

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

Kerli Kuusk

**ASUSTUSTIHEDUSE MÕJU VÕSAVAKSIKU (*HYPOMECEIS*
ATOMARIA) ELUKÄIGUTUNNUSTELE**

Magistritöö

Juhendaja: kaasprof. Toomas Esperk

Tartu 2022

Asustustiheduse mõju võsavaksiku (*Hypomecis atomaria*) elukäigutunnustele

Paljud putukad puutuvad oma elu jooksul kokku kõrge asustustihedusega, mis võib olla põhjustatud nii liigikaaslaste kui teise liigi isendite poolt. Asustustiheduse puhul on täheldatud teistest keskkonnamõjudest erinevat vastust kehasuuruse ja arenguaja osas (positiivse tõusuga kehasuurust ja arenguajaga siduv reaktsiooninorm). Asustustiheduse uurimustes on oluliseks osaks ka teadmine, millised signaalid vastutavad asustustiheduse tajumise eest. Need teadmised annavad meile selgema ülevaate asustustiheduse mõjude kohta, kuid siiani on neid teemasid suhteliselt vähe uuritud ning saadud tulemused ei ole alati üksteisega kooskõlas. Nende oluliste aspektide uurimiseks võsavaksikul (*Hypomecis atomaria*) viisin läbi katse, kus uurisin asustustiheduse mõju nukumassile, vastseperioodi pikkusele ja suremusele. Täpsemalt selgitasin milliste signaalide abil asustustihedust tajutakse ning kas teise liigi isendeid suudetakse eristada oma liigikaaslastest. Võsavaksikul esines positiivse tõusuga reaktsiooninorm nukumassi ja vastseperioodi pikkuse vahel – kõrgemal asustustihedusel jäädi väiksemateks ja areneti kiiremini kui üksi kasvades. Uuritud signaalidest (keemiline, visuaalne ja taktiline/mehaaniline) osutus kõige olulisemaks keemiline, kuid ainult keemiline signaal viis mitteadaptiivse vastuseni. Teise liigiga kasvades esines selgeid erinevusi liigikaaslastega grupis kasvanutest ainult ühe liigi puhul kolmest (metsavaksik). Magistritöö tulemustest saab järeldada, et kehasuurust ja arenguajaga uurides kutsub kõrge asustustihedus esile positiivse tõusuga reaktsiooninormi, asustustiheduse tajumise taga on signaalide kombinatsioon, milles keemiline signaal on olulisel kohal ja pigem ei suudeta teise liigi isendeid oma liigikaaslastest eristada.

Märksõnad: asustustihedus, reaktsiooninormid, võsavaksik, signaalid.

CERCS klassifikaatorid: B250 (Entomoloogia, taimede parasitoloogia)

Effects of population density on the life histories of the common heath (*Hypomecis atomaria*)

Insects can be exposed to high population densities during their lifetime, it can be caused by conspecifics as well as by other species. Population density effects on body size and development time tend to be different from the response of other environmental effects (reaction norms with positive slopes). Revealing the signals which are responsible for the perception of population density is also an important, but largely overlooked part of population density research. To investigate these key aspects in the common geometrid moth (*Hypomecis atomaria*), I conducted an experiment to investigate the effects of population density, the signals behind perceiving it, and the ability of the lepidopteran larvae to distinguish their conspecifics from individuals of other species. Age and size at maturity reaction norms with positive slopes were identified as a response to differences in larval density. Out of all the signals studied (chemical, visual, and tactile / mechanical), chemical signal turned out to be the most important one. However, as chemical signal solely led to non-adaptive responses at higher density, different types of signals are probably needed to be present simultaneously. When reared with individuals from other species, the results were largely similar to those when the larvae were reared with conspecifics. From the results of the study it could be concluded that when studying body size and development time, high population density induces reaction norm with a positive slope, in the perception of population density probably the combination of signals is needed where the chemical signal is definitely important one and other ecologically and morphologically similar species cannot be distinguished from their conspecifics by the larvae of *H. atomaria*.

Keywords: population density, reaction norms, *Hypomecis atomaria*, signals

CERCS classifications: B250 (Entomology, plant parasitology)

Sisukord

1. Sissejuhatus.....	6
2. Asustustihedus.....	10
3. Kehasuuruse ja arenguaja reaktsiooninormid	13
4. Asustustiheduse poolt põhjustatud kehasuuruse ja arenguaja eripäraste reaktsiooninormide põhjused.....	15
5. Signaalid.....	16
6. Liikidevaheline mõju.....	18
7. Metoodika	21
7.1. Uurimisobjekt.....	21
7.2. 2020. aasta suvi.....	21
7.3. 2021 aasta suvi	23
7.4 Andmeanalüüs.....	24
7.5 Töö autori roll.....	25
8. Tulemused.....	26
8.1 Üksinda ja grupis kasvanud isendite võrdlus	26
8.2 Segamise analüüs.....	30
8.3 Seinaga eraldatud isendite analüüs	31
8.4 Teise liigiga koos kasvatatud võsavaksikute analüüs.....	34
8.4.1 Salu-samblikuvaksikutega koos kasvanud võsavaksikud.....	34
8.4.2 Metsavaksikutega koos kasvanud isendid.....	37
8.4.3 Oblika-noolööllastega koos kasvanud isendid	40
8.5. Asustustiheduse mõju suremusele	43
9. Arutelu	46
10. Kokkuvõte.....	51
11. Summary.....	53
12. Tänuavaldused.....	55
13. Kasutatud kirjandus	56

1. Sissejuhatus

Asustustihedus on organismide elukäiku ja kohasust suurel määral mõjutav keskkonnategur (Wright jt. 2019, Than jt. 2020). Isendid võivad elupaigas kogeda kõrget asustustihedust, mis on põhjustatud oma liigikaaslaste või ka teise liigi isendite poolt (Armistead jt. 2008, Sokame jt. 2022). Asustustihedust on võrreldes teiste keskkonnamõjudega suhteliselt vähesel määral uuritud ning saadud tulemused on vastuolulised (Kuusk 2020). Asustustiheduse uuringud on aga ka olulise rakendusliku väärtusega – saadud tulemusi saab kasutada kahjuritõrjes, putukate kasvatuses (nii toiduks kui ka söödaks) ja muul majanduslikult kasulikult viisil. Üheks näiteks asustustiheduse rakenduslikest aspektidest on rohulutiklasel *Lygus hesperus* läbi viidud töö, kus uuriti selle puuvilla ning teiste majanduslikult oluliste põllukultuuride kahjuri võimalikku ohjamist kõrge asustustiheduse toel (Brent 2010). Teisalt on viimasel ajal hakatud rohkem tähelepanu pöörama söödaks ja toiduks kasvatavate putukate, näiteks ogakärblase *Hermetia illucens* isendite toiteväärtusele ja produktsioonile erinevatel asustustihedustel (Barragan-Fonseca jt. 2018, Opore jt. 2022) ning ka näiteks siidi tootvate liikide isenditel on uuritud asustustiheduse mõju optimaalse siidi koguse ja kvaliteedi väljaselgitamise jaoks (Dutta jt. 2013).

Asustustihedus mõjutab väga erinevaid elukäigutunnuseid. Suremust uurides on leitud kõrgemal asustustihedusel kasvanud isenditel suurem suremus (Flockhart jt. 2012, Nakahara jt. 2020), samas on leitud ka suremuse vähenemist kõrgemal asustustihedusel (teatud optimaalse asustustiheduseni) (Goodbrod ja Goff 1990). Uurides asustustiheduse mõju rasvasisaldusele on *H. illucens* puhul leitud, et kõrgemal asustustihedusel kasvanutel on rasvasisaldus väiksem (Barragan-Fonseca jt. 2018, Opore jt. 2022), kuid samas kõdukärblasel *Drosophila melanogaster* on leitud kõrgemal asustustihedusel kasvanud isenditel suurem rasvavaru (Zwaan jt. 1991). Veel võib asustustihedus mõjutada näiteks värvust – isendid, kes kasvasid kõrgemal asustustihedusel, on tumedamad (Sappington ja Showers 1992, Goulson ja Cory 1995, Pener ja Simpson 2009). Lennukäitumist uurides on leitud, et rohu-mullaöölase (*Agrotis ipsilon*) kõrgemal asustustihedusel kasvanud isendid olid kehvemad lendajad (Sappington ja Showers 1992), purelase *Prostephanus truncatus* puhul leiti, et kõrgemal asustustihedusel kasvanud isendid olid aktiivsemad lendajad kui madalal asustustihedusel kasvanud (Fadamiro jt. 1996). Isendite käitumist üldiselt vaadeldes on leitud, et isendid võivad kõrgemal asustustihedusel liigikaaslaste vastu agressiivseks muutuda (Gibbs jt. 2004).

Asustustiheduse mõjudest isendite elukäigutunnustele on veel. Samas on saadud tulemused tihti vastuolulised ning ei ole teada, millistes olukordades ja milliste taksonite puhul milliseid tulemusi oodata.

Uurides asustustiheduse mõju kehasuurusel ning vastseperioodi pikkusele, on enamasti leitud, et suuremal asustustihedusel kasvanud isendid on väiksemad (Flockhart jt. 2012, Pavlushin jt. 2019, Kuusk 2020) ning vastseperioodi pikkus on kõrgemal asustustihedusel kasvanud isenditel lühem (Goulson ja Cory 1995, Yang jt. 2015, Kuusk 2020), kuid esineb ka vastupidiseid näiteid (Kuusk 2020, Than jt. 2020). Nendele elukäigutunnustele (kehasuurus ja vastseperioodi pikkus) on seega asustustihedusel enamasti tavapärasest stressivastusest erinev mõju (positiivse tõusuga reaktsiooninorm, vt allpool), sest suboptimaalsetes tingimustes (näiteks toidu puudusel või madalama kvaliteediga toidul kasvades) jäävad putukad enamasti väiksemateks, kuid kasvavad sellegipoolest kauem (negatiivse tõusuga reaktsiooninorm). Positiivse tõusuga reaktsiooninormi taga võib olla vajadus lahkuda suurema suremustõenäosusega keskkonnast enne toiduressursi ammendumist (Cameron jt. 2007, Välimäki ja Kaitala 2007).

Suhteliselt vähe on uuritud signaale, mille alusel putukad asustustihedust tajuvad. Näiteks ei teata täpselt, kas asustustihedust tajutakse ühe kindla signaali või signaalide kombinatsiooni alusel. Ühe olulise signaalina nii liigisiseses kui ka liikidevahelises suhtluses on käsitletud keemilist signaali (Hoffmann jt. 2006, Fleischer ja Krieger 2018). On leitud, et just keemilised signaalid on esile kutsunud fenotüübilisi muutusi kõrgemal asustustihedusel kasvanud isenditel (Michel jt. 2016). Liblikasääsklase *Lutzomyia longipalpis* puhul leiti, et munemispäiga leidmiseks on oluline keemiline signaal. Jäneste väljaheidetest erituvad signaalid meelitasid emaseid neile munema (Dougherty jt. 1995). Asustustiheduse tunnetamisel võib oluline olla ka taktiline/mehhaaniline signaal. Nii on kõrbetirtsu (*Schistocerca gregaria*) uurides leitud, et üleminek gregaarsele vormile toimub suuresti tagajalgadel asuvate spetsiaalsete karvakeste mehhaanilisel stimuleerimisel (Simpson jt. 2001). Väga oluline on putukatel ka visuaalne signaal. Seda kasutatakse näiteks orienteerumiseks (Evangelista jt. 2014, Beetz ja Jundi 2018) ning ka munemiskohtade leidmiseks (Williams ja Gilbert 1981, Renwick ja Chew 1994, Jacobsson jt. 2017). Mitmetel signaalidel võib seega putukate asustustiheduse tajumisel olla oluline roll, aga kui liigi- ja keskkonnaspetsiifiline see

roll on ning mil määral kasutatakse korraga erinevate meeltega tajutavaid signaale, on suuresti teadmata.

Selged tulemused puuduvad putukate puhul ka liigikaaslaste ja teiste liikide isendite eristamise osas. Mitmete uurimuste tulemused viitavad sellele, et mõned putukad suudavad teatud arengustaadiumis (enamasti valmikuna) sarnase morfoloogia ja ökoloogiaga isendeid eristada (Mugrabi-Oliveira ja Moreira, 1996, Hilker & Fatouros, 2015, Jayanthi jt. 2020). Siiani on aga ebaselge, kui levinud see nähtus on, kuivõrd on see piiratud konkreetse arengustaadiumiga (valmikuperioodiga) ja kas suudetakse eristada liigikaaslaste teiste liikide isenditest. Putukatel on küll teise liigi isendite mõju teatud määral uuritud, kuid enamasti piirudutakse suremuse ja paari teise tunnusega. Rohkema info saamiseks tasuks läbi viia spetsiifilisemaid uuringuid. Liblikalistel ei ole seda teemat ka väga laialdaselt uuritud ning ei ole selgeid tulemusi, et eristamine toimuks (Anderson ja Löfqvist 1996, Sokame jt. 2022). On pakutud, et liblikaröövikud ei suuda vahet teha enda ja teise liigi isenditel ning seetõttu võib isenditele olla kasulikum igasugust kõrge asustustihedusega keskkonda „interpreteerida“ kui kõrge röövlusriskiga keskkonda ning kiirendada oma arengut väiksema kehasuuruse arvelt (Vellau ja Tammaru 2012). Selliste hüpoteeside kontrollimine annaks muuhulgas ka selgema ülevaate asustustiheduse mõjudest ning võimalike asustustiheduse erinevatele tasemetele vastamise võimalustest.

Varasemates asustustiheduse mõju uurivates töödes ei ole tihti suudetud selgelt eristada asustustihedusega korreleeruvate keskkonnategurite (näiteks toidu hulk) mõjusid ning jääb võimalus, et need varjutavad asustustiheduse mõju (Kuusk 2020). Samuti ei suudeta tihti tagada isendipõhist jälgitavust, see aga vähendab saadava informatsiooni hulka ja võib mõjutada tulemuste usaldusväärsust. Magistritöö aluseks olevates katsetes vältisin teadlikult neid metodoloogilisi probleeme.

Käesoleva magistritöö eesmärgiks on eelnevalt tehtud metodoloogilisi vigu teadvustades ning neid vältides esmalt täpsustada asustustiheduse mõju võsavaksiku kehasuurusele ja vastseperioodi pikkusele. Seejärel uurin täpsemalt seda, milliste signaalide alusel võsavaksiku röövikud asustustiheduse erinevaid tasemeid tajuvad ning selgitan, kas röövikud kasvavad koos liigikaaslastega sarnaselt või erinevalt kui teiste liblikate röövikutega koos kasvades. Signaalide uurimiseks olid kasutusel erinevad menetlusrühmad, kus üks või mitu signaalidest oli blokeeritud – kestvas pimeduses

kasvanud röövikutel puudus võimalus kasutada visuaalset signaali, seinaga eraldatutel taktilist signaali (ilmselt olulisel määral halvenes ka visuaalse signaali kasutus) ja segamiskatsetes said röövikud asustustiheduse hindamisel kasutada ainult taktilist signaali. Kuna suure tõenäosusega on liigikaaslaste ja kaugemas suguluses olevate isenditega koos kasvades optimaalne kasvustrateegia erinev, annaksid sarnased saavutatud kehasuurused ja vastseperioodi pikkused nendes rühmades aluse arvata, et võsavaksiku röövikud ei suuda liigikaaslasi morfoloogiliselt ja ökoloogiliselt sarnaste liikide vastsetest eristada. Töös püstitatakse järgnevad hüpoteesid:

1) Suuremal asustustihedusel kasvanud isendid on väiksema nukumassiga, nende vastseperiood on lühem ning rasvasisaldus on väiksem. Selle hüpoteesini jõudsin eelnevalt läbiviidud uurimuste tulemuste alusel, kus positiivse tõusuga kehasuurust ja vastseperioodi pikkust siduvad reaktsiooninormid olid negatiivsetest suuremal määral esindatud (Bauerfeind ja Fischer 2005, Yang jt. 2015, Pavlushin jt. 2019) ja leitud on rasvasisalduse vähenemist kõrgemal asustustihedusel (Barragan-Fonsesca jt. 2018, Opare jt. 2022). Samuti on võsavaksikul isendipõhist lähenemist mittekasutanud töös juba varasemalt leitud positiivse tõusuga nukumassi ja vastseperioodi pikkust siduv reaktsiooninorm (Vellau ja Tammaru 2012).

2) Asustustihedust tajutakse suuremal määral keemiliste signaalide alusel, teised signaalid (visuaalsed ja taktilised) on vähemolulised. Hüpotees tugineb eelnevate, küll peamiselt valmikustaadiumile keskendunud uurimuste tulemustele (Karlson ja Butenandt 1959, Mossadegh 1980, Dressler 1982, El-Ghany 2019).

3) Vastsed ei suuda eristada teise liigi isendeid enda liigikaaslastest. See hüpotees põhineb Vellau & Tammaru (2021) poolt pakutul, eksperimentaalselt on liblikalistel seda teemat aga vähe uuritud ja selgeid tulemusi ei ole leitud (Anderson ja Löfqvist 1996, Sokame jt. 2022).

2. Asustustihedus

Asustustihedus on üks olulisemaid, kuid sageli väheuuritud keskkonnamõjusid. Asustustiheduse näol on tegemist putukate arengut (Bauerfeind ja Fischer 2005, Pavlushin jt. 2019), paljunemist (Fescemyer 1993, Pener ja Simpson 2009, Cingolani jt. 2020) ja mitmeid muid elukäigutunnuseid olulisel määral mõjutava teguriga. Ainuüksi liblikaliste seltsis on rohkem kui 20 sugukonnas leitud röövikutel koonduvat käitumist, mis iseloomustab kõrge asustustiheduse suurt esinemissagedust looduses ja teeb selle keskkonnamõju uurimise veelgi tähtsamaks (Costa ja Pierce 1997). Asustustihedus võib olla ka oluline tegur populatsiooni juurdekasvu reguleerijana (Agnew jt. 2002). Asustustihedus võib mõjutada erinevaid elukäigutunnuseid väga erineval viisil. Sõltuvalt organismirühmast võivad olla mõjutatud värvus – kõrgemal asustustihedusel kasvanud isendid on sageli tumedama värvusega (Goulson ja Cory 1995, Applebaum ja Heifetz 1999), immuunvastus on tugevam (vähemalt grupieluviisilistel isenditel) (Elliot ja Hart 2010, Silva jt. 2013), kehasuurus on väiksem (Nokelainen jt. 2013, Nakahara jt. 2020), kasvukiirus suurem (Bauerfeind ja Fischer 2005) jne.

Kõrgel asustustihedusel võib olla nii negatiivseid kui ka positiivseid mõjusid. Eelkõige vabatahtlikult koonduvatel loomadelt on täheldatud mitmeid eeliseid suurel asustustihedusel, näiteks on isenditel täheldatud paremat termoregulatsiooni, neil võib olla parem kaitse looduslike vaenlaste eest, toitumine võib olla efektiivsem jne (Allen 2010). Termoregulatsiooni puhul on täheldatud, et kõrgemal asustustihedusel on isenditel kõrgem ning stabiilsem kehatemperatuur (Klok ja Chown 2002), näiteks substraadi sees toituvatel liikidel on leitud, et toiduresursi sees olev temperatuur võib olla kümneid kraade soojem kui väliskeskkonna temperatuur (Slone ja Gruner 2007). Toitumise puhul on leitud erinevaid mehhanisme, näiteks võivad suuremad isendid soodustada väiksemate toitumist, tehes oma tugevamate suistega kõvadesse taimekudedesse auke ning võimaldades väiksematel isenditel toituda pehmematest kudedest (Costa 1997). Laibatoidulistel isenditel on leitud, et suur asustustihedus aitab isenditel hõlpsamini läbida karvastikku ning nahka ja võimaldab vastsetel toituda pehmetest kudedest (Rivers jt. 2011). Samuti on osade liikide puhul suur asustustihedus oluline taime kaitsemehhanismidest ülesaamisel (Fordyce ja Agrawal 2001). Näiteks uurides ratsurlibliklase *Battus philenori* asustustihedust tobiväädil *Aristolochia californica* leiti, et väiksemal asustustihedusel toitusid isendid taimeosadel, kus trihhoomide (moodustatakse kaitseks putukherbivooride eest, vähendavad vastsete

toitumist kuni 70%) tihedus oli väike. Suurel asustustihedusel kasvanud isendid toituisid aga taime sellises osas, kus trihhoomide tihedus oli suurim (Fordyce ja Agrawal 2001).

Vabatahtlikult koonduvatel liikide isenditel on täheldatud kohastumismehhanismide suuremat edukust, võrreldes sama liigi solitaarsete isenditega. Nii on näiteks täheldatud käitumuslikke eripärasid (koordineeritud agressiivsed pealliigutused (Costa 1997), võrgendpesade loomist (Costa 2018), aposematismi – hoiatusvärvusega isendite suurel asustustihedusel saab saakloomade söögikõlbmatus röövloomadele kiiremini selgeks (Sillen-Tullberg ja Leimar 1988, Simpson ja Despland 2005), peremeestaimest pärinevate toksiinide kasutamist röövloomade vastu (Costa 1997) jne. Vabatahtlikult koonduvatel ja sotsiaalsetel putukatel on märgatud ka immuunsüsteemi tõhusamat toimimist kõrgel asustustihedusel, selle mehhanismiga arvatavasti vähendatakse haigestumise riski (Elliot ja Hart 2010, Rosa jt. 2017).

Kõrgel asustustihedusel on isenditele alati ka negatiivsed mõjud. Kõrge asustustiheduse negatiivseid mõjusid on täheldatud nii grupieluviisilistel kui ka solitaarsetel liikidel, kuid arvatavasti kaaluvad esimeste puhul positiivsed mõjud negatiivsed üles, solitaarsete liikide puhul aga on rühmaeluviiisist saadav kasu eeldatavalt selle negatiivsest mõjust väiksem (Cisternas jt. 2020). Suured saakloomade tihedused võivad potentsiaalselt meelitada ligi ka rohkem röövlõõmi (Vellau ja Tammaru 2012). Näiteks uurides asustustiheduse mõju ratsurliblikalisele *Battus philenor*, on leitud, et suuremal asustustihedusel oli röövluse tõttu hukkunud isendite absoluutarv suurem kui madalamal asustustihedusel kasvanud isenditel (Fordyce jt. 2001). Samas proportsioonilt olid röövluse tõttu eri asustustihedustel hukkunud isendite hulgad sarnased. Suurel asustustihedusel võib isenditel esineda lahjendusefekt röövloomade ja parasitoididega kokkupuutel (Mooring ja Hart 1992, Shiojiri ja Takabayashi, 2003). Suure isendite tihedusega piirkonna võivad kiskjad või parasiidid leida saakloomad kiiremini, kuid üksiku isendi tõenäosus sööduks saada või nakatuda võib olla väiksem, nagu leiti ehimestiivalise *Rhyacophila vao* läbiviidud röövlusriski uuringus (Wrona ja Dixon 1991), samuti ka liuskurlasel *Halobates robustus* röövlusriski uurides (Foster ja Treherne 1981). Lahjendusefekt võib seega kõrge asustustiheduse negatiivset mõju vähendada.

