

TARTU ÜLIKOOL  
LOODUS- JA TEHNOLOOGIATEADUSKOND  
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT  
ZOOLOOGIA OSAKOND  
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

**Ando Vaan**

**Putukate värvuse ja suuruse seosed: evolutsioonilise ökoloogia  
vaatenurk**

Bakalaureusetöö

Juhendajad: Juhan Javoiš

Siiri-Lii Sandre

**TARTU 2014**

# Sisukord

1. Sissejuhatus .....	3
2.1. Kehasuuruse suurenedes toimub krüpsise üleminek aposematismile .....	5
2.1.1. Signaali suurenemise mõju.....	5
2.1.2. Röövikute aktiivsemaks muutumise mõju.....	6
2.1.3. Kaitsevahendite paranemise mõju.....	8
2.1.4. Mitmeliigilised ja -populatsioonilised analüüsid .....	9
2.2. Kehasuuruse suurenedes suureneb krüpsise efektiivsus.....	10
2.3. Kehasuuruse suurenemisega muutub aposematism krüpsiseks.....	11
2.4. U-kujuline seos .....	12
3. Melaniini ja kehasuuruse seose.....	13
3.1. Suuruse ja tumeduse positiivne seos .....	13
3.2. Suuruse ja tumeduse negatiivne seos .....	15
4. Liigisisene signaliseerimine.....	16
4.1. Soosisene signaliseerimine.....	16
4.2. Sugudevaheline signaliseerimine .....	19
5. Termoregulatsioon .....	22
5.1. Putuka värvuse ja kehasuuruse mõju termoregulatsioonile.....	22
5.2. Termoregulatsiooni mõju liikide ökoloogiale .....	24
5.2.1. Levik areaali eri osades.....	24
5.2.2. Niši erinevused .....	24
5.2.3. Polüfenism .....	25
Järeldused.....	27
Kokkuvõte.....	30
The relations between colouration and size of insects: the perspective of evolutionary ecology.....	31
Tänuavaldus.....	32
Kasutatud allikad .....	33

## 1. Sissejuhatus

Värvus ja suurus on silmapaistvamad looma elukäiku mõjutavad tunnused. Kehasuurus on kesksel kohal elukäiguteoorias, kuna see on väga tugevalt seotud viljakusega (Blanckenhorn, 2000).

Ka suur osa putukate kehasuuruse uuringutest keskendub kohasuse seostele. On leitud, et kehasuurus korreleerub emastel nii munade arvuga (Tammaru jt., 1996; Wang jt., 2002) kui ka järglaste elujõulisusega (McLain ja Boromisa, 1987). Samuti on teada, et isaste paaritumistõenäosus suureneb kehasuuruse kasvuga nii isastevahelise konkurentsi kui ka emaste valiku kaudu (Wang, 2002; Blanckenhorn, 2005). Selle põhjal on järeldatud, et putukatel tasub senisest suuremaks kasvada, sest see suurendaks nende kohasust (Blanckenhorn, 2000). Kuna nad seda ikkagi ei tee, on avaldatud mitmeid uuringuid tegurite kohta, mis tasakaalustavad putukate kehasuuruse ja kohasuse vahelise tugeva korrelatsiooni (Blanckenhorn, 2000; Rimmel ja Tammaru, 2009).

Putukad kasutavad värvuskombinatsioone kaitseks röövloomade vastu, sest linnud, kes on uuringute kohaselt olulisemad putukate kiskjad kui lülijalgsed, toetuvad saagi leidmisel nägemismeelele (Grushecky jt., 1998; Drozdova jt., 2013). Kiskluse vähendamiseks kasutavad putukad värvuseid, mis jagatakse laias laastus kaheks: hoiatusvärvus ja varjevärvus. Varjevärvus ehk krüpsis on värvus, mille tulemusena väheneb tõenäosus, et looma märgatakse tema loomulikus keskkonnas (Stevens ja Merilaita, 2011). Hoiatusvärvuse ehk aposematismi all peetakse silmas värvide kombinatsioone, millega saakloom signaliseerib oma söödamatusest röövloomale (Poulton, 1890).

Hoiatus- ja varjevärvuse uuringud on keskendunud teguritele, mis mõjutavad seda, kumba neist strateegiatest tasub saakloomal kasutada. On näidatud, et värvuse valikut mõjutab käitumine nagu näiteks agregatsioon (Gamberale ja Tullberg, 1998; Riipi jt., 2001), paarumiskäitumine (Kotiaho jt., 1998) ja loomade aktiivsus (Valkonen jt., 2014). Olulist rolli mängib ka looma elukeskkond, sest mitmekesine keskkond vähendab looma silmatorkavust (Dimitrova ja Merilaita, 2010). Leitud on ka hoiatus- ja varjevärvuse seoseid suurusega (Gamberale ja Tullberg, 1998; Forsman ja Merilaita, 1999; Mänd jt., 2007).

Suuruse ja värvuse vastasmõju on väga tähtis uurida, sest tegemist on putukate ökoloogiat mõjutavate oluliste teguritega ning väga vähe on teada nende mõjust üksteisele. Värvuse ja suuruse vastasmõju kohta putukatel on avaldatud vähe artikleid ja suure osa ilmunud tööde

temaatikast moodustab nende kahe teguri mõju kisklusele. Avaldatud on ka töid, mis kirjeldavad putukate suuruse värvuse seoseid, kuid need on pigem üksikud käsitlused ega moodusta omaette uurimisvaldkonda. Seepärast tuginevad siinse bakalaureusetöö sisupeatükkide lõigud enamasti üksikuuringutele (*single case study*), mille põhjal esitan lühidalt empiiriliste uurimistööde või vaatluste kirjeldused, artikli autori järeldused ning käesoleva bakalaureusetöö autori järeldused.

Bakalaureusetöö eesmärk on saada ülevaade putukate suurust ja värvust uurivatest töödest ning selgitada välja putukate värvuse ja suuruse seoste võimalikud põhjused. Üks tähtis põhjus on valmistuda edaspidiseks teaduslikuks analüüsiks originaalandmete põhjal. Järgnevas analüüsiks on autor kogunud siklaste (*Cerambycidae*) andmestiku, mis hõlmab liike Maa eri piirkondadest. Võib oletada, et siklastel mõjutab suuruse ja värvuse seoseid suuresti kisklus, kuna need keskmise või väikese suurusega putukad on lindudele kergesti kättesaadavad. Kuna siklaste suurus varieerub laias ulatuses, võib kogutud andmestikku kasutada testimaks U-kujulise seose esinemisest värvuse ja suuruse vahel (sellest lähemalt kiskluse alapeatükis „U-kujuline seos“). Samas aga ei saa kindlasti välistada siklaste värvuse kujundamisel kõikvõimalike muude valikutegurite mõju, mistõttu on väga oluline saada ka nendest teguritest hea ülevaade.

Siinse töö põhiosa moodustav kirjanduse ülevaade on jagatud nelja peatükki (2.-5.), mis omakorda on jagatud kitsamate teemade kaupa alapeatükkideks. Teises peatükis vaatlens kiskluse mõju värvusele ja suurusele. Kiskluse ning kehavärvuse ja -suuruse seoste kohta putukatel on avaldatud mitmeid artikleid, kuid enamasti keskendutakse spetsiifilistele teemadele ega vaadata seoseid üldisemas plaanis: liikidevaheliselt ega kõrgemate taksonite tasandil. Kiskluse peatükk on jagatud neljaks alapeatükiks (2.1-2.4), vastavalt sellele, kas kehasuuruse suurenedes suundub värvus krüptiliselt aposemaatilisele või vastupidi. Alapeatükk 2.1 on omakorda jagatud alapeatükkideks, et eristada erinevaid valikutegureid, mille tõttu tasub eelistatult just suurtel putukatel kasutada aposematismi. Kolmandas peatükis toon välja uuringud, mis puudutavad putukate suuruse ja värvuse seose füsioloogilist tausta. Enamus neid uuringuid käsitleb levinud pigmendi – melaniini – sünteesiga seotud kulusid ning selle seoseid kehasuurusega. Tegemist on evolutsioonilise ökoloogia seisukohast olulise teemaga, sest mõnigi avaldatud uurimus viitab putuka kehasuuruse ja melaniinse värvuse vahel esinevale lõivsuhtele. Neljas peatükk baseerub artiklil, kus on näidatud või kirjeldatud suuruse ja värvuse vastasmõju liigisisesele signaliseerimisele. See teema on arusaadavuse hõlbustamiseks jagatud soosiseseks ja sugudevaheliseks signaliseerimiseks. Viies ehk viimane peatükk võtab kokku uuringud putukate värvuse ja suuruse mõjust termoregulatsioonile ning selle seostest liikide ökoloogiaga.

## 2.1. Kehasuuruse suurenedes toimub krüpsise üleminek aposematismile

### 2.1.1. Signaali suurenemise mõju

Nii suurus kui ka värvus on röövloomadele visuaalselt olulised märgid saagi kohta ja nende koosmõju on kindlasti tähtis saaklooma ärasöömise tõenäosust mõjutav tegur. Seega on röövloomad olulised suuruse ja värvuse kovarieerumist kujundavad loodusliku valiku tegurid.

Liblikaröövikutel on kehamõõtmete suurenemise koraal täheldatud värvuse muutumist varjevärvusest hoiatusvärvuseks. Üheks peamiseks põhjuseks, miks suurtel röövikutel tasub kasutada hoiatusvärvust, on see, et suuremal kehal on suurem kehapind, mis mahutab suuremaid ja seega silmatorkavamaid aposemaatilisi signaale. On näidatud, et kanatibud (*Gallus gallus domesticus*) ründavad aposemaatilise lutika *Tropidothorax leucopterus* kolmanda vastsejärgu vastseid suurema tõenäosusega kui neljanda vastsejärgu vastseid (Gamberale ja Tullberg, 1998). Autorid järeldavad, et linnud suudavad eristada samasuguse hoiatusvärvusega isendeid kuid, kuid erineva suurusega isendeid, ent ründavad pigem väiksemaid, kolmanda vastsejärgu isendeid, kelle aposemaatiline signaal pole nii hea, kui on neljanda vastsejärgu röövikutel.

Forsman ja Merilaita (1999) näitasid, et mustadel tiibadel suurte punaste laikudega tehislibleid ründavad kanatibud väiksema tõenäosusega kui samasuguseid, kuid väiksemate tiivalaikudega liblikeid. Tulemustest järeldasid autorid, et looduslik valik soosib suuremate aposemaatiliste elementidega isendeid. Peale selle võib teha oletuse, et suuremad aposemaatilised elemendid vajavad suurt kehapinda eksponeerimiseks, mis on olemas suurtel putukatel. Samas on kanatibudega tehtud katsete tulemusi riskantne üldistada looduses elavatele putuktoidulistele lindudele. Katses vabas looduses elavate rasvatihastega (*Parus major*) tehtud katses on siiski näidatud, et aposemaatiliste elementide suurenedes paraneb ka nende tõhusus signaliseerida röövloomale signaalikandja halbade omadustest (Lindstrom jt., 1999). Lindstrom jt. (1999) katses kasutati saakobjektina mandleid, mille pale oli märgitud erineva suurusega aposemaatiline signaal. Aposemaatilise signaaliga mandlite valik võimaldas kasutada rasvatihaseid, kuna see oli rasvatihaste jaoks uudne toiduobjekt, millega neil puudub looduses kokkupuude. Leidmiskatses märkasid linnud suuremate aposemaatiliste signaalidega mandleid kergemini, kui väiksemate aposemaatiliste signaalidega mandleid. Samas, kui mandleid oli enne hoitud klorokviini lahuses, mis annab mandlitele lindude jaoks ebameeldiva maitse, õppisid rasvatihased kiiresti hoiduma just suurte aposemaatiliste signaalidega mandlite söömisest. Väikeste aposemaatiliste signaalidega mandlite puhul ei täheldatud õpitud hoidumist (Lindstrom jt., 1999). Seega võib

oletada, et kuigi suured aposemaatilised röövikud võiksid kannatada suurenenud kiskluse all, sest aposemaatiline signaal suurendab nende silmatorkavust, soodustab tugev hoiatusvärvus lindude õppimiskiirust, mistõttu tasub kaitstud röövikutel suurema kehasuuruse puhul kasutada aposematismi.

