurem kui

optimaalses keskkonnas, see ei viinud aga kvalitatiivse koosmõjuni. Nendes uuringutes, kus koosmõju esines ja optimaalses keskkonnas suremus ei erinenud nakatatud ja nakatamata isendite vahel, võib eeldada, et kvaliteetsel toidul suutsid isendid patogeenistressi hästi taluda ning panustada rohkem immuunsusesse kui need isendid, kes olid kasvanud toitainevaesel toidul.

Viljakuse puhul ei leitud patogeeni ja toidu koosmõjusid (Tabel 1). Ühel juhul esines patogeeni peamõju, kus toidust olenemata oli nakatatud isenditel väiksem viljakus kui nakatamata isenditel ning ühes uuringus oli ebakvaliteetsel toidul kasvanud isendite rühmal patogeeni tagajärjel suremus liiga suur, et hinnata viljakust. Ülejäänud katsetes ei erinenud nakatatud ja nakatamata isendite viljakus ei suboptimaalsel ega optimaalsel toidul. Samas paljudes uuringutes tõdeti, et optimaalsel toidul oli isendite viljakus kõrgem kui kehvema kvaliteediga toidul kasvanud isenditel, mida on näidatud ka vaid toidu peamõju uurivates töodes (Manoharan jt, 1987; Dmitriew & Rowe, 2011). Sellised tulemused olid ootuspärased, sest vastseas hästi toitunud ning valmikuna suuremad isendid on reeglina ka viljakamad (Leather, 1995).

Kehasuuruse kohta saadi erinevaid tulemusi (Tabel 1) ning ka sugukondade siseselt olid tulemused erinevad. Ilmselt on see tunnus tundlik erinevate patogeenide ja toidu kvaliteedi ning hulga mõjudele. Kehasuuruse puhul esines kahes uuringus toidu kvaliteedi või hulga ning patogeenide koosmõju ning need olid erisuunalised. Hariliku äädikakärbse (*D. melanogaster*) puhul vähenes patogeeniga nakatatud emaste valmikute kehamass optimaalsel toidul ning suboptimaalsel toidul olulisi erinevusi ei leitud (Singh jt, 2022). Rõngakedriku *M. californicum pluviale* puhul vähenes aga suboptimaalse toidu juures nakatatud nukkude mass (Olson jt, 2017). Samades katsetes leiti ka toidu ja patogeenide koosmõjud arenguaegadele ning sarnaselt kehasuurusele olid tulemused mõlemas katses eri suunaga. Hariliku äädikakärbse (*D. melanogaster*) puhul arenguaeg pikenes nakatunud isenditel kvaliteetsemal toidul ning rõngakedrikul *M. californicum pluviale* pikenes arenguaeg nakatunud isenditel limiteeritud toidu puhul (Olson jt, 2017). Tulemus, et stressitingimustes, näiteks ebakvaliteetsel toidul pikeneb isendite arenguaeg ja kehamõõtmed vähenevad, on putukatel väga tavaline (Teder jt, 2014). Rõngakedrikul on seega tõenäoliselt tegemist kahe erineva stressi (ebakvaliteetne toit ja patogeenid) akumulatsiooniga.

Hariliku äädikakärbse (*D. melanogaster*) puhul, kus optimaalsel toidul vähenes nakatatud isendite kehamass ja pikenes arenguaeg, suboptimaalsel toidul aga vahesid ei ilmnenud, on

tulemust raskem seletada. Kuna katses selgus, et suboptimaalsel toidul jäid isendid palju väiksemaks ning ka arenguaeg oli võrreldes optimaalsel toidul kasvanud isenditega palju pikem, siis on võimalik, et nakatatud isendite suurema suremuse tingimustes toitainevaesel toidul surid eelkõige nõrgad ja väikesed isendid (Vogelweith jt, 2013) ning seetõttu kehamassides selles menetluses olulisi vahesid ei ilmnenud. Samuti on võimalik, et kvaliteetse toidu puhul saabus patogeeni infektsioon ootamatult ning erinevus nakatatud ja nakatamata isendite kehasuuruste ja arenguaegade vahel oli suur. Samas suboptimaalses keskkonnas esines juba toidustress ja see võis viidata asustustiheduse suurenemisele, mis on tihti ka signaaliks patogeenipuhangu või suurenenud haiguste riski kohta (Wilson & Cotter, 2008) ning isendid olid patogeenipuhanguks valmistunud ning hakkasid ennetavalt immuunsusesse investeerima (Klemola jt, 2007; Kangassalo jt, 2015). Mõlemas katses oli küll kasutatud patogeeninäidena *Pseudomonas* perekonna baktereid, kuid erinevus võis olla tingitud ka toidu kvaliteedi ja hulga erinevatest mõjudest, sest hariliku äädikakärbe (*D. melanogaster*) puhul mõjutati toidu kvaliteeti, kuid rõngakedrik *M. californicum pluviale* puhul limiteeriti suboptimaalses keskkonnas toidu hulka. Kui mõjutatakse vaid toidu kvaliteeti, siis enamasti on putukatel võimalus toituda rohkem ning seeläbi tarbida rohkem toitaineid (Holmes jt, 2020), kuid toidu limiteerituse tingimustes ei ole võimalik kätte saada nii palju toitaineid kui vajalik ning selle arvelt väheneb kehasuurus, pikeneb arenguaeg ning ollakse patogeenidele vastuvõtlikumad (Olson jt, 2017).

Viirusnakkuse puhul ei leitud üheski uuringus patogeeni ja toidu koosmõju ühelegi elukäiguomadusele (Tabel 1). Viiruse mõju puhul suremusele ja arenguaegadele leiti patogeeni peamõju, kus mõlemas keskkonnas suurenes nakatatud isendite suremus ning pikenes arenguaeg.

Uuringutes, kus kasutati seennakkust leiti kahel liigil koosmõju suremusele, kuid teiste elukäiguomaduste (kehasuurus, viljakus ja arenguaeg) puhul koosmõju ei tuvastatud (Tabel 1). Kahel liigil, kellel koosmõju esines, leiti, et suboptimaalsel toidul on nakatunud isenditel suremus suurem kui nakatamata isenditel ning optimaalsel toidul ei esinenud erinevust kontrollrühma ja nakatatud isendite suremuse vahel, mis näitab, et isendid olid kehvemal toidul seeninfektsioonile vastuvõtlikumad. Sellist tulemust näidati metsasääse *Aedes aegypti*, meemesilase (*Apis mellifera*) ja karukimalase (*Bombus terrestris*) puhul ning patogeenidena kasutati kahte väikeosloomade hõimkonna (*Microsporidia*) liiki *Nosema ceranae* ja *Vavraia culicis* ning ühte kottseente (*Ascomycota*) hõimkonna liiki *Aspergillus fumigatus*. Kuna