Üheks oluliseks kõrge asustustiheduse negatiivseks mõjuks võib olla ka ressursihulga vähenemine, mis tekitab toiduressursi otsalõppemise ohu enne suguküpseks saamist.

Enamasti ei ole vastsed ka väga liikuvad ning ei suuda kiirelt uut toiduallikat leida, seetõttu võib olla optimaalne kasvukiirust suurendada, et sellisest keskkonnast pääseda (Sappington ja Showers 1992, Goulson ja Cory 1995). Teatud liikide puhul võib kõrge asustustiheduse negatiivne mõju väljenduda kannibalismiohu tõususega – suuremad liigikaaslased võivad kõrgetel asustustihedusel toituda suurema tõenäosusega väiksematest vastsetest või munastaadiumis liigikaaslastest (Smith 1969). Samuti on kõrge asustustiheduse negatiivse mõjuna välja toodud isendite eritatavate jääkainete (väljaheited) akumulatsioon keskkonnas, mis võib keskkonna kvaliteeti alla viia (Joshi jt. 1996). Kõrge asustustihedusega tihti seostuva väikese kehasuurusega korreleeruvad omakorda negatiivselt isendite sigimisedukus (Honěk 1993) ning eluiga (Sisodia ja Singh 2002, Cingolani jt. 2020). Rasvasisaldust uurides on üldiselt leitud, et kõrgemal asustustihedusel on isendite rasvavarud väiksemad (Barragan-Fonsesca jt. 2018, Opere jt. 2022, aga vt Than jt. 2020).

Liikidel, kelle vastsed kasvavad solitaarselt, ei ole suurtel asustustihedustel kaitsemehhanismid nii efektiivsed kui rühmas kasvavatel liikidel (Piesk jt. 2013). Samas on näiteks öölast *Anticarsia gemmatalis* uurides leitud, et kuigi tegemist ei ole vahatahtlikult koonduva liigiga, oli neil kõrgemal asustustihedusel parem kaitse teatud viiruste eest ning see annab aluse arvata, et need muutused võivad olla keerulisemad kui varem arvatud (Silva jt. 2013). Teisalt esineb sellel liigil hulgisigimist ning seega võivad esineda teatavad kohastumused suure asustustihedusega toime tulemiseks.

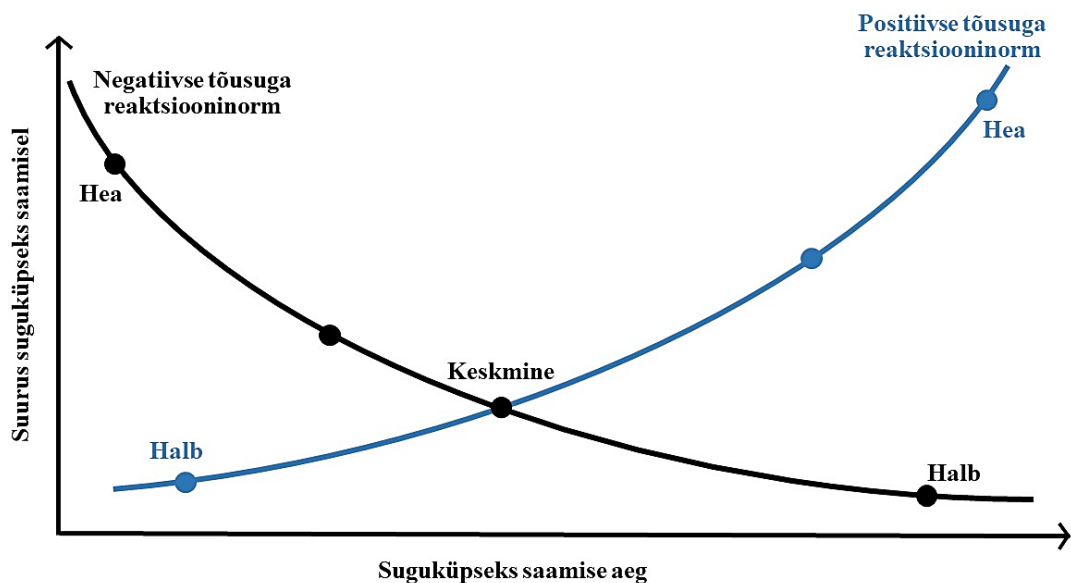
Uurides diapausi seost asustustihedusega võrkvaksiksikul (*Chiasmia clathrata*) leiti, et kõrgemal asustustihedusel kasvanud isendid jäid suurema tõenäosusega diapausi ning madalamal asustustihedusel kasvanud isenditel esines sagedamini otsest arengut (Välimäki jt. 2013). Antud liigi puhul pole tegemist vabatahtlikult koonduva liigiga, kuid esineb hulgisigimist. Asustustiheduse mõju on looduslikes tingimustes keeruline, kuna looduses esineb enamasti erinevate keskkonnamõjude koosmõju (näiteks temperatuuri ja asustustiheduse koosmõju) (Välimäki jt. 2013) ja seetõttu võivad looduslikes oludes leitavad tulemused olla üpris erinevad laboris leitudest. Lisaks on sama liigi isenditel leitud ka erinevates laboriuuringutes ka erinevaid tulemusi (Xing jt. 2021). On leitud, et isegi sama liigi eri piirkondade populatsioonid võivad asustustihedusele erinevalt reageerida (Wang jt. 2021). Asustustiheduse mõjud võivad seega olla keerulised, tulemused tihti vastuolulised ning selle teemadringi edasine uurimine on möödapääsmatult vajalik.

3. Kehasuuruse ja arenguaja reaktsiooninormid

Reaktsiooninorm kirjeldab genotüübi avaldumist erinevate fenotüüpidega erinevates keskkonnatingimustes (Gupta ja Lewontin 1982). Reaktsiooninorme on väga mitmesuguste kujudega, kirjeldamiseks väga erinevaid tunnuseid ja keskkondi (Schamalensee jt. 2021). Reaktsiooninorme on oluline uurida, kuna isendi eluea jooksul võib keskkond olla väga muutuv ja nii saame teada, kuidas keskkond mõjutab erinevate liikide ontogeneesi.

Sageli uuritakse lisaks suremusele asustustiheduse mõju kehasuurusele ja arenguaajale (vastseperioodi pikkusele), kuna need elukäigutunnused korreleeruvad tihti suurel määral kohasusega, tegemist on seetõttu väga tähtsate elukäigutunnustega ning nende uurimine annab hea ülevaate keskkonnamõjude poolt põhjustatud muudatustest isenditel (Davidowitz jt. 2016). Täpsemalt on suuremad isendid tihti konkurentsivõimelisemad edukamad (Gotthard jt. 2007), emastel on viljakus positiivses seoses kehasuurusega (Honěk, 1993, Tammaru jt. 2002), arenguaja pikkus seostub negatiivselt suremusriskiga ning võib iseloomustada ka kasvukeskkonda (Chown ja Nicolson 2004) jne.

Kehasuurust ja vastseperioodi pikkust siduvad reaktsiooninormid võivad olla kas positiivse või negatiivse tõusuga. Negatiivse tõusuga reaktsiooninormi korral on keskkondade võrdluses need isendid, kes kasvasid halvema kvaliteediga keskkonnas, suuruselt küll väiksemad, kuid nende arenguaeg on pikem. Positiivse tõusuga reaktsiooninormi korral on halvema kvaliteediga keskkonnas kasvanud isendid madalama massiga ning nende arenguaeg on lühem kui paremas keskkonnas kasvanud isenditel (Joonis 1.).



Joonis 1. Negatiivse ja positiivse tõusuga kehasuurust ja vastseperioodi pikkust siduvad reaktsiooninormid.

Putukatel on väga sageli leitud negatiivse tõusuga arenguaega ja kehasuurust siduvaid reaktsiooninorme, positiivse tõusuga reaktsiooninorme tuleb ette märksa harvemini. Negatiivse tõusuga reaktsiooninormid on sagedased näiteks vastusena toidu kvaliteedi ja koguse varieerumisele. Toidu kvaliteedi ja kvantiteedi uuringutes on sageli tulemuseks, et isendid jäävad halvema kvaliteediga keskkonnas (väiksemad kogused, ajutised näljaperioodid või halvema kvaliteediga toit) kasvades väiksemateks ning nende arenguaeg on pikem (Teder jt. 2014). Samas on nende mõjude uurimisel leitud ka positiivse tõusuga reaktsiooninorme, näiteks lühiajalisel (efemeersel) toiduresursil toituvate liikide isenditel, kuid siis on arvatavasti ka asustustihedus suurem kui pikaajaliselt esinevate ressursside puhul ning tegu võib olla eeskätt kõrge asustustiheduse mõjuga (Teder jt. 2014).

Uurides asustustiheduse mõju kehasuurusele ja vastseperioodi pikkusele on tulemuseks keskkonnamõjude puhul tavapärase negatiivse tõusuga reaktsiooninormide asemel valdavalt positiivse tõusuga reaktsiooninormid (Kuusk 2020). Asustustiheduse mõju uurides on leitud ka negatiivse tõusuga reaktsiooninorme ning asustustiheduse olulise mõju puudumist isenditele, kuid neid on positiivse tõusuga reaktsiooninormidest vähem (Kuusk 2020). Positiivse tõusuga reaktsiooninormid on leitud nii koonduvate kui ka üksikult kasvavate isendite puhul, uurides asustustiheduse mõju. See annab aluse arvata, et positiivse tõusuga reaktsiooninormi taga võivad olla adaptiivsed muutused.

4. Asustustiheduse poolt põhjustatud kehasuuruse ja arenguaja eripäraste reaktsiooninormide põhjused

Positiivse tõusuga kehasuurust ja arenguaega siduva reaktsiooninormi kõige tõenäolisemaks põhjuseks arvatakse vajadust pääseda suurema suremisohuga keskkonnast. Kirjanduses on palju näiteid selle kohta, kus kõrgemal asustustihedusel on suurem nakatumine viiruste, seenpatogeenide, bakterite ja teiste patogeenidega (Kingsolver jt. 2006, Wilson ja Cotter 2009, Kong jt. 2020, aga vt Wilson jt. 2003 vastupidiste näidete osas). Samuti on alust arvata, et suurema asustustiheduse korral võib esineda isenditele suurem röövlusrisk (Fordyce jt. 2001). Oluliseks võib osutada ka toiduressursi hulk. Mittemonofaagsetel ja ka laialt levinud taimedele monofaagidena toituvatel taimtoidulistel putukatel ei peeta ressursi otsalõppemise ohtu enamasti kuigi oluliseks faktoriks, sest rohelisi taimi on tavapärastel saadaval külluses, kuid kui tegemist on efemeerse toiduressursiga võib mõju olla suur. Efemeerse toiduressursi korral on tegemist kiirelt ammenduva ressursiga ning isenditel oleks kasulik võimalikult kiiresti valmikuks saada, et vältida toiduressursi ammendumise ohtu enne kasvuperioodi lõppu (Blanckenhorn 1999).

Suurust ja vastseperioodi pikkust siduva reaktsiooninormi negatiivse tõusu üheks põhjuseks vastusena asustustiheduse muutustele on pakutud toiduressursi puudust ja madalamat kvaliteeti kõrgema asustustiheduse tingimustes (Fantinou ja Tsitsipis 1999, Gibbs jt. 2004, Ayabe jt. 2015). Osadel putukatel on täheldatud aktiivsemat toitumist kõrgemal asustustihedusel, mis omakorda muudab toiduressursi kiiremini limiteerivaks teguriks (Sappington ja Showers 1992). Toiduressursi mõju puhul on negatiivse tõusuga reaktsiooninorm tavaline (Teder jt. 2014). Üheks oluliseks teguriks võib olla ka ruumipuudus kõrgemal asustustihedusel, see omakorda suurendab agressiivseid kokkupuuteid ning vigastuste tekitamise tõenäosust (Smith 1969).

5. Signaalid

Väga oluline on uurida ka signaale, mille abil asustustihedust tajutakse, sest läbi nende toimuvad isendites muutused ja signaalide tajumise uurimine annab olulist informatsiooni ka asustustiheduse mõjude võimalike põhjuste kohta. Liigikaaslaste vahelises suhtluses võivad olla tähtsad visuaalsed, akustilised, taktilised/mehhaanilised või keemilised signaalid (Billen 2006), erinevate signaalide osakaal erinevat tüüpi kommunikatsioonis ja erinevates putukarühmades on aga suuresti ebaselge ja paljude aspektide osas vähe uuritud.

Sageli on olulise signaalina käsitletud keemilist signaali, kuna on leitud, et isendid suhtlevad omavahel keemiliste signaalide abil nii liigi sees kui liikide vahel, kasutavad seda näiteks orienteerumiseks ja paarilise leidmiseks (Wen jt. 2014, Gourevitch ja Shuker 2021). Keemilised signaalid on olulised ka röövloomade äratundmisel ning nad leiavad ja tunnevad ära toidutaimed samuti keemiliste signaalide abil (El-Ghany 2020). Paabusilmlase *Philosamia ricini* röövikutega läbiviidud asustustiheduse katses oli madalamal asustustihedusel kasvanud isendite seas suur suremus, mille põhjuseks arvati olevat omavahelise keemilise suhtluse (feromoonid) puudumine (Dutta jt. 2013). Tegemist on vabatahtlikult koonduva liigiga ning grupis kasvamise positiivsete külgede puudumine võiks samuti olla oluline tegur, aga seda tuleks veel uurida. Lihakärblaste *Calliphora vomitoria* ja *Lucilia sericata* vastsetega läbiviidud uuringus leiti, et nii liigi sees kui ka liikide vahel toimus keemiline suhtlus, mis seisnes liigikaaslaste või teise lihakarblaseliigi vastsete poolt mürgistatud ressursi eelistamises (Fouche jt. 2018). Lõuna-aidaleediku (*Plodia interpunctella*) puhul läbiviidud uurimuses leiti, et isendid suhtlevad liigisiselt ülalõuanäärmete eritise kaudu (valiku korral vältisid isendid selle eritisega kokku puutunud toitu) (Mossadegh 1980). Keemiline signaal võimaldab isenditel suhelda ning annab neile informatsiooni pikkade vahemaade tagant, mis annab sellele eelise mehhaanilise ja visuaalse signaali ees (El-Ghany 2020).

Hoolimata suhteliselt väikesest ajast ja silmadest, on putukatel visuaalsed signaalid samuti olulisel kohal. Öise eluviisiga putukate puhul on leitud, et nad suudavad eristada värve, suudavad reageerida liikumisele keskkonnas, suudavad orienteeruda kasutades keskkonnas leiduvaid orientiire jne (Warrant 2017). Samuti on visuaalne signaal putukatele oluline ka munemispaike otsingul, taimerikastes kooslustes hindavad putukad sobiva toidutaimede leidmiseks ka taimede kuju ning värvi (Renwick ja Chew 1994,

Jacobsson jt. 2017). Mesilased kasutavad visuaalset signaali kodutee leidmiseks – orienteeruvad päikese asendi abil (Evangelista jt. 2014).

Uurides vastsete morfoloogiliste muutuste plastilist vastust toidutaimetele leidsid Sandre jt. (2013), et kuigi isendite värvinägemine on suhteliselt hea, peab isendite värvimuutuse taga olema midagi keerulisemat. Katses eemaldati visuaalne signaal (isendeid kasvatati täielikus pimeduses) ning muutused leidsid ikkagi aset, nii on arvatavasti isendite värvimuutuse taga toidutaimete pinna karedus (Sandre jt. 2013). Taktiline signaal on ka oluline suhtluse element. Kõrbetirtsul (*Schistocerca gregaria*) uuriti gregaarse vormi teket põhjustavat mehhaanilist signaali. Solitaarses vormis isendeid stimuleeriti eri kehapiirkondades, identifitseerimaks mehhaanilisele signaalile vastav piirkond. Oluline muutus gregaarsele vormile üleminekul esines kehal olevate karvakeste stimuleerimisel, eriti tugev mõju esines tagajalgadel asuvate karvakeste stimuleerimisel. Sellest järeldati, et asustustihedust tajutakse selle liigi puhul mehhaanilise kontakti alusel (Simpson jt. 2001). Sotsiaalsete putukate puhul on leitud, et pimedas tarus tuvastatavad mesilased pesakaaslasi liikumise ja otsese tundlate kontakti alusel (Billen 2006). Kahetiivalist *Drosophila viriis* uurides leiti, et emaste laulu produtseerimist mõjutas lisaks kuulmisele ka taktiline signaal (oluline oli kontakt isastega). Isaste taktilise signaali täpne ajastus ennustas emaste laulu ajastuse (LaRue jt. 2015). Taktiline signaal on oluline ka prussakate (*Blattella germanica*) omavahelisel suhtlusel (tundlate kontakti kaudu) (Uzsák jt. 2014).

Eri tüüpi signaalide kasutamise kohta leidub seega hulgaliselt näiteid, kuid siiani on suuresti ebaselge, millist tüüpi signaale kommunikatsioonis kasutatakse ja kas määravaks saab üht tüüpi signaal või signaalide kombinatsioon. Asustustiheduse puhul on signaalide poolt küll uuritud, kuid ei ole leitud kindlaid üheseid tulemusi ning puuduvad ka kokkuvõtvad uurimused. Näiteks vesikirbu *Daphnia magna* puhul on välja toodud, et üks põhilisi väljakutseid asustustiheduse mõju uurimisel on asustustiheduse tajumise eest vastutavate signaalide eristamine (Michel jt. 2016). Seega ei võimalda praegune teadmiste seis asustustiheduse hindamiseks kasutatavate signaalide kohta üldiste järelduste tegemist ning vajalikud on detailsemad uuringud nii üksikute signaalide mõju kui erinevate signaalide koosmõju osas.

6. Liikidevaheline mõju

Isendid võivad oma elu jooksul kokku puutuda kõrge asustustihedusega, mis on põhjustatud liigikaaslaste või ka teise liigi esindajate poolt (Cameron jt. 2007). Putukad reageerivad ka mitteliigikaaslaste esinemisele, aga seda teemat on vähe uuritud ja ei ole selge, kas näiteks sarnase ökoloogia ja morfoloogiaga liigi esinemisele reageeritakse sarnaselt või erinevalt kui oma liigikaaslaste esinemisele, ja veelgi enam, ei ole üldse selge, kas putukad suudavad liigikaaslaste lähiliikidest või röövputukatest eristada.

Liikidevahelistes uuringutes on läbi viidud toidutaimedega seotud katseid – on uuritud, kuidas liblikaliigi röövikud arenesid taimel, kus varem olid toitunud teise liigi röövikud, kuid need ei ole otseselt seotud teise liigi poolt põhjustatud kõrgema asustustihedusega, vaid eelkõige taimede kaitsemehhanismidega (Denno jt. 2000, Castagneyrol jt. 2021). Siiani ei ole kindlalt teada, kas liblikalised suudavad vahet teha enda liigikaaslaste poolt põhjustatud suure asustustiheduse ja teise liigi isendite poolt põhjustatud suure asustustiheduse vahel. Ühe hüpoteesina asustustihedusest tulenevatele muutustele elukäigutunnustes on toodud liblikaliste piiratud sensoorsete võimete tõttu tekkida võib olukord, kus isendid ei suuda vahet teha oma liigikaaslastel ning potentsiaalselt ohtlikel isenditel (röövlomad, parasitoidid jne). Seetõttu võib neil olla kasulik igasugust kõrge asustustihedusega keskkonda „interpreteerida“ kui kõrge röövlusriskiga keskkonda ning püüda kiiresti sellisest keskkonnast pääseda, makstes hinda väiksemaks jäämise näol (Vellau ja Tammaru 2012). Samas ei ole sellele hüpoteesile eksperimentaalset tõestust ning me ei tea siiani, kas ja millisel määral eristamine toimub.

Anderson ja Löfqvist (1996) viisid läbi uuringu jahuleediku (*Ephestia kuehniella*) ja lõuna-aidaleedikuga (*Plodia interpunctella*), uurides liigikaaslaste ja teise liigi isendite poolt põhjustatud asustustiheduse mõjusid. Jahuleediku puhul leiti kõrge ja madala asustustiheduse võrdluses tulemuseks negatiivse tõusuga kehasuurust ja vastseea pikkust siduv reaktsiooninorm. Lõuna-aidaleedikuga koos kasvades leiti samuti negatiivse tõusuga reaktsiooninorm, kuid isendid olid siis suuremad võrreldes oma liigikaaslastega koos kasvanutega ning nende arenguaeg oli lühem. Lõuna-aidaleediku asustustiheduse võrdluste puhul ei leitud olulisi erinevusi kehasuuruses ega arenguaegas, kehasuurus oli suurim keskmistel tihedustel, väikesel ning suurel tihedusel olid tulemused sarnased. Jahuleedikuga koos kasvades ei kasvanud lõuna-aidaleedikud oluliselt suuremateks kui liigikaaslastega koos kasvades, arenguaeg aga pikenes võrreldes liigikaaslastega koos kasvanutega. Paraku kummagi liigi puhul ei uuritud

üksinda kasvanud isendite vastseperioodi pikkust ja nukumassi, kuna isendeid kasvatati tihedustel 5, 10 ja 20 vastset (Anderson ja Löfqvist 1996). Sellest näitest võiks ettevaatlikult järeldada, et ka liblikad võivad olla võimelised eristama teise liigi isendeid liigikaaslastest (töös seda otseselt öeldud ei ole). Samas leiti selged erinevused ainult valmikustaadiumis ning väikesed arenguaegade ja kehasuuruste erinevused liigikaaslastega ja teise liigiga koos kasvanud isendite vahel võisid olla põhjustatud muudest keskkonnatingimuste erinevusest (näiteks eri liikide konsumeerimise erinevustest põhjustatud toidukvaliteedi või koguse erinevused). Teisalt põhjustas selles töös kõrge asustustihedus mõlemal uuritud liigil hoopis negatiivseid, mitte aga asustustiheduse adaptiivse vastuse puhul oodatavaid positiivse tõusuga suurust ja vastseperioodi pikkust siduvaid reaktsiooninorme ja seega ei ole selge, kas teise liigiga koos kasvades oli tegemist (teistsuguse) adaptiivse vastusega kui liigikaaslastega koos kasvades.