Siiski on arutletud, kas suurem keha on hoiatusvärvustega putukatele kasulik pelgalt vaid tänu sellele, et võimaldab näidata suuremate mustrielementidega aposemaatilisi signaale, või mõjutab kehasuurus mingi muu teguri kaudu aposemaatilise signaali tugevust. Remmel ja Tammaru (2011) näitasid katsetega, et suuremaid aposemaatilisi (mustal taustal kollased hoiatusvärvuse laigud) tehiströövikuid, millel hoiatusvärvuse mustrielemendid suurenesid proportsionaalselt kehapiikkuse suurenemisega, ründavad rasvatihased väiksema tõenäosusega. Samas ei leitud seost kehasuuruse ja ründamistõenäosuse vahel tehiströövikutel, mille hoiatusvärvuse mustrielemendid olid konstantse suurusega sõltumata kehapiikkusest. Autorid järeldavad katsetulemustest, et aposemaatiliste signaalide tugevus on seotud kehasuurusega peamiselt seetõttu, et suurem keha võimaldab eksponeerida suuremaid mustrielemente ning isegi juhul, kui kehasuurus mõjutab hoiatusvärvuse tugevust *per se*, jääb selle mõju väikeseks.

Veel on leitud, et kanatibud, kel oli varasem kokkupuude lutika *Tropidothorax leucopterus* neljanda vastsejärgu vastsetega, ründasid esmakordsel nägemisel viienda vastsejärgu vastseid harvem kui kolmanda vastsejärgu vastseid. Kogemuseta kanatibud, kel polnud varasemat kokkupuudet ühegi selle lutikaliigi isendiga, ründasid nii suuremaid kui ka väiksemaid vastseid oluliselt suurema tõenäosusega kui varasema kogemusega tibud. Siiski ründasid ka kogemuseta tibud lutika viienda vastsejärgu vastseid harvem kui kolmanda vastsejärgu vastseid. Kanatibudega tehtud katsete põhjal on oletatud, et putuktoidulistel lindudel võib esineda eelneva kogemuse põhjal aposemaatilise signaali asümmeetriline üldistamine (*peak-shift*): kogenud lind ründab tugevama aposemaatilise signaaliga putukat väiksema tõenäosusega kui nõrgema signaaliga putukat (Gamberale ja Tullberg, 1996).

### **2.1.2. Röövikute aktiivsemaks muutumise mõju**

Värvuse üleminek krüptilisest aposemaatiliseks rööviku keha suurenedes ei pruugi alati olla seotud aposemaatiliste signaalide efektiivseks näitamiseks piisavalt suure kehapiinna saamise vajadusega, vaid muutustega rööviku käitumises. Näiteks lepa-noolöölase (*Acronicta alni*) rööviku värvus muutub üleminekul viimasesse vastsejärku maskeraadist [masquerade; krüpsisest erinev värvuse vorm, mille korral loom sarnaneb röövlooma jaoks ebahuvitava objektiga nagu taimeleht või puuoks (Stevens ja Merilaita, 2011)] hoiatusvärvuseks. Esimestes vastsejärgudes

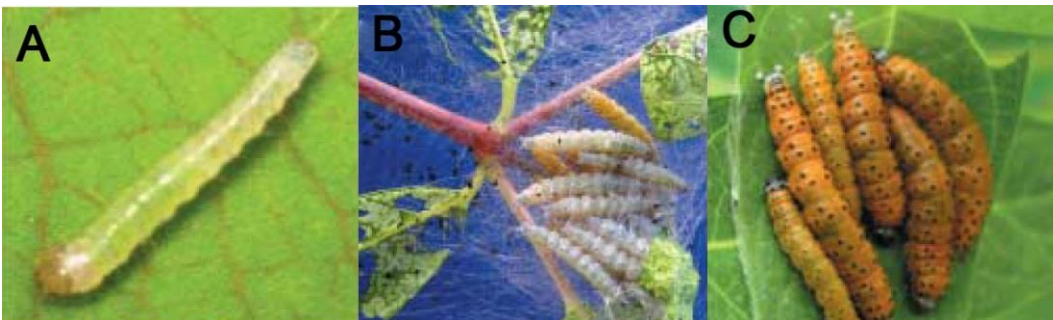
sarnaneb röövik linnu väljaheitega, kuid viimases järgus on rööviku kehal mustal taustal kollased triibud. Valkonen jt. (2014) leidsid, et lepa-noolöölase värvuse muutus on tingitud ilmselt kasvava aktiivsusega seotud suuremast silmatorkavusest: vastse suurenedes kasvab tema toiduvajadus ja seega peab ta toitumiseks sagedamini liikuma vanalt lehelt uuele. Lisaks peab viimase kasvujärgu vastne otsima maapinnal sobivat kohta nukkumiseks. Seega ei sobiks röövikule sarnanemine liikumatu väljaheitega, sest see ärataks röövloomadest huvi.

Autorid pakkusid välja veel kaks hüpoteesi, kuid kumbagi neist ei toetanud katsete tulemused. Esimese hüpoteesi kohaselt kasutavad noored röövikud maskeraadi, sest neil puuduvad keemilised kaitsemeetmed aposemaatilise signaali õigsuse tagamiseks, mis on olemas viimase kasvujärgu vastsetel. Selle hüpoteesi testimiseks purustati maskeraadi ja aposematismi kasutavad vastsed ning lisati neile pruuni toiduvärvi, et linnud ei eelistaks söömiskatses ühte teisele välimuse tõttu. Söömiskatses kasutatud sinatihaseid (*Cyanistes caeruleus*) ei näidanud eelistust kummagi purustatud vastse suhtes: linnud tarbisid röövikupastasid sarnasel hulgal. Samas raputasid linnud pärast röövikute maitsemist pead, mis viitab ebameeldivale maitsele. Selle põhjal järeldavad autorid, et röövikud on sõltumata vastsejärgust ebameeldiva maitsega (Valkonen jt., 2014).

Teine hüpotees pakub välja, et lepa-noolöölase rööviku esimesed neli vastsejärku ei suuda oma väikese kehapiinna tõttu kanda piisavalt suurt hoiatussignaali, mistõttu on otstarbekam kasutada kiskluse vähendamiseks maskeraadi. Selle hüpoteesi testimiseks korraldati nii laboratoorsed kui ka välikatseted. Laboratoorses katsetes ei erinenud rasvatihaste kõhklusae (viitab linnu valmidusele süüa vastset) enne aposemaatiliste ja maskeraadi kasutavate röövikute ründamist oluliselt. Kuid aposemaatilisi röövikuid rünnanud lindude kõhklusae varieerus suurel määral: 3 rasvatihast kõhklusid hoiatusvärvusega röövikuid rünnates kauem kui teised isendid (kuni 19 sekundit). Sarnast käitumise varieerumist ei täheldatud maskeraadi kasutavate röövikute ründamise puhul. Välikatse jaoks valmistati nelja eri tüüpi tehiseröövikuid: suur (48 mm pikk) aposemaatiline, väike (25 mm pikk) aposemaatiline, suur maskeraadiga ning väike maskeraadiga, mida eksponeeriti lindudele katseperioodi jooksul metsas põõsastes. Katse tulemused ei viidanud olulisele erinevusele eri tüüpi röövikute ründamissageduses kogu katseperioodi vältel. Leiti aga rühmadevaheline erinevus ründamissageduse muutumises aja jooksul: suve alguses rünnati enim suuri aposemaatilisi vastseid ning kõige vähem rünnati väikeseid maskeraadiga röövikuid. Olukord muutus vastupidiseks juuli lõpus, mil väikeseid maskeraadiga vastseid rünnati enim ning suuri aposemaatilisi röövikuid rünnati kõige vähem. Samas oli väikeste aposemaatiliste röövikute ründamismäär sarnane suurte maskeraadiga röövikute ründamismääraga, keda rünnati kogu katseperioodi vältel sarnasel hulgal. Tulemus viitab sellele, et väike kehasuurus ei kahanda lepa-

noolöölase aposemaatilise signaali tugevust. Sellest järeldavad autorid, et kehasuurus sisuliselt ei mõjuta värvuse muutumist maskeraadist aposemaatiliseks lepa-noolöölase röövikutel (Valkonen jt., 2014), ehkki korreleerub sellega.

Varjevärvuse üleminek hoiatusvärvuseks on ilmselt seotud aktiivsuse kasvuga ka näiteks rohuleediklaste *Uresiphita reversalis* ja *Saucrobotys futilalis* röövikutel (Bernays ja Montllor, 1989; Grant, 2007). Erinevalt eespool mainitud lepa-noolöölase röövikust valmistavad nimetatud liigid esimestes vastsejärkudes siidist varjendeid (*shelter*) kaitseks röövloomade eest. Kui vastsete toiduvajadus ja seega ka ringiliikumise vajadus kasvavad võrgendis elamiseks liialt suureks, muutub neil röövikutel kaitsestrateegia krüpsisest aposematismiks. *Uresiphita reversalis*'e vastne loobub pärast esimest vastsejärku siidist varjendist ning värvuse üleminek on järsk. Samas kasutavad *Saucrobotys futilalis*'e vastsed (Joonis 1) varjendit igas järgnevas vastsejärgus aina vähem ja seega saavutavad röövikud maksimaalseks hoiatusvärvuseks vajaliku oranži värvuserksuse alles viimaseks vastsejärguks (Grant, 2007). Aktiivselt ringiliikuvatel röövikutel on suhteliselt tihti täheldatud hoiatusvärvuse esinemist (Fitzgerald ja Peterson, 1988).



**Joonis 1.** Rohuleediklaste *S. futilalis* röövikute eri vastsejärgud: A - esimese ja teise vastsejärgu värvus, B - kolmanda ja neljanda vastsejärgu värvus, C - viienda vastsejärgu värvus. Fotod: Valkonen jt. (2014).

### 2.1.3. Kaitsevahendite paranemise mõju

Peale suurema kehapiinna, millel saab näidata tõhusaks hoiatusvärvuseks piisavalt suuri värvimustreid, võimaldab suurem keha ka paremaid muid kaitsemeetmeid lindude rünnakute vastu. Väike-kärbtiiva (*Polygonum c-album*) rööviku esimesed kolm vastsejärku kasutavad ilmselt katkestavat värvust [*disruptive colouration*; varjevärvuse alatüüp, milles kontrastsed mustrid keha pinnal raskendavad keha piirjoonte tuvastamist (Stevens ja Merilaita, 2011)] ning

alates neljandast vastsejärgust on röövikute värvusele omased aposematismi tunnused. Erinevalt esimesest kolmest vastsejärgust, on hilisemate järkude röövikute selgmisel poolel ogad. Nylin jt. (2001) näitasid katsetes kanatibudega, et ogad peletavad kiskjaid ja seega suurendavad vanemate vastsejärgude ellujäävust võrreldes nooremate vastsejärgudega. Autorite arvates muutub röövik varjevärvusest hoiatusvärvuseks pärast neljandat vastsejärku, sest nooremad röövikud ei suudaks kasvatada ogasid, mis kaitseksid neid röövloomade eest piisavalt efektiivselt ning seetõttu kasutavad esimesed kolm vastsejärku enda kaitsmiseks varjevärvust (Nylin jt., 2001).

Oluline roll on ka keemiliste kaitsemeetmete efektiivsusel, mis sõltuvad rööviku ja kiskja suurusel. Prokopova jt. (2010) näitasid, et rasvatihased ründavad suurema tõenäosusega aposemaatilisi punalutikaid (*Pyrrhocoris apterus*), kui sarnase eluviisiga, kuid väiksema suuruselga sinitihased (*Cyanistes caeruleus*). Ka varem on ka viidatud võimalusele, et suuremad linnud tarbivad suurema tõenäosusega hoiatusvärvust kasutavat saaki kui väiksemad linnud (Exnerova jt., 2003). Selle põhjenduseks on pakutud, et kui linnu ja saagi kehasuuruse suhe on väike, on võimalus, et aposemaatilise saagi söömisest tekib mürgitus, mistõttu tasub väikestel lindudel hoiduda hoiatusvärvusega putukatest (Prokopova jt., 2010). Selle põhjal võib oletada, et suurematel röövikutel tasub kasutada aposematismi, sest väiksemad linnud hoiduvad nende ründamisest kuna korraga sissesöödava mürgi kogus oleks liiga suur.