väikeeosloomade hulgas on palju parasiite ning paljud liigid sellest hõimkonnast on loomadele patogeensed (Keeling & Fast, 2002), siis on võimalik, et *Nosema ceranae* ja *Vavraia culicis* on toidustressi puhul peremeesorganismi jaoks virulentsemad kui teistest hõimkondadest seenpatogeenid. Seennakkuse mõju puhul kehasuurusele saadi kaks erisuunalist tulemust, kus kahes uuringus, olenemata putuka toidust, vähenes nakatatud isenditel tiibade pindala, kuid ühes uuringus tõusis nakatatud isendite kehamass võrreldes kontrollrühma isenditega (Tabel 1), mis on üllatav tulemus. Kehamassi vähenemine on oodatav, sest on näidatud, et stressitingimustes isendite kehamõõtmed vähenevad (Boots, 2011). Arvatavasti suutsid patogeeniinfektsiooni üle elada ning jõuda nukkumiseni vaid need isendid, kes olid teistest tugevamad ning selle tõttu ka suurema kehasuurusega (Deschodt, 2022). Arenguaja puhul näidati ühes uuringus, et olenemata toidust pikenes nakatatud isendite arenguaeg ning samas uuringus vähenes ka isendite kehamass mõlemal toidul (Bedhomme jt, 2004), sellist tulemust stressireaktsioonis on ka teistes uuringutes näidatud (Teder jt, 2014).

Bakterite puhul leiti kõige rohkem koosmõjusid. Patogeeni ja toidu koosmõju suremusele näidati ühe liigi puhul (harilik äädikakärbes (*D. melanogaster*) (Kutzer jt, 2018; Singh jt, 2022). Kui peamiselt oli suremuse puhul näidatud patogeeni peamõju, siis ühes katses sama liigiga ei leitud patogeeni mõju (Kutzer jt, 2018), see tähendab, et nakatamata ja nakatatud isendite suremus ei erinenud teineteisest. Samuti ei mõjutanud vaid toit suremust, sest ellujäämus oli mõlemas keskkonnas kõrge. Selline tulemus ei ole üllatav, sest patogeeninä kasutati bakterit *Lactococcus lactis*, mida on kõdukärblastele (*Drosophila*) vaid vähesel või mõõdukal määral patogeenne (Bing jt, 2021). Kehasuurusele ja arenguaajale leiti bakteri ja toidu koosmõju kahel liigil (harilik äädikakärbes (*D. melanogaster*) ja rõngakedrik *Malacosoma californicum pluviale*; Tabel 1). Sarnaselt viirustele ja seentele, ei leitud bakteri ja toidu koosmõju viljakusele üheski uuringus, kuid erinevalt teistest patogeenidest, kus ei erinenud nakatatud ja nakatama isendite viljakus kummaski keskkonnas, leiti ühes töös bakteriga patogeeni peamõju viljakusele (Howick & Lazzaro, 2014). Uuringus hariliku äädikakärbsega (*D. melanogaster*), kus patogeeni kasutati seltsi *Enterobacteriales* liiki *Providencia rettgeri*, leiti, et olenemata keskkonnast oli nakatatud isendite viljakus madalam kui mittenakatatud isenditel (Howick & Lazzaro, 2014). Selle patogeeni virulentsust kahetiivalistele (*Diptera*) on näidatud (Guerfali jt, 2018), kuid teised uuringud pole leidnud patogeeni mõju viljakusele (Bing jt, 2021).

Paljud uuringutes kasutatud patogeenid on potentsiaalsed või juba kasutusel olevad insektitsiidid. Tulemustest on näha, et olenemata toidu kvaliteedist on enamasti suremus

patogeenide tagajärjel kõrge, mis on kahjurliikide ohjamise seisukohalt positiivne (Anderson & May, 1980). Küll aga ilmnes, et mesilaslaste (*Apidae*) sugukonna isenditega läbi viidud katsetest, et *Nosema ceranae* seeninfektsioonile on vastuvõtlikumad just ebakvaliteetsel toidul kasvanud isendid. Mesilaslased (*Apidae*) on rühm putukaid, keda on majanduslikel ja rakendusteaduslikel põhustel palju uuritud (Muljar jt, 2010; Meeus jt, 2011) ning avastatud arvukuse languse seoseid toidutaimede vähenemisega ja patogeeninfektsioonidega (Roger jt, 2017). Ka selle uurimistöö tulemustest ilmnes, et nakatatud isendite suremus, kes olid kasvanud optimaalsel toidul, ei erinenud oluliselt patogeeninakkuseta isendite omast, kuid suboptimaalne toit mõjutas negatiivselt isendite suremust. See näitab, et limiteeritud või ebakvaliteetne korjetaimede kogus võib patogeeninfektsiooni korral saada saatuslikuks ka kasuritele.

Selles uurimistöös leidis vaid üksikuid pealtnäha vastandlikke tulemusi, kus ebakvaliteetne toit oleks patogeeni infektsiooni intensiivistanud või kvaliteetne toit infektsiooni pärssinud. Samas selliseid tulemusi, kus kehvad toidul kasvanud isendite vastupanu patogeenidele on tugevam kui heal toidul kasvanud isenditel, on varasemalt leitud (Sandre jt, 2011; Kangassalo jt, 2015; Singh jt, 2022). Seente puhul on uuringutes näidatud, et toitainerikas keskkonnas võib seen kasutada rohkem ressursse ja suureneb spooride tootmine, mille tagajärjel infektsioon intensiivistub (Bedhomme jt, 2004), kuid bakalaureusetöös seente puhul sellist tulemust ei leitud. Samuti on osade liikide puhul täheldatud patogeeniohu korral toitumise vähendamist või lõpetamist. Viiruste puhul on leitud, et osad putukaliigid vähendavad süsivesikute tarbimist, et aeglustada viiruse replikatsiooni rakus (Povey jt, 2014), kuid sellist käitumist on selgitatud ka võimalusega, et isendid üritavad vähendada viiruse edaspidist tarbimist toidu teel (Adamo jt, 2007; Povey jt, 2014). Kuna osade liikide puhul saadi emastel ja isastel erinevaid tulemusi, siis vähemalt mõnedel putukatel mõjutab ka sugu keskkonnategurite koosmõju olemasolu, kuid seda tegurit bakalaureusetöös lähemalt ei käsitletud.

Selles bakalaureusetöös analüüsitud uuringute arv on väike, mistõttu ei saa teha väga laiaulatuslikke järeldusi patogeenide ning toidu ja toitumise koosmõjude kohta putukate elukäigutunnustele. Paljud uuringud keskendusid vaid mudelorganismidele, mille tõttu võib hulk koosmõjusid teistes taksonites olla siiani tuvastamata. Hetkel on katseid läbi viidud väheste putukaliikidega ning puudub ka võrdlus erinevate patogeenide vahel. Lisaks keskenduti bakalaureusetöös vaid kvalitatiivsetele koosmõjudele ning raskemini tuvastatavad kvantitatiivsed koosmõjud jäid tuvastamata. Järgnevates uuringutes tuleks laiendada

uurimisgruppi, nii peremeesorganismide kui ka patogeenide puhul ning mittemudelliikide puhul tuleks koosmõjude tuvastamiseks läbi viia mitmeid uuringuid. Edaspidistes ülevaadetes tuleks aga tähelepanu pöörata ka nõrgematele (kvantitatiivsetele) koosmõjudele. Tegemist on valdkonnaga, mis vajab kindlasti edasist uurimist.