Sokame jt. (2022) uurimuses viidi liikidevaheline katse läbi nelja liigiga, kelleks olid öölased *Spodoptera frugiperda*, *Busseola fusca*, *Sesamia calamistis* ja rohuleediklane *Chilo partellus*. Liikidel uuriti suremust ning suhtelist kasvukiirust, mis arvutati valemi järgi: $(\text{vastsete keskmine lõplik mass} - \text{esialgne keskmine vastsete mass}) / (\text{päevade arv pärast asustustiheduse tõusu})$. Nii liigisisestes kui ka liikidevahelises töötlusrühmas oli tulemuseks kõigi liikide puhul suurenenud suremus ja suhtelise kasvukiiruse vähenemine kõrgemal asustustihedusel. Öölase *Spodoptera frugiperda* puhul liigikaaslastega ja teise liigi isenditega katse tulemustes ei esinenud olulisi erinevusi suremuses, kuid suhteline kasvukiirus oli liigikaaslastega koos kasvades ning ka nelja liigi kombinatsioonil kõrgema asustustiheduse puhul madalam kui madalamal asustustihedusel. Ülejäänud kolme liigi puhul oli suremus oma liigikaaslastega koos kasvades madalam ning suhteline kasvukiirus oli ainult kõige kõrgemal tihedusel erinev – oma liigikaaslastega koos kasvades oli kasvukiirus suurem kui teiste liikidega kasvades (Sokame jt. 2022). Ka siin puudub võrdlus üksikult kasvanud isenditega.

Metsasääskedel *Aedes albopictus* ja *Aedes japonicus* viidi läbi uuring liigisisese ja liikide vahelise konkurentsi uurimiseks (Armistead jt. 2008). *Ae. albopictus* puhul oli liigikaaslastega koos kasvades suuremal asustustihedusel suurem suremus ning arenguaeg pikenes. Liikidevahelises katses *Ae. albopictus* isendite puhul ei esinenud suremuses olulist erinevust oma liigikaaslaste ja teise liigi isendite poolt põhjustatud kõrgema asustustiheduse tulemustes, arenguaeg aga oli teise liigiga koos kasvades

lühem. *Ae. japonicus* puhul olid liigikaaslastega koos kasvades isendite suremus kõrgem suurel asustustihedusel, samuti arenguaeg oli seal pikem. Teise liigiga koos kasvades ei esinenud *Ae. japonicus* isenditel suremuses olulisi erinevusi liigikaaslaste kõrge asustustiheduse tulemustega, arenguaeg aga pikenes võrreldes olukorraga, kus kasvati liigikaaslastega koos (Armistead jt. 2008).

Lisaks teiste liikide eristamisele ei ole palju uuritud seda, milliste signaalide abil vastsed asustustiheduse taseme tuvastavad. Seega tuleks nii putukavastsete (liblikaröövikute) asustustiheduse tuvastamise võimekust ja iseäranis liigikaaslaste eristamise võimekust teiste herbivooride vastsetest kui ka asustustiheduse määramisel kasutatavate signaalide olemust tingimata edasi uurida.

7. Metoodika

7.1. Uurimisobjekt

Uurimisobjektiks oli vaksiklaste (*Geometridae*) sugukonda kuuluv liik võsavaksik (*Hypomecis atomaria*). Tegemist on 2-3 cm tiivasiruulatusega päevase eluviisiga polüfaagse liblikaga (Leraut 2009). Seda liiki leidub Euraasia parasvöötme erinevates elupaikades (Meister jt. 2017), eriti arvukalt aga Põhja-Euroopa nõmmedel ja rabades. Toituvad erinevatest taimeliikidest, Põhja-Euroopas toituvad tavaliselt kanarbikust (*Calluna vulgaris*) ja mustikast (*Vaccinium myrtillus*), aga ka mitmesugustest muudest põõsastest ja puhmastest (Porter 1997). Vastsete areng koosneb viiest kasvujärgust ja kestab umbes 1,5 kuud (temperatuuril 22°C, Vellau jt. 2013). Areaali põhjaosas talvitub võsavaksik nukuna, lõunaosas on sellel liigil kaks põlvkonda (Leraut 2009). Vastsetel on täheldatud värvuse suurt varieeruvust – helerohelisest tumepruunini, mille taga on tõenäoliselt eri vormide parem kaitseväärvus erinevatel toidutaimedel ja mille signaaliks on toidutaimel pinna karedus (Sandre jt. 2013). Tegemist on solitaarse liigiga (Vellau ja Tammaru 2012). Seda liiki on eelnevalt palju kasutatud Tartu Ülikooli entomoloogia töörühma uurimustes (näiteks Vellau ja Tammaru 2012, Molleman jt. 2011, Javoš jt. 2011, Söber jt. 2019).

Võsavaksik valiti uurimisobjektiks eelkõige põhjusel, et eelnevalt on sel liigil tuvastatud positiivse tõusuga kehasuurust ja vastseea pikkust siduvad reaktsiooninormid (Vellau ja Tammaru 2012), samas ei võimaldanud eelnevas uurimuses kasutatud metoodika rühmas kasvatatud röövikute isendipõhist jälgimist ning seetõttu piirduti analüüsides rühmas kasvatatud isendite puhul replikaatide keskmiste kasutamisega. Lisaks on töörühmal eelnevad kogemused selle liigi kasvatamisega, tegemist on polüfaagiga ja toidutaimi pole seetõttu raske leida ning samuti on see liik solitaarse eluviisiga ning seega võib eeldada, et sellel liigil ei tohiks olla erilisi kohastumusi kõrge asustustihedusega toimetulekuks.

7.2. 2020. aasta suvi

Kõik katses kasutatud isendid on 2020. aasta 2. juunil Ullika rabast püütud emaste võsavaksikute järglased. Püütud emastel lasti muneda laboritingimustes ning mune hoiti kuni koorumiseni laboris toatemperatuuril (23°C). Lühikest aega (u 48 tundi) hoiti värskelt koorunud isendeid (koorusid 8.06 ja 9.06) ka 4°C juures, et aeglustada nende kasvamist ning oodata järgi teiste munade koorumist. Kokku kasutati 15 erineva emase 500 järglast. Pärast koorumist paigutati isendid üksikult 50 ml purkidesse ning neile anti

kuni katse lõpuni iga kahe päeva tagant (iga kolmas päev) toiduks mustika lehti. Kui kõik isendid olid vähemalt kolmanda kasvujärgu alguses (esines teatavat varieeruvust) jagati isendid töötlushühmade vahel ära. Isendid jagati 50 ml purkidesse nii, et eri pesakonnad ja eri suuruses isendid oleksid eri töötlushühmade vahel enam-vähem võrdselt esindatud.

Katses uuriti asustustiheduse mõju nukumassi ja vastseperioodi pikkusele. Kokku rakendati viit töötlushühma, mis saadi kombineerides kaht asustustiheduse menetlust (üks vs neli isendit purgis), kaht valgusrežiimi (kestev pimedus vs 18h valgust: 6h pimedust) ja kaht mehhaanilise segamise menetlust (lükati kaks korda ööpäevas lehelt maha vs ei segatud). Valimid olid järgmised – üksinda kasvanuid 65 isendit, neljases grupis kasvanuid 100 isendit, kestvas pimedas ja pika päeva režiimiga sama arv isendeid (üksi 65, rühmas 100), üksinda segamisega 65 isendit.

Valgusmenetluste erinevusega uuriti visuaalse signaali olulisust asustustiheduse tajumisel (kestvas pimeduses kasvanud röövikud ei saanud visuaalseid signaale kasutada). Eesmärgiks oli leida, kas asustustihedust tajutakse samamoodi (tulemused sarnased) nii kestvas pimeduses kui ka 18:6 valgusrežiimil (valgusoludest sõltumatult) ning kui jah, siis ei saa nende muutuste taga olla visuaalne signaal. Segamismenetlusega uuriti taktiilse/mehhaanilise signaali olulisust asustustiheduse tajumisel. Isenditel häiriti toitumist simuleerimaks kõrgemal asustustihedusel esinevat liigikaaslaste poolset mõju. Kõrgel asustustihedusel on isendite taktiilsed kokkupuuted sagedasemad kui madalal asustustihedusel ning meie eesmärk oli leida, kas asustustihedust tajutakse sarnaselt nii segamata kui ka segatud isendite seas. Kui tulemused on sarnased võiks arvata, et taktiilne signaal üksinda ei ole nii oluline kõrge asustustiheduse vastuse esilekutsumisel. Töötlushühmadeks olid üksinda pika valguspäeva tingimustes (18h valgust : 6 h pimedust valgusrežiim) kasvanud isendid, üksinda kestvas pimeduses kasvanud isendid, neljases grupis pika valguspäeva tingimustes kasvanud isendid, neljases grupis kestvas pimeduses kasvanud isendid ja „mehhaaniliselt segatud“ isendid.

Kasvatuskappides vahetati purkide asukohti igal toitumiskorral, et ei tekiks mikroklimaatilisi erinevusi ning kasvatuskappides hoiti regulaarselt 22°C temperatuuri. Pärast nukkumist asetati grupis kasvanud isendid üksikult 50 ml purkidesse ning kolm päeva pärast nukkumist mõõdeti nende kaal. Nukkudes asetati isenditele purgi põhja niisket sammalt (harilik palusammal (*Pleurozium schreberi*)). Sügisel määrati nukkude

sood ning kuivatati nukke 60°C kuivatuskapis 72 tundi. Pärast kuivatamist isendid purustati ning mõõdeti nende rasvasisaldus (CEM Oracle Rapid NMR Fat Analyzer).

7.3. 2021 aasta suvi

Katses kasutati 25. mail Tähtvere rabast püütud emaste võsavaksikute järglaseid. Püütud emastel lasti munedada laboritingimustes ning mune hoiti kuni koorumiseni laboris toatemperatuuril (23°C). Pärast koorumist (2.06) jagati isendid üksikult 50 ml purkidesse ning neile anti igal kolmandal päeval söögiks värsked mustika lehti. Kokku kasutati 15 erineva emase 586 järglast. Lühikest aega (kokku 3-4 päeva) hoiti kõiki võsavaksiku röövikuid 16°C ja siis 14°C juures, et suurusevahe teiste katses kasutatud liikidega oleks väiksem.

Kui kõik võsavaksiku isendid olid vähemalt kolmanda kasvujärgu alguses (esines teatavat varieeruvust) jagati isendid töötlsruhmade vahel ära. Isendid jagati 100 ml purkidesse nii, et eri pesakonnad ja eri suuruses isendid oleksid enam-vähem võrdselt esindatud eri töötlsruhmades. Kokku oli kuus töötlsruhma, kõiki töötlsruhmi hoiti 18:6 valgusrežiimil 22°C juures. Katses uuriti keemilise signaali olulisust asustustiheduse tajumisel, samuti uuriti ka teiste liikide mõju võsavaksikule. Katses kasutati lisaks võsavaksikule sellest liigist erinevas fülogeneetilises suguluses olevate salu-samblikuvaksiku (*Hypomecis punctinalis*), metsavaksiku (*Cepphis advenaria*) ja oblika-noolöölase (*Acronicta rumicis*) röövikuid. Keemilise signaali uurimiseks valmistati puidust grillvarrastest ja filterkangast eraldusvahend, mis jagas 100 ml purgi neljaks, nii et iga isendil oli oma sektor. Sektorid märgistati värviliste kleepsudega, vältimaks isendite sattumist valedeesse sektoritesse (kus võis olla teiste isendite keemiline signaal juba olemas). Eesmärgiks oli leida, kas isendid reageerivad asustustiheduse mõjudele sarnaselt seinaga eraldamata grupis ning seinaga eraldatult. Kui jah, siis on alust arvata, et keemiline signaal on oluline asustustiheduse tajumisel. Teiste liikide kasutamise eesmärgiks oli välja selgitada, kas võsavaksiku vastsed eristavad liigikaaslaste teiste liblikaliikide röövikutest ja reageerivad seetõttu teise liigiga koos kasvades kõrgele asustustihedusele kehasuuruse ja vastseperioodi pikkuse osas erinevalt. Töötlsruhmadeks olid võsavaksikud üksikult (50 isendit), võsavaksikud neljakesi ilma seinata (200 isendit), võsavaksikud neljakesi seinaga eraldatult (200 isendit), metsavaksikutega koos (50 isendit), oblika-noolöölasega koos (50 isendit) ja salu-samblikuvaksikuga koos (36 isendit). Teiste liblikaliikide emased valmikud püüti Karilatsilt ja Tellingumäelt ning neil lasti laboritingimustel munedada. Nukkuma minevad

võsavaksikud pandi väikestesse (50 ml) purkidesse, mille põhja asetati niisket sammalt (perek. turbasammal (*Sphagnum*)). Kolm päeva pärast nukkumist kaaluti nukud ning hiljem määrati nende sugu.

7.4 Andmeanalüüs

Andmeanalüüsis kasutasin lineaarseid segamudeleid (LMM) ja üldistatud lineaarseid segamudeleid (GLMM). Mudelites olid sõltuvateks muutujateks nukumass, vastseperioodi pikkus, rasvasisalduse protsent ja suremus. Sõltumatud muutujad olid erinevad menetlused: üksi või grupis, pimedas või 18:6 režiimil, segati või mitte, seinaga või mitte, teise liigiga või mitte. Suremuse uurimiseks kasutasin binoomjaotusega segamudeleid (logistiline regressioon juhuslike faktoritega). Mudelites kasutatud võrdlused olid järgnevad: üksi vs grupis kasvanud isendid, üksi vs segatud isendid, üksi 18:6 režiimil vs üksi pimedas kasvanud isendid, grupina 18:6 režiimil vs grupina pimedas kasvanud isendid, üksinda vs seinaga kasvanud isendid, grupis vs seinaga kasvanud isendid, üksi vs teise liigi esindajaga kasvanud isendid ning grupis vs teise liigi isendiga kasvanud isendid (kõigi kolme liigi kohta koostasid eraldi mudelid). Juhusliku faktorina olid mudelites pesakond ning purk – antud kontekstis tähendab see purki, kust isendid pärit olid. Mitmese võrdluse korral kasutasin p-väärtuste parandamiseks Dunnett'i korrigeerimist. Mudelite puhul kontrollisin jääkide alusel eelduste täidetust. Mitme faktoriga mudelite korral kasutasin faktorite statistilise olulisuse leidumisel II tüüpi teste.

Andmeanalüüsi viisin kogumahu läbi tarkvaraprogrammis R studio (versioon 1.3.959, R versioon 4.1.2). Segamudelite sobitamiseks kasutasin paketti lme4 (Bates jt. 2015). Paketti emmeans kasutasin keskmiste leidmiseks (Lenth jt. 2018). lmerTest paketti kasutasin II tüüpi dispersioonanalüüsi läbiviimiseks, et leida vabadusastmed, tõenäosused ja F-statistiku väärtused (Kuznetsova jt. 2015). Car paketti kasutasin üldistatud lineaarsete segamudelite puhul dispersioonanalüüsi läbiviimiseks, et leida vabadusastmed, tõenäosused ja F-statistiku väärtused (Fox jt. 2012).

Arenguaja ja massi üheaegse kahanemise testimiseks sobitati andmetele mitmemõõtmelise segamudeli (multivariate mixed model), kasutades selleks Bayesi statistikat võimaldavat Ri paketti brms (Bürkner 2018). Antud mitmemõõtmeline mudel koosneb sisuliselt kahest tavalisest segamudelist (juhuslike faktoritena purk ja pesakond), ent erisusena võimaldatakse samale isendile vastavatele juhuslikele

efektidele eri mudelites olla korreleeritud ning ka sama isendi jääkidele eri mudelites olla korreleeritud. Mitmemõõtmelise Bayesi mudeli korral langetatakse otsuseid analoogiliselt ühemõõtmelise Bayesi mudelile – hinnatakse parameetrite järeljaotuse paiknemist. Erinevuseks on asjaolu, et hüpoteesi kontrollimisel kasutatakse mitut parameetrit samaaegselt. Kui näiteks parameeter W kirjeldab antud töötlusele A vastava nukumassi muutumist võrreldes kontrollgrupiga ja parameeter T kirjeldab selle töötluse arenguja muutumist võrreldes kontrollgrupiga siis simuleeritakse W ja T ühisest järeljaotusest nt 1000 vaatluspaari ning loeme kokku paaride arvu, kus mõlemad paarilised on negatiivsed. Selliste paaride osakaal annabki hinnangu tõenäosusele, et antud töötluse A korral toimub nii nukumassi kui arenguja vähenemine.

7.5 Töö autori roll

Magistritöö valmimisel osalesin kõigis etappides. Töö teema valik ja katsete planeerimine toimus juhendaja ja õppetooli juhataja kaasabil. Katsete läbiviimisel olid abiks üliõpilased, kes aitasid liblikaid püüda, katsed üles seada ja vastseid toita. Tulemuste analüüsid viisin suuresti iseseisvalt läbi statistiku ja juhendaja soovitude ning nõuannete toel, erandiks oli keerulisem Bayesi statistika, mille viis läbi statistik. Töö kirjutasin iseseisvalt juhendaja nõuannetele tuginedes.

8. Tulemused

8.1 Üksinda ja grupis kasvanud isendite võrdlus

2020. aastal läbiviidud katses ilmnis nii nukumassis kui ka vastseperioodi pikkuses statistiliselt oluline erinevus üksinda ja grupis kasvanud isendite võrdlusel (Tabel 2). Neljases grupis kasvanud isenditel esines positiivse tõusuga reaktsiooninorm ehk nii emastel kui isastel tuvastati nukumassi ja vastseperioodi pikkuse üheaegne kahanemine kõrgemal asustustihedusel (Tabel 1), nende keskmine nukumass oli väiksem kui üksinda kasvanutel (Joonis 2) ning vastseperioodi pikkus lühem (Joonis 3). Vastseperioodi pikkuse keskmiste vahe oli umbes 8% ning nukumassi puhul 11%. Oluliseks tuli ka soo mõju – emased olid isastest suuremad nii üksinda kui grupis kasvades (Joonis 2) ning nende vastseperiood oli pikem (Joonis 3). Valgusmenetluse mõju ei tulnud oluliseks nukumassi ega vastseperioodi pikkuse puhul (Tabel 2). Koosmõjudest tulid nukumassi uurides oluliseks grupimenetluse ja soo koosmõju – üksi ja grupis kasvanud emaste nukumasside vahe oli suurem kui erinevatel asustustihedusel kasvanud isaste nukumasside vahe; valgusmenetluse ja soo koosmõju – üksinda kasvanud isaste puhul olid 18:6 valgusrežiimil kasvanud isendid väiksema nukumassiga kui pimedas kasvanud, emaste puhul vastupidi; grupi-, valgusmenetluse ja soo vaheline koosmõju – üksinda kasvanud emastel olid 18:6 valgusrežiimil kasvanute nukumassid suuremad kui kestvas pimedas kasvanutel, üksinda kasvanud isastel aga vastupidi. Vastseperioodi pikkuse puhul tuli oluliseks grupimenetluse ja valgusemenetluse koosmõju – grupis kestvas pimeduses kasvanutel oli vastseperiood pikem kui 18:6 valgusrežiimil kasvanutel, üksinda kasvanutel esines vastupidine tendents (Joonis 3). Rasvasisalduse protsendis ei esinenud olulisi erinevusi – üksinda ja grupis kasvanud ($F_{1,355}=0,6$; $p=0,443$), üksinda 18:6 valgusrežiimil ja kestvas pimeduses ($F_{1,192,22}=1,6$; $p=0,20$) ning grupis 18:6 valgusrežiimil ja kestvas pimeduses kasvanud isendite võrdluses ($F_{1,219}=0,04$; $p=0,85$).

2021. aastal läbiviidud katses esines samuti oluline erinevus üksinda ja neljases grupis kasvanud isendite vahel nii nukumassis (Tabel 2, Joonis 2) kui vastseperioodi pikkuses (Tabel 2, Joonis 3). Võrreldes üksinda kasvanud isenditega esines nii emastel kui ka isastel grupis kasvanud isenditel samaaegselt nukumassi ja vastseperioodi vähenemine (Tabel 1). Ka sel aastal leiti positiivse tõusuga vastseperioodi pikkust ja nukumassi siduv reaktsiooninorm vastusena asustustiheduse muutustele (Joonised 2 ja 3). Samuti tuli statistiliselt oluliseks soo mõju nagu eelneval aastal (emased olid isastest suuremad

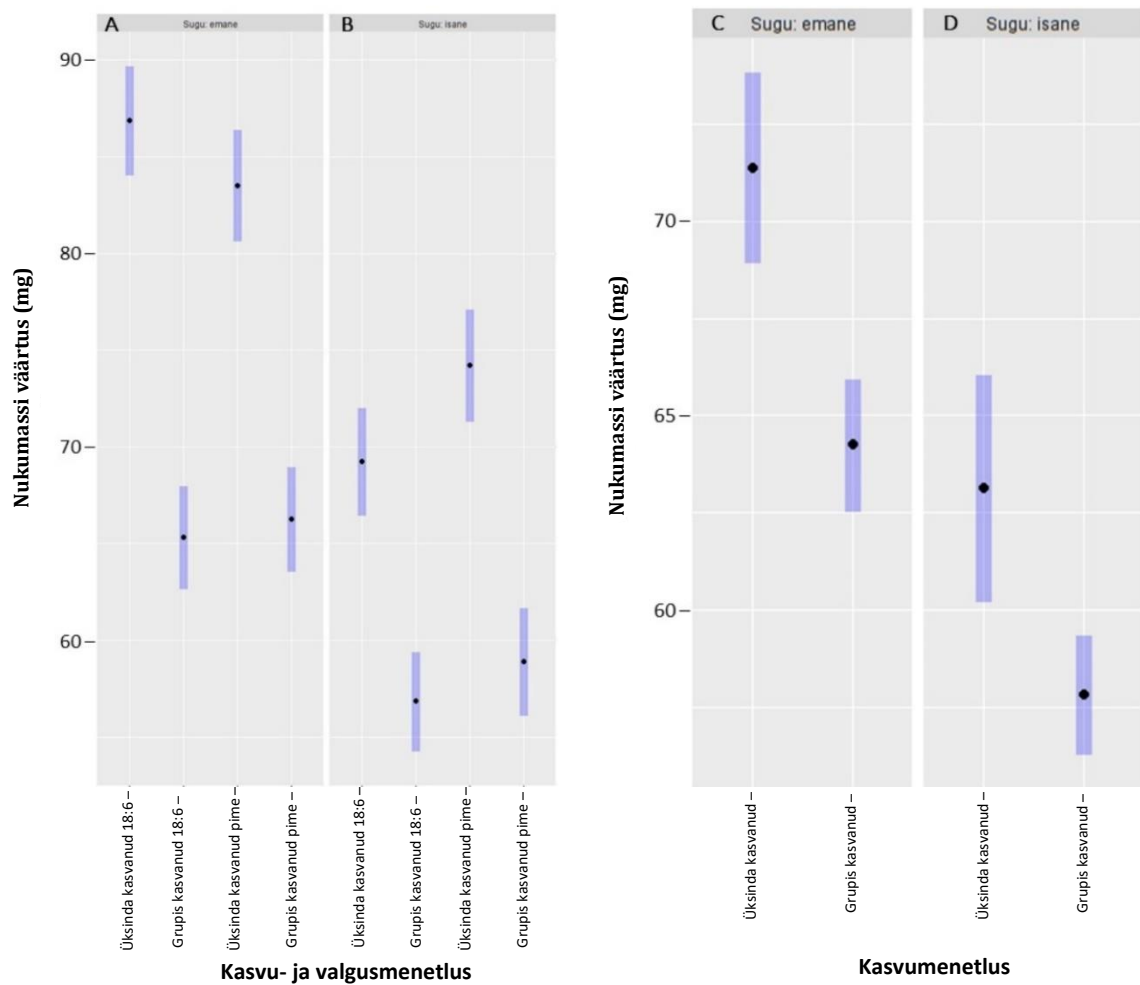
ja pikema vastseperioodiga), kuid grupimenetluse ja soo koosmõju ei osutunud oluliseks ei nukumassi ega vastseperioodi pikkuste puhul (Tabel 2).