#### **2.1.4. Mitmeliigilised ja -populatsioonilised analüüsid**

Tunnustevahelisi seoseid saab uurida ka fülogeneetilist analüüsi või sellega analoogseid meetodeid kasutades. Siiani on putukate värvuse ja suuruse seoste kohta avaldatud vaid üks uurimus, milles kasutatakse liikidevahelist võrdlust. Nilsson ja Forsman (2003) oletasid, et suuremad liblikaröövikud kasutavad hoiatusvärvust, väiksemad röövikud seevastu varjevärvust. 578 liblikaliigi röövikute võrdleva fülogeneetilise analüüsi kohaselt ei erinenud aga aposemaatiliste tunnustega liblikaliikide vastsete keskmine pikkus krüptiliste tunnustega liikide vastsete omast (Nilsson ja Forsman, 2003). Samas uuringus tehtud analüüs, milles iga liiki vaadeldi kui iseseisvat andmepunkti, jättes fülogeneetilise suguluse arvestamata, ei näidanud samuti seost rööviku kehasuuruse ja värvuse vahel. Seose puudumist võib seletada teooria, mille kohaselt kaasneb hoiatusvärvusega röövikute kehasuuruse suurenemisega ka nende leitavuse (*detectability*) hõlbustamine, mis on vastukaaluks efektiivsemale röövloomade hoiatamisele (Mänd jt., 2007). Seetõttu ei pruugi aposematism olla suurematele röövikutele kasulik suurenenud kiskluse tõttu.

Suuruse ja värvuse seose puudumine Nillsoni ja Forsmani (2003) analüüsidest ei tähenda siiski, et looduses seos ei esine, kuna nende uurimuses on leitud mitmeid nõrku kohti. (Hagman ja Forsman, 2003) on töö vigadena välja toonud halvasti koostatud fülogeneesipuud, röövikute värvuse jaotamist vaid krüptiliseks või aposemaatiliseks (röövik ei pruugi olla alati maksimaalselt aposemaatiline või krüptiline), rööviku värvuse ja pikkuse info puudumine mõnede liikide puhul, mis tingib väikese valimi, ning info puudumist liikide käitumise kohta. Näiteks võib olla oluline, kas tegemist on üksiku või karjaeluviisiga liigiga, sest on näidatud, et grupiviisiline elu muudab aposemaatilise signaali efektiivsemaks (Gamberale ja Tullberg, 1998; Hunter, 2000).

Teisalt aga on eri populatsioonide suuruse ja värvuse seost võrreldes näidatud väikese kehasuuruse seost varjevärvusega Lõuna-Ameerikas elaval konnal *Oophaga pumilio* (*Dendrobatidae*, puukonlaste sugukond) (Rudh, 2013). Antud töö ühes analüüsis vaadeldi 18 populatsiooni esindajaid eraldiseisvate evolutsiooniliselt diskreetsete harudena. Teises analüüsis võeti 12 populatsiooni (18 populatsioonist võetud valim) analüüsis arvesse populatsioonide fülogeneetilist ajalugu. Mõlemad lähenemised kinnitasid, et punaste isenditega (aposematismile viitav värv) populatsioonide keskmine kehasuurus oli suurem kui roheline või tumesiniste (krüpsist kasutavad populatsioonid) konnade populatsioonide keskmisest suurusest. Suurema kehasuuruse ja hoiatusvärvuse seotust näitasid 21 puukonlase liigil ka Hagman ja Forsman (2003). Kuna funktsionaalses mõttes täidab konnade röövlooma seisukohalt värvus üsna samasugust rolli kui putukate oma, siis võib nende tulemuste põhjal teha oletusi ka putukate kohta. Võib oletada, et ka putukatel on suuremad liigid või arengujärgu aposemaatilised ja väiksemad krüptilised, kuid siiani pole seda suudetud mitmeliigilise uuringuga tõestada.

## **2.2. Kehasuuruse suurenedes suureneb krüpsise efektiivsus**

Erinevalt eeltoodud uuringutest on näidatud, et putuka keha suurenemisega ei kaasne alati üleminekut krüpsiselt aposematismile, vaid mõnikord hoopis krüpsis tugevneb. Krüpsise tugevnemist kehamõõtmete suurenedes on siiani leitud vaid katkestavat värvust kasutavatel sihktiivalistel.

Tirtsu *Acrida ungarica* emastel (65–75 mm valmikuna), kes on isastest (35–45 mm valmikuna) suuremad, on keha pinnal rohkem keha üldtooni suhtes kontrastselt värvunud triipe kui isastel, mis ilmselt raskendavad röövloomadel emaste märkamist (Pellissier jt., 2011). Sirtsu *Tetrix japonica* emastel on eesselja külgedel tumedad laigud, mis on katkestava värvuse funktsiooniga,

puududes enamusel isastest. Ka sellel liigil on emased isastest suuremad ja seega on pidanud emased parandama oma krüpsise efektiivsust. Seda tõestasid Tsurui jt. (2013) katsega, milles inimesed pidid ruudustikust otsima manipuleeritud *T. japonica* fotosid. Foto, millel kujutatud sirts oli emase suurune aga laikudeta, leiti üles kergemini (leidmisaja mediaan 2,8 sekundit) kui sama pilt, aga katkestavate laikudega (leidmisaja mediaan 6,4 sekundit) (Tsurui jt., 2013).

### **2.3. Kehasuuruse suurenemisega muutub aposematism krüpsiseks**

Leidub empiirilisi tõendeid, mis näitavad, et putukatel tasub keha suurusenedes minna hoiatusvärvuselt üle varjevärvusele. Laboratoorses katses on leitud rasvatihaste peal, et hoiatusvärvusega tehiströövikute silmatorkavus kasvab suurusega kiiremini, kui varjevärvusega tehiströövikutel (Mänd jt., 2007). Hoiatusvärvusega röövikute silmatorkavuse tugevamat korrelatsiooni kehasuurusega võrreldes varjevärvusega röövikutega on näidatud ka välikatsega (Remmel ja Tammaru, 2009).

Kuna on näidatud, et aposemaatilise rööviku silmatorkavusest tulenev kahju kasvab kiiremini kui peletava signaali suurenemisest tingitud kasu, on välja pakutud hüpotees, et esineb suuruse lävend, millest alates tasub suurtel röövikutel kasutada enda kaitseks aposematismi asemel krüpsist (Sandre jt., 2007). Nimetatud hüpoteesi aluseks on asjaolu, et aposematism ei suuda täielikult kaitsta putukat kõikide lindude eest – kogenematuses, äärmuslikust näljast tingitud riskivalmiduse või muu sarnase tõttu võidakse väga silmatorkavat saaklooma siiski rünnata (Exnerova jt., 2003; Endler ja Mappes, 2004). Seetõttu tasub suurtel röövikutel kasutada hoiatusvärvust, mis aitab jääda varjatuks kiskjate eest.

Suurtel putukatel on krüptilise värvuse eelist võrreldes aposemaatilisega näidatud tehiströövikutega tehtud välikatses, milles suuri krüptilisi röövikuid rünnati vähem kui sama suuri aposemaatilise värvusega röövikuid (Remmel ja Tammaru, 2009). Selles katses kasutati ka lühemaid, aga muidu sama välimusega tehiströövikuid, kuid tulemus oli vastupidine: krüptilistel röövikutel oli nokajälgi (viitab linnu rünnakule) rohkem kui aposemaatiliselt värvunud röövikutel. See näitab, et ründamise tõenäosust mõjutab just röövikute suuruse ja värvuse koosmõju, kuid mitte tõelisi röövikuid halvasti imiteerivate tehiströövikute värvus, mille tõttu linnud eelistaksid vaid ühe värvusevormiga röövikuid

Röövikute värvuse muutumist hoiatusvärvusest varjevärvuseks hilisemas vastsejärgus on täheldatud reaalistest liikidest näiteks kahel paabusilmal perekonnast *Arsenura*. *A.batesii*

röövikud muutuvad silmatorkavast täpilisest (*mottled*) pruunist ja rohelisest krüptiliseks roheliseks, kuid röövikute käitumine jääb samaks (Costa jt., 2003). *A. armida* vastsete keha katavad on esimeses kahes vastsejärgus kogu ulatuses kollased ja mustad ristvöödid. Alates kolmandast vastsejärgust vöödid tumenevad ning kollased ristvöödid muutuvad kitsamaks, mis annab vastsetele vähem aposemaatilise värvuse. Koos värvuse muutusega teiseneb ka *A. armida* röövikute käitumine: nad lõpetavad grupiviisilise söömise ning söövad kuni nukkumiseni solitaarselt (Costa jt., 2001; Costa jt., 2003). Ilmselt soodustab üleminek agregatsioonilt solitaarsusele krüptilist värvust, vähendades röövikute leitavust.

## 2.4. U-kujuline seos

Sobilik värvus kiskluse vähendamiseks sõltub putuka kehasuurusest. Katsetega on näidatud, et aposemaatilise signaali tugevus kasvab putuka kehasuuruse kasvuga (Gamberale ja Tullberg, 1998; Forsman ja Merilaita, 1999; Lindstrom jt., 1999). Teisalt leidub empiirilistel uuringutel põhinevaid andmeid, et teatud kehasuurusest tasub putukatel pigem jälle kasutada krüpsist aposematismi asemel (Remmel ja Tammaru, 2009). Seega on alles hiljuti välja pakutud üldine hüpotees, et keskmise kehasuurusega putukatel tasub kasutada hoiatusvärvust, kuid väikesed ja suured peaksid kasutama varjevärvust (Sandre jt., 2007). Väikestele putukatele ei sobi aposematism, kuna nad ei suuda piisava efektiivsusega signaliseerida oma söödamatusest. Suurtele putukatele muudab aposematismi sobimatuks suurenenud silmatorkavusest tulenev kahju. Värvuse ja suuruse seesugust kovarieerumist, mille korral krüpsis muutub aposematismiks ning seejärel jälle krüpsiseks, nimetatakse siin töös U-kujuliseks seoseks.

Sellist värvuse vaheldumist ühe liigi piires võib näha viljapuu-tupslasel (*Orgyia antiqua*) (Sandre jt., 2007). Viljapuu-tupslase esimese kolme kasvujärgu vastsed sarnanevad oma värvuselt ilmselt linnu väljaheitele ning on üldtoonilt tumedad. Alates neljandast vastsejärgust tekivad väljapaistavad selgmised karvatutid (igal vastsejärgul on oma domineeriv karvatuttide värvus), mis muudavad vastse värvuse varjevärvusest hoiatusvärvuseks. Isased röövikud on vastseperioodi lõpuni värvunud aposemaatiliseks, aga kuna emased vastsed kasvavad ühe või kahe kasvujärgu võrra suuremaks kui isased, ületavad nad ilmselt lävendi, mil tasub olla jälle krüptiline. Seetõttu asenduvad emaste kollased karvatutid viimastes vastsejärgudes sageli pruunidega, muutes värvuse krüptilisemaks (Sandre jt., 2007).

### 3. Melaniini ja kehasuuruse seose

#### 3.1. Suuruse ja tumeduse positiivne seos

Seos suuruse ja värvuse vahel võib tekkida ka ilma, et oleks otseselt adaptiivne, see tähendab suurematel putukatel tasuks olla teise värvusega kui väiksematel. Näiteks võib kolmas tegur mõjutada samaaegselt suurust ja värvust, mistõttu esineb suuruse ja värvuse seos. Üheks selliseks teguriks on näiteks putukatele kättesaadava lämmastiku hulk. Nevo ja Coll (2001) näitasid laboratoorses katses, et lämmastikväetisega väetatud puuvilla taimedel kasvanud lehetäid *Aphis gossypii* olid suuremad, tumedamad ning viljakamad võrreldes lehetäidega, kes kasvasid lämmastikväetiseta puuvilla taimedel. Veel on teada, et looduses halbades tingimustes kasvavad *A. gossypii* isendid, keda kutsutakse kollasteks kääbusteks (*yellow dwarf*), on väiksemad ja vähem tumedad kui heades tingimustes kasvavad liigikaaslased (Watt ja Hales, 1996).

Lämmastiku kontsentratsioon varieerub taimedes. Näiteks floemis, millest lehetäid toituvad, on lämmastiku kontsentratsioon madal (Mattson, 1980). Seega on arusaadav, miks lämmastiku, mis on mitmete biomolekulide nagu näiteks nukleiinhapete ja aminohapete koosseisus, hulk taimedes mõjutab herbivoorsete putukate kohasust (Douglas, 1993 viidatud Nevo ja Coll, 2001 järgi). Antud juhul suurendas lämmastiku hulk kehamõõtmeid ja viljakust.