Tabel 1 Patogeeniga nakatatid isendite võrdlus kontrollrühma isenditega optimaalse ja suboptimaalse toitumise puhul. (+ mõju suurenes/tõusis, - mõju vähenes, 0 mõju puudub, x tunnust ei saanud määrata/hinnata). „Tunnus“ tähistab elukäiguomadust, „mõju“ tähistab patogeenimenetluse võrdluse tulemust erinevatele elukäiguomadustele.

Viide	Liik	Patogeen	Patogeenimenetlus	Optimaalne keskkond	Tunnus 1	Mõju 1	Tunnus 2	Mõju 2	Tunnus 3	Mõju 3	Tunnus 4	Mõju 4
				Suboptimaalne keskkond								
VAEGMOONDEGA PUTUKAD (<i>HEMIMETABOLIA</i>)												
Selts sihktiivalised (<i>Orthoptera</i>)												
Sugukond ritsiklased (<i>Tettigoniidae</i>)												
Srygley & Jaronski, 2018	Ritsiklane <i>Anabrus simplex</i>	<i>Beauveria bassiana</i> (seen)	Valmikud nakatatud 3µl patogeeniga (~1,0 × 10 ⁶ koniidi/µl) selgmisele osale vs nakatama isendid	Kõrge valgusisaldus toidus	Suremus	+						
				Madal valgusisaldus toidus	Suremus	+						
TÄISMOONDEGA PUTUKAD (<i>HOLOMETABOLIA</i>)												
Selts kahetiivalised (<i>Diptera</i>)												
Sugukond kõdukärblased (<i>Drosophilidae</i>)												
Kutzer jt, 2018	Harilik äädikakärbes (<i>Drosophila melanogaster</i>)	<i>Lactococcus lactis</i> (bakter)	Valmikule süstiti ~ 1840 bakterit vs Ringer'i lahusega süstitud isendid	pärmirikas toit	Suremus	0	Viljakus	0				
				pärmivaene toit	Suremus	0	Viljakus	0				
		<i>Pseudomonas entomophila</i> (bakter)	Valmikule süstiti ~ 92 bakterit vs Ringer'i lahusega süstitud isendid	pärmirikas toit	Suremus	0	Viljakus	0				
				pärmivaene toit	Suremus	+	Viljakus	x				

Viide	Liik	Patogeen	Patogeenimenetlus	Optimaalne keskkond	Tunnus 1	Mõju 1	Tunnus 2	Mõju 2	Tunnus 3	Mõju 3	Tunnus 4	Mõju 4
				Suboptimaalne keskkond								
Singh jt, 2022		<i>Enterococcus faecalis</i> (bakter)	Valmikud nakatatud rindkeresse torkamise teel OD ₆₀₀ =1,0 vs sham-infektsioon	Standardtoit	Suremus	0	Viljakus	0	Arenguaeg	0		
				Toitainetevane toit	Suremus	+	Viljakus	0	Arenguaeg	0		
		<i>Pseudomonas entomophila</i> (bakter)	Valmikud nakatatud rindkeresse torkamise teel OD ₆₀₀ =1,5 vs sham-infektsioon	Standardtoit	Suremus	0	Viljakus	0	Arenguaeg	+	Kehasuurus (Kuivatatud mass)	-,0
				Toitainetevane toit	Suremus	+	Viljakus	0	Arenguaeg	0	Kehasuurus (Kuivatatud mass)	0
McKean jt, 2008		<i>Providencia rettgeri</i> (bakter)	Valmikud nakatatud rindkeresse torkamise teel A ₆₁₀ = 0,2 vs nakatamata isendid	Limiteerimata toitumine	Viljakus	0	Kehasuurus (Kuivatatud mass)	- (emastel)				
				Limiteeritud toitumine	Viljakus	0	Kehasuurus (Kuivatatud mass)	- (emastel)				
Howick & Lazzaro, 2014		<i>Providencia rettgeri</i> (bakter)	Valmikud nakatatud rindkeresse torkamise teel A ₆₀₀ = 0,2 (~800 bakterit isendi kohta) vs nakatamata isendid	Suhkrurohke toit	Suremus	+	Viljakus	-				
				Suhkruvaene toit	Suremus	+	Viljakus	-				

Sugukond kirjutiiblasted (*Tephritidae*)

Viide	Liik	Patogeen	Patogeenimenetlus	Optimaalne keskkond	Tunnus 1	Mõju 1	Tunnus 2	Mõju 2	Tunnus 3	Mõju 3	Tunnus 4	Mõju 4
				Suboptimaalne keskkond								
Dinh jt, 2019	Kirjutiiblane <i>Bactrocera tryoni</i>	<i>Serratia marcescens</i> (bakter)	Valmikutele süstiti 0,2µl bakterilahust koosse (~8580 rakku) vs nakatamata isendid	Tasakaalustatud toit	Suremus	+						
				Süsivesikute rikas toit	Suremus	+						
Sugukond pistesääsklased (<i>Culicidae</i>)												
Bedhomme jt, 2004	Metsasääsk <i>Aedes aegypti</i>	<i>Vavraia culicis</i> (seen)	Vastsed nakatati petri tassis kontaktis seene eostega (2 x 10 ⁴ eost) vs nakatamata isendid	Limiteerimata toitumine	Suremus	0	Arengu-aeg	+	Kehasuurus (Kuivatatud mass)	-		
				Limiteeritud toitumine	Suremus	+	Arengu-aeg	+	Kehasuurus (Kuivatatud mass)	-		
Selts liblikalised (<i>Lepidoptera</i>)												
Sugukond kedriklased (<i>Lasiocampidae</i>)												
Preti, 2021	Rõngakedrik <i>Malacosoma disstria</i>	<i>Nosema disstriae</i> (seen)	Oraalselt 5 µl of 5x10 ⁵ spoori 3. kasvujärgus vs patogeeniga mitte kokkupuutunud kontroll	Standard toit	Arengu-aeg	0	Kehasuurus (nuku mass ja tiibade suurus)	0	Kehasuurus (mass)	0	Kehasuurus (nuku mass)	0,-
				Standardtoit+ külmuivatatud Ameerika haab 1%	Arengu-aeg	0	Kehasuurus (nuku mass ja tiibade suurus)	0	Kehasuurus (mass)	0	Kehasuurus (nuku mass)	0,-