Tabel 1. Mitmemõõtmelise Bayesi mudeli tulemused asustustiheduse mõjust nukumassile ja vastseperioodi pikkusele võrreldes üksi kasvanud samast soost võsavaksikutega. $P < 0.05$ viitab nukumassi ja arenguaja üheaegsele vähenemisele kõrgema asustustiheduse korral võrreldes üksikasvanud isenditega.

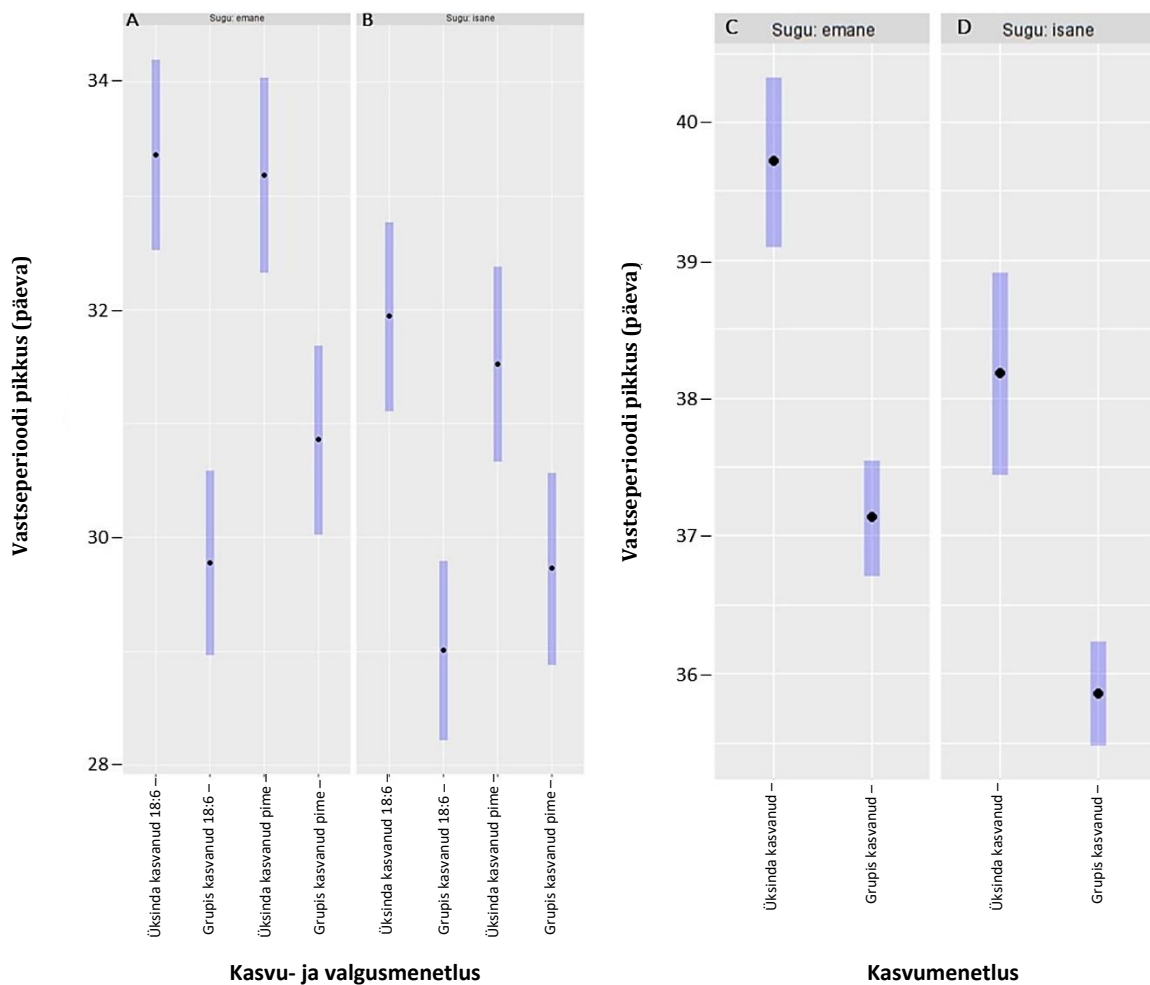
Aasta	Menetlus	p-väärtus
2020	Grupp emane	< 0,0001
	Grupp isane	0,027
2021	Grupp emane	< 0,0001
	Grupp isane	0,00038
	Samblikuv.-ga emane	0,00025
	Samblikuv.-ga isane	0,0028
	Öölastega emane	< 0,0001
	Öölastega isane	0,00088
	Metsav.-ga emane	0,19
	Metsav.-ga isane	0,030

Tabel 2. Lineaarse segamudeli väljund asustustiheduse, valgusmenetluse ja soo mõjust nukukaalule ja vastseperioodi pikkusele 2020. ja 2021. aasta katsetes.

Aasta	Nukumass	Vastseperioodi pikkus						
		df	F	p				
2020	Grupimenetlus	1; 114,3	341,7	< 0,0001	Grupimenetlus 2020	1; 89,8	112,1	< 0,0001
	Valgusmenetlus	1; 113,3	1,7	0,20	Valgusmenetlus	1; 89,0	1,5	0,23
	Sugu	1; 281,0	206,7	< 0,0001	Sugu	1; 265,3	43,3	< 0,0001
	Grupimenetlus*valgusmenetlus	1; 109,7	0,17	0,69	Grupimenetlus*valgusmenetlus	1; 86,6	6,02	0,016
	Grupimenetlus*sugu	1; 284,9	13,6	0,00027	Grupimenetlus*sugu	1; 270,9	2,4	0,12
	Valgusmenetlus*sugu	1; 284,5	9,4	0,0023	Valgusmenetlus*sugu	1; 265,4	0,6	0,44
	Grupimenetlus*valgusmenetlus*sugu	1; 281,1	5,7	0,017	Grupimenetlus*valgusmenetlus*sugu	1; 260,2	0,03	0,87
	2021	Grupimenetlus	1; 233,8	39,3	< 0,0001	Grupimenetlus 2021	1; 233,7	93,9
Sugu		1; 225,6	73,0	< 0,0001	Sugu	1; 227,5	43,9	< 0,0001
Grupimenetlus*sugu		1; 228,9	0,8	0,37	Grupimenetlus*sugu	1; 230,3	0,3	0,61



Joonis 2. Asustustiheduse mõju nukumassile erinevate valgus- ja asustustihedusmenetluste isenditele. Paneelil A on nukumassi erinevus emastel 2020. aastal, paneelil B on nukumassi erinevus isastel 2020. aastal. Paneelil C on nukumassi erinevus emastel 2021. aastal, paneelil D on nukumassi erinevus isastel 2021. aastal. Joonisel on esitatud keskmised ja 95% usalduspiirid.



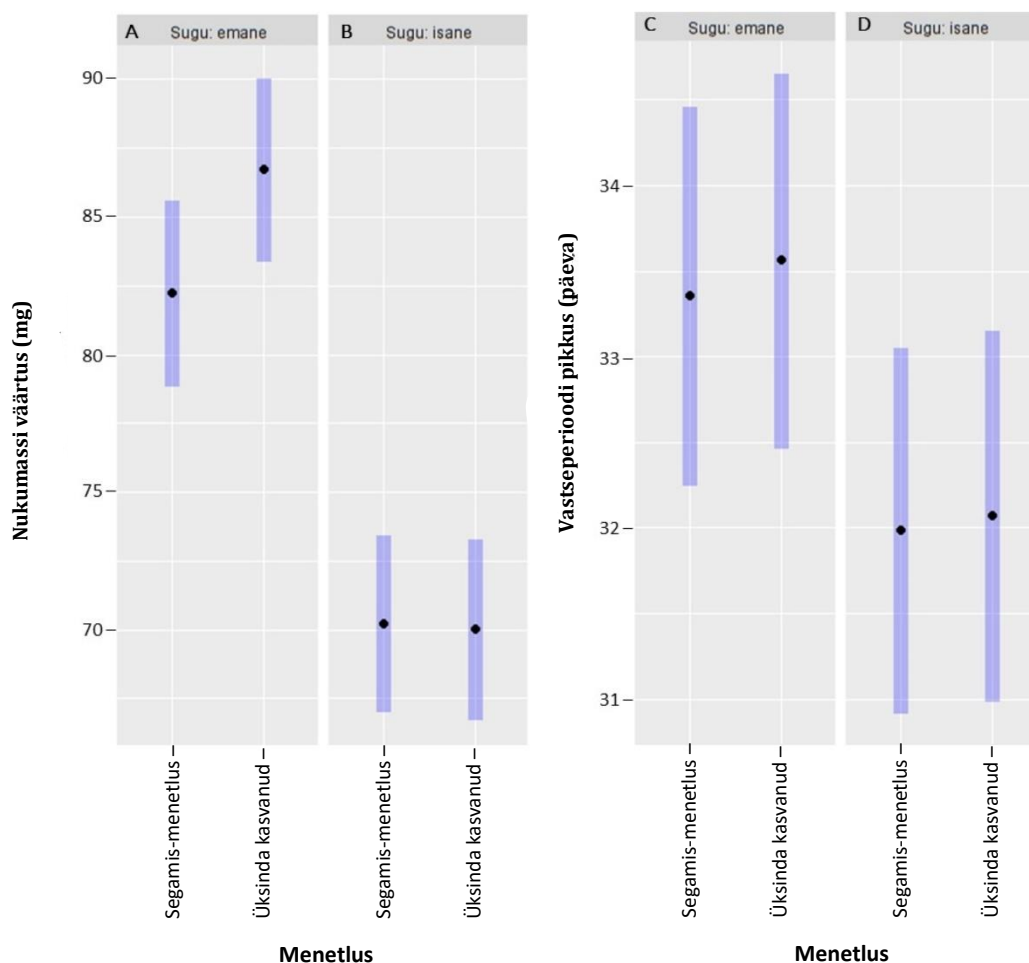
Joonis 3. Asustustiheduse mõju vastseperioodi pikkusele erinevatel valgus- ja kasvumenetlustel kasvanud isenditele. Paneelil A on vastseperioodi pikkuste erinevus emastel 2020. aastal, paneelil B on vastseperioodi pikkuse erinevus isastel 2020. aastal. Paneelil C on vastseperioodi pikkuse erinevus emastel 2021. aastal, paneelil D on vastseperioodi pikkuse erinevus isastel 2021. aastal. Joonisel on esitatud keskmised ja 95% usalduspiirid.

8.2 Segamise analüüs

Isendeid, keda käidi kaks korda päevas lehe pealt maha lükkamas, võrreldi üksinda kasvanud isenditega ning nende võrdluses ei tulnud olulist erinevust ei nukumassis ega vastseperioodi pikkuses (Tabel 2, Joonis 4). Emased olid isastest raskemad ning pikema vastseperioodiga (Tabel 3, Joonis 4). Segamismenetluse ja soo koosmõju ei tulnud oluliseks ei nukumassi ega vastseperioodi pikkuse puhul (Tabel 3). Rasvasisaldustes ei olnud üksinda kasvanud isendite ja kaks korda päevas segatud isenditel olulist erinevust ($F_{1,192,58}=0,4$; $p=0,54$).

Tabel 3. Lineaarse segamudeli väljund segamismenetluse ja soo mõjust nukumassile ja vastseperioodi pikkusele.

	Nukumass				Vastseperioodi pikkus		
	df	F	p		df	F	p
Segamismenetlus	1; 113,4	2,6	0,11	Segamismenetlus	1; 111,7	0,15	0,701
Sugu	1; 112,2	119,8	< 0,0001	Sugu	1; 111,0	14,2	0,00027
Segamismenetlus*sugu	1;117,5	3,0	0,086	Segamismenetlus*sugu	1; 115,5	0,02	0,88



Joonis 4. Segamismenetluses ja ilma segamiseta üksikult kasvanud isendite nukukaalu ja vastseperioodi võrdlus. Paneelil A on nukumassi erinevus emastel, paneelil B nukumassi erinevus isastel. Paneelil C on vastseperioodi pikkuste erinevus emastel, paneelil vastseperioodi pikkuste erinevus isastel. Joonisel on esitatud keskmised ja 95% usalduspiirid.

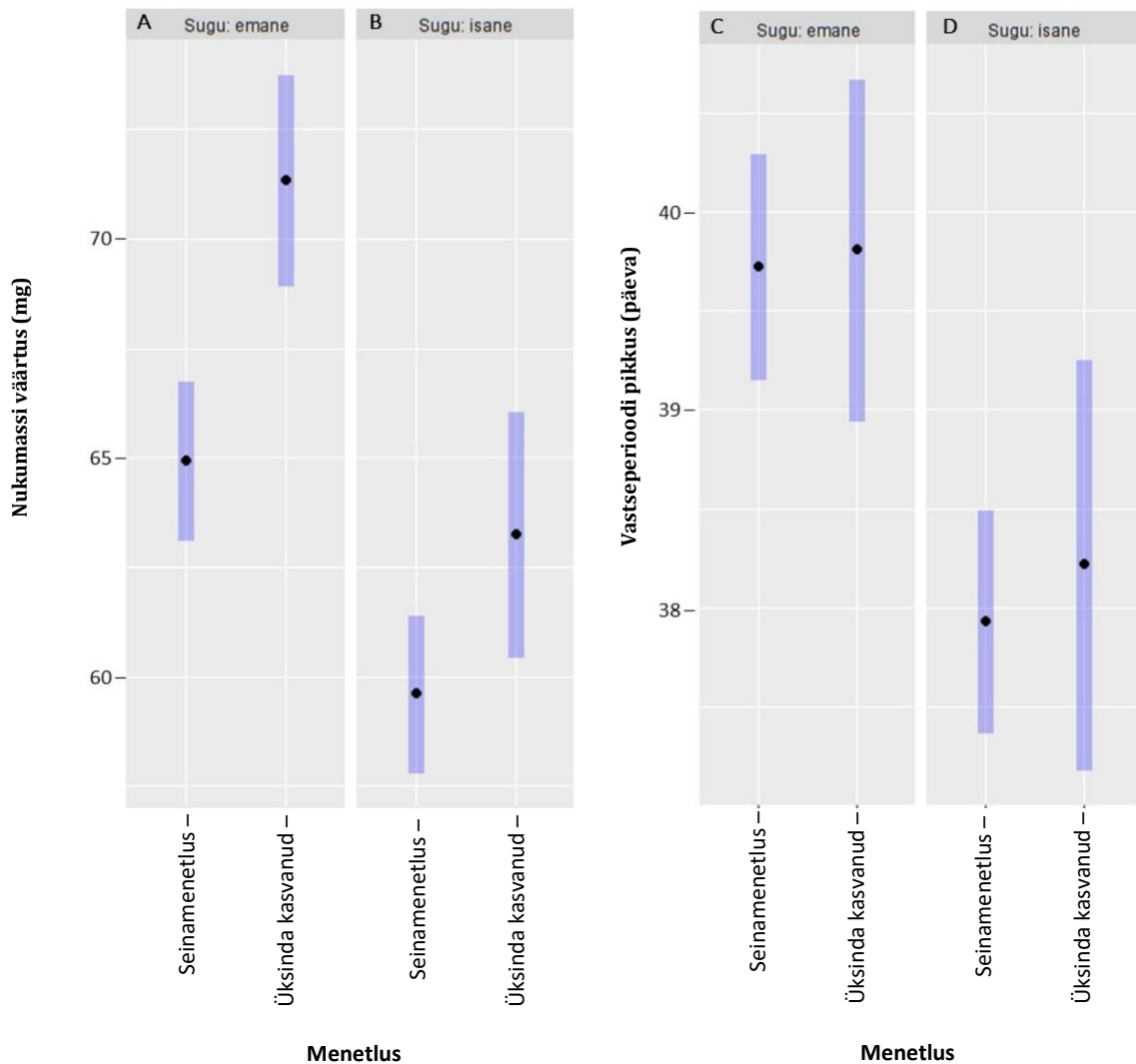
8.3 Seinaga eraldatud isendite analüüs

Filterkangast seinaga eraldatud isendite keskmisi nukumasse ja vastseperioodi pikkusi võrreldi üksinda kasvanud isenditega. Seinaga eraldatud isenditel oli nukumass väiksem kui üksinda kasvanud isenditel (Tabel 4, Joonis 5). Vastseperioodi pikkustes olulisi erinevusi seinaga eraldatud ja üksi kasvanud isendite vahel ei ilmnenud (Tabel 4, Joonis 5). Soo mõju tuli nukumassi kui ka vastseperioodi pikkuse puhul oluliseks (Tabel 4) – emased olid suuremad ja emaste vastseperiood pikem (Joonis 5), samas kui seinamenetluse ja soo koosmõju ei tulnud oluliseks ei vastseperioodi pikkuse ega nukumassi puhul (Tabel 4).

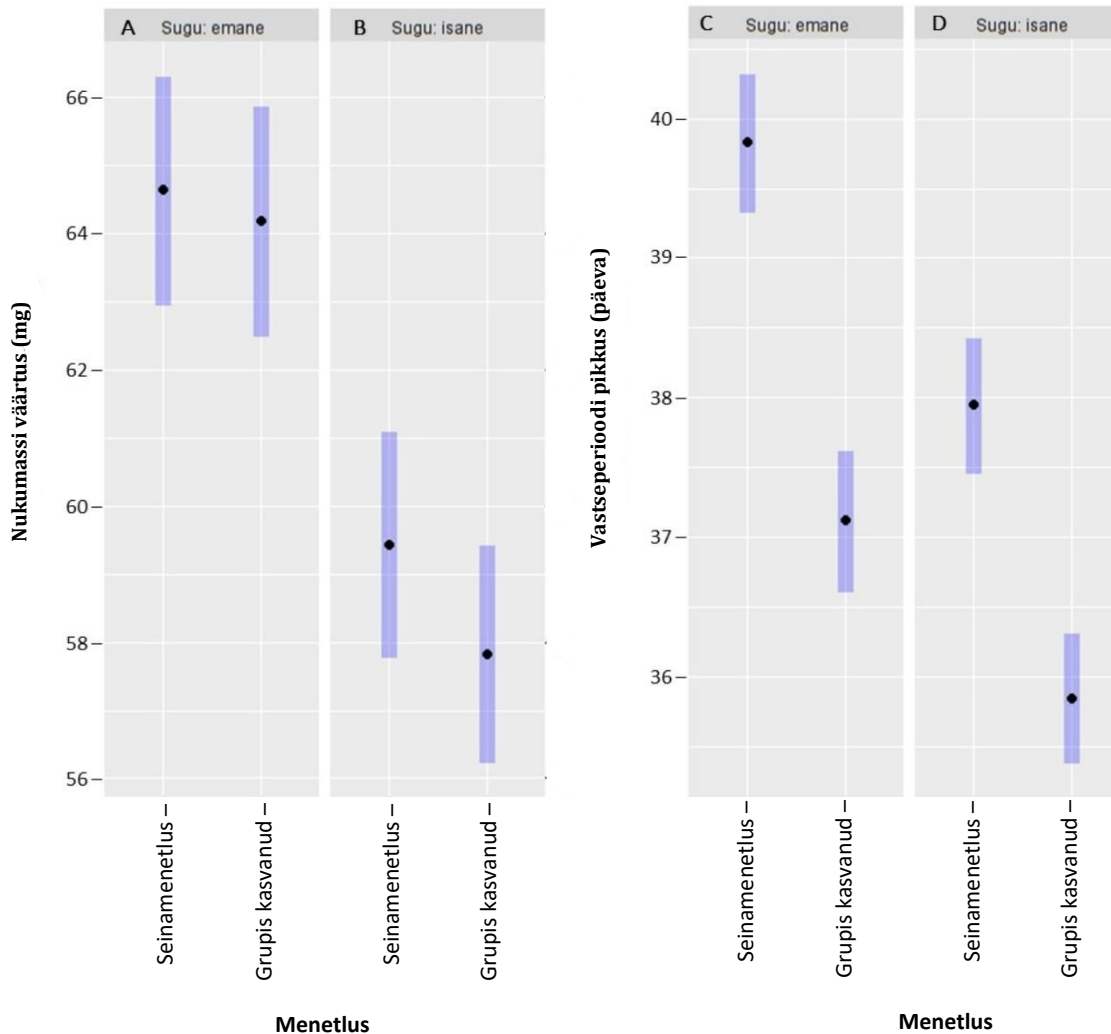
Seinaga eraldatud isenditel võrdluses grupis kasvanud isenditega nukumassides olulist erinevust ei esinenud, kuid vastseperioodi pikkuste vahel oli oluline erinevus (Tabel 4, Joonis 6) – seinaga kasvanud isenditel olid vastseperiood pikem kui grupis kasvanud isenditel (Joonis 6). Soo mõju tuli oluline (emased olid suuremad ja pikema arenguajaga (Tabel 4, Joonis 6)), kuid seinamenetluse ja soo koosmõju mitte (Tabel 4).