Lämmastikväetisega väetatud taimedel kasvanud lehetäide tumedam värvus on ilmselt tingitud suurenenud melaniini hulgast lehetäide kutiikulis, sest melaniin kui olulisemaid pigmente putuka kutiikulis põhjustab tumedat värvust (Chapman, 2006). Melaniini sünteesi algstaadiumi reguleerib selgrootutel ensüüm fenooloksüdaas (Cerenius ja Soderhall, 2004). Fenooloksüdaasi substraat on aminohape türosiin, mis sünteesitakse aminohapest fenüülalaniinist. Kuna putukad ei suuda ise fenüülalaniini sünteesida (Chapman, 2006), peavad nad saama vajaliku fenüülalaniini toidust, mistõttu on toidus sisalduv fenüülalaniin melaniini sünteesi limiteeriv faktor (Siva-Jothy, 2000). Peale selle on melaniin lämmastikurikas ühend ja vajab suure hulga lämmastiku investeerimist, mis muudab ta putukatele kulukaks (Gonzalez-Santoyo ja Cordoba-Aguilar, 2012). Kuna melaniin on seotud putukate immuunsüsteemi ja kaitsega UV-kiirguse vastu (Prokkola jt., 2013), on putukatel kasulik investeerida võimalusel melaniini tootmisesse, kuna see tõstab nende kohasust.

Ilmselt on lämmastikväetisega väetatud puuvilla taimedel kasvatatud lehetäid tumedamad tänu sellele, et neil on ligipääs suuremale lämmastiku hulgale ja nad saavad seega toota rohkem melaniini. Nõnda on antud juhul lehetäi suuruse ja tumeduse positiivne korrelatsioon ilmselt

tingitud füsioloogilistest põhjustest ega pole otseses põhjuse tagajärje seoses. Kehavärvuse kasutamise *handicap*-signaalina võib välistada, sest nii nagu teisedki lehetäid, sigib *A. gossypii* enamasti partenogeneetiliselt ning suguline sigimine esineb areaali põhjapoolsetel aladel (internetiallikas 1) ebasobivates ilmastikutingimustes. Nevo ja Colli (2001) uuring tehti Iisraelis, kus *A. gossypii* paljuneb ilmselt ainult partenogeneetiliselt. Seega on vähetõenäoline, et sealsetes populatsioonides oleks värvus kui kulukas *handicap*-tunnus püsima jäänud, isegi kui see algpopulatsioonis oli olemas

Erinevalt lehetäist on rändtirtsul (*Locusta migratoria*) näidatud positiivset korrelatsiooni ainult vastkoorunud vastsete suuruse ja tumeduse vahel (Hamouda jt., 2011). Karjavormil on positiivne korrelatsioon tugevam kui solitaarsel vormil.

Karjavormi tugevam suuruse ja värvuse korrelatsioon on ilmselt seotud sellega, et tirtsude suurenenud arvukus võib luua soodsad tingimused parasiitide levikuks. Kuna tumedam värvus on tingitud melaniinist, mis on seotud immuunsüsteemiga (Prokkola jt., 2013), on tumedamatel isenditel efektiivsem kaitsevõime parasiitide vastu. Peale selle kooruvad karjavormi vastsed ebasoodsates tingimustes, mis on tirtsude karjavormi minemise eelduseks, ja seega peavad näiteks taluma nälga või parasiitide suurenenud survet. Järelikult on emastel adaptiivne suure asustustiheduse korral investeerida võimalikult palju järglaste kvaliteeti ning muneda seega suuri mune (Hamouda jt., 2011). Võib järeldada, et mida suurem on muna seda rohkem on seal lämmastikku, mida läheb vaja melaniini ja muude biomolekulide sünteesiks. Seega kooruvad suurematest munadest suuremad ja tumedamad vastsed.

Samas elavad solitaarse vormi isendid üksteisest eraldi, mille tõttu ei toimu isendite agregatsiooni (Whitman jt., 2008), mis võiks suurendada parasiitide arvukust. Seega ei pea solitaarse vormi vastsed olema nii hea immuunsüsteemiga ega omama karjavormi vastsetega samaväärset melaniini hulka. Kuna solitaarse vormi vastsete elutingimused on võrreldes karjavormiga soodsamad, võib eeldada, et just tänu sellele on solitaarse vormi noored vastsed väiksemad kui karjavormi vastsed (Hamouda jt., 2011). See on ka ilmselt põhjuseks, miks solitaarse vormi emased investeerivad järglaste kvantiteeti kvaliteedi arvel.

Samuti on vastsete suuruse ja tumeduse korrelatsiooni täheldatud kõrbetirtsul (*Schistocerca gregaria*), kelle bioloogia sarnaneb rändtirtsu omaga: esineb solitaarne vorm ja karjavorm (Tanaka ja Maeno, 2008). Maeno ja Tanaka (2009) näitasid, et kõrbetirtsu vastsete suurus ja tumedus on seotud muna suurusega. Autorid muutsid manipuleerimisega (rebu hulga või veesisalduse vähendamine) väiksemad suured munad, millest peaksid kooruma vaid suured ja

tumedad vastsed, leides, et mida väiksemaks muudeti muna, seda väiksem ja heledam oli sealt koorunud vastne.

### 3.2. Suuruse ja tumeduse negatiivne seos

Uuritav seos ei pruugi putukatel tekkida mitte ainult seetõttu, et suurus ja kasv sõltuvad koos mingist tegurist vaid võib tuleneda putukate füsioloogia omapärasest. Uitöölase *Spodoptera littoralis* röövikutel on asustustihedusest sõltuv värvi polüfenism [sama genotüübi põhjal tekib keskkonnatingimuste varieerudes mitu erinevat fenotüüpi (Bohart ja Menke, 1977)]. Väikese asustustiheduse korral (solitaarne vorm) on vastsed värvunud helepruunilt või hallilt ning kõrge asustustiheduse korral (karjavorm) on röövikud tumepruuni või musta värvusega (Cotter jt., 2004). Lee ja Wilson (2006) näitasid, et uitöölase *S. littoralis* solitaarse vormi kuuenda vastsejärgu röövikutel korreleerub kehakaal negatiivselt tumedusega, mis on omakorda seotud kutiikulis ladestunud melaniini hulgaga. Sellist seost ei leitud karjavormi röövikutel. Autorite arvates on solitaarse vormi röövikute suuruse ja tumeduse negatiivne korrelatsioon tingitud melaniinigraanulite hajumisest kutiikuli pindala suurenedes. Liblika röövikute kutiikuli pindala suureneb vastsejärgu käigus kehamõõtmete suurenemisega (Chapman, 2006). Kuna putukad ladestavad melaniini kutiikulisse enne kestumist (Curtis jt., 1984 viidatud Lee ja Wilson, 2006 järgi), väheneb pärast kestumist väheneb melaniini hulk pindalaühiku kohta kutiikuli pindala suurenemise tõttu. Seega heleneb rööviku värvus heledamaks proportsionaalselt keha pindala suurenemisega.

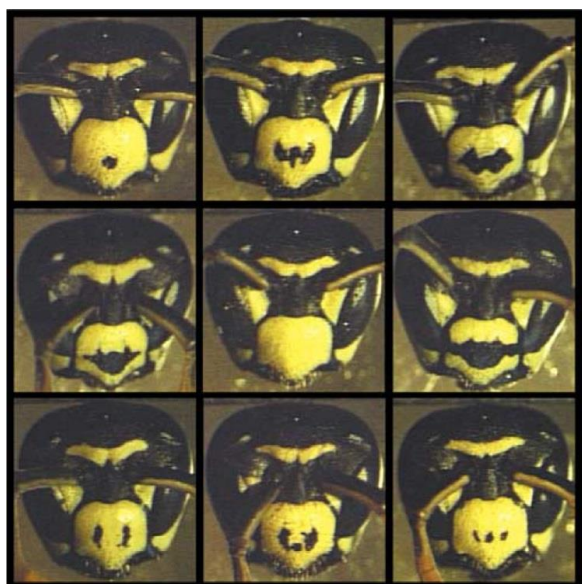
Kuna nii putukate kasvuks kui ka melaniini sünteesiks läheb vaja lämmastikku, on putukate kasv ja melaniini tootmine lõivsuhtes. Uitöölase *S.littoralis* puhul on veel teada, et heledamalt värvunud solitaarse vormi vastsed on ka suuremad kui tumedalt värvunud karjavormi esindajad (Lee ja Wilson, 2006). Samasugust solitaarse ja karjavormi kaaluerinevust on täheldatud perekonna uitöölase teisel esindajal *S. exempta* (Gunn, 1998). Lee ja Wilson (2006) pakkusid välja, et karjavormi väiksemad mõõtmed võrreldes solitaarse vormiga on tingitud lõivsuhtest lämmastiku rikka melaniini sünteesi ja rööviku kasvu vahel.

## 4. Liigisisene signalseerimine

### 4.1. Soosisene signalseerimine

Üks putukate värvuse ja suuruse kovarieerumisi on nende kahe teguri kasutamine liigisisel suhtlusel. Neid seoseid kirjeldavad tööd on pigem vaatluste juhuslikud kõrvaltulemused pakkudes, sellegipoolest huvi, sest kõik siiani teadaolevad juhud kirjeldavad signalseerimist, mis mõjutab otseselt või kaudselt sigimiskäitumist ja seega signalseerija kohasust.

Enamus värvuse ja kehasuuruse uuringutest keskendub samast soost isendite vahelisele signalseerimisele. Kärjeherilase *Polistes dominulus* näokilpe (*Clypeus*) katab must muster kollasel taustal, mis varieerub isenditi (Joonis 2). Tibbettsi ja Dale'i (2004) uuringu järgi esineb positiivne korrelatsioon *P. dominulus*'e asutajaemade (*foundress*; viljastatud emad, kes kevadel panevad aluse uuele perele) näo laiuse ning näokilbil olevate mustade laikude arvu, osakaalu ja laikude ebasümmeetrilisuse (*badge brokenness*) vahel. Näo laius on tugevas korrelatsioonis keha teiste mõõtmetega, kaasa arvatud keha pikkusega. Kärjeherilase *P. dominulus* näomärkide kvaliteedi (siin ja edaspidi: näokilbi musta värvuse osakaal ning mustade laikude hulk ja ebasümmeetrilisus) ning kehasuuruse positiivset korrelatsiooni on näidatud hiljem ka töölistel (Tibbetts, 2006).



**Joonis 2.** Kärjeherilase *P. dominulus* näokilpidel oleva mustri varieerumine. Fotod: Tibbetts ja Dale (2004).

Tibbettsi ja Dale'i (2004) kohaselt näitavad näomärgid (kasutan seda terminit näokilbi mustade laikude kohta) herilase sotsiaalset staatust pesas: kvaliteetsemate näomärkidega isendid on

kõrgemal sotsiaalsel positsioonil. Sotsiaalse staatuse kindlakstegemiseks pandi kaks samas suuruses asutajaema kokku ning vaadeldi kumb saavutab dominantsi teise üle. Domineerimine saavutati, kui alfaemased (domineerijad) ronisid beetaemaste (alluvad) peale. Selgaramimine viitab sellele, et asutajaemad kehtestasid omavahel hierarhia (Tibbetts ja Dale, 2004).

Näomärkide ausus signaalina ei tulene ilmselt sellest, et neid oleks füsioloogiliselt kulukas toota (näokilbil olev melaniini hulk moodustab vaid paar protsenti kogu keha katvast melaniinist) vaid tõenäoliselt sellest, et nendega kaasnevad sotsiaalsed kulud, mis avalduvad käitumises. Tegemist on ilmselt staatuse märgiga (*badge of status*) ehk signaalivormiga, mis näitab isendi konkurentsivõimet (Strassmann, 2004; Tibbetts ja Dale, 2004). Tibbetts ja Dale (2004) suurendasid näomärkide ebasümmeetrilisust pooltel emastel (nn sohitegijad) ning vaatlesid, kuidas nendele reageerivad muutmata näomärkidega emased. Sohitegijatele ronisid pärast domineerimise saavutamist alfaemased rohkem selga kui neile emastele, kelle märke muudeti nii, et signaali tugevus jäaks samaks. See tulemus osutab, et suurendatud märkidega kaasnevad kulud, näiteks suurenenud vigastusohuna.