Viide	Liik	Patogeen	Patogeenimenetlus	Optimaalne keskkond	Tunnus 1	Mõju 1	Tunnus 2	Mõju 2	Tunnus 3	Mõju 3	Tunnus 4	Mõju 4
				Suboptimaalne keskkond								
Olson jt, 2017	Rõngakedrik <i>Malacosoma californicum pluviale</i>	<i>Pseudomonas fluorescens</i> , <i>P. syringae</i> , <i>Pantoea agglomerans</i> (bakterid)	Oraalselt 1x10 ⁵ CFU/ml bakteritesegu 4. kasvijärgus vs patogeenidega mitte kokkupuutunud kontroll	Limiteerimata toitumine	Suremus	+	Viljakus (munade arv)	0	Arenguaeg	0	Kehasuurus (nukumass)	0
				Limiteeritud toitumine	Suremus	+	Viljakus (munade arv)	0	Arenguaeg	+	Kehasuurus (nukumass)	-
Sugukond öölased (<i>Noctuidae</i>)												
Shikano jt, 2016	Pintselöölane (<i>Trichoplusia ni</i>)	AcMNPV (viirus)	Oraalselt 4. arengujärgus 135 OB isendi kohta vs viirusega mitte kokku puutunud isendid	Kõrge valgusisaldusega toit	Suremus	+	Viljakus	0	Arenguaeg	+	Kehasuurus (nuku mass)	0
				Kõrge süsivesikesisaldusega toit	Suremus	+	Viljakus	0	Arenguaeg	+	Kehasuurus (nuku mass)	0
Deschodt & Cory, 2022		TniSNPV (viirus)	Oraalselt 4. arengujärgus 1000 OB vs viirusega mitte kokku puutunud isendid	40:20 Valk:Süsivesik	Suremus	+	Kehasuurus (mass)	0				
				20:40 Valk:Süsivesik	Suremus	+	Kehasuurus (mass)	0				
		<i>Beauveria bassiana</i> (seen)	4. arengujärgus süstiti tagakeha selgmisele osale 3x10 ⁴ spoori vs seenega mitte kokku puutunud isendid	40:20 Valk:Süsivesik	Suremus	+	Kehasuurus (mass)	+				
				20:40 Valk:Süsivesik	Suremus	+	Kehasuurus (mass)	+				
				4. arengujärgus oraalselt 1000 OB (viirus) ja süstiti	40:20 Valk:Süsivesik	Suremus	+	Kehasuurus (mass)	0			

		<i>B. bassiana</i> + TniSNPV (Seen+viirus)	tagakeha selgmisele osale 3x10 ⁴ seene spoori vs viiruse ja seenega mitte kokku puutunud isendid	20:40 Valk:Süsivesik	Suremus	+	Kehasuurus (mass)	0				
		TniSNPV (bakuloviirus)	Oraalselt 4. arengujärgus 1000 OB vs viirusega mitte kokku puutunud isendid	25% tselluloos	Suremus	+						
				40% tselluloos	Suremus	+						
		<i>Beauveria bassiana</i> (seen)	4. arengujärgus süstiti tagakeha selgmisele osale 3x10 ⁴ spoori vs seenega mitte kokku puutunud isendid	25% tselluloos	Suremus	+						
				40% tselluloos	Suremus	+						
		<i>B. bassiana</i> + TniSNPV (Seen+viirus)	4. arengujärgus oraalselt 1000 OB (viirus) ja süstiti tagakeha selgmisele osale 3x10 ⁴ seene spoori vs viiruse ja seenega mitte kokku puutunud isendid	25% tselluloos	Suremus	+						
				40% tselluloos	Suremus	+						
Sugukond vaksiklased (<i>Geometridae</i>)												
Raymond & Hails, 2007	Harilik külma vaksik (<i>Operophtera brumata</i>)	OpbuNPV (viirus)	Taimedele lisati 4ml 3,5x10 ⁵ OB/ml (tammel 4. arengujärk, kuusel 2.) vs nakatamata isendid	Tamm	Suremus	+	Kehasuurus	0				
				Sitka kuusk	Suremus	+	Kehasuurus	0				
Sugukond leediklased (<i>Pyralidae</i>)												

Viide	Liik	Patogeen	Patogeenimenetus	Optimaalne keskkond	Tunnus 1	Mõju 1	Tunnus 2	Mõju 2	Tunnus 3	Mõju 3	Tunnus 4	Mõju 4	
				Suboptimaalne keskkond									
McVean jt, 2002	Lõuna-aidaleedik (<i>Plodia interpunctella</i>)	PiGV (viirus)	Oraalselt 3. kasvujärgus 2 µl lahust (1,1x10 ⁵ kapsiidi vastse kohta) vs nakatamata isendid	Kvaliteetne toit	Suremus	+							
				Madala kvaliteediga toit	Suremus	+							
Sugukond koerlibliklased (<i>Nymphalidae</i>)													
Laurentz jt, 2012	Nõmme-tähnivõrklibli kas (<i>Melitaea cinxia</i>)	<i>Serratia marcescens</i> (bakter)	süstiti 5. kasvujärgus vastsetele 5 µl bakterilahust (~1,66x10 ⁶ bakteri rakku) 2. ja 3. lüli vahele vs vastsed süstitud steriliseeritud veega	Kõrge iridoid glükosiidide sisaldus lehtedes	Suremus	+							
				Madal iridoid glükosiidide sisaldus lehtedes	Suremus	+							
Selts kiletüüvalised (<i>Hymenoptera</i>)													
Sugukond mesilaslased (<i>Apidae</i>)													
Foley jt, 2012	Meemesilane (<i>Apis mellifera</i>)	<i>Aspergillus flavus</i> (seen)	Oraalselt vastsetele 5µl lahust (1x10 ³ koniidi/ml) vs nakatamata isendid	Standardtoit	Suremus	+							
				Vähendatud mesilaspäiima toit	Suremus	+							
		<i>Aspergillus phoenicis</i> (seen)	Oraalselt vastsetele 5µl lahust (5x10 ⁶ koniidi/ml) vs nakatamata isendid	Standardtoit	Suremus	+							
				Vähendatud mesilaspäiima toit	Suremus	+							

Viide	Liik	Patogeen	Patogeenimenetlus	Optimaalne keskkond	Tunnus 1	Mõju 1	Tunnus 2	Mõju 2	Tunnus 3	Mõju 3	Tunnus 4	Mõju 4
				Suboptimaalne keskkond								
		<i>Aspergillus fumigatus</i> (seen)	Oraalselt vastsetele 5µl lahust (5x10 ⁶ koniidi/ml) vs nakatamata isendid	Standardtoit	Suremus	0						
				Vähendatud mesilaspäiima toit	Suremus	+						
		<i>Aspergillus fumigatus</i> (seen)	Oraalselt vastsetele 5µl lahust (5x10 ⁶ koniidi/ml) vs nakatamata isendid	Õietolmude segu	Suremus	0						
				Õietolmuvaba toit	Suremus	+						
Di Pasquale jt, 2013		<i>Nosema ceranae</i> (seen)	Valmikud oraalselt 2 µl sahharoosi seene lahust (100000 spoori) vs seenega mitte kokku puutunud isendid	Muraka (<i>Rubus</i>) õietolm (kõige suurem valgusisaldus)	Suremus	+						
				Kiviroosiku (<i>Cistus</i>) õietolmuga (kõige väiksem valgusisaldus)	Suremus	+						
Gómez-Moracho jt, 2021	Karukimalane (<i>Bombus terrestris</i>)	<i>Nosema ceranae</i> (seen)	Valmikud tarbisid oraalselt seenlahust (150000 spoori) vs seenega mitte kokku puutunud isendid	Kõrge valgusisaldus toit	Suremus	0						
				Madal valgusisaldus toit	Suremus	+						
Dolezal jt, 2019	Mesilane (<i>Apis</i>)	IAPV (Israeli acute paralysis virus) (viirus)	Valmikud oraalselt 6,16x10 ⁴ genoomi ekvivalenti vs viirusega mitte kokku puutunud isendid	Kastani (<i>Castanea</i>) õietolm	Suremus	+						
				Puudus lisatud õietolm	Suremus	+						
Selts mardikalised (<i>Coleoptera</i>)												
Sugukond naksurlased (<i>Elateridae</i>)												