Tabel 4. Lineaarse segamudeli väljund seinamenetluse ja soo mõjust nukumassile ja vastseperioodi pikkusele.

Võrdlus	Nukumass			Vastseperioodi pikkus				
		df	F	P		df	F	P
Üksinda								
kasvanutega	Seinamenetlus	1; 226,0	28,8	< 0,0001	Seinamenetlus	1; 224,1	0,2	0,64
	Sugu	1; 221,8	54,3	< 0,0001	Sugu	1; 224,8	36,5	< 0,0001
	Seinamenetlus*sugu	1; 221,0	2,4	0,13	Seinamenetlus*sugu	1; 223,2	0,08	0,78
Grupis								
kasvanutega	Seinamenetlus	1; 81,6	2,3	0,134	Seinamenetlus	1; 74,2	93,5	< 0,0001
	Sugu	1; 327,0	123,6	< 0,0001	Sugu	1; 322,6	79,6	< 0,0001
	Seinamenetlus*sugu	1; 329,5	1,2	0,27	Seinamenetlus*sugu	1; 325,5	3,0	0,084



Joonis 5. Seinaga ja üksinda kasvanud isendite nukumasside ja vastseperioodi pikkuste võrdlus. Paneelil A on nukumassi erinevus emastel, paneelil B on nukumassi erinevus isastel. Paneelil C on vastseperioodi pikkuste erinevus emastel, paneelil D on vastseperioodi pikkuste erinevus isastel. Joonisel on esitatud keskmised ja 95% usalduspiirid.



Joonis 6. Seinaga eraldatult ning grupis kasvanud isendite nukumassi ja vastseperioodi pikkuste võrdlus. Paneelil A on nukumassi erinevus emastel, paneelil B on nukumassi erinevus isastel. Paneelil C on vastseperioodi pikkuste erinevus emastel, paneelil D on vastseperioodi pikkuste erinevus isastel. Joonisel on esitatud keskmised ja 95% usalduspiirid.

8.4 Teise liigiga koos kasvatatud võsavaksikute analüüs

8.4.1 Salu-samblikuvaksikutega koos kasvanud võsavaksikud

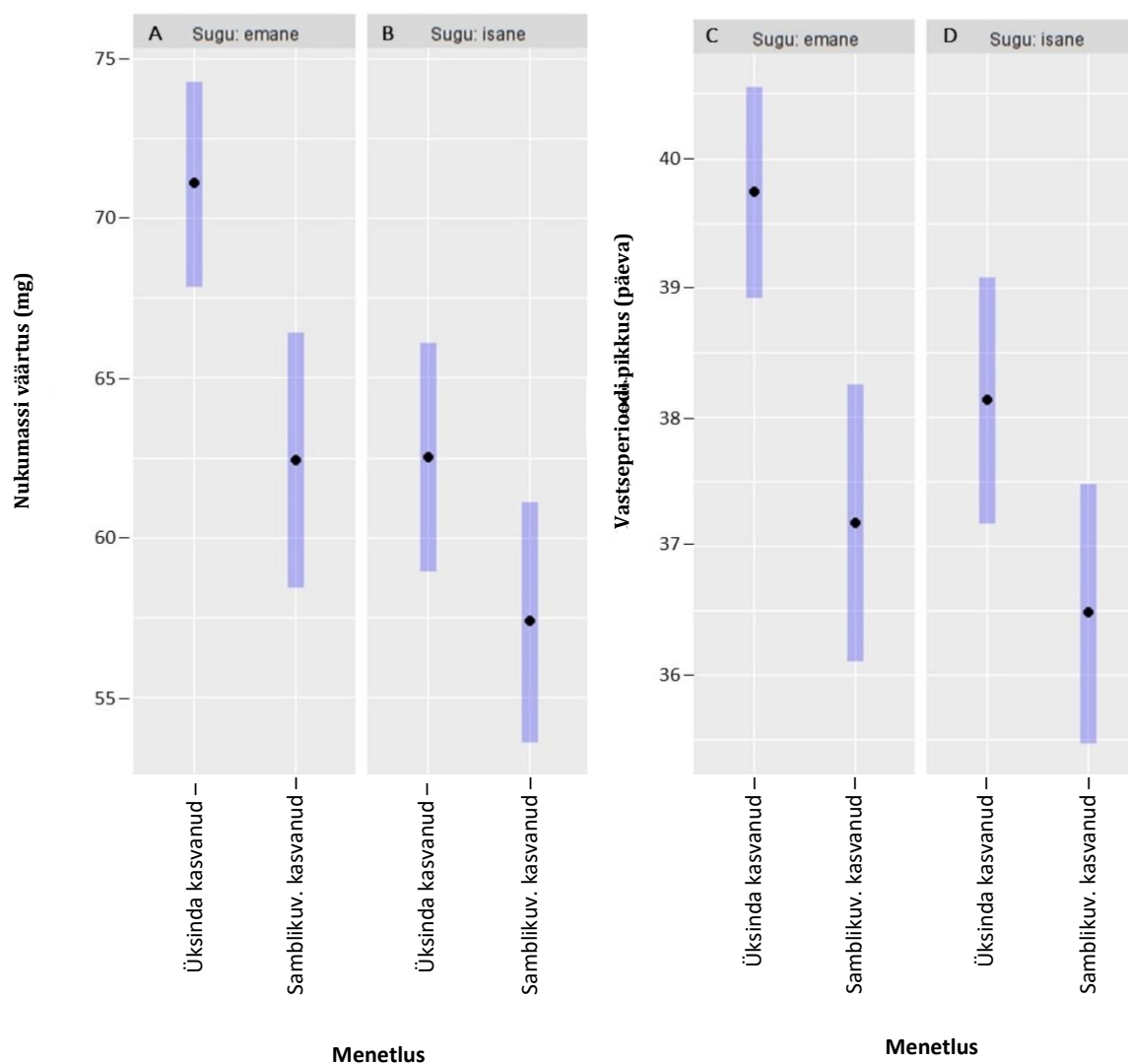
Salu-samblikuvaksikutega koos kasvanud võsavaksiku isendid olid väiksema nukumassiga ning nende vastseperiood oli lühem kui üksiksinda kasvanud võsavaksiku isenditel (Tabel 5). Võrreldes üksinda kasvanud isenditega esines nii emastel kui ka isastel salu-samblikuvaksikutega koos kasvanud isenditel samaaegselt nukumassi ja vastseperioodi vähenemine (Tabel 1, vt. ülevalt) ja seega positiivse tõusuga reaktsiooninorm (Joonis 7). Sool oli oluline mõju, kuna emased olid isastest suuremad

ning pikema vastseperioodiga (Joonis 7). Teise liigiga koos kasvamise ja soo koosmõju ei olnud oluline (Tabel 5). (Tabel 1, vt. ülevalt).

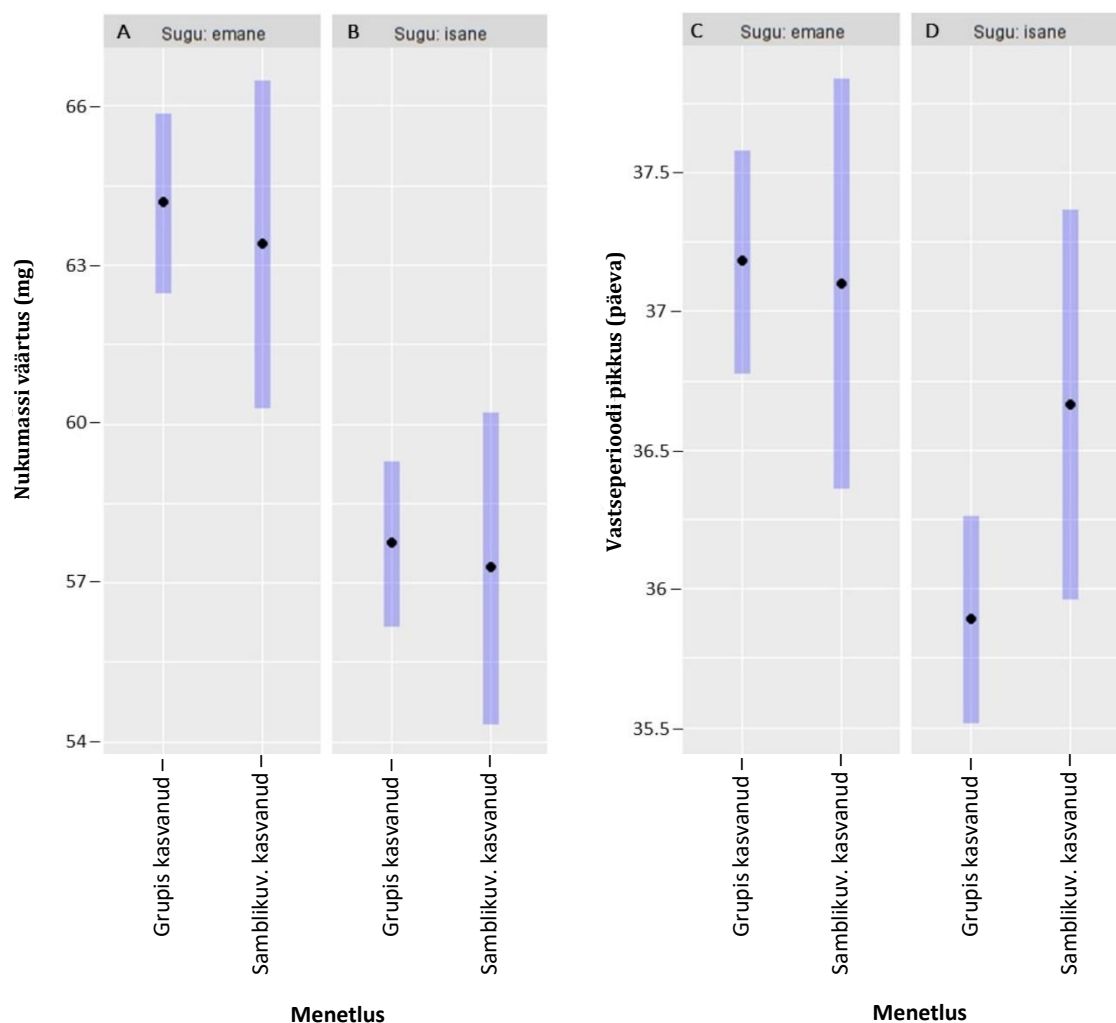
Võsavaksikutega grupis kasvanud isenditega võrreldes ei esinenud samblikuvaksikuga koos kasvanud võsavaksikutel erinevusi nukumassis ega vastseperioodi pikkuses (Tabel 5, Joonis 8). Emased olid isastest suuremad ning pikema arenguajaga (Tabel 5, Joonis 8).

Tabel 5. Lineaarse segamudeli väljund salu-samblikuvaksikutega koos kasvanud menetluse ja soo mõjust nukumassile ja vastseperioodi pikkusele.

Võrdlus		Nukumass			Vastseperioodi pikkus			
		df	F	P	df	F	P	
Üksinda								
kasvanutega	Teine liik	1; 74,8	22,5	< 0,0001	Teine liik	1; 75,9	24,5	< 0,0001
	Sugu	1; 72,3	24,9	< 0,0001	Sugu	1; 74,8	8,8	0,0041
	Teine liik*sugu	1; 71,7	1,5	0,23	Teine liik*sugu	1; 73,9	1,2	0,28
Grupis								
kasvanutega	Teine liik	1; 211,1	0,3	0,59	Teine liik	1; 213	2,02	0,16
	Sugu	1; 207,1	71,8	< 0,0001	Sugu	1; 210,5	41,4	< 0,0001
	Teine liik*sugu	1; 212,2	0,02	0,88	Teine liik*sugu	1; 214,1	2,8	0,098



Joonis 7. Salu-samblikuvaksikutega kasvanud võsavaksikute ning üksinda kasvanud võsavaksikute nukumasside ja vastseperioodide võrdlused. Paneelil A on nukumassi erinevus emastel, paneelil B on nukumassi erinevus isastel. Paneelil C on vastseperioodi pikkuste erinevus emastel, paneelil D on vastseperioodi pikkuste erinevus isastel. Joonisel on esitatud keskmised ja 95% usalduspiirid.



Joonis 8. Salu-samblikuvaksikutega kasvanud võsavaksikute ning grupis kasvanud võsavaksikute nukumasside ja vastseperioodi pikkuste võrdlus. Paneelil A on nukumassi erinevus emastel, paneelil B on nukumassi erinevus isastel. Paneelil C on vastseperioodi pikkuste erinevus emastel, paneelil D on vastseperioodi pikkuste erinevus isastel. Joonisel on esitatud keskmised ja 95% usalduspiirid.

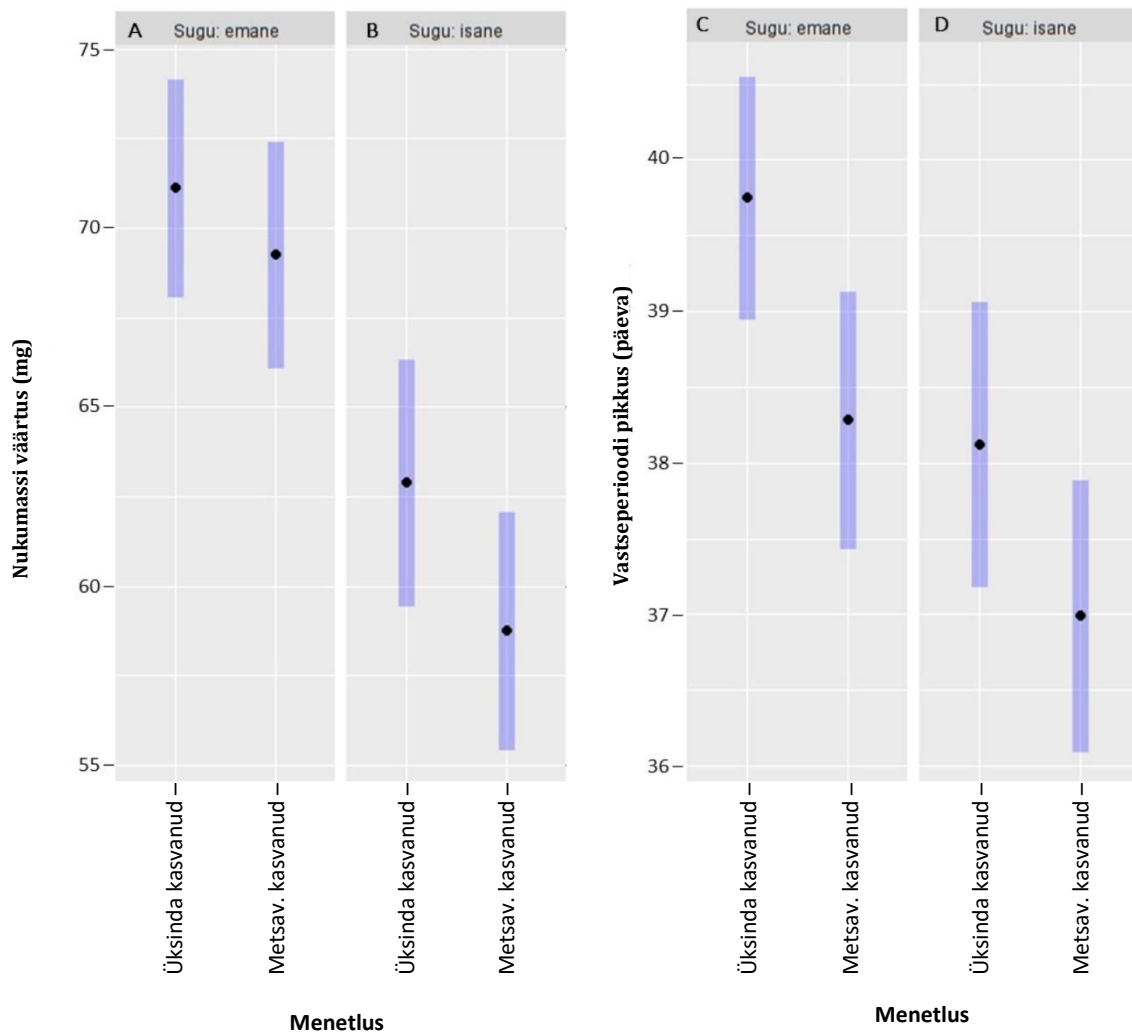
8.4.2 Metsavaksikutega koos kasvanud isendid

Üksinda kasvanud isenditega võrreldes olid metsavaksikutega koos kasvanud võsavaksiku isendid madalama nukumassiga ning nende vastseperioodi pikkus oli lühem (Tabel 6, Joonis 9). Võrreldes üksinda kasvanud isenditega esines isastel metsavaksikutega koos kasvanud isenditel samaaegselt nukumassi ja vastseperioodi vähenemine (Tabel 1, vt. ülevalt). Soo mõju oli mõlemal puhul oluline (emased suuremad ja pikema vastseperioodiga (Joonis 9), kuid koosmõju mitte (Tabel 6).

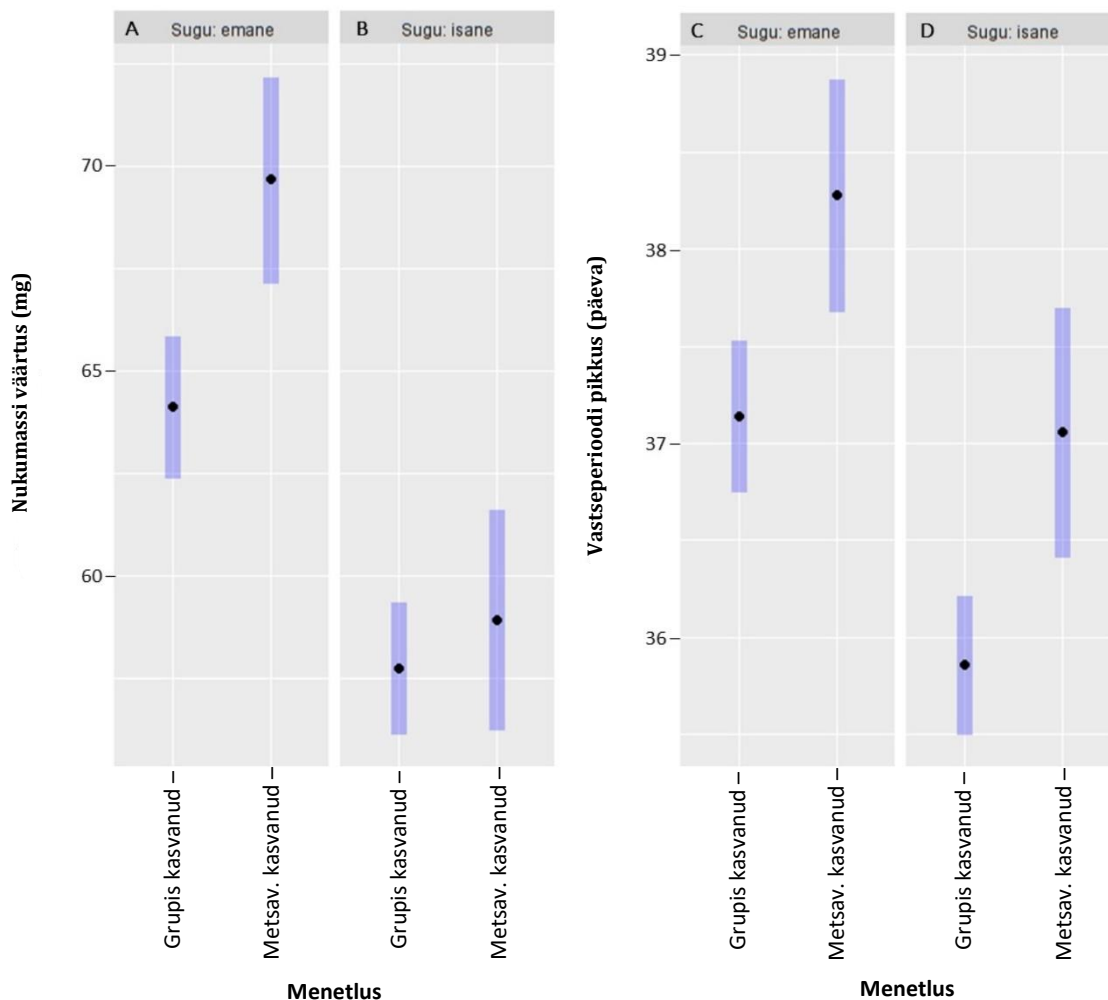
Grupis kasvanud isenditega võrreldes oli metsavaksikuga koos kasvanud võsavaksiku isenditel oluline erinevus nii nukumassis – metsavaksikutega koos kasvanud isendid olid suurema nukumassiga, kui ka vastseperioodi pikkustes – metsavaksikutega kasvanud isendite vastseperiood oli pikem (Tabel 6, Joonis 10). Soo mõju tuli mõlema tunnuse puhul oluline (Tabel 6) – emased olid isastest suuremad ja pikema vastseperioodiga. Soo ja teise liigi koosmõju tuli oluliseks nukumassi puhul – grupis kasvanud emased võsavaksikud olid metsavaksikutega koos kasvanud emastest võsavaksikutest väiksemad, kuid isaste puhul olulist erinevust ei olnud (Joonis 10).

Tabel 6. Lineaarse segamudeli väljund metsavaksikutega koos kasvanud menetluse ja soo mõjust nukumassile ja vastseperioodi pikkusele.

Võrdlus		Nukumass			Vastseperioodi pikkus			
		df	F	P	df	F	P	
Üksinda								
kasvanutega	Teine liik	1; 87,9	4,2	0,043	Teine liik	1; 87,7	11,28	0,0012
	Sugu	1; 81,1	49,8	< 0,0001	Sugu	1; 83,0	14,46	0,00027
	Teine liik*sugu	1; 78,9	0,8	0,39	Teine liik*sugu	1; 79,8	0,19	0,67
Grupis								
kasvanutega	Teine liik	1; 228,0	13,2	0,00035	Teine liik	1; 229,3	25,07	< 0,0001
	Sugu	1; 216,0	96,6	< 0,0001	Sugu	1; 221,8	49,12	< 0,0001
	Teine liik*sugu	1; 215,8	5,5	0,020	Teine liik*sugu	1; 221,2	0,015	0,90



Joonis 9. Metsavaksikutega koos kasvanud võsavaksikute ning üksinda kasvanud võsavaksikute nukumasside ja vastseperioodi pikkuste võrdlus. Paneelil A on nukumassi erinevus emastel, paneelil B on nukumassi erinevus isastel. Paneelil C on vastseperioodi pikkuste erinevus emastel, paneelil D on vastseperioodi pikkuste erinevus isastel. Joonisel on esitatud keskmised ja 95% usalduspiirid.