Näomärkidega aus suhtlemine on oluline, kuna talve üle elanud asutajaemad panevad kevadel uuele pesale aluse tihti mitmekesi, millega kaasneb võitlus sotsiaalse staatuse pärast. Sotsiaalne staatus määrab, mil määral saab asutajaemane sigida, kui palju saab süüa, kui palju peab tööd tegema ning kui suure tõenäosusega saab kuningannaks (suurima munemisõigusega emane, kes muneb üle 90 protsendi munadest) (Seeger, 1991; Cervo jt., 2008).

Erinevalt eespool mainitud uuringutest on herilase *P. dominulus* näomärkide ja kehasuuruse seose kohta saadud ka vastupidiseid tulemusi. Tibbetts ja Curtis (2007) näitasid negatiivset korrelatsiooni näomärkide kvaliteedi ja kehasuuruse vahel. Lisatoidetud pesadest sirgusid kvaliteetsemate näomärkidega isendid, nad aga olid väiksemad kui kontrollpesade isendid, kes lisatoitu ei saanud. Samas oli lisatoitu saanud pesades rohkem isendeid kui kontrollpesades. Autori tõlgenduse kohaselt tasub herilastel headel aastatel panustada suurde järglaste arvu aga halvadel aastatel kasvatada vähesel arvul kehvadele keskkonnatingimustele paremini vastupidavaid suuremaid järglasi. Seega järeldati, et herilase *P. dominulus* näomärgid ei signaliseeri ilmselt mitte kehasuurust nagu eelnevalt arvati (Tibbetts ja Dale, 2004), vaid on seotud mingite muude sotsiaalset staatust mõjutavate faktoritega nagu näiteks isendi toitumus vastsena (Tibbetts ja Curtis, 2007). Ilmselt erinevad antud uuringus saadud tulemused eelnevalt mainitud uuringutest, sest võrreldi erinevates tingimustes kasvanud herilasi. Varasemad uuringud (Tibbetts ja Dale, 2004; Tibbetts, 2006) kasutasid katseobjektidena loodusest pärit mõjutamata isendeid. Need isendid võisid kasvada halvades tingimustes, mistõttu herilaspere panustas

järglaskonna kvantiteedi asemel kvaliteeti ja seega moodustasid järglaskonna suured herilased, kel näomärkide kvaliteet on seotud kehasuurusega. Tibbetts ja Curtis (2007) muutsid aga oma katses kärjeherilaste elutingimused soodsaks, mistõttu järglaskond koosnes väikestest, aga kvaliteetsete näomärkidega isenditest.

Eelnevad uuringud (kõik siiani mainitud *P. dominulus*'t puudutavad tööd) tehti Põhja-Ameerikast kogutud *P. dominulus*'e peredega, kuid liik pärineb Euroopast (Johnson ja Starks, 2004). Cervo jt. (2008) ei leidnud Itaaliast pärit isenditel statistiliselt olulist korrelatsiooni näomärkide kvaliteedi ja kehasuuruse vahel. Tõepoolest, ka Tibbettsi ja Dale'i (2004) uuringus oli näomärkide ja kehasuuruse seos väga nõrk (seletab ära vähese osa varieeruvusest) (Strassmann, 2004). Cervo jt. (2008) pakuvad välja, et näomärkidel pole otsest seost kehasuuruse ega sotsiaalse staatusega. Tegemist on äratundmissignaaliga, mis võimaldab isenditel üksteist tuvastada ja meelde jätta isendite võitlusvõimekust (*fighting ability*) pere arengu algstaadiumis, mil isendeid on peres vähe ja asutajaemad panevad paika sotsiaalset staatust. Siiski leidsid autorid, et suurus on usaldusväärne sotsiaalse positsiooni indikaator, kuna see on seotud isendi võitlusvõimekusega (Cervo jt., 2008). Seega võib oletada, et pere sotsiaalne struktuur ei säili mitte seetõttu, et herilased suudavad teise isendiga kohtudes näha tema näokilbilt võitlusvõimekust, vaid seetõttu, et isend mäletab teise isendi võitlusvõimekust.

Sarnaselt kärjeherilasega on teada üks mesilase liik, mille emased ilmselt kasutavad suuruse ja värvuse seost sotsiaalse staatuse paika panemiseks. Miyanaga jt. (1999) leidsid mesilase *Lasioglossum apristum* eusotsiaalsete populatsioonide asutajaemadel seose suuruse ja tagakeha tergiitide (ülemised tagakeha katvad skeletiniseerunud plaadid) värvuse vahel. Suurematel isenditel on tergiidid värvunud mustalt ja väiksematel helepunaselt värvunud. Mesilasel *L. apristum* esineb sotsiaalne polümorfism: põhja pool ja suurematel kõrgustel elavatel populatsioonidel esineb solitaarne elutsükkel ning madalamal ja ekvaatorile lähemal elavatel populatsioonidel eusotsiaalne eusotsiaalne (pesades esinevad töölised) elutsükkel (Sakagami ja Munakata, 1966 viidatud Miyanaga jt., 1999 järgi; Miyanaga jt., 1999). Kirjanduses ei leidu informatsiooni selle kohta kas ka solitaarsel vormil esineb selline seos kehasuuruse ja tagakeha tergiitide vahel.

Tumedam tagakeha värvus näitab ilmselt emase kvaliteeti, sest must värvus on tingitud melaniinist, mida on kulukas toota. Kui eeldada, et mesilasel *L. apristum* esineb mitme emase poolt pesa loomist (Miyanaga jt., 1999), mida on oletatud mesilase *L. apristum* lähedaste liikide puhul (Sakagami ja Hayashida, 1961 viidatud Miyanaga jt., 1999 järgi; Packer, 1986 viidatud Miyanaga jt., 1999 järgi), võib seda pidada signaaliks, mille alusel pannakse paika sotsiaalne

positsioon emaste vahel uues pesas. Melaniini, mille aususe tagab tema sünteesi kulukus, hulgast sõltuva signaliseerimisega saaks vältida võitlustega kaasnevaid kahjustusi, mis võiksid osutada surmavaks.

Putukatel on leitud ka teisi ilmselt liigisisese signaliseerimisega seotud seoseid suuruse ja värvuse vahel. Kaevurherilase *Bembecinus* isastel on kindlaks tehtud kehasuurusest sõltuv värvi polüfenism. Oneill ja Evans (1983) leidsid, et liigi *B. quinquespinosus* väiksemad isased on enamasti musta põhitooniga ja valge mustriga ning suuremad isased kollase põhitooniga, millel esinevad mustad laigud. Nende kahe tüübi vahel esineb kontiinum erineva suuruse ja värvusega üleminekuastmeid. Kaevurherilase *B. quinquespinosus* emased teevad oma pesa, milles eelnukk elab talve üle, liivastele aladele. Kevadel eelnukud nukkuvad ning isased kooruvad emastest varem. Peale eespool mainitud värvuse ja suuruse variatsioonile esineb erinevus ka isaste sigimiskäitumises. Suuremad ja kollaselt värvunud isased otsivad eelmise aasta pesade juures talvitunud emaseid, et need nukuhällist välja kaevata. Kui väljakaevatud emase juures on mitu isast siis järgneb väljakaevamisele võitlus paaritumisõiguse pärast, mille uuringu enamasti võidab enamasti võidab suurim isane. Väiksemad ja mustad isased patrullivad aga eelmise aasta sigimiskohtade lähedastel aladel, et püüda kinni nukuhällide juurest lahkuvaid emaseid, kes pole veel viljastatud. Väikeste isaste sigimiskohtadest eemaloleku põhjuseks peavad autorid isaste väikest kasvu, mistõttu nad ilmselt ei suuda võidelda emaste pärast suurte ja kollaste isastega nukuhällide juures (Oneill ja Evans, 1983). Oneill ja Evans (1983) pakuvad välja, et kollane värvus funktsioneerib termoregulatsioonil, sest see soojeneb Päikese käes aeglasemalt võrreldes musta värvusega. Nukuhällid, mille juures suured ja kollased isased veedavad kaua aega, asuvad päikesele avatud liivastel aladel, kus maapinnatemperatuur võib ulatuda 50 °C-ni. Oneill ja Evans (1983) ei paku välja suuruse ja värvus seost seletavat teooriat, vaid teoretiseerivad, et see on seotud isaste erinevate sigimiskäitumistega. Eelneva info põhjal võib püstitada hüpoteesi, et kui kollane värvus talitleb peale termoregulatsiooni kas staatusemärgina või *handicap*- signaalina, saavad isased hinnata oma vastaste suurust ja seega võimalusi võitluses paaritumisõiguse eest. Sel juhul saaksid isased hinnata oma võiduvõimalust enne võitlusesse asumist ning vältida vigastusi, mis vähendaks nende kohasust.

## 4.2 Sugudevaheline signaliseerimine

Sugudevaheline valik on üks sugulise valiku vorme, mille korral üks sugupool (enamasti isased) peab tõestama vastassugupoolele oma kvaliteeti paaritumisõiguse saamiseks. Emastele on tähtis

õige partnerivalik, sest paaritumine ebakohase isasega vähendab ka emase kohasust. Isastel on välja arenenud kulukad signaalid oma kvaliteedi näitamiseks, mis putukatel on enamasti seotud kehasuurusega. Putukate kohta on siiani avaldatud vähe artikleid, mis uurivad sugulist valikut putuka suuruse ja värvuse kovarieerumise kontekstis.

Uuritav seos võib tekkida seetõttu, et vastassugupoolele isendi seisundit näitav värvus ja suurus korreleeruvad isendi kvaliteediga. Fitzstephens ja Getty (2000) järgi on vesineitsiklase *Calopteryx maculata* suurema lipiidi sisaldusega (tagakeha paksem) isased sinised ning väiksema lipiidide sisaldusega (tagakeha kõhnem) isased roheline põhitooniga. Seda kinnitas laboratoorne uuring, milles lisatoitumusega isased säilitasid kauem sinise värvuse kui kontrollisendid. Samuti olid territooriumi kaitsvad (*C. maculata* isased kaitsevad jõeäärset territooriumi, kuhu emased tulevad taimestikule munema) isased sinisemad võrreldes territooriumita isastega, kes hiilivad teiste isaste territooriumile paarituma. Uuringu kohaselt olid territooriumiga isased enamasti nooremad (nooremad kui kaks nädalat) ja seega paremas konditsioonis kui territooriumita isased (Fitzstephens ja Getty, 2000).

Erinevalt eespool toodud uuringust leidsid Sarfaty ja Pruett-Jones (2010), et vesineitsiklase *Calopteryx maculata* isaste värvus korreleerub suurusega (mõõdetuna tagakeha pikkusena): suuremad isased on rohelised ning väiksemad sinised. Autorite arvates võib olla tegemist signaaliga vastassugupoolele, sest isased lendavad emaste ees ja võib oletada, et nii demonstreerivad isased oma värvust emastele kasutades tiibu taustana. Erinevalt eelmisena mainitud uuringust ei leitud statistiliselt olulist korrelatsiooni isaste värvuse ja lipiidi sisalduse vahel ning territooriumiga isaste värvus ja vanus ei erinenud territooriumita isaste omast (Sarfaty ja Pruett-Jones, 2010). Sarfaty ja Pruett-Jones (2010) arvates erinevad nende tulemused Fitzstephens ja Getty (2000) uuringust seetõttu, et nende populatsioonid olid erinevad. Nii biotilised (näiteks parasiitide hulk) kui ka abiootilised faktorid võivad muuta populatsiooni ja mõjutada suuruse ning värvuse seoseid.