Viide	Liik	Patogeen	Patogeenimenetlus	Optimaalne keskkond	Tunnus 1	Mõju 1	Tunnus 2	Mõju 2	Tunnus 3	Mõju 3	Tunnus 4	Mõju 4
				Suboptimaalne keskkond								
Zurowski, 2019	Viljanaksur <i>Agriotes obscurus</i>	<i>Metarhizium brunneum</i> (seen)	Valmikud kasteti 1 ml suspensiooni, mis sisaldas 10 ⁸ koniidi/mL vs seenega mitte kokku puutunud isendid	Limiteerimata toitumine	Suremus	+	Viljakus	0				
				Limiteeritud toitumine	Suremus	+	Viljakus	0				
Sugukond raisamardiklased (<i>Silphidae</i>)												
Miller & Cotter, 2018	Metsa-raisamatja (<i>Nicrophorus vespilloides</i>)	<i>Photorhabdus luminescens</i> (bakter)	Valmikutele süstiti rindkeresse 1µl patogeenilahust (8,433,000 bakterit isendi kohta) vs nakatamata isendid	20:80 Valk:Rasv	Suremus	+						
				80:20 Valk:Rasv	Suremus	+						

KOKKUVÕTE

Patogeenide mõju ning toidu hulga ja kvaliteedi mõju on putukate puhul hästi uuritud. Samas on endiselt väga vähe uuringuid, mis kajastaksid toidu ja patogeeni koosmõju ning puuduvad selliste tööde tulemusi kokkuvõtavad ülevaateuuringud. Lisaks esineb vähe võrdlusmaterjali toidu ja patogeenirühmade koosmõju kohta erinevatele putukaliikidele. Selles bakalaureusetöös koondati kokku uuringute tulemused, mis käsitlesid putukapatogeenide ja toidu kvaliteedi või hulga võimalikku koosmõju suremusele, kehasuurusele, arenguajale ja/või viljakusele ning hinnati, kas ja millisel määral leidus erinevate putukataksionite puhul koosmõju elukäigutunnustele. Saadud tulemuste põhjal analüüsiti koosmõju esinemise või puudumise põhjuseid.

Paljudele elukäiguomadustele ei esinenud patogeenide ja toidu või toitumise koosmõju. Arenguaja ja kehasuuruse puhul saadi erinevaid tulemusi, viljakusele ei leitud üheski katses koosmõju ning suremusele esines valdavalt patogeeni peamõju. Siiski eksisteerisid mõned uuringud, kus koosmõju patogeeni ja toidu vahel leiti. Koosmõju suremusele esines kõdukärblaste (*Drosophilidae*), pistesääsklaste (*Culicidae*) ja mesilaslaste (*Apidae*) sugukondade esindajatel, koosmõju arenguaajale ja kehasuurusele esines hariliku äädikakärbse (*D. melanogaster*) ja rõngakedrik *M. californicum pluviale* puhul.

Katsetes mesilaslaste (*Apidae*) sugukonna liikidega näidati kõige rohkem patogeeni ja toidu koosmõju suremusele. Ebakvaliteetsel toidul kasvanud patogeeniga nakatunud isendeid suri rohkem kui nakatamata isendeid, samas kui optimaalsel toidul kasvanud isendite suremuses ei olnud erinevusi kontrollrühma ja patogeeniga nakatatud isendite suremuses. Järelikult võivad mesilaslaste (*Apidae*) sugukonna esindajad olla sobivate korjetaimede limiteerituse korrall patogeenipuhangutele vägavastuvõtlikud.

Koosmõjud esinesid rohkem nende liikide puhul, mida on rohkem uuritud ning kus oli tehtud katseid erinevate patogeenide või toitumistega. Kuna mesilaslaste (*Apidae*) sugukond on arvukuse languse ja patogeeniinfektsioonide tõttu saanud palju tähelepanu ning patogeenide ja toitumise mõjud on selles sugukonnas rohkem uuritud ning ka kõdukärblaste (*Drosophilidae*) sugukonna liigid laialdaselt uuringutes kasutatav mudelorganismid, siis võis selle tõttu esile kerkida rohkem koosmõjusid. Sellised tulemused annavad aluse arvata, et patogeenide ja teiste keskkonnategurite koosmõjud ilmnevad ainult teatud oludes ning nende tegeliku esinemissageduse ja olemuse tuvastamiseks on oluline jätkata uuringuid mittemudelliikide ning erinevate patogeenidega.

SUMMARY

The impact of pathogens and the effects of diet quality and quantity have been rather well studied in insects. However, there are still very few studies that explore the interactive effects of diet and pathogens and there is a lack of comprehensive review studies summarizing the results of such research. Furthermore, there is limited comparative data on the interaction between diet and pathogen groups for different insect species. This bachelor's thesis compiled the results of studies that examined the potential interaction between insect pathogens and food quality or quantity on mortality, body size, developmental time, and/or fecundity. It also assessed whether and to what extent such interactions occurred in different insect taxa. Based on the obtained results, the causes of the presence or absence of interactions were analyzed.

For the most life-history traits, there were no interactive effects observed between pathogens and diet quality or quantity. Contradictory results were obtained concerning developmental time and body size and no interactive effect was found regarding fecundity in any of the experiments. Mortality was predominantly influenced by the main effect of pathogen. However, some studies showed interactions between pathogens and diet on mortality. Interactive effects on mortality were present in representatives of the Drosophilidae, Culicidae and Apidae families. Interactive effects on developmental time and body size were observed in the common fruit fly (*Drosophila melanogaster*) and western tent caterpillar (*Malacosoma californicum pluviale*).

Most of the interactive effects between pathogens and diet quality or quantity on mortality were observed in experiments with the species from the Apidae family. In all of these cases infected individuals that grew on low-quality food and were exposed to pathogens had a higher mortality rate compared to uninfected individuals. However, there were no differences in mortality between the control group and infected individuals that grew on optimal diet. Therefore, representatives of the Apidae family may be susceptible to pathogen outbreaks under limited access to appropriate food sources.

Interactive effects between pathogens and diet were more evident in model species that have been more extensively studied and in experiments involving different pathogens or diets. These results suggests that interactions between pathogens and environmental factors may appear only in certain conditions and therefore intensive research on non-model species and the use of different pathogens is encouraged to reveal the frequency and nature of these interactions.