Joonis 10. Metsavaksikutega koos kasvanud võsavaksikute ning grupis kasvanud võsavaksikute nukumasside ja vastseperioodi pikkuste võrdlus. Paneelil A on nukumassi erinevus emastel, paneelil B on nukumassi erinevus isastel. Paneelil C on vastseperioodi pikkuste erinevus emastel, paneelil D on vastseperioodi pikkuste erinevus isastel. Joonisel on esitatud keskmised ja 95% usalduspiirid.

8.4.3 Oblika-noolööllastega koos kasvanud isendid

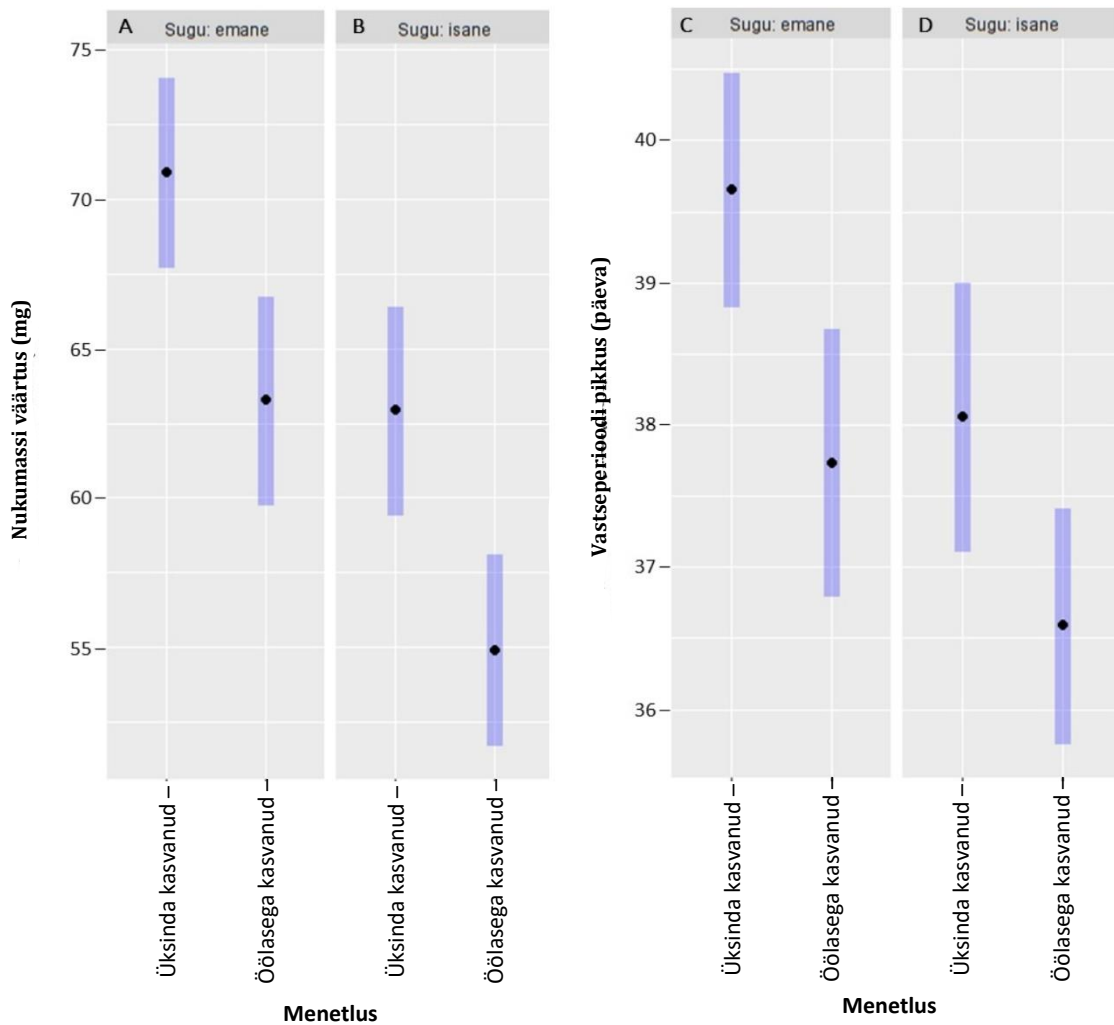
Üksinda kasvanud isenditega võrreldes oli oluline erinevus nii nukumassi kui ka vastseperioodi pikkuse puhul – oblaka-noolööllastega koos kasvanud võsavaksikud olid madalama nukumassiga ning nende vastseperioodi pikkus oli lühem (Tabel 7, Joonis 11). Võrreldes üksinda kasvanud isenditega esines nii emastel kui ka isastel oblaka-noolööllastega koos kasvanud isenditel samaaegselt nukumassi ja vastseperioodi vähenemine (Tabel 1, vt. ülevalt). Seega, nagu ka teise kahe liigi puhul esines ka selle liigiga koos kasvanud isenditel asustustihedusele vastusena positiivse tõusuga vastseperioodi pikkus ja nukumassi siduv reaktsiooninorm üksinda kasvanud isenditega

võrreldes. Soo mõju tuli mõlemal juhul oluliseks (Joonis 11), kuid olulist koosmõju ei esinenud (Tabel 7).

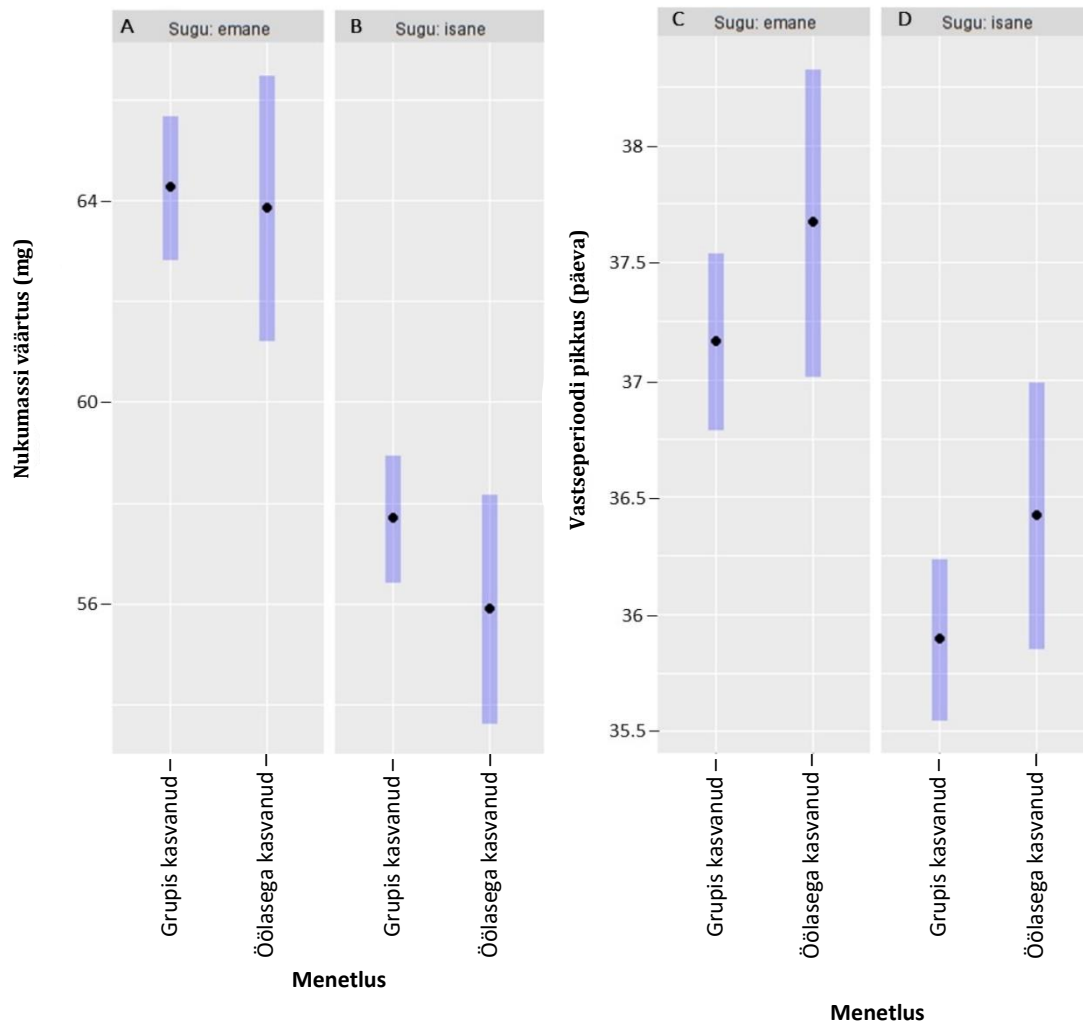
Grupis kasvanud isenditega võrreldes ei esinenud oblika-noolöölastega koos kasvanud võsavaksikutel statistiliselt olulist erinevust keskmistes nukumassides, kuid nad kasvasid pikemat aega kui võsavaksiku grupis kasvanud isendid (Tabel 7, Joonis 12). Sool oli oluline mõju (emased olid väiksemad ning pikema vastseperioodiga (Joonis 12), kuid koosmõjud oluliseks ei tulnud (Tabel 7).

Tabel 7. Lineaarse segamudeli väljund oblika-noolöölastega koos kasvanud menetluse ja soo mõjust nukumassile ja vastseperioodi pikkusele.

Võrdlus		Nukumass			Vastseperioodi pikkus			
		df	F	P	df	F	P	
Üksinda kasvanutega	Teine liik	1; 85,9	37,7	< 0,0001	Teine liik	1; 88,3	19,6	< 0,0001
	Sugu	1; 80,2	44,7	< 0,0001	Sugu	1; 82,3	13,6	0,00040
	Teine liik*sugu	1; 79,4	0,02	0,8825	Teine liik*sugu	1; 81,02	0,4	0,55
Grupis kasvanutega	Teine liik	1; 230,5	1,6	0,202	Teine liik	1; 231,0	5,1	0,025
	Sugu	1; 226,8	84,3	< 0,0001	Sugu	1; 224,0	49,2	< 0,0001
	Teine liik*sugu	1; 224,9	0,5	0,462	Teine liik*sugu	1; 223,1	0,003	0,957



Joonis 11. Oblika-noolõõlastega koos kasvanud ning üksinda kasvanud võsavaksikute nukumasside ja vastseperioodi pikkuste võrdlus. Paneelil A on nukumassi erinevus emastel, paneelil B on nukumassi erinevus isastel. Paneelil C on vastseperioodi pikkuste erinevus emastel, paneelil D on vastseperioodi pikkuste erinevus isastel. Joonisel on esitatud keskmised ja 95% usalduspiirid.



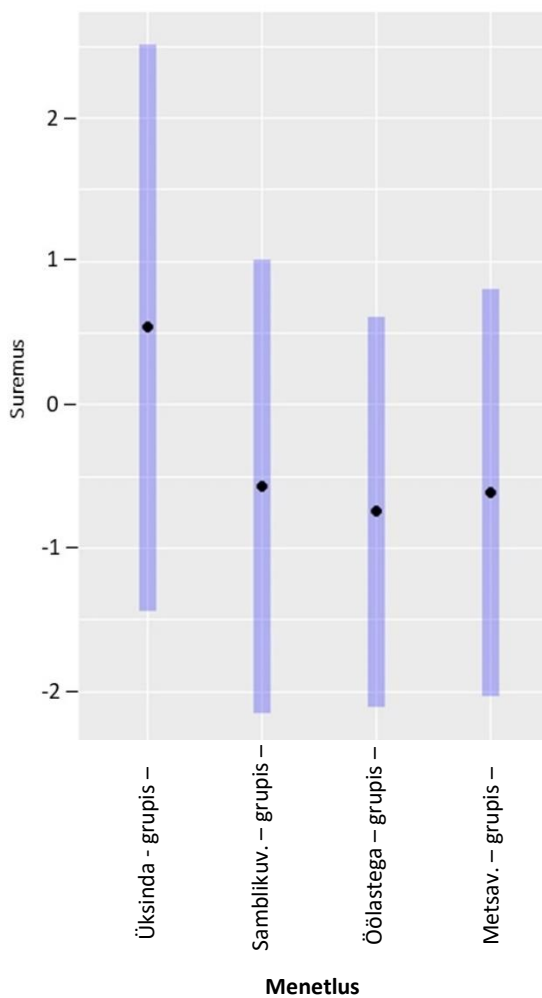
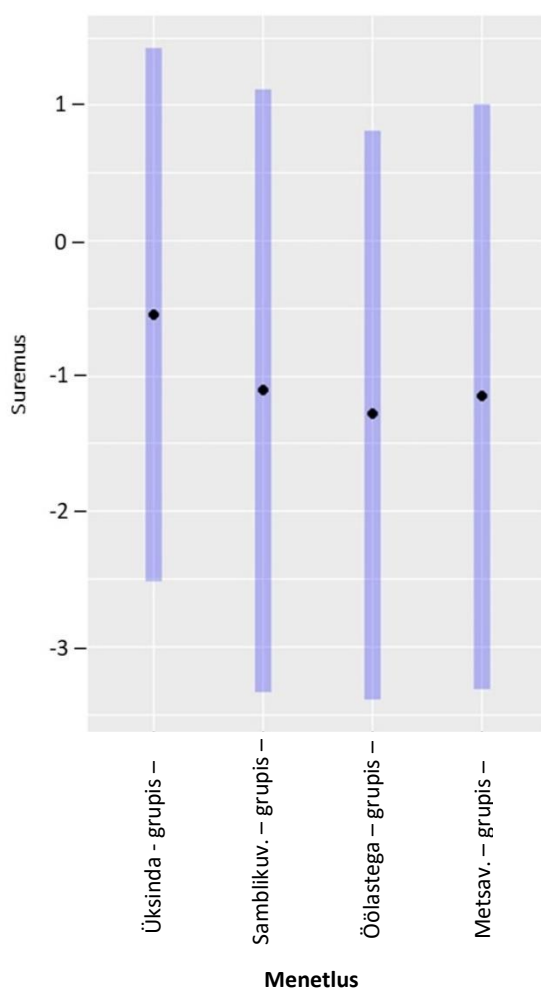
Joonis 12. Oblika-noolöolastega koos kasvanud ning üksinda kasvanud võsavaksiku isendite nukumasside ja vastseperioodi pikkuste võrdlus. Paneelil A on nukumassi erinevus emastel, paneelil B on nukumassi erinevus isastel. Paneelil C on vastseperioodi pikkuste erinevus emastel, paneelil D on vastseperioodi pikkuste erinevus isastel. Joonisel on esitatud keskmised ja 95% usalduspiirid.

8.5. Asustustiheduse mõju suremusele

Uurides asustustiheduse mõju suremusele ei esinenud üksinda ning grupis kasvanud isendite vahel suuri erinevusi kummalgi aastal. Tabelis 8 väljatoodud tulemuste alusel valiti välja võrdlused, mille kohta viidi läbi täiendavad analüüsid. Asustustihedusel ei esinenud olulist mõju suremusele ($\Pi^2=0,0001$; $p=0,99$), valgusmenetlusel esines oluline mõju suremusele ($\Pi^2=4,7$; $p=0,031$). Teise liigiga koos kasvatamisel ei olnud olulist mõju isendite suremusele ($\Pi^2=3,8$; $p=0,43$) (Joonis 13).

Tabel 8. Suremus menetlusrühmades.

Aasta	Grupi- menetlus	Valgus- menetlus	Täpsustus	Koguvalim (N)	Suremus (%)
2020	Üksi	Valge	Ei segatud	65	8
			Segamine	65	3
	Grupp	Pime	Ei segatud	65	12
			Valge	Võsavaksik 4-grupp	100
2021	Üksi	Pime	Võsavaksik 4-grupp	100	15
			Valge	Sein puudus	50
	Grupp	Valge	Võsavaksik 4-grupp	200	4
			Sein	200	8
			Salu-samblikuvaksik	36	11
			Metsavaksik	50	12
			Oblika-noolöölane	50	10



Joonis 13. Üldistatud lineaarsete segamudelite analüüs suremuse uurimiseks. Võrdlus liigikaaslastega ja teise liigi isenditega koos kasvanud võsavaksikute vahel. Vasakpoolsel paneelil on võrdlus üksinda kasvanud võsavaksikute isenditega ning parempoolsel paneelil on võrdlus grupis kasvanutega. Joonisel on esitatud 95% usalduspiirid.

9. Arutelu

Asustustiheduse mõju uurides leidsin mõlemal uurimisaastal kõrgemal asustustihedusel kasvanud võsavaksikutel positiivse tõusuga kehasuurust ja vastseperioodi pikkust siduvad reaktsiooninormid. Valgusrežiimil ei olnud nukumassile ja vastseperioodi pikkusele olulist mõju. Segamismenetluse isendite nukumass ja vastseperioodi pikkus ei erinenud üksinda kasvanud isendite omadest. Seinaga eraldatud isendite puhul oli nukumass sarnane võsavaksikute neljases grupis kasvanud isenditega ning vastseperioodi pikkus oli sarnane üksikult kasvanud isenditega. Salusamblikuvaksikutega koos kasvanud võsavaksikute nukumass ja vastseperioodi pikkus olid sarnased grupis kasvanud isendite omadega. Metsavaksikutega koos kasvanud isenditel olid nii nukumass kui ka vastseperioodi pikkus erinevad nii üksinda kui ka grupis kasvanud isendite tulemustest. Oblika-noolöölasega koos kasvanud isendite puhul oli nukumass grupis kasvanud isenditega sarnane, kuid vastseperioodi pikkus oli erinev nii grupis kui ka üksikult kasvanud isenditest. Kõigis analüüsides osutus oluliseks ka soo mõju – emased olid isastest suuremad ning pikema vastseperioodiga. Suremus oli kestvas pimeduses kasvanud isenditel kõrgem kui 18:6 režiimil kasvanud isenditel.

Võsavaksikutel esines positiivse tõusuga kehasuurust ja arenguaega siduv reaktsiooninorm – neljaliikmelistes rühmades kasvanud isendite nukumass oli madalam ning vastseperioodi pikkus lühem võrreldes üksinda kasvanud isenditega (Tabel 2, Joonised 2 ja 3). Isendipõhisel lähenemisel saadud tulemused on kooskõlas sama liigi puhul eelnevalt replikaatide keskmisi kasutanud töö tulemustega (Vellau ja Tammaru 2012). Teiste liblikaliikidega läbiviidud töödes on samuti leitud positiivse tõusuga kehasuurust ja arenguaega siduvaid reaktsiooninorme (Goulson ja Cory 1995, Yang jt. 2015, Pavlushin jt. 2019), kuid on leitud ka teistsuguseid tulemusi (Gibbs jt. 2004, Dutta jt. 2013, Thiéry jt. 2014). Siinse töö tulemused lisavad seega kinnitust tõdemusele, et asustustiheduse näol ei ole tegemist standardse keskkonnamõjuga, kus ootuspärased on negatiivse tõusuga reaktsiooninorm kehasuuruse ja arenguaaja vahel (Teder jt. 2014). Seega leidis kinnitust töös püstitatud hüpotees, et suuremal asustustihedusel kasvanud isendid on väiksema nukumassiga ning nende vastseperiood on lühem. Toitu oli üksikult ning grupis kasvanud isenditel pidevalt külluses, vajadusel lisati rühmas kasvanud isenditele jooksvalt toitu, et välistada toiduressursi kvantiteedi mõju. Nii suutsin vältida teistes töödes ettetulnud toidupuuduse ja kõrge asustustiheduse

korreleerumist (Mbata 1990, Gibbs jt. 2004, Fantinou jt. 2008). Kuigi siinses töös kehasuurust ja vastseperioodi pikkust siduvate reaktsiooninormide põhjuseid otseselt ei uuritud, on kõige tõenäolisem arengu kiirendamine kõrgel asustustihedusel rõövluse või nakkusohu tõttu suurenenud suremusrisiki vähendamise eesmärgil (Fordyce jt. 2001). Vellau ja Tammaru (2012) esitlesid hüpoteesi, et lühenenud vastseperioodi pikkus võib tuleneda olukorrast, kus oma liigikaaslasi ei suudeta eristada teitse liikide isenditest, sh rõövloomadest. Meie tulemused teiste liikidega kasvatatud võsavaksikutest toetavad osaliselt seda hüpoteesi. Ressursside ammendumine suurema liigisisese konkurentsi tõttu ei ole võsavaksiku puhul eriti tõenäoline positiivse tõusuga kehasuurust ja vastseperioodi pikkuse reaktsiooninormi põhjustav tegur. Selle liigi isendid toituvad tavalistest ja hulgiakaupa kasvavatest taimedest ning hulgisigimisi ei ole liigil teada ja seega on toidu otsasaamine vähetõenäoline.

Rasvasisaldust uurides oli hüpoteesiks, et kõrgemal asustustihedusel kasvanud isenditel on rasvasisaldus väiksem. Selliseid tulemusi on varasemalt leitud (Opere jt. 2022), kuid minu tulemustes erineva asustustiheduse juures kasvanud võsavaksikute puhul olulist erinevust rasvasisalduses ei ilmnenud ning sellekohane hüpotees kinnitust ei leidnud. Järelikult ei tule massierinevused üksi ja grupis kasvanud isendite vahel võsavaksiku puhul varuainete (rasva) sisaldusest, vaid massierinevused on põhjustatud muude ainete erinevast kogusest.

Magistritöös uurisin ka potentsiaalselt olulisi signaale asustustiheduse tajumisel. Leidsin, et kestvas pimeduses kasvanud isenditel esines vastusena asustustiheduse tõusule sarnane negatiivse tõusuga nukumassi ja vastseperioodi pikkust siduv reaktsiooninorm kui ööpäevas 18h kunstlikule valgusele eksponeeritud võsavaksikutel (Tabelid 1 ja 2, Joonised 2 ja 3). Samas ei erinenud võsavaksikute nukumassid oluliselt kummagi valgurežiimi siseselt. Neist tulemustest saab järeldada, et asustustiheduse signaalid saadakse võsavaksikute poolt kätte ka kestvas pimeduses, kui visuaalsed signaalid on elimineeritud. Seega ei saa visuaalne signaal, mis putukatel on tihti oluline (Billen 2006, Endler 1992) võsavaksiku puhul olla peamiseks või vähemalt mitte ainsaks asustustiheduse kohta otsustamise kriteeriumiks.