Samuti on leitud, et melaniin, mida on kulukas toota, võib korreleeruda isendi suurusegasignaliseerimaks potentsiaalsetele sigimispartneritele isendi kvaliteeti. Prokkola jt. (2013) leidsid, et soojemas keskkonnas kasvatatud harilikud jahumardikad (*Tenebrio molitor*) olid pigem suuremad ja tumedamad kui madalamatel temperatuuridel kasvatatud isendid. Samas ei suurenenud mardikate suurus lineaarselt vastsete kasvatamisel temperatuuri kasvuga vaid seos oli U-kujuline: 23°C juures kasvatatud vastsed oli valmikutena väiksemad kui 18 °C ja 28 °C juures kasvatatud valmikud. See uuring näitab melaniinse värvuse varieerumist, mis on tingitud melaniini tootmise kulukusest ning mitmesugustest pleiotroopsetest efektidest.. Lisaks esines

uuringus positiivne nõrk seos isendi tumeduse ja immuunvastuse tugevuse vahel. (Prokkola jt., 2013). Saadud tulemuste põhjal võib püstitada hüpoteesi, et isaste tumedus ja suurus signaliseerivad emastele isaste kvaliteeti potentsiaalse sigimispartnerina.

Välivaatlustel on täheldatud, et siklase *Zorion guttigerum* suurematel ja tumesiniselt värvunud isastel on võrreldes teiste isastega suurem paaritumistõenäosus (Wang, 2002). Siklase *Z. guttigerum* isastel, nagu ka emastel esineb, teinegi värv, kollakaspruun, ja selle kandjaid pole paaritumisel nii edukad kui tumesiniseid isased. Lisaks tumesinisele või kollakaspruunile värvusele, mis katab kogu ülejäänud keha, on kattetiibadel kaks kollast laiku. Mainitud liigi isendid külastavad sarikaliste õisi ning isastel on täheldatud territoriaalset käitumist. Nagu võib järeldada, on suuremad isased territooriumi kaitsmises edukamad kui väiksemad isased, aga see ei ole seotud paaritumiseduga. Siklase *Z. guttigerum* emastel on sugulise valiku all samad tunnused mis isastelgi: tumesinine värvus ja suurem keha. Mitmetel siklastel on näidatud, et suurema kehasuurusega emased on viljakamad ning nende järglaskonna suremus on väiksem (McLain ja Boromisa, 1987; Lawrence, 1990 viidatud Wang, 2002 järgi; Wang jt., 2002). See on ilmselt põhjuseks, miks siklase *Z. guttigerum* isased eelistavad suurema kehasuurusega emaseid (Wang, 2002). Eelneva põhjalt saab püstitada hüpoteesi, et tumesinine värvus on teadmata põhjustel siklase *Zorion guttigerum* isenditele kulukas ja seega signaliseerib kandja headest geenidest potentsiaalsele sigimispartnerile.

## 5. Termoregulatsioon

### 5.1. Putuka värvuse ja kehasuuruse mõju termoregulatsioonile

Värvuse ja kehasuuruse seos võib ilmned ka seoses putukate kohastumustega abiootilistele keskkonnatingimustele. Kuna putukad on ektotermid, sõltub nende kehatemperatuur ja seega ka aktiivsus keskkonnast saadavast soojusest ja päikesekiirgusest. Päikesekiirguse mõju putuka termoregulatsioonile sõltub suuresti putuka kujust, suuruselt ja värvusest. Põhiliselt on uuritud suuruse ja värvuse mõju termoregulatsioonile.

Putukate termoregulatsiooni on laboratoorses tingimustes tihti uuritud ning lepatriinude puhul on mitmeid kordi näidatud, et nii musta värvuse osakaal kui ka kehasuurus mõjutavad termoregulatsiooni. Üks detailsemad laboriuuringuid putukate kehasuuruse ja värvuse mõjude kohta termoregulatsioonile on tehtud kakstäpp-lepatriinudega (*Adalia bipunctata*) peal. Prokkola jt. (2013) mõõtsid lepatriinude kehatemperatuuri ning löid mudeli eri faktorite mõjust putukate termoregulatsioonile. Mõõtmised sooritati elusatel kakstäpp-lepatriinudel, varieerides õhutemperatuuri ja valguse intensiivsust. Kehatemperatuuri mõõtmiseks viidi sond kakstäpp-lepatriinu kattetiivasse puuritud augu kaudu rindimiku vastu, sest kattetiibade ja rindmiku vahel olev õhukiht käitub soojuskiirguse isolaatorina, mistõttu ei pruugi kattetiibade temperatuur näidata keha temperatuuri. Mudeli kohaselt on melaniinsete (keha üleni mustalt värvunud, välja arvatud kattetiibadel esinevad 4 või 6 punast laiku) lepatriinude kehatemperatuuri erinevus suurim madalama keskkonnatemperatuuri juures võrreldes mitte melaniinsete (*non-melanic*; eesselg ja pea on mustalt värvunud, kattetiivad üleni punased, välja arvatud 2 musta täppi) lepatriinudega. Katsed kinnitasid mudeli ennustust: melaniinsete vormide kehatemperatuur oli suurim mittemelaniinsete vormide kehatemperatuurist madala temperatuuri korral. Samas ei leidnud (DeJong jt., 1996) tõendamist, et suurus mõjutaks mardikate temperatuuri ja soojenemise kiirust, kuigi koostatud mudeli kohaselt on suurus kehatemperatuuriga positiivses ja soojenemiskiirusega negatiivses korrelatsioonis. Autorite arvates polnud mardikad piisavalt suured selleks, et nende puhul märgata tasakaalutemperatuuri ja temperatuuri muutumise kiiruse muutust kehakaalu suurenedes.

Samas on temperatuuri seost suurusega näidatud uuringutes nii kakstäpp-lepatriinul kui ka seitsetäpp-lepatriinul (*Coccinella septempunctata*). Brakefieldi ja Willmeri (1985) ning Stewarti ja Dixoni (1989) uurimused kinnitavad positiivset seost kehasuuruse ja temperatuuri vahel: suuremate lepatriinude kehatemperatuur on kõrgem väiksematel sama moodi värvunud

lepatriinudel. Veel on näidatud, et tumeda värvusega lepatriinude temperatuur muutub nii jahtumisel kui ka soojenemisel kiiremini kui sama suurte heledamalt värvunud lepatriinude kehatemperatuur (Brakefield ja Willmer, 1985). Saadud tulemuste põhjal on oletatud, et kõrge temperatuuriga piirkondades ohustab suuremaid ja tumedamaid putukaid ülekuumenemine, kuid madala temperatuuriga piirkondades annaksid suurus ja tumedus eelise (Brakefield ja Willmer, 1985; Stewart ja Dixon, 1989; DeJong jt., 1996).

Putukate termoregulatsiooni mõjutavaid tegureid on mõõdetud ka liikidel, kes pole mardikad, kuid kel on leitud mardikate kohta tehtud uuringutega sarnaseid tulemusi. Pereboom ja Biesmeijer (2003) mõõtsid Lõuna-Ameerika 24 liigi astlata mesilaste (valim sisaldas ka perekonna *Trigonia* liike) jahtumiskiirust (näitab, kui kiiresti jahtusid mesilased pärast lampide väljalülitamist keskkonna temperatuurini) ja ületemperatuuri (*excess temperature*; näitab mitme kraadi võrra on putuka keha temperatuur kõrgem ümbritseva keskkonna temperatuurist). Suuremate liikide jahtumiskiirus on väiksem ja temperatuur kõrgem kui väikestel liikidel. Samasugune statistiliselt oluline seos kehtis tumedamalt värvunud ja heledamalt värvunud liikide vahel. Tumedamad liigid saavutasid katsetingimustes kõrgemaid temperatuure (28% kõrgem) kui sama suured heledamad liigid aga samas oli nende jahtumiskiirus suurem (26% võrra). Värvuse olulisuse paremaks hindamiseks võrreldi kahe liigi alamliike, kellest üks oli värvunud heledamalt ning teine tumedamalt. Tulemused kinnitavad eri liikide võrdluses saadud andmeid: tumedamate liikide temperatuur ja temperatuuri muutumise kiirus on suurem kui heledatel liikidega (Pereboom ja Biesmeijer, 2003). Seega sobivad tumedatele ja suurtele mesilase liikidele tegutsemiseks jahedam temperatuur, et vältida ülekuumenemist, väikesed ja heledad liigid saavad olla aktiivsed intensiivse päikesevalguse käes, sest nad peegeldavad rohkem valgust tagasi.

Saadud tulemuste põhjal võib oletada, et tumedamad ja suuremad putukad on jahedamate elupaikadega paremini kohastunud kui väiksemad ja heledad putukad. Kaudselt kinnitavad neid järeldusi troopilistes piirkondades elavad suured ja tumedalt värvunud mardikad, kes eelistavad tegutseda öösiti (autori tähelepanek).

Siiani on tehtud vaid üks väliuuring, eri putukaliikide termoregulatsiooni uurimiseks nende looduslikus keskkonnas. Willmer ja Unwin (1981) jälgisid välikatsetes putukate temperatuuri sõltuvust kehasuurusest ja värvusest. Autorid korraldasid katse metsas, kus mõõtsid eri putukate temperatuuri nende loomulikus elupaigas kasutades valgusallikana Päikest. Välikatse tulemused sarnanevad juba eespool kirjeldatud uuringute tulemustega: putukate ületemperatuur on kehasuurusega positiivselt seotud ning temperatuuri muutumise kiirus on kehasuurusega negatiivses seoses. Katsetulemused näitasid ka, et värvuse osakaal termoregulatsioonis sõltub

putuka kehasuurusest: väikestel putukatel mõjutab värvus kehatemperatuuri rohkem kui suuritel putukatel. Willmer ja Unwin (1981) mõõtsid hiljem laboris välikatses kasutatud putukate peegeldavust ning leidsid, et putukad, kes peegeldavad vähem valgust (kes on tumedamad), soojenevad ja jahtuvad kiiremini kui rohkem valgust peegeldavad putukad (kes on heledamad). Nende tulemuste põhjal järeldasid Willmer ja Unwin (1981), et suurematel ja tumedamatel putukatel tasub olla aktiivne päeva jahedamal perioodil (näiteks koidu ja eha ajal) ning väiksematel putukatel on mõistlik tegutseda soojemal perioodil.

## 5.2. Termoregulatsiooni mõju liikide ökoloogiale

### 5.2.1. Levik areaali eri osades

Eespool kirjeldatud tulemuste põhjal võib oletada, et suurem ja tumedama värvusega keha võimaldab putukatel võrreldes heledamate ja väiksemate liigikaaslastega tegutseda jahedamatel aladel. Seda tõestab Dobzhansky (1933) töö seitsetäpp-lepatriinude eri vormide esinemisega erinevates kliimaatilistes regioonides. Uurimusest selgub, et suuremate mustade laikudega (musta värvuse osakaal kattetiibade pindalast on suurem) seitsetäpp-lepatriinu vormid esinevad jahedamatel ja niiskematel aladel, kui väiksemate mustade laikudega vormid (musta värvuse osakaal kattetiibade pindalast on väiksem). Antud töö näitab, et tumedam värvus annab putukatele termoregulatsiooni kaudu eelise tegutseda jahedamates piirkondades, tänu millele saab liik oma areaali laiendada.

Putukate kehasuuruse ja värvuse mõju termoregulatsioonile avaldub ka eri kõrgustel elavatel liikidel. Costa Rica mägede kõrgemaid osi (*high altitudes*) asustavad tumedamad ja suuremad, madalamaid kõrgusi aga väiksemad ja heledamad astlata mesilaste liigid. Sarnast suundumust on täheldatud Kolumbias Andide mäestikis (Pereboom ja Biesmeijer, 2003).

### 5.2.2. Niši erinevused

Putukate suurus ja värvus võib mõjutada eri liikide tegutsemisaega päeval, mis võimaldab optimeerida toitumist samast ressursist toituvatel liikidel. Astlata mesilastel perekonnast *Trigona* on leitud, et suuremad ja tumedamad liigid on looduses aktiivsemad jahedamates oludes, samas kui väiksemad ja heledamad liigid *T. ferricauda* ja *T. testacea* eelistavad soojemaid ja

intensiivsema päikesekiirgusega kellaaegu ning suurem ja tumedam liik *T. fulviventris* on aktiivsem hommikuti ja õhtuti, mil temperatuur on jahedam (Willmer ja Corbet, 1981).

### 5.2.3. Polüfenism

Mitmes töös on näidatud, et putukate kehasuurus ja värvus sõltuvad temperatuurist. Sellist polüfenismi võib tekitada kohanemine muutuvate ilmastikutingimustega, et säilitada optimaalne temperatuur tegutsemiseks. Laboratoorseses uuringutes on temperatuurist sõltuvat polüfenismi näidatud mitmel puuviljakärbse (*Drosophila*) liigil (David jt., 1997). Antud liikidel esines negatiivne seos temperatuuri ning tumeduse ja suuruse vahel, see tähendab et madalamatel temperatuuridel kasvatatud isendite värvus oli tumedam ja kehamõõtmed suuremad (David jt., 1997).