TÄNUAVALDUSED

Soovin südamest tänada juhendajat Toomas Esperki, kellel oli alati jagada innustavad sõnu ja kasulikke nõuandeid. Ta hoidis motivatsiooni kõrgel ja oli abivalmis kiireloomulisi probleeme lahendama, tänu millele see bakalaureusetöö valmis. Aitäh ka perekonnale ja sõpradele, kes olid kriitilistel hetketel igati toetavad ning hoidsid positiivset meelt.

KASUTATUD KIRJANDUS

Selles bakalaureusetöös on viitamisel ja kasutatud kirjanduse loetelu vormistamisel lähtutud Science of The Total Environment nõuetest.

- Abd-Alla, A. M. M., Meki, I. K., & Demirbas-Uzel, G. (2020). Insect Viruses as Biocontrol Agents: Challenges and Opportunities. N. El-Wakeil, M. Saleh, & M. Abu-hashim (Toim), *Cottage Industry of Biocontrol Agents and Their Applications: Practical Aspects to Deal Biologically with Pests and Stresses Facing Strategic Crops* (lk 277–295). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-33161-0_9
- Adamo, S. A., Fidler, T. L., & Forestell, C. A. (2007). Illness-induced anorexia and its possible function in the caterpillar, *Manduca sexta*. *Brain, Behavior, and Immunity*, 21(3), 292–300. <https://doi.org/10.1016/j.bbi.2006.10.006>
- Anderson, R. M., & May, R. M. (1980). Infectious diseases and population cycles of forest insects. *Science*, 210(4470), 658–661.
- Bedhomme, S., Agnew, P., Sidobre, C., & Michalakis, Y. (2004). Virulence reaction norms across a food gradient. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1540), 739–744.
- Behar, A., Yuval, B., & Jurkevitch, E. (2005). Enterobacteria-mediated nitrogen fixation in natural populations of the fruit fly *Ceratitis capitata*. *Molecular Ecology*, 14(9), 2637–2643. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02615.x>
- Bing, X.-L., Winkler, J., Gerlach, J., Loeb, G., & Buchon, N. (2021). Identification of natural pathogens from wild *Drosophila suzukii*. *Pest Management Science*, 77(4), 1594–1606. <https://doi.org/10.1002/ps.6235>
- Boomsma, J. J., Jensen, A. B., Meyling, N. V., & Eilenberg, J. (2014). Evolutionary interaction networks of insect pathogenic fungi. *Annual Review of Entomology*, 59, 467–485.
- Boots, M. (2011). The Evolution of Resistance to a Parasite Is Determined by Resources. *The American Naturalist*, 178(2), 214–220. <https://doi.org/10.1086/660833>
- Castagnola, A., & Stock, S. P. (2014). Common Virulence Factors and Tissue Targets of Entomopathogenic Bacteria for Biological Control of Lepidopteran Pests. *Insects*, 5(1), Article 1. <https://doi.org/10.3390/insects5010139>
- Cho, E.-M., Liu, L., Farmerie, W., & Keyhani, N. O. (2006). EST analysis of cDNA libraries from the entomopathogenic fungus *Beauveria (Cordyceps) bassiana*. I. Evidence for stage-specific gene expression in aerial conidia, in vitro blastospores and submerged conidia. *Microbiology*, 152(9), 2843–2854. <https://doi.org/10.1099/mic.0.28844-0>
- Clissold, F. J., & Simpson, S. J. (2015). Temperature, food quality and life history traits of herbivorous insects. *Current Opinion in Insect Science*, 11, 63–70.

- Collison, E., Hird, H., Cresswell, J., & Tyler, C. (2016). Interactive effects of pesticide exposure and pathogen infection on bee health – a critical analysis. *Biological Reviews*, *91*(4), 1006–1019. <https://doi.org/10.1111/brv.12206>
- Cotter, S. C., & Al Shareefi, E. (2021). Nutritional ecology, infection and immune defence—exploring the mechanisms. *Current Opinion in Insect Science*.
- Del Rincón-Castro, M., & Ibarra, J. (2011). *Entomopathogenic Viruses*. (1k 29–64).
- Deschodt, P. (2022). *Effect of host nutrition on the outcome of mixed infections in an insect-pathogen association*. Simon Fraser University. <https://summit.sfu.ca/item/34989>
- Deschodt, P., & Cory, J. S. (2022). Resource limitation has a limited impact on the outcome of virus–fungus co-infection in an insect host. *Ecology and Evolution*, *12*(3), e8707. <https://doi.org/10.1002/ece3.8707>
- Di Pasquale, G., Salignon, M., Le Conte, Y., Belzunces, L. P., Decourtye, A., Kretzschmar, A., Suchail, S., Brunet, J.-L., & Alaux, C. (2013). Influence of Pollen Nutrition on Honey Bee Health: Do Pollen Quality and Diversity Matter? *PLoS ONE*, *8*(8), e72016. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0072016>
- Dinh, H., Mendez, V., Tabrizi, S. T., & Ponton, F. (2019). Macronutrients and infection in fruit flies. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, *110*, 98–104. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2019.05.002>
- Dmitriew, C., & Rowe, L. (2011). The Effects of Larval Nutrition on Reproductive Performance in a Food-Limited Adult Environment. *PLOS ONE*, *6*(3), e17399. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017399>
- Dolezal, A. G., Carrillo-Tripp, J., Judd, T. M., Allen Miller, W., Bonning, B. C., & Toth, A. L. (2019). Interacting stressors matter: Diet quality and virus infection in honeybee health. *Royal Society Open Science*, *6*(2), 181803. <https://doi.org/10.1098/rsos.181803>
- Emmert, E. A. B., & Handelsman, J. (1999). Biocontrol of plant disease: A (Gram-) positive perspective. *FEMS Microbiology Letters*, *171*(1), 1–9. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.1999.tb13405.x>
- Foley, K., Fazio, G., Jensen, A. B., & Hughes, W. O. H. (2012). Nutritional limitation and resistance to opportunistic *Aspergillus* parasites in honey bee larvae. *Journal of Invertebrate Pathology*, *111*(1), 68–73. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2012.06.006>
- Gómez-Moracho, T., Durand, T., Pasquaretta, C., Heeb, P., & Lihoreau, M. (2021). Artificial diets modulate infection rates by *Nosema ceranae* in bumblebees. *Microorganisms*, *9*(1), 158.
- González-Mas, N., Sánchez-Ortiz, A., Valverde-García, P., & Quesada-Moraga, E. (2019). Effects of Endophytic Entomopathogenic Ascomycetes on the Life-History Traits of *Aphis gossypii* Glover and Its Interactions with Melon Plants. *Insects*, *10*(6), Article 6. <https://doi.org/10.3390/insects10060165>