Keemilisi signaale läbilaskva, kuid taktiliseid signaale blokeeriva ja visuaalseid signaale pärssiva seinaga liigikaaslastest eraldatud isendite puhul oli nukumass sarnane grupis kasvanutega ning vastseperioodi pikkus üksikult kasvanud isenditega (Tabeli 4,

Joonised 5 ja 6). Sellest võiks järeldada, et keemiline signaal on asustustiheduse tajumisel võsavaksiku puhul oluline, aga sellest üksi ei piisa, et positiivse tõusuga suurust ja vastseperioodi pikkust siduva reaktsiooninormini viia. Nimelt kasutades ainult keemilist signaali paistab võsavaksikul esinevat mitteadaptiivne vastus – seinaga eraldatud isendid olid üksi kasvanutest väiksema nukumassiga ja selles osas võrreldavad grupis kasvanud isenditega, kuid nende vastseperiood kestis sama kaua kui üksinda kasvanutel ning oluliselt pikemalt kui grupis kasvanutel. Sellist tulemust on adaptiivsetel alustel väga raske selgitada ja saab ettevaatlikult järeldada, et looduslikes oludes, kus alati on saadaval erinevad signaalid, kasutataksegi mitut signaali korraga. Kas tõepoolest üht tüüpi signaal kontrollib teatud tüüpi elukäigutunnuseid (võsavaksikul keemiline signaal nukumassi) ja teist tüüpi signaal teisi (vastseperioodi pikkusvõsavaksikul) on väga intrigeeriv ja hetkel veel suuresti vastusteta uurimisküsimus.

Corbet (1971) leidis oma uurimuses jahuleedikuga, et viimase vastsekasvujärgu vastsed kasutasid liigikaaslastega suhtluses ülalöuanäärmete eritist ehk neil toimus omavahel keemiline suhtlus. Selle substantsi eritamine oli stimuleeritud taktilisest signaalist ning kõrgemal asustustihedusel tootsid isendid rohkem eritist (Corbet 1971). Meie katses oli ka võimalus, et isendid nägid üksteist läbi filterkanga ning keemilise signaali kõrval oli mõnevõrra esindatud ka visuaalne signaal, kuid valdavaks oli ilmselt ikkagi keemiline suhtlus. Samas visuaalse signaali esinemine lisaks keemilisele annaks aluse arvata, et ka keemiline ja visuaalne signaal koos ei ole piisavad, et kutsuda võsavaksikul esile adaptiivset vastust kõrgele asustustihedusele.

Segamismenetluses kasvanud isendite nukumass ja vastseperioodi pikkus ei erinenud oluliselt üksinda kasvanud isenditest ehk mehhaaniliselt segatud kui segamata isendid reageerisid asustustihedusele sarnaselt (Tabel 3, Joonised 4). Selline tulemus viitab, et taktiline signaal üksinda ei ole asustustiheduse tajumisel olulisel kohal. Simpson jt. (2001) uurimuses leiti, et kõrbetirtsul oli tagajalgadel asuvate karvakeste stimuleerimine oluline gregaarsele arengurajale üleminekuks. Liblikaliste puhul ei pruugi sellel signaalil üksinda nii olulist rolli olla, kuid samas võib see stimuleerida teiste signaalide tootmist (Corbet 1971). Kuigi isendeid käidi kaks korda päevas lehelt maha lükkamas, et imiteerida liigikaaslaste kõrgel asustustihedusel esinevat mehhaanilist toitumishäiringut, on siiski võimalik, et signaali olulise mõju avaldumiseks peaks sellist sekkumist toimuma sagedamini. Töös püstitati hüpotees: asustustihedust tajutakse

suuremal määral keemiliste signaalide alusel, teised signaalid (visuaalsed ja taktilised) on vähemolulised. Hüpotees leidis osaliselt kinnitust, kuna keemiline signaal oli potentsiaalselt oluline kehasuuruse reguleerimisel, kuid arvatavasti on asustustiheduse tajumise taga võsavaksikul erinevate signaalide kombinatsioon.

Teise liigiga isendite uurimisel püstitati hüpotees, et vastsed ei suuda eristada teise liigi isendeid enda liigikaaslastest. Võsavaksikul esines kõigi kolme teise liblikaliigi isenditega koos kasvades positiivse tõusuga reaktsiooninorm võrdluses üksinda kasvanud isenditega. See viitab asjaolule, et teisi liblikaröövikuid tajutakse samaväärselt liigikaaslastega ning, et hüpotees leidis kinnitust. Võrreldes liigikaaslastega ja teiste liblikaliikidega koos kasvanud isendite tulemusi, esines aga teatavat varieeruvust – kahe liigi (samasse perekonda kuuluv salu-samblikuvaksik ning uuritustest võsavaksikule fülogeneetiliselt kõige kaugem oblika-noolöölane) röövikutega koos kasvanud võsavaksikuisendite vastseperioodi pikkus ja nukumass olid sarnased liigikaaslastega grupis kasvanud isenditega (salu-samblikuvaksikutega koos kasvanud Tabelid 1 ja 5, Joonised 7 ja 8; oblika-noolöölasega koos kasvanud Tabelid 1 ja 7, Joonised 11 ja 12). Metsavaksiku isenditega koos kasvanud võsavaksikute vastseperioodi pikkus ja nukumass jäid aga väärtustelt liigikaaslastega grupis ja üksikult kasvanud võsavaksikute vastavate väärtuste vahele (Tabelid 1 ja 6, Joonised 9 ja 10). Anderson ja Löfqvist (1996) katse tulemuste põhjal saaks spekuloida, et liblikaröövikud võivad mingil määral oma liigikaaslaste teise liigi isenditest eristada ning seetõttu on kõrgel asustustihedusel erinevad mõjud. Selles uurimuses leiti aga ühe liigi puhul (jahuleedik) negatiivse tõusuga reaktsiooninorm kehasuuruse ja vastseperioodi pikkuse vahel, mis ei ole asustustiheduse mõjudele vastusena kõige iseloomulik, samuti puudus võrdlus üksikult kasvanud isenditega. Kõrgemal asustustihedusel oli suurem suremus, mille põhjuseks pakuti kannibalismi ja/või toiduresursi vähesust (Anderson ja Löfqvist 1996), nii et muud keskkonnamõjud võisid selles uuringus asustustiheduse mõjusid varjutada. Salu-samblikuvaksiku puhul on tegemist võsavaksikuga samast perekonnast pärit liigiga, seetõttu võiks spekuloida, et eristamine ei pruugi toimida lähiliikide vahel. Metsavaksikuga kasvanud isendite puhul olid tulemused „vahepealsed“, mis võiks indikeerida teatavat eristamist. See lähenemine ei ole aga kooskõlas asjaoluga, et fülogeneetiliselt kõige kaugema liigiga (oblika-noolöölane) koos kasvades ei ilmnenud jällegi olulisi erinevusi nukumassis ja arenguajajas, sest kui juba suudetakse lähemas suguluses olevat liiki eristada, suudetakse suure tõenäosusega eristada ka kaugemat

sugulast. Kolmest liigist kahe puhul oli nii siis teise liigi eristamise tõenäosus väga väike ning tulemused viitavad pigem Vellau ja Tammaru (2012) töös väljapakutud olukorrale, kus isendid ei suuda vahet teha enda liigikaaslastel ja potentsiaalsetel röövloomadel ning isenditele on kasulikum sellisest keskkonnast kiiremini lahkuda väiksema kehasuuruse arvelt.

Suremuse puhul olulist erinevust töötlusrühmade vahel ei esinenud, välja arvatud kestvas pimeduses ja 18:6 valgusrežiimil kasvanud isendite vahel (Tabel 8, Joonis 13) – kestvas pimeduses kasvanud isendid olid veidi suurema suremusega. See võib viidata asjaolule, et kestva pimedusega katses oli isenditel kehvem kasvukeskkond, kuid ei saa välistada ka metodoloogilisi põhjuseid – on võimalus, et pimedas said isendid söötmise käigus sagedamini viga ning see põhjustas suurenenud suremuse.

Magistritöö eesmärk oli juba eelnevalt saadud tulemusi (positiivse tõusuga reaktsiooninorm võsavaksikul) täpsemat metoodikat kasutades kontrollida ning uurida ka asustustiheduse tajumist. Asustustiheduse mõjude taga olevate signaalide teemal ei ole väga head ülevaadet, kas asustustihedust tajutakse üht tüüpi signaali alusel või erinevate signaalide kombinatsiooniga. Minu töö annab aluse arvata, et asustustiheduse mõjude taga on signaalide kombinatsioon, milles keemiline signaal on tõenäoliselt olulisel kohal. Samuti ei olnud eelnevalt selgeid tulemusi teiste liikide eristamise osas liigikaaslastest. Töö tulemuste põhjal võiks arvata, et võsavaksikul ja võibolla ka liblikalistel üldisemalt pigem ei toimu eristamist ning kõrgele asustustihedusele reageeritakse sarnaselt, olenemata sellest, kas see on põhjustatud liigikaaslaste või sarnase ökoloogia ja morfoloogiaga mitteliigikaaslaste poolt. Töös leitud intrigeerivate tulemuste tõttu tasub tulevikus kindlasti edasi uurida erinevate signaalide kombinatsioonide olulisust asustustiheduse tajumisel ning samuti teha laialdasemad uuringud teiste liikide isendite eristamise osas.

10. Kokkuvõte

Asustustihedus on suure varieeruvuse ja mõju tõttu väga oluline putukaid mõjutav keskkonnategur. See mõjutab mitmeid erinevaid elukäigutunnuseid, sealhulgas kehasuurust ja arenguaega ning kuna kõrget asustustihedust tuleb tihti ette majanduslikult oluliste putukaliikide puhul, on selle teguri uurimisel ka selge rakenduslik väärtus. On mitmeid tõendeid selle kohta, et asustustiheduse mõju erineb tavapärastest keskkonnamõjudest. Tavapärastel jäävad putukad stressitingimustel (näiteks ajutise toidupuuduse või halva kvaliteediga toidu korral) väiksemateks ning samas pikeneb nende vastseperiood soodsates oludes kasvanutega võrreldes ehk esineb negatiivse tõusuga kehasuurust ja vastseperioodi pikkust siduv reaktsiooninorm. Vastusena asustustiheduse muutustele on aga täheldatud positiivse tõusuga reaktsiooninormide esinemist – kõrgel asustustihedusel kasvavad putukad jäävad madalal tihedusel kasvanutest küll väiksemateks, kuid ka nende arenguaeg on lühem. Asustustihedusele ei ole aga varasemates uuringutes piisavalt tähelepanu pööratud, erinevad taksonid ja ökoloogilised rühmad on esindatud erineval määral, erinevate uurimuste tulemused on vastuolulised ja tihti esinevad metodoloogilised probleemid, mis ei võimalda eristada asustustiheduse mõju teistest keskkonnamõjudest. Üsna vähe on teada ka sellest, milliste signaalide abil putukad asustustihedust tajuvad. Putukate puhul on visuaalsed, keemilised ja taktilised/mehhaanilised signaalid üldiselt keskkonna tajumisel olulisel kohal, kuid ei ole teada milline roll on neil signaalidel asustustiheduse tajumisel. Olulised uurimissuunad on ka liigikaaslaste ja teiste liikide tajumine ning vastused sama liigi ja teiste liikide esindajate poolt põhjustatud kõrgele asustustihedusele. Nende teemade parem tundmine annab meile selgema ülevaate asustustiheduse mõju võimalike adaptiivsete põhjuste kohta.

Magistritöö peamisteks eesmärkideks oli uurida asustustiheduse mõju võsavaksiku elukäigutunnustele, selgitada signaalid, mille alusel isendid kõrget asustustihedust tajuvad ning uurida, kas teise liigi isendeid eristatakse asustustiheduse muutustele reageerides oma liigikaaslastest. Leiti positiivse tõusuga nukumassi ja vastseperioodi pikkust kirjeldava reaktsiooninorm – see iseloomustab asustustiheduse erinevust teistest keskkonnamõjudest. Sellise vastuse taga on polüfaagse, laialt levinud taimedel toituva liblikaliigi puhul kõige tõenäolisemalt kõrge asustustihedusega seotud suurem röövlusrisk või nakatumisrisk – ohtlikust keskkonnast üritatakse võimalikult kiirelt pääseda ja seda tehakse väikseks jäämise hinnaga. Kolme tüüpi (keemiline, visuaalne,

taktilne) signaale uurides leidsime, et keemiline signaal on neist kolmest võsavaksiku asustustiheduse tajumisel ilmselt kõige olulisem. Samas viis keemiline signaal üksi tavapärasest kõrge asustustiheduse vastusest erineva ja mitteadaptiivse vastuseni (vastseperiood sama pikk kui üksi kasvades, nukumass sama väike kui grupis kasvades) ning seetõttu võib eeldada, et asustustihedusele adekvaatse vastuse jaoks on oluline mitut tüüpi signaali koosinemine. Kas erinevat tüüpi signaalid mõjutavad erinevaid elukäigutunnuseid on lisauuringuid vajav intrigeeriv küsimus.

Teiste, osaliselt samadel toidutaimedel toituvate liblikaröövikutega koos kasvades ilmnes võsavaksikutel üksi kasvanud võsavaksikutega võrreldes sarnane positiivse tõusuga reaktsiooninorm nagu liigikaaslastega koos kasvades. Seega kvalitatiivseid liigiseoselisi erinevusi asustustiheduse muutumisele ei ilmnenu. Võrreldes liigikaaslastega koos kasvanud võsavaksikute nukumasse ja vastseperioodi pikkuseid ilmnes teise liigiga koos kasvanud võsavaksikutel oluline vahe ainult ühe liigi puhul kolmest (metsavaksik). Saadud tulemused pigem toetavad hüpoteesi, et sensoorsete võimete piiratuse tõttu ei suuda liblikaröövikud eristada liigikaaslaste teistest liikidest ning ohutuid sarnase ökoloogia ja morfoloogiaga liike potentsiaalsetest röövloomadest, tajuvad kõrget asustustihedust ohtliku keskkonnana ja reageerivad sellele vastseperioodi lühendamisele. Samas esines tulemustes teatavat vastuolu, uuringusse kaasatud liikide arv oli väike ning tegemist oli võsavaksikule ökoloogiliselt ja morfoloogiliselt sarnaste liikidega. Seetõttu on hüpoteesi vaja veel täiendavate uuringutega kontrollida.

11. Summary

Because of its high variability and impact population density is an essential environmental factor that may greatly influence the life histories of insects and other organisms. Population density could have profound effects on several life history traits including body size and development time and as high densities are frequently experienced by economically important species, the research focussing on density effects also has an applied value beside of the fundamental one. The impact of larval density on life history traits tends to differ from other environmental influences. In particular, typically in suboptimal conditions insects remain smaller, but grow for a longer time compared to optimal conditions, i.e. their reaction norms for age and size at maturity have negative slopes. When exposed to the high larval density, however, insects tend to remain smaller, but develop faster than at low density conditions, leading to age and size reaction norms with positive slopes as a response to larval density variation. However, despite of its special influence larval density has not get an attention it deserves: there is a strong taxonomical and functional group bias in density studies, results are often controversial and the studies are frequently hampered by methodological problems that do not enable to properly disentangle density influences from the impact of other environmental factors such as food quality and quantity. There is also a gap in our knowledge concerning the signals based on what the different density levels are perceived by insects. In particular, while it is known that chemical, visual and tactile/mechanical signals may all be important for insects in receiving information from the environment, very little is known which one of those and at which proportion is important for them in perceiving information about population densities. There is also a lack of knowledge in whether and to what extent insect larvae could recognize conspecifics from the larvae of ecologically and morphologically similar species and discriminate non-harmful insects from predators. Addressing these issues could, among the other benefits, bring us closer in answering the question if the special responses to variation in population density in insects are adaptive or not.

The thesis aims to specify the population density effects on age and size at maturity and mortality in a common geometrid moth *Hypomecis punctinalis*, to determine the signals what are used by the larvae in perceiving the information about population densities and to investigate if the individuals respond differently when high population density is caused by the larvae of ecologically and morphologically similar moth species. In 2020

and 2021 the larvae were reared in the laboratory conditions at different rearing densities (one larvae vs four larvae per container) and included three treatments when one or two of the three potential density-perceiving signals (chemical, visual and tactile) were eliminated. In 2021 additional treatments were added where *H. punctinalis* larvae were reared together with the larvae of two geometrid (*Hypomecis punctinalis* and *Cepphis advenaria*) and one noctuid (*Acronicta rumicis*) species.

The study revealed age and size reaction norms with positive slopes as a response for differences in population density. The most likely reason for such an untypical reaction norm would be minimising the duration of larval period at the expense of smaller size at high densities where the mortality risk could be higher due to higher predation or infection rate. Chemical signal turned out to be the most important of the three studied signals for the larvae in perceiving the population densities. However, in the treatment where the tactile signal was removed and visual signal was greatly reduced (larvae were separated from each other with a fine mesh) non-adaptive response was observed – at high density pupal mass was lower, but development time was similar compared to singly reared larvae. This result indicates that chemical signal alone is not enough to lead to presumably adaptive response at higher population densities in the focal moth species and likely signals of different type are needed to be present simultaneously. The question emerging from these results of whether different type of signals may govern the response in different life history traits is the intriguing one and needs further attention.

The age and size at maturity reaction norms with positive slopes were also observed when the larvae of *H. atomaria* were reared in groups with other moth species, suggesting qualitatively similar responses to different population densities as compared to responses to conspecifics. Moreover, in two of the three moth species used pupal masses and development times of *H. atomaria* were very similar to those when the larvae were reared in groups with conspecifics. These results tend to support the hypothesis that because of the limited sensory abilities lepidopteran larvae cannot discriminate conspecifics from the other species and non-harmful species from predators and therefore always treat the high density as indication of risky (high predation) environment. However, as there were some inconsistencies in the results and only ecologically and morphologically similar moth species were used, further studies are needed for evaluating the hypothesis.

12. Tänuavaldused

Sooviksin tänada oma juhendajat Toomas Esperki igakülgse abi eesti kõigis magistritöö etappides, samuti ka põhjalike kommentaaride eest töö kirjutamisel. Tänaksin veel Toomas Tammaru, kes oli suureks abiks lõputöö idee väljamõtlemisel, katsete läbiviimisel ning andis jooksvalt abistavad kommentaare. Olen väga tänulik ka Ants Kaasikule, tänu kelle abile valmis tulemuste analüüs. Samuti sooviksin tänada Tiit Tederit putukate stressivastuseid koondavaid töid sisaldavat andmebaasi kasutamise võimaldamise ning abistavate kommentaaride eest. Lisaks sooviksin tänada ka kõiki abilisi, kes aitasid katseid läbi viia: Arevik Ghrmajyan, Meri Arzumanyan, Kadri Ude, Piia Tomingas, Lola Link, Kelly Kittus, Anni Joamets ja Liisa-Lotta Aug.

13. Kasutatud kirjandus

- Agnew, P., Hide, M., Sidobre, C., & Michalakis, Y. (2002). A minimalist approach to the effects of density-dependent competition on insect life-history traits. *Ecological Entomology*, 27, 396–402. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2002.00430.x>
- Allen, P. E. (2010). Group size effects on survivorship and adult development in the gregarious larvae of *Euselasia chrysippe* (Lepidoptera, *Riodinidae*). *Insectes Sociaux*, 57, 199–204. <https://doi.org/10.1007/s00040-010-0068-3>
- Anderson, P., & Löfqvist, J. (1996). Asymmetric Oviposition Behaviour and the Influence of Larval Competition in the Two Pyralid Moths *Ephestia kuehniella* and *Plodia interpunctella*. *Oikos*, 76, 47–56. <https://doi.org/10.2307/3545747>
- Applebaum, S. W., & Heifetz, Y. (1999). Density-Dependent Physiological Phase in Insects. *Annual Review of Entomology*, 44, 317–341. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.44.1.317>
- Armistead, J. S., Arias, J. R., Nishimura, N., & Lounibos, L. P. (2008). Interspecific Larval Competition Between *Aedes albopictus* and *Aedes japonicus* (Diptera: Culicidae) in Northern Virginia. *Journal of Medical Entomology*, 45, 9.
- Ayabe, Y., Minoura, T., & Hijii, N. (2015). Plasticity in resource use by the leafminer moth *Phyllocnistis* Sp. in response to variations in host plant resources over space and time. *Journal of Forest Research*, 20, 213–221. <https://doi.org/10.1007/s10310-014-0467-9>
- Barragan-Fonseca, K. B., Dicke, M., & van Loon, J. J. A. (2018). Influence of larval density and dietary nutrient concentration on performance, body protein, and fat contents of black soldier fly larvae (*Hermetia illucens*). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166, 761–770. <https://doi.org/10.1111/eea.12716>

- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.
<https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bauerfeind, S. S., & Fischer, K. (2005). Effects of food stress and density in different life stages on reproduction in a butterfly. *Oikos*, 111, 514–524.
<https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13888.x>
- Beetz, M. J., & el Jundi, B. (2018). Insect Orientation: Stay on Course with the Sun. *Current Biology*, 28, R933–R936. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.07.032>
- Billen, J. (2006). Signal variety and communication in social insects. In *Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology-Netherlands Entomological Society* (Vol. 17, p. 9)
- Blanckenhorn, W. U. (1999). Different growth responses to temperature and resource limitation in three fly species with similar life histories. *Evolutionary Ecology*, 13, 395–409. <https://doi.org/10.1023/A:1006741222586>
- Brent, C. S. (2010). Stage-Specific Effects of Population Density on the Development and Fertility of the Western Tarnished Plant Bug, *Lygus hesperus*. *Journal of Insect Science*, 10, 49. <https://doi.org/10.1673/031.010.4901>
- Bürkner, P. C. (2017). Advanced Bayesian multilevel modeling with the R package brms. arXiv preprint arXiv:1705.11123.
- Cameron, T. C., Wearing, H. J., Rohani, P., & Sait, S. M. (2007). Two-species asymmetric competition: Effects of age structure on intra- and interspecific interactions. *Journal of Animal Ecology*, 76, 83–93.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01185.x>
- Castagneyrol, B., van Halder, I., Kadiri, Y., Schillé, L., & Jactel, H. (2021). Host-mediated, cross-generational intraspecific competition in a herbivore species.