Looduslikes tingimustes on fenotüübi muutumist sõltuvalt temperatuurist täheldatud sääskedel. Kobayashi ja Hayashi (2001) näitasid, et kolmel uuritud surusääse liigil perekonnast *Conhapelopia* muutus isaste kehapikkus, mis mõõdeti tiiva pikkuse kaudu, kevadest suve keskpaigani lühemaks ja suvest sügiseni pikemaks. Ühel uuritud liikidest toimus hooajaline muutus kilbikese (*scutellum*) triipude värvuses: suve keskel olid isased heledamate triipudega ning kevadel ja sügisel tumedamatega. Autorite arvates võis kehapikkuse lühenemise suve keskel tingida kõrgem temperatuur, mistõttu vastseperiood oli lühem ning vastsed nukkusid väiksemana, võrreldes madalamatel temperatuuridega perioodiga. Kehapikkuse kahanemist ja värvuse tumenemist on seoses temperatuuri langusega täheldatud ka teistel surusääsklaste liikidel (Reiss, 1965 viidatud Kobayashi ja Hayashi, 2001 järgi; Lindeberg, 1967 viidatud Kobayashi ja Hayashi, 2001 järgi). Selline kehapikkuse ja värvuse muutumine võib olla tingitud surusääse termoregulatsiooni kohandumisest muutuvatele ilmastikutingimustele: suve alguses ja lõpus on temperatuurid madalamad ning suurem keha ja tumedam värvus soodustavad optimaalse temperatuuri hoidmist.

Nõgeseliblika (*Araschnia levana*) kevad- ja suvepõlvkonna erinevus võib samuti teatud määral olla seotud termoregulatsiooniga (Ihalainen ja Lindstedt, 2012). Nimelt esineb nõgeseliblikal sesoonne polüfenism: kevadpõlvkonna tiivavärvust iseloomustab oranž põhitoon mustade laikudega ning tiib on võrreldes suvepõlvkonnaga väiksem, suvepõlvkonnal tiiva põhitoon must valgete triipudega ja suuremad tiivad võrreldes kevadpõlvkonnaga (Windig ja Lammar, 1999 viidatud Fric ja Konvicka, 2002 järgi). Suvepõlvkonna valmikuid iseloomustab peale värvuse ja väiksuse ka väike tiivakoormus (kehamassi ja tiiva pindala suhe) (Fric ja Konvicka, 2002). Fric ja

Konvicka (2002) pakkusid välja, et põlvkondade erinevus võib olla seotud erineva rändamisaktiivsusega: suvepõlvkond rändab rohkem kui kevadpõlvkond. Autorid uurisid mõlema põlvkonna biomeetrilisi omadusi ning näitasid, et suvepõlvkonna isendid erinevad kevadpõlvkonnast peale värvuse ka mitme morfomeetrilise tunnuste poolest: suvepõlvkond on võrreldes kevadpõlvkonnaga suurem, suurema lennuliha suhtega (rindmiku ja kehamassi suhe) ja ümaramate tiibadega, mistõttu on suvepõlvkonna tiivakoormus (kehamassi ja tiiva pindala suhe) väiksem kui kevadpõlvkonnal. Väiksem tiivakoormus võimaldab liblikatel säästlikumalt lennata, tänu millele jõuavad nad läbida suuremaid vahemaid. Lisaks kinnitasid püügi ja taaspüügi (*mark-recapture*) meetodiga saadud tulemused biomeetrilise analüüsi tulemusi: suvepõlvkond rändab rohkem kui kevadpõlvkond. Autorid pakkusid välja, et erinev rändekäitumine on seotud kohasuse maksimeerimisega. Talvitumisel on kevadpõlvkonna liblikate suremus suur ja seega on ilmselt palju sobivaid elupaiku munemiseks. Kevadpõlvkonna munetud munadest saavad suvepõlvkonna liblikad, kel tasub sobivate elupaikade leidmiseks rännata, sest nõgeseliblikate suurenenud arvukuse tõttu on vabu elupaiku vähe (Fric ja Konvicka, 2002). Kuna suvepõlvkonna liblikad peavad rändama, võib püstitada hüpoteesi, et tiibadel domineeriv tume värvus soodustab lennuks vajaliku kehatemperatuuri saavutamist ja hoidmist. Samas kevadpõlvkonna liblikatel, kes ei pea nukust väljumise kohast kaugele lendama, puuduks vajadus panustada melaniini sünteesi nii palju, kui seda teeb suvepõlvkond. Seega pole nõgeseliblika suurus ja värvus otseses põhjuslikus seoses vaid mõlemad on seotud liblika rändekäitumisega, mis suurendab liblika kohasust.

## Järeldused

Alates eelmise sajandi teisest poolest on avaldatud mitmeid uurimusi, mis kirjeldavad putuka suuruse ja värvuse seoseid, kuid aktiivsem uurimisperiood on kestnud viimased paarkümmend aastat. Selle perioodi jooksul on leitud, et nimetatud kaks tegurit seostuvad putuka ökoloogiaga mitmel eri viisil: näiteks mõjutades kisklust, osaledes sugupoolte vahelises signaliseerimises ja termoregulastioonis.

Teises peatükis käsitletud kisklusega seotud värvuse ja suuruse uuringud viitavad U-kujulise seose esinemisele putukatel. Nimelt on väikesed putukad ilmselt liialt väikesed, et efektiivselt kasutada hoiatusvärvust röövloomade efektiivseks peletamiseks, ning oma suuruse tõttu on nad vähe silmatorkavad, mistõttu väikesed putukad toetuvad kiskluse vähendamisel varjevärvusele (Mänd jt., 2007; Rimmel ja Tammaru, 2009). Keskmise suurusega putukatel on väikestest suurem kehapind, mille peal demonstreerida varjevärvust ning seega on adaptiivne kasutada krüpsise asemel aposematismi (Gamberale ja Tullberg, 1998; Lindstrom jt., 1999). Samas ei pruugi keskmise suurusega putukate hoiatusvärvuse kasutus olla seotud ainult suurenenud kehapinnaga. Liblikaröövikute puhul on näidatud kogukamate vastsete suuremat aktiivsust võrreldes väiksematega, mistõttu nad on silmatorkavad – seega pole varjevärvuse kasutamine adaptiivne (Grant, 2007; Valkonen jt., 2014). Samuti on näidatud, et suuremad vastsed suudavad rohkem panustada kaitsemeetmetesse kiskjate eemalepeletamiseks ja seega kiskluse vähendamiseks (Nylin jt., 2001). Seega võib järeldada, et keha suurenedes muutub aposemaatilise signaali kasutamine lihtsamaks ja suurtel putukatel tasub kasutada aposematismi (Nilsson ja Forsman, 2003). Empiirilisel on näidatud aga sedagi, et kehamõõtmete suurenemisega kaasneb silmatorkavuse kasv, mis tuleb tugevamini esile hoiatusvärvust kasutavatel putukatel (Mänd jt., 2007; Rimmel ja Tammaru, 2009). Seega ületab silmatorkavus teatud suuruse juures saadava kasu ning putukatel tasub üle minna krüpsisele. Seda peetakse põhjuseks, miks suuremad putukad kipuvad kasutama varjevärvust (Sandre jt., 2007).

Kolmandas peatükis kasutatud paljudes uuringutes on leitud, et suuremad putukad on tumedamad kui nende väiksemad liigikaaslased (Nevo ja Coll, 2001; Prokkola jt., 2013). Tumeduse on tavaliselt tingitud kutiikulis olevast pigmendist melaniinist, mis on ka oluline putukate immuunsüsteemi komponent (Prokkola jt., 2013). Seetõttu tasub putukatel võimalusel panustada melaniini sünteesi, kuna see suurendab nende resistentsust nii patogeenide kui ka parasiitide vastu. Melaniin on samas putukatele kulukas, sest selle sünteesi algfaasides on vaja aminohapet türosiini, mida putukad ise ei suuda toota, vaid omandavad taimedest saadud fenüülalaniinist, ja melaniin on lämmastikurikas ning vajab seega suure hulga lämmastiku investeerimist (Siva-Jothy,

2000; Gonzalez-Santoyo ja Cordoba-Aguilar, 2012). Putuka keha suuremaks kasvamiseks kulub samuti lämmastikku, kuna see on mitmete biomolekulide koostise vajalik komponent. Järelikult on putuka kehasuurus ja melaniini süntees lõivsuhtes ning vaid hea kvaliteediga või soodsas keskkonnas isendid suudavad mõlemasse investeerida palju lämmastikku (Lee ja Wilson, 2006). Halva kvaliteediga või ebasoodsas keskkonnas isendid panustavad mõlemasse vähe lämmastikku ja seega on nad ka väiksemad ja heledamad.

Neljandas peatükis on kirjeldatud uuringud, mis näitavad positiivset seost signaliseerimiseks kasutatava värvuse intensiivsuse ja kehasuuruse vahel (Wang, 2002). Signaliseerimiseks kasutatavad värvused või mustrid on kandjale kulukad kas füsioloogiliselt (melaniin) või sotsiaalselt (staatusemärgid) ja seega saab neid isend vastavalt oma võimekusele. Putukate kvaliteeti peegeldab hästi nende suurus, sest suurem kehasuurus on adaptiivne: teatud perioodil toimub võitlus emastel munemisõiguse (Tibbetts ja Dale, 2004) või isastel paaritumisõiguse (Oneill ja Evans, 1983) pärast ning suurem keha annab eelise võitluses. Emaste valiku puhul võib isaste kehasuurus toimida ka signaalina, viidates parematele geenidele, mida on emasel kasulik oma järglastele edasi kanda.

Viiendas peatükis käsitletud mitmed termoregulatsiooni laboratoorsed uuringud näitavad, et suuremate ja tumedamate putukate kehatemperatuur on keskkonna sama temperatuuri juures kõrgem kui väiksematel ja heledatel putukatel, sest tänu tumedale värvusele neeldub rohkem päikesekiirgust ning ilmselt on oluline ka suurematel putukatel on väiksem eripind (keha pindala ja ruumala) (Willmer ja Unwin, 1981; DeJong jt., 1996; Pereboom ja Biesmeijer, 2003). Seetõttu soosib looduslik valik jahedamates keskkonnatingimustes suurte ja tumedate liikide esinemist ning soojemates keskkonnatingimustes heledamate ja väiksemate putukate esinemist. Seda on näidatud nii areaali erinevate temperatuuridega piirkondade kui ka mägede eri kõrguste liikide ja populatsioonide võrdluses. Samuti võib termoregulatsioon olla üheks põhjuseks, miks esinevad sesoonne polüfenism (Ihalainen ja Lindstedt, 2012) ning temperatuurist sõltuv polüfenism (David jt., 1997; Kobayashi ja Hayashi, 2001). Selle abil suudavad mõned putukad kohaneda keskkonna muutuvate abiootiliste tingimustega.

Siinses bakalaureusetöös esitatud artiklite põhjal saab putukate suuruse ja värvuse seosed jaotada adaptiivseteks ja mitte-adaptiivseteks. Adaptiivse seose korral tasub suuremal putukal olla teistsuguse värvusega võrreldes väikese putukaga. Adaptiivset seost põhjustab ühelt poolt silmatorkavuse, teisalt ka hoiatava signaali suurenemine kehasuuruse kasvuga ja seega üleminek krüpsiselt aposematismile või vastupidi. Adaptiivne seos esineb ka liigisisel signaliseerimisel, kus suurus korreleerub putuka kvaliteediga, värvus aga signaliseerib putuka kvaliteeti.

Adaptiivsete seoste hulka võib lugeda ka juhtumid, kus suuremad putukad on aposemaatilisemad, kuna sisaldavad rohkem mürki, või seetõttu, et peavad rohkem ringi liikuma, kuna nende söögivajadus on suurem. Siingi on just putuka suurus see, mis määrab tema optimaalse värvuse.