- Grady, E. N., MacDonald, J., Liu, L., Richman, A., & Yuan, Z.-C. (2016). Current knowledge and perspectives of *Paenibacillus*: A review. *Microbial Cell Factories*, *15*(1), 203. <https://doi.org/10.1186/s12934-016-0603-7>
- Granados, R. R. (1980). Infectivity and mode of action of Baculoviruses. *Biotechnology and Bioengineering*, *22*(7), 1377–1405. <https://doi.org/10.1002/bit.260220707>
- Guerfali, M. M., Djobbi, W., Charaabi, K., Hamden, H., Fadhl, S., Marzouki, W., Dhaouedi, F., & Chevrier, C. (2018). Evaluation of *Providencia rettgeri* pathogenicity against laboratory Mediterranean fruit fly strain (*Ceratitis capitata*). *PLOS ONE*, *13*(5), e0196343. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196343>
- Hajek, A. E., McManus, M. L., & Delalibera, I. (2007). A review of introductions of pathogens and nematodes for classical biological control of insects and mites. *Biological Control*, *41*(1), 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2006.11.003>
- Harish, S., Murugan, M., Kannan, M., Parthasarathy, S., Prabhukarthikeyan, S., & Elango, K. (2021). Entomopathogenic viruses. *Microbial Approaches for Insect Pest Management*, 1–57.
- Holmes, L. A., Nelson, W. A., & Lougheed, S. C. (2020). Food quality effects on instar-specific life histories of a holometabolous insect. *Ecology and Evolution*, *10*(2), 626–637. <https://doi.org/10.1002/ece3.5790>
- Howick, V. M., & Lazzaro, B. P. (2014). Genotype and diet shape resistance and tolerance across distinct phases of bacterial infection. *BMC evolutionary biology*, *14*(1), 1–13.
- Hurd, H. (2009). Chapter 4 Evolutionary Drivers of Parasite-Induced Changes in Insect Life-History Traits: From Theory to Underlying Mechanisms. *Advances in Parasitology* (Kd 68, lk 85–110). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-308X\(08\)00604-0](https://doi.org/10.1016/S0065-308X(08)00604-0)
- Jaronski, S. T., & Mascarini, G. M. (2017). Chapter 9—Mass Production of Fungal Entomopathogens. L. A. Lacey (Toim), *Microbial Control of Insect and Mite Pests* (lk 141–155). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803527-6.00009-3>
- Joosten, L., Lecocq, A., Jensen, A. B., Haenen, O., Schmitt, E., & Eilenberg, J. (2020). Review of insect pathogen risks for the black soldier fly (*Hermetia illucens*) and guidelines for reliable production. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *168*(6–7), 432–447. <https://doi.org/10.1111/eea.12916>
- Kalha, C. S., Singh, P. P., Kang, S. S., Hunjan, M. S., Gupta, V., & Sharma, R. (2014). Entomopathogenic Viruses and Bacteria for Insect-Pest Control. *Integrated Pest Management: Current Concepts and Ecological Perspective* (lk 225–244). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-398529-3.00013-0>.
- Kangassalo, K., Valtonen, T. M., Roff, D., Pölkki, M., Dubovskiy, I. M., Sorvari, J., & Rantala, M. J. (2015). Intra- and trans-generational effects of larval diet on susceptibility to an entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana*, in the greater wax moth, *Galleria mellonella*. *Journal of Evolutionary Biology*, *28*(8), 1453–1464. <https://doi.org/10.1111/jeb.12666>

- Kaur, S. (2000). Molecular approaches towards development of novel *Bacillus thuringiensis* biopesticides. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, *16*(8), 781–793. <https://doi.org/10.1023/A:1008931207374>
- Keeling, P. J., & Fast, N. M. (2002). Microsporidia: Biology and evolution of highly reduced intracellular parasites. *Annual Reviews in Microbiology*, *56*(1), 93–116.
- Klemola, N., Klemola, T., Rantala, M. J., & Ruuhola, T. (2007). Natural host-plant quality affects immune defence of an insect herbivore. *Entomologia experimentalis et applicata*, *123*(2), 167–176.
- Kutzer, M. A., Kurtz, J., & Armitage, S. A. (2018). Genotype and diet affect resistance, survival, and fecundity but not fecundity tolerance. *Journal of evolutionary biology*, *31*(1), 159–171.
- Laurentz, M., Reudler, J. H., Mappes, J., Friman, V., Ikonen, S., & Lindstedt, C. (2012). Diet Quality Can Play a Critical Role in Defense Efficacy against Parasitoids and Pathogens in the Glanville Fritillary (*Melitaea cinxia*). *Journal of Chemical Ecology*, *38*(1), 116–125. <https://doi.org/10.1007/s10886-012-0066-1>
- Leather, S. R. (1995). Factors Affecting Fecundity, Fertility, Oviposition, and Larviposition in Insects. *Insect Reproduction*. CRC Press.
- Manoharan, T., Chockalingam, S., & Jeyachandran, K. (1987). Effect of food quality on fecundity of *Mylabris pustulata* (Coleoptera: Meloidae). *Proceedings: Animal Sciences*, *96*, 217–220.
- McKean, K. A., Yourth, C. P., Lazzaro, B. P., & Clark, A. G. (2008). The evolutionary costs of immunological maintenance and deployment. *BMC evolutionary biology*, *8*, 1–19.
- McQuade, R., & Stock, S. P. (2018). Secretion Systems and Secreted Proteins in Gram-Negative Entomopathogenic Bacteria: Their Roles in Insect Virulence and Beyond. *Insects*, *9*(2), Article 2. <https://doi.org/10.3390/insects9020068>
- McVean, R. I. K., Sait, S. M., Thompson, D. J., & Begon, M. (2002). Dietary stress reduces the susceptibility of *Plodia interpunctella* to infection by a granulovirus. *Biological Control*, *25*(1), 81–84. [https://doi.org/10.1016/S1049-9644\(02\)00048-8](https://doi.org/10.1016/S1049-9644(02)00048-8)
- Meeus, I., Brown, M. J. F., De Graaf, D. C., & Smagghe, G. (2011). Effects of Invasive Parasites on Bumble Bee Declines. *Conservation Biology*, *25*(4), 662–671. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2011.01707.x>
- Milan, N. F., Kacsoh, B. Z., & Schlenke, T. A. (2012). Alcohol consumption as self-medication against blood-borne parasites in the fruit fly. *Current Biology*, *22*(6), 488–493.
- Miller, C. V. L., & Cotter, S. C. (2018). Resistance and tolerance: The role of nutrients on pathogen dynamics and infection outcomes in an insect host. *Journal of Animal Ecology*, *87*(2), 500–510. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12763>