- Peer Community Journal, 1, e61. <https://doi.org/10.24072/pcjournal.49>
- Chown, S.L. & Nicolson, S. (2004). Insect Physiological Ecology: Mechanisms and Patterns. Oxford University Press, New York, 253 pp. (Kaudne viide)
- Cingolani, M. F., Roggiro, M. F., Barakat, M. C., & Liljeström, G. G. (2020). Polyandry and trade-off between fecundity and longevity in female *Dichelops furcatus* (Hemiptera: *Pentatomidae*). Bulletin of Entomological Research, 110, 155–160. <https://doi.org/10.1017/S0007485319000427>
- Cisternas, M., Escobedo, V., Rios, R., & Gianoli, E. (2020). Gregariousness affects performance and defensive reactions in swallowtail caterpillars. Ecological Entomology, 45, 1428-1436. <https://doi.org/10.1111/een.12927>
- Corbet, S. A. (1971). Mandibular Gland Secretion of Larvae of the Flour Moth, *Anagasta kuehniella*, contains an Epideictic Pheromone and elicits Oviposition Movements in a Hymenopteran Parasite. Nature, 232, 481–484. <https://doi.org/10.1038/232481b0>
- Costa, J. T. (1997). Caterpillars as Social Insects: Largely unrecognized, the gregarious behavior of caterpillars is changing the way entomologists think about social insects. American Scientist, 85, 150–159. <https://www.jstor.org/stable/27856733>
- Costa, J. T., & Pierce, N. E. (1997). Social evolution in the Lepidoptera: ecological context and communication in larval societies. The evolution of social behavior in insects and arachnids, 407-42.
- Costa, J. T. (2018). The other insect societies: overview and new directions. Current Opinion in Insect Science, 28, 40-49. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.04.008>
- Davidowitz, G., Roff, D., & Nijhout, H. F. (2016). Synergism and Antagonism of Proximate Mechanisms Enable and Constrain the Response to Simultaneous Selection on Body Size and Development Time: An Empirical Test Using

- Experimental Evolution. *The American Naturalist*, 188, 499–520.
<https://doi.org/10.1086/688653>
- Denno, R. F., Peterson, M. A., Gratton, C., Cheng, J., Langellotto, G. A., Huberty, A. F., & Finke, D. L. (2000). Feeding – induced changes in plant quality mediated interspecific competition between sap-feeding herbivores. *Ecology*, 81, 1814–1827. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1814:FICIPQ\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1814:FICIPQ]2.0.CO;2)
- Dougherty, M. J., Guerin, P. M., & Ward, R. D. (1995). Identification of oviposition attractants for the sandfly *Lutzomyia longipalpis* (Diptera: *Psychodidae*) in volatiles of faeces from vertebrates. *Physiological Entomology*, 20, 23–32.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1995.tb00797.x>
- Dressler, R. L. (1982). Biology of the orchid bees (*Euglossini*). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13, 373-394.
- Dutta, S., Deka, M., & Devi, D. (2013). Impact of Crowding on Larval Traits and Silk Synthesis in Eri Silkworm. *Entomological News*, 123, 49–58.
<https://doi.org/10.3157/021.123.0112>
- El-Ghany, N. M. A. (2019). Semiochemicals for controlling insect pests. *Journal of Plant Protection Research*, 59.
- Elliot, S. L., & Hart, A. G. (2010). Density-dependent prophylactic immunity reconsidered in the light of host group living and social behavior. *Ecology*, 91, 65–72. <https://doi.org/10.1890/09-0424.1>
- Endler, J. A. (1992). Signals, Signal Conditions, and the Direction of Evolution. *The American Naturalist*. <https://doi.org/10.1086/285308>
- Evangelista, C., Kraft, P., Dacke, M., Labhart, T., & Srinivasan, M. V. (2014). Honeybee navigation: Critically examining the role of the polarization compass. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369,

20130037. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0037>

Fadamiro, H.Y., Wyatt, T.D. & Birch, M.C. (1996). Flight activity of *Prostephanus truncatus* (Horn) (Coleoptera: *Bostrichidae*) in relation to population density, resource quality, age, and sex. *Journal of Insect Behavior* 9, 339–351.

<https://doi.org/10.1007/BF02213876>

Fantinou, A. A., & Tsitsipis, J. A. (1999). Effect of larval density on development and diapause of *Sesamia nonagrioides* (Lef.) (Lep., *Noctuidae*) under laboratory conditions. *Journal of Applied Entomology*, 123, 187–190.

<https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.1999.00328.x>

Fantinou, A. A., Perdikis, D. C., & Stamogiannis, N. (2008). Effect of larval crowding on the life history traits of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: *Noctuidae*). *European Journal of Entomology*, 105, 625–630.

<https://doi.org/10.14411/eje.2008.084>

Fescemyer, H. W. (1993). Influence of Phase Polymorphism on the Morphometric and Physiological Processes in Preparation for Insect Migration I. *Journal of Agricultural Entomology*, 10, 219-237.

Fleischer, J., & Krieger, J. (2018). Insect Pheromone Receptors – Key Elements in Sensing Intraspecific Chemical Signals. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 12.

<https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fncel.2018.00425>

Flockhart, D. T. T., Martin, T. G., & Norris, D. R. (2012). Experimental Examination of Intraspecific Density-Dependent Competition during the Breeding Period in Monarch Butterflies (*Danaus plexippus*). *PLOS ONE*, 7, e45080.

<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045080>

Fordyce, J. A., & Agrawal, A. A. (2001). The role of plant trichomes and caterpillar group size on growth and defence of the pipevine swallowtail *Battus philenor*.

- Journal of Animal Ecology, 70, 997–1005. <https://doi.org/10.1046/j.0021-8790.2001.00568.x>
- Foster, W. A., & Treherne, J. E. (1981). Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature*, 293(5832), 466-467.
- Fouche, Q., Hedouin, V., & Charabidze, D. (2018). Communication in necrophagous *Diptera* larvae: Interspecific effect of cues left behind by maggots and implications in their aggregation. *Scientific Reports*, 8, 2844. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-21316-x>
- Fox, J., Friendly, G.G., Graves, S., Heiberger, R., Monette, G., Nilsson, H., Ripley, B., Weisberg, S., Fox, M.J. and Suggests, M.A.S.S., 2007. The car package. *R Foundation for Statistical Computing*, 1109.
- Gibbs, M., Lace, L. A., Jones, M. J., & Moore, A. J. (2004). Intraspecific competition in the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*: Effect of rearing density and gender on larval life history. *Journal of Insect Science*, 4:16. <http://www.insectscience.org/4.16>
- Goodbrod, J. R., & Goff, M. L. (1990). Effects of Larval Population Density on Rates of Development and Interactions between Two Species of *Chrysomya* (*Diptera: Calliphoridae*) in Laboratory Culture. *Journal of Medical Entomology*, 27, 338–343. <https://doi.org/10.1093/jmedent/27.3.338>
- Goulson, D., & Cory, J. S. (1995). Responses of *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae) to Crowding: Interactions with Disease Resistance, Colour Phase and Growth. *Oecologia*, 104, 416–423. <http://www.jstor.org/stable/4221128>
- Gourevitch, E. H. Z., & Shuker, D. M. (2021). Environmental Correlates of Sexual Signaling in the *Heteroptera*: A Prospective Study. *Insects*, 12, 1079. <https://doi.org/10.3390/insects12121079>

- Gupta, A. P., & Lewontin, R. C. (1982). A Study of Reaction Norms in Natural Populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution*, 36, 934–948.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1982.tb05464.x>
- Hilker, M., & Fatouros, N. E. (2015). Plant responses to insect egg deposition. In *Annual Review of Entomology* (Vol. 60, pp. 493–515).
<https://doi.org/10.1146/annurev-ento-010814-020620>
- Hoffmann, K. H., Dettner, K., & Tomaschko, K. (2006). Chemical Signals in Insects and Other Arthropods: From Molecular Structure to Physiological Functions. *Physiological and Biochemical Zoology*, 79, 344–356.
<https://doi.org/10.1086/499991>
- Honěk, A. (1993). Intraspecific Variation in Body Size and Fecundity in Insects: A General Relationship. *Oikos*, 66, 483–492. <https://www.jstor.org/stable/3544943>
- Jakobsson, J., Henze, M. J., Svensson, G. P., Lind, O., & Anderbrant, O. (2017). Visual cues of oviposition sites and spectral sensitivity of *Cydia strobilella* L. *Journal of Insect Physiology*, 101, 161–168.
<https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2017.06.006>
- Javoš, J., Molleman, F., & Tammaru, T. (2011). Quantifying income breeding: Using geometrid moths as an example. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 139, 187–196. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2011.01120.x>
- Jayanthi, P. D. K., Kempraj, V., & Ravindra, M. A. (2020). Lepidopteran webber, *Orthaga exvinacea* oviposits amidst conspecific colonies: A social facilitation gone unnoticed. *Current Science*, 119, 823–830.
<https://doi.org/10.18520/cs/v119/i5/823-830>
- Karlson, P., & Butenandt, A. (1959). Pheromones (ectohormones) in insects. *Annual review of entomology*, 4, 39–58.

- Kingsolver, J. G., Shlichta, J. G., Ragland, G. J., & Massie, K. R. (2006). Thermal reaction norms for caterpillar growth depend on diet. *Evolutionary Ecology Research*, 8, 703-715.
- Klok C.J. and Chown S.L. 1999. Assessing the benefits of aggregation: thermal biology and water relations of anomalous emperor moth caterpillars. *Funct. Ecol.* 13: 417-427
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. B. (2017). **lmerTest** Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, 82. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Kuusk, K. (2020). Asustustiheduse mõju putukate elukäigule: kehasuuruse ja vastseea pikkuse reaktsiooninormid liblikalistel. Tartu Ülikool, Bakalaureusetöö
- LaRue, K. M., Clemens, J., Berman, G. J., & Murthy, M. (2015). Acoustic duetting in *Drosophila virilis* relies on the integration of auditory and tactile signals. *ELife*, 4, e07277. <https://doi.org/10.7554/eLife.07277>
- Lenth, R. V., Buerkner, P., Herve, M., Love, J., Miguez, F., Riebl, H., & Singmann, H. (2022). emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means (1.7.4-1) [Computer software]. <https://CRAN.R-project.org/package=emmeans>
- Leraut, P. (2009). Moths of Europe-Volume 2: Geometrid moths. Moths of Europe-Volume 2: Geometrid moths. (Kaudne viide)
- Mbata, G. N. (1990). Studies on the intraspecific larval interaction in a laboratory culture of *Plodia interpunctella* (Hubner) (*Lepidoptera: Pyralidae*) on two food media. *International Journal of Tropical Insect Science*, 11, 245–251. <https://doi.org/10.1017/S174275840001064X>
- Meister, H., Esperk, T., Välimäki, P., & Tammaru, T. (2017). Evaluating the role and measures of juvenile growth rate: latitudinal variation in insect life

- histories. *Oikos*, 126, 1726–1737.
- Michel, J., Ebert, D., & Hall, M. D. (2016). The trans-generational impact of population density signals on host-parasite interactions. *BMC Evolutionary Biology*, 16(254). <https://doi.org/10.1186/s12862-016-0828-4>
- Molleman, F., Javois, J., Esperk, T., Teder, T., Davis, R.B. & Tammaru, T. (2011) Sexual differences in weight loss upon eclosion are related to life history strategy in *Lepidoptera*. *Journal of Insect Physiology*, 57, 712–722. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2011.02.009>
- Mooring, M. S., & Hart, B. L. (1992). Animal Grouping for Protection from Parasites: Selfish Herd and Encounter-Dilution Effects. *Behaviour*, 123, 173–193. <https://www.jstor.org/stable/4535069>
- Mossadegh, M. S. (1980). Inter-and intra-specific effects of the mandibular gland secretion of larvae of the Indian-meal moth, *Plodia interpunctella*. *Physiological Entomology*, 5, 165–173. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1980.tb00223.x>
- Mugrabi-Oliveira, E., & Moreira, G. R. . (1996). Conspecific mimics and low host plant availability reduce egg laying by *Heliconius erato phyllis* (Fabricius) (Lepidoptera, Nymphalidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 13, 929–937. <https://doi.org/10.1590/s0101-81751996000400014>
- Nakahara, T., Horita, J., Booton, R. D., & Yamaguchi, R. (2020). Extra molting, cannibalism and pupal diapause under unfavorable growth conditions in *Atrophaneura alcinous* (Lepidoptera: Papilionidae). *Entomological Science*, 23, 57–65. <https://doi.org/10.1111/ens.12399>
- Nokelainen, O., Lindstedt, C., & Mappes, J. (2013). Environment-mediated morph-linked immune and life-history responses in the aposematic wood tiger moth. *Journal of Animal Ecology*, 82, 653–662. <https://doi.org/10.1111/1365->

[2656.12037](#)

Opare, L. o., Holm, S., & Esperk, T. (2022). Temperature-modified density effects in the black soldier fly: Low larval density leads to large size, short development time and high fat content. *Journal of Insects as Food and Feed*, 1–20.

<https://doi.org/10.3920/JIFF2021.0147>

Pavlushin, S. V., Belousova, I. A., Chertkova, E. A., Kryukova, N. A., Glupov, V. V., & Martemyanov, V. V. (2019). The effect of population density of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: *Erebidae*) on its fitness, physiology and activation of the covert nucleopolyhedrovirus. *EJE*, 116, 85–91.

<https://doi.org/10.14411/eje.2019.009>

Pener, M. P., & Simpson, S. J. (2009). Locust Phase Polyphenism: An Update.

Advances in Insect Physiology, 36, 4-66. <https://doi.org/10.1016/S0065->

[2806\(08\)36001-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)36001-9)

Piesk, M., Karl, I., Franke, K., & Fischer, K. (2013). High larval density does not induce a prophylactic immune response in a butterfly. *Ecological Entomology*, 38, 346–354. <https://doi.org/10.1111/een.12024>

Porter, J. (1998). The Colour identification guide to caterpillars of the British Isles. *Entomologists Record and Journal of Variation*, 110, 47-47. (Kaudne viide)

Renwick, J. A. A., & Chew, F. S. (1994). Oviposition behavior in Lepidoptera. *Annual review of entomology*, 39, 377-400.

Rivers, D. B., Thompson, C., & Brogan, R. (2011). Physiological trade-offs of forming maggot masses by necrophagous flies on vertebrate carrion. *Bulletin of Entomological Research*, 101, 599–611.

<https://doi.org/10.1017/S0007485311000241>

- Rosa, E., van Nouhuys, S., & Saastamoinen, M. (2017). The more the merrier: Conspecific density improves performance of gregarious larvae and reduces susceptibility to a pupal parasitoid. *Ecology and Evolution*, 7, 10710–10720. <https://doi.org/10.1002/ece3.3571>
- Sandre, S.-L., Kaasik, A., Eulitz, U., & Tammaru, T. (2013). Phenotypic plasticity in a generalist insect herbivore with the combined use of direct and indirect cues. *Oikos*, 122, 1626–1635. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00504.x>
- Sappington, T. W., & Showers, W. B. (1992). Lack of Translation of Density-Induced Morphological Polyphenism to Long-Duration Flight Behavior of Black Cutworm (*Lepidoptera: Noctuidae*). *Annals of the Entomological Society of America*, 85, 188– 42 194. <https://doi.org/10.1093/aesa/85.2.188>
- Shiojiri, K., & Takabayashi, J. (2003). Effects of specialist parasitoids on oviposition preference of phytophagous insects: Encounter-dilution effects in a tritrophic interaction. *Ecological Entomology*, 28, 573–578. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2003.00539.x>
- Sillen-Tullberg, B., & Leimar, O. (1988). The Evolution of Gregariousness in Distasteful Insects as a Defense Against Predators. *The American Naturalist*, 132, 723–734. <https://www.jstor.org/stable/2461931>
- Silva, F. W. S., Viol, D. L., Faria, S. V., Lima, E., Valicente, F. H., & Elliot, S. L. (2013). Two's a Crowd: Phenotypic Adjustments and Prophylaxis in *Anticarsia gemmatalis* Larvae Are Triggered by the Presence of Conspecifics. *PLOS ONE*, 8, e61582. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061582>
- Simpson, S. J., Despland, E., Hägele, B. F., & Dodgson, T. (2001). Gregarious behaviour in locusts is evoked by touching their back legs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98, 3895–3897.

<https://doi.org/10.1073/pnas.071527998>

Sisodia, S., & Singh, B. N. (2002). Effect of Temperature on Longevity and Productivity in *Drosophila ananassae*: Evidence for Adaptive Plasticity and Trade-Off Between Longevity and Productivity. *Genetica*, 114, 95–102.

<https://doi.org/10.1023/A:1014640604740>

Slone, D.H. & Gruner, S.V. (2007) Thermoregulation in larval aggregations of carrion-feeding blow flies (*Diptera; Calliphoridae*). *Journal of Medical Entomology* 44, 516–523.

Smith, S. D. (1969). The effects of crowding on larvae of the meal moth, *Ephestia kühniella*. *Journal of Experimental Zoology*, 170, 193–204.

<https://doi.org/10.1002/jez.1401700207>

Sokame, B. M., Malusi, P., Subramanian, S., Kilalo, D. C., Juma, G., & Calatayud, P.-A. (2022). Do the invasive Fall Armyworm, *Spodoptera frugiperda* (*Lepidoptera: Noctuidae*), and the maize lepidopteran stemborers compete when sharing the same food? *Phytoparasitica*, 50, 21–34.

<https://doi.org/10.1007/s12600-021-00952-6>

Söber, V., Sandre, S.-L., Esperk, T., Teder, T., & Tammaru, T. (2019). Ontogeny of sexual size dimorphism revisited: Females grow for a longer time and also faster. *PLOS ONE*, 14, e0215317. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0215317>

Zwaan, B. J., Bijlsma, R., & Hoekstra, R. F. (1991). On the developmental theory of ageing. I. Starvation resistance and longevity in *Drosophila melanogaster* in relation to pre-adult breeding conditions. *Heredity*, 66, 29–39.

<https://doi.org/10.1038/hdy.1991.4>

Tammaru, T., Esperk, T., & Castellanos, I. (2002). No evidence for costs of being large in females of *Orgyia* spp. (*Lepidoptera, Lymantriidae*): Larger is always better.

- Oecologia, 133, 430–438. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1057-7>
- Teder, T., Vellau, H., & Tammaru, T. (2014). Age and size at maturity: A quantitative review of diet-induced reaction norms in insects. *Evolution*, 68, 3217–3228. <https://doi.org/10.1111/evo.12518>
- Than, A. T., Ponton, F., & Morimoto, J. (2020). Integrative developmental ecology: A review of density-dependent effects on life-history traits and host-microbe interactions in non-social holometabolous insects. *Evolutionary Ecology*, 34, 659–680. <https://doi.org/10.1007/s10682-020-10073-x>
- Thiéry, D., Monceau, K., & Moreau, J. (2014). Larval intraspecific competition for food in the European grapevine moth *Lobesia botrana*. *Bulletin of Entomological Research*, 104, 517–524. <https://doi.org/10.1017/S0007485314000273>
- Uzsák, A., Dieffenderfer, J., Bozkurt, A., & Schal, C. (2014). Social facilitation of insect reproduction with motor-driven tactile stimuli. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1783), 20140325. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0325>
- Wang, Y., Harrison, R. L., & Shi, J. (2021). Effects of Rearing Density on Developmental Traits of Two Different Biotypes of the Gypsy Moth, *Lymantria Dispar* L., from China and the USA. *Insects*, 12, 175. <https://doi.org/10.3390/insects12020175>
- Warrant, E. J. (2017). The remarkable visual capacities of nocturnal insects: Vision at the limits with small eyes and tiny brains. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372, 20160063. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0063>
- Vellau, H., & Tammaru, T. (2012). Larval crowding leads to unusual reaction norms for size and time at maturity in a geometrid moth (Lepidoptera: Geometridae).

- European Journal of Entomology, 109, 181–186.
<https://doi.org/10.14411/eje.2012.024>
- Wen, J.-L.; Yuan, T.-Q.; Sun, S.-L.; Xu, F.; Sun, R.-C. (2014). Understanding the chemical transformations of lignin during ionic liquid pretreatment. *Green Chem.* 16, 181–190. <https://doi.org/10.1039/C3GC41752B>
- Williams, K. S., & Gilbert, L. E. (1981). Insects as Selective Agents on Plant Vegetative Morphology: Egg Mimicry Reduces Egg Laying by Butterflies. *Science*, 212, 467–469. <https://doi.org/10.1126/science.212.4493.467>
- Wilson, K., & Cotter, S. (2009). Density-Dependent Prophylaxis in Insects., Phenotypic Plasticity of Insects. *Science* <https://doi.org/10.1201/b10201-7>
- Wilson, K., Knell, R., Boots, M., & Koch-Osborne, J. (2003). Group Living and Investment in Immune Defence: An Interspecific Analysis. *Journal of Animal Ecology*, 72, 133–143. <http://www.jstor.org/stable/3505550>
- von Schmalensee, L., Hulda Gunnarsdóttir, K., Näslund, J., Gotthard, K., & Lehmann, P. (2021). Thermal performance under constant temperatures can accurately predict insect development times across naturally variable microclimates. *Ecology Letters*, 24, 1633–1645. <https://doi.org/10.1111/ele.13779>
- Wright, J., Bolstad, G. H., Araya-Ajoy, Y. G., & Dingemanse, N. J. (2019). Life-history evolution under fluctuating density-dependent selection and the adaptive alignment of pace-of-life syndromes. *Biological Reviews*, 94, 230–247.
<https://doi.org/10.1111/brv.12451>
- Wrona, F. J., & Dixon, R. W. J. (1991). Group Size and Predation Risk: A Field Analysis of Encounter and Dilution Effects. *The American Naturalist*, 137, 186–201. <https://www.jstor.org/stable/2462112>
- Välimäki, P., & Kaitala, A. (2007). Life history tradeoffs in relation to the degree of

- polyandry and developmental pathway in *Pieris napi* (Lepidoptera, Pieridae).
Oikos, 116, 1569–1580. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15733>.
- Välimäki, P., Kivelä, S. M., & Mäenpää, M. I. (2013). Temperature- and density-
dependence of diapause induction and its life history correlates in the geometrid
moth *Chiasmia clathrata* (Lepidoptera: Geometridae). *Evolutionary Ecology*, 27,
1217–1233. <https://doi.org/10.1007/s10682-013-9657-8>
- Xing, K., Sun, D., Zhang, J., & Zhao, F. (2021). Wide Diurnal Temperature Amplitude
and High Population Density Can Positively Affect the Life History of *Sitobion*
avenae (Hemiptera: Aphididae). *Journal of Insect Science*, 21, 6.
<https://doi.org/10.1093/jisesa/ieab011>
- Yang, F., Hu, G., Shi, J. J., & Zhai, B. P. (2015). Effects of larval density and food
stress on life-history traits of *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera:
Pyralidae). *Journal of Applied Entomology*, 139, 370–380.
<https://doi.org/10.1111/jen.12179>

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Kerli Kuusk,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose Asustustiheduse mõju võsavaksiku (*Hypomecis atomaria*) elukäigutunnustele, 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.

Kerli Kuusk

25.05.2022