- Muljar, R., Viik, E., Marja, R., Svilponis, E., Jõgar, K., Karise, R., Mänd, M., & others. (2010). The effect of field size on the number of bumble bees. *Agronomy research*, 8(Special Issue II), 357–360.
- Muturi, E. J., Kim, C.-H., Alto, B. W., Berenbaum, M. R., & Schuler, M. A. (2011). Larval environmental stress alters *Aedes aegypti* competence for Sindbis virus. *Tropical Medicine & International Health: TM & IH*, 16(8), 955–964. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3156.2011.02796.x>
- Okano, K., Vanarsdall, A. L., Mikhailov, V. S., & Rohrmann, G. F. (2006). Conserved molecular systems of the Baculoviridae. *Virology*, 344(1), 77–87.
- Olson, G. L., Myers, J. H., Hemerik, L., & Cory, J. S. (2017). Phylloplane bacteria increase the negative impact of food limitation on insect fitness. *Ecological Entomology*, 42(4), 411–421. <https://doi.org/10.1111/een.12399>
- Park, E. J., Burand, J. P., & Yin, C.-M. (1993). The effect of baculovirus infection on ecdysteroid titer in gypsy moth larvae (*Lymantria dispar*). *Journal of Insect Physiology*, 39(9), 791–796. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(93\)90055-V](https://doi.org/10.1016/0022-1910(93)90055-V)
- Pauli, G., Moura Mascarin, G., Eilenberg, J., & Delalibera Júnior, I. (2018). Within-Host Competition between Two Entomopathogenic Fungi and a Granulovirus in *Diatraea saccharalis* (Lepidoptera: Crambidae). *Insects*, 9(2), Article 2. <https://doi.org/10.3390/insects9020064>
- Poveda, J. (2021). Insect frass in the development of sustainable agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 41(1), 5. <https://doi.org/10.1007/s13593-020-00656-x>
- Preti, F. (2021, Fall). The influence of larval diet and microsporidian infection on life history traits of the forest tent caterpillar, *Malacosoma disstria* Hübner (Lepidoptera: Lasiocampidae). ERA. <https://doi.org/10.7939/r3-7rn1-rt44>
- Qian, L., Deng, P., Chen, F., Cao, Y., Sun, H., & Liao, H. (2022). The exploration and utilization of functional substances in edible insects: A review. *Food Production, Processing and Nutrition*, 4(1), 11. <https://doi.org/10.1186/s43014-022-00090-4>
- Raymond, B., & Hails, R. (2007). Variation in plant resource quality and the transmission and fitness of the winter moth, *Operophtera brumata* nucleopolyhedrovirus. *Biological Control*, 41(2), 237–245.
- Roger, N., Michez, D., Wattiez, R., Sheridan, C., & Vanderplanck, M. (2017). Diet effects on bumblebee health. *Journal of Insect Physiology*, 96, 128–133. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2016.11.002>
- Roy, H. E. (Toim). (2010). The ecology of fungal entomopathogens. Springer.
- Sandre, S.-L., Tammaru, T., & Hokkanen, H. (2011). Pathogen resistance in the moth *Orgyia antiqua*: Direct influence of host plant dominates over the effects of individual condition. *Bulletin of entomological research*, 101(1), 107–114.

- Scudder, G. G. E. (2017). The Importance of Insects. *Insect Biodiversity* (1k 9–43). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118945568.ch2>
- Shah, P. A., & Pell, J. K. (2003). Entomopathogenic fungi as biological control agents. *Applied Microbiology and Biotechnology*, *61*(5), 413–423. <https://doi.org/10.1007/s00253-003-1240-8>
- Sharma, A., Sharma, S., & Yadav, P. K. (2023). Entomopathogenic fungi and their relevance in sustainable agriculture: A review. *Cogent Food & Agriculture*, *9*(1), 2180857. <https://doi.org/10.1080/23311932.2023.2180857>
- Shikano, I., Hua, K. N., & Cory, J. S. (2016). Baculovirus-challenge and poor nutrition inflict within-generation fitness costs without triggering transgenerational immune priming. *Journal of Invertebrate Pathology*, *136*, 35–42. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2016.03.001>
- Simmer, M. (2022). Vaglasõnniku ja mükoriisa mõju suvinisu saagile. *Master Thesis, Eesti Maailikool*. <https://dspace.emu.ee/handle/10492/7599>
- Singh, A., Basu, A. K., Bansal, N., Shit, B., Hegde, T., & Prasad, N. G. (2022). Effect of larval diet on adult immune function is contingent upon selection history and host sex in *Drosophila melanogaster* (1k 2022.03.03.482770). bioRxiv. <https://doi.org/10.1101/2022.03.03.482770>
- Srygley, R. B., & Jaronski, S. T. (2018). Protein deficiency lowers resistance of Mormon crickets to the pathogenic fungus *Beauveria bassiana*. *Journal of Insect Physiology*, *105*, 40–45. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2018.01.005>
- Stork, N. E. (2018). How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on Earth? *Annual review of entomology*, *63*, 31–45.
- Zurowski, K. (2019, september 20). Reproductive trade-offs in the click beetle, *Agriotes obscurus*, exposed to the fungal pathogen *Metarhizium brunneum*. Simon Fraser University. <https://summit.sfu.ca/item/19811>
- Teder, T., Vellau, H., & Tammaru, T. (2014). Age and size at maturity: A quantitative review of diet-induced reaction norms in insects. *Evolution*, *68*(11), 3217–3228. <https://doi.org/10.1111/evo.12518>
- Terra, W. R., & Ferreira, C. (2012). 11—Biochemistry and Molecular Biology of Digestion. L. I. Gilbert (Toim), *Insect Molecular Biology and Biochemistry* (1k 365–418). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384747-8.10011-X>
- Vallet-Gely, I., Lemaitre, B., & Boccard, F. (2008). Bacterial strategies to overcome insect defences. *Nature Reviews Microbiology*, *6*(4), Article 4. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1870>
- Vega, F. E., Meyling, N. V., Luangsa-ard, J. J., & Blackwell, M. (2012). Fungal entomopathogens. *Insect Pathology*, 171–220.
- Vodovar, N., Vinals, M., Liehl, P., Basset, A., Degrouard, J., Spellman, P., Boccard, F., & Lemaitre, B. (2005). *Drosophila* host defense after oral infection by an

entomopathogenic *Pseudomonas* species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *102*(32), 11414–11419. <https://doi.org/10.1073/pnas.0502240102>

Vogelweith, F., Thiery, D., Moret, Y., & Moreau, J. (2013). Immunocompetence increases with larval body size in a phytophagous moth. *Physiological Entomology*, *38*(3), 219–225. <https://doi.org/10.1111/phen.12025>

Wilberts, L., Vuts, J., Caulfield, J. C., Thomas, G., Birkett, M. A., Herrera-Malaver, B., Verstrepen, K. J., Sobhy, I. S., Jacquemyn, H., & Lievens, B. (2022). Impact of endophytic colonization by entomopathogenic fungi on the behavior and life history of the tobacco peach aphid *Myzus persicae* var. *Nicotianae*. *PLOS ONE*, *17*(9), e0273791. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0273791>

Wilson, K., & Cotter, S. (2008). Density-Dependent Prophylaxis in Insects. <https://doi.org/10.1201/b10201-7>

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Kadi Tõnurist,

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

„Patogeenide mõju putukate elukäigutunnustele: koosmõjud toidu kvaliteedi ja hulgaga“,

mille juhendaja on Toomas Esperk,

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative 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, 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.

Kadi Tõnurist
24.05.2023