Mitte adaptiivse seose korral on suurus ja värvus seotud mingi kolmanda tunnusega, mistõttu esineb nende vahel korrelatsioon, ent optimaalne värvus ei sõltu otseselt suuruselt. Selliseks kolmandaks tunnuseks on näiteks tugevamate ogade kasvamine hilisemas vastsejärgus, lämmastiku mõju lehetäide suurusele ja värvusele, immuunsüsteemi olulisus rändtirtsul, melaniini hulk uitöölases ning keskkonna temperatuur või eluviis.

Kuna putukate kehasuuruse ja värvuse korrelatsiooni mõjutavad mitmed erinevad tegurid, peaksid edasised uuringud keskenduma sellele, kuidas need tegurid üheskoos mõjutavad putukate suuruse ja värvuse kovarieerumist. Samuti tuleb täpsemalt uurida U-kujulise seose esinemist ja proovida välja selgitada, kas on olemas kindlad suurused, millest alates toimub üleminek krüptilisest aposemaatiliseks ja vastupidi, kui üldine on see seos eluslooduses ning mis asjaoludel ja millised on erandid. Kindlasti tuleb teha laiaulatuslikke mitmeliigilisi võrdlusi, mis annavad kindlmaid tõendeid evolutsioonitegurite kui üksikuurimustel põhinevad spekulatsioonid. Siinse bakalaureusetöö autor loodab nende eesmärkide saavutamisele kaasa aidata.

## Kokkuvõte

Putukate värvuse ja suuruse seoseid uurivad mitmed uuringuid. Mitmed nendest uuringutest viitavad hoiatusvärvuse (värvus, mis annab märku, et putukas pole söödav) suhteliselt suuremale kasule suure keha puhul ning näitavad, et mitmed liblikavastsed vahetavad varjevärvuse hoiatusvärvuse vastu välja, kui nad kestuvad ning kasvavad suuremaks. Kui putukad on liialt väikesed, et nende kiskjad ei näe putukate hoiatusvärvust, peaksid nad kasutama varjevärvust, mis vähendab nende silmatorkavust. Suuremal kehasuurusel on aga suurem kehapiind, mille peal saab näidata tõhusamat aposemaatilist signaali röövloomade hoiatamiseks. Samuti soodustab suurem keha paremate kaitsemeetmete (näiteks ogad) omamist, sest suured putukad suudavad nendesse rohkem panustada kui väikesed putukad. Samas näitavad mitmed uuringud, et suurema kehasuurusega kaasneb putukate silmatorkavuse suurenemine. Pärast teatud suuruse lävendit on suuremast kehasuurusest tingitud silmatorkavus suurem kui aposemaatilise värvusest saadav kiskjate hoidumine. Seos silmatorkavuse ja suuruse vahel on tugevam hoiatusvärvuse puhul kui varjevärvuse puhul ja seega mõned putukad, kes saavutavad selle suuruselävendi vahetavad hoiatusvärvuse varjevärvuse vastu välja. Seega on mõned teadlased välja pakkunud, et putukate kehasuuruse ja värvuse vahel on U-kujuline seos.

Putukate kehasuuruse ja värvuse seose füsioloogia kohta on avaldatud suhteliselt vähe uuringuid. Siinse töö käigus õnnestus leida vaid selliseid füsioloogilisi mehhanisme käsitlevaid uuringuid, kus suuruse ja värvuse seost vahendab melaniin. Kuna melaniin sisaldab lämmastikku nagu teisedki biomolekulid, paistab esinevat lõivsuhe kehasuuruse ja melaniini sünteesi vahel.

Kuna putukate kvaliteet korreleerub tihti putuka suurusega, võib näha kehasuuruse ja värvuse korrelatsiooni putukatel, kes kasutavad värvust oma kvaliteedi signaliseerimiseks.

Üks enim uuritud kehasuuruse ja värvuse seose tahkusid on nende roll termoregulatsioonis. Mitmed laboratoorsed uuringud viitavad, et nii suur kehasuurus kui tume värvus suurendavad putukate ületemperatuuri (näitab mitu kraadin putuka kehatemperatuur kõrgem keskkonna temperatuurist), mis seostub putukate elupaigavalikuga ja eluviisiga. Näiteks on näidatud, et tumedamad ja suuremad putukad elavad külmemates elupaikades, kui väiksemad ja heledamad liigid.

# **The relations between colouration and size of insects: the perspective of evolutionary ecology**

Ando Vaan

## **Summary**

Various studies consider relations between body size and colouration of insects. Many of these studies indicate the relatively large benefits of being aposematic (having a colouration that warns predators that the insect is unpalatable) when having a large body size and show that many lepidoteran larvae change cryptic colouration to aposematic colouration when they moult and acquire bigger body size. When insects are too small that predators cannot see their aposematic colouration, they should use crypsis which reduces detection risk. Having a bigger body means also having a larger body surface on which insects can demonstrate better aposematic signals that warns predators more effectively. Defensive measures (for example spines) also benefit from larger bodies because large insect can invest in them more than small one could. However, other studies suggest that bigger body also increases insects detectability. Above certain size threshold the disadvantage of increased detectability can outweigh the advantage of decreased acceptability by predators. The correlation between detectability and body size is stronger in aposematic colouration than in cryptic colouration and thus some insects who reach that body size threshold switch from aposematism to crypsis. Thus some researchers have proposed the U- shaped relationship between insect body size and colouration.

There are relatively few studies on the physiology of correlation between body size and colouration of insects. All of the papers describing physiological mechanisms which were found for this thesis, showed that relation of size and colouration is due to melanin. Because melanin contains nitrogen, like many other biomolecules, there appears to be a trade-off between body size and synthesis of melanin.

Because the quality of the insect frequently also correlates with insect body size, one can observe the correlation of body size and colouration in insects who use coloration as a way of signaling their quality.

One of the most studied aspects of covariation of body size and colouration is thermoregulation. Various laboratory studies suggest that both bigger body size and darker colouration increase insects excess temperature (shows how much higher is insects' temperature compared to ambient temperature) , this relates to habitat choice and lifestyle of insects. For example, it has been shown that darker and larger insects tend to live in colder habitats compared to smaller and lighter species.

## Tänuavaldus

Enamasti tänatakse bakalaureusetöös vaid juhendajaid, kuid bakalaureusetöö ei näita mitte ainult spetsiifilise kitsa eriala teadmisi vaid ka kogu bakalaureuseõppel saavutatut. Sel põhjusel pean ma kiitust avaldama ka teistele inimestele, kes on antud töö valmimisele aidanud kaasa suuremal või vähemal määral.

Kõigepealt pean tänama Leelo Lusikut, Sirje Miglaid ja Milvi Taltsi. Nemad on need inimesed kes on „süüdi“ selles, et kaitsen oma bakalaureusetöö zooloogia osakonnas putukatest. Tänu neile avastasid enda jaoks putuka võlud.

Järgmisena väärivad tänu kursusekaaslased Kadri, Erik, Aleksander, Daniel, Maare ja Kristo. Tänu Teile sain igapäevaellu tuua vaheldust ning muuta pausid loengute ajal meeldivaks kaarte tagudes. See on ilmselt põhiline põhjus, miks ma loengutes pidevalt kohal olin. Samal põhjusel tuleb üles märkida ka Karl, Eero ja Andres. Meie alati naeru täis bridžiõhtud aitasid lõõgastuda ning maailmast filosofoerimine avaldas minu ahtakest silmaringi.

Suurimad tänud lähevad kindlasti Juhan Javošile ja Siiri-Lii Sandrele. Te andsite fantastilisi nõuandeid nii siinse töö koostamise kohta, kui ka putuka- ja teadusmaailma kohta üldiselt. Hindan väga Teie kannatlikust, põhjalikke vastuseid ja head huumorimeelt.

# Kasutatud allikad

## Artiklid ja raamatud

- Bernays, E. A., & Montllor, C. B. (1989). Aposematism of *Uresiphita reversalis* larvae (Pyrilidae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 43(4), 261-273.
- Blanckenhorn, W. U. (2000). The evolution of body size: What keeps organisms small? *Quarterly Review of Biology*, 75(4), 385-407. doi: 10.1086/393620
- Blanckenhorn, W. U. (2005). Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology*, 111(11), 977-1016. doi: 10.1111/j.1439-0310.2005.01147.x
- Bohart, R. M., & Menke, A. S. (1977). Sphecid wasps of the world. *Sphecid wasps of the world A generic revision University of California Press Berkeley Los Angeles etc, 1976*, i-ix, 1-695, illust.
- Brakefield, P. M., & Willmer, P. G. (1985). The basis of thermal melanism in the ladybird *Adalia bipunctata* – differences in reflectance and thermal-properties between the morphs. *Heredity*, 54(feb), 9-14. doi: 10.1038/hdy.1985.3
- Cerenius, L., & Soderhall, K. (2004). The prophenoloxidase-activating system in invertebrates. *Immunological Reviews*, 198, 116-126. doi: 10.1111/j.0105-2896.2004.00116.x
- Cervo, R., Dapporto, L., Beani, L., Strassmann, J. E., & Turillazzi, S. (2008). On status badges and quality signals in the paper wasp *Polistes dominulus*: body size, facial colour patterns and hierarchical rank. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 275(1639), 1189-1196. doi: 10.1098/rspb.2007.1779
- Chapman, R. F. (2006). *The insects: structure and function. 4th edition*: Cambridge University Press.
- Costa, J. T., Fitzgerald, T. D., & Janzen, D. H. (2001). Trail-following behavior and natural history of the social caterpillar of *Arsenura armida* in Costa Rica (Lepidoptera: Saturniidae: Arsenurinae). *Tropical Lepidoptera*, 12(1-2), 17-23.
- Costa, J. T., Gotzek, D. A., & Janzen, D. H. (2003). Late-instar shift in foraging strategy and trail pheromone use by caterpillars of the Neotropical moth *Arsenura armida* (Cramer) (Saturniidae: Arsenurinae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 57(3), 220-229.
- Cotter, S. C., Hails, R. S., Cory, J. S., & Wilson, K. (2004). Density-dependent prophylaxis and condition-dependent immune function in Lepidopteran larvae: a multivariate approach. *Journal of Animal Ecology*, 73(2), 283-293. doi: 10.1111/j.0021-8790.2004.00806.x

- David, J. R., Gibert, P., Gravot, E., Petavy, G., Morin, J. P., Karan, D., & Moreteau, B. (1997). Phenotypic plasticity and developmental temperature in *Drosophila*: Analysis and significance of reaction norms of morphometrical traits. *Journal of Thermal Biology*, 22(6), 441-451. doi: 10.1016/s0306-4565(97)00063-6
- DeJong, P. W., Gussekloo, S. W. S., & Brakefield, P. M. (1996). Differences in thermal balance, body temperature and activity between non-melanic and melanic two-spot ladybird beetles (*Adalia bipunctata*) under controlled conditions. *Journal of Experimental Biology*, 199(12), 2655-2666.
- Dimitrova, M., & Merilaita, S. (2010). Prey concealment: visual background complexity and prey contrast distribution. *Behavioral Ecology*, 21(1), 176-181. doi: 10.1093/beheco/arp174
- Dobzhansky, T. (1933). Geographical Variation in Lady-Beetles. *The American Naturalist*, 67(709), 97-126. doi: 10.2307/2456736
- Drozdova, M., Sipos, J., & Drozd, P. (2013). Key factors affecting the predation risk on insects on leaves in temperate floodplain forest. *European Journal of Entomology*, 110(3), 469-476.
- Endler, J. A., & Mappes, J. (2004). Predator mixes and the conspicuousness of aposematic signals. *American Naturalist*, 163(4), 532-547. doi: 10.1086/382662
- Exnerova, A., Landova, E., Stys, P., Fuchs, R., Prokopova, M., & Cehlarikova, P. (2003). Reactions of passerine birds to aposematic and nonaposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 78(4), 517-525. doi: 10.1046/j.0024-4066.2002.00161.x
- Fitzgerald, T. D., & Peterson, S. C. (1988). Cooperative foraging and communication in caterpillars. *Bioscience*, 38(1), 20-25. doi: 10.2307/1310642
- Fitzstephens, D. M., & Getty, T. (2000). Colour, fat and social status in male damselflies, *Calopteryx maculata*. *Animal Behaviour*, 60, 851-855. doi: 10.1006/anbe.2000.1548
- Forsman, A., & Merilaita, S. (1999). Fearful symmetry: pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evolutionary Ecology*, 13(2), 131-140. doi: 10.1023/a:1006630911975
- Fric, Z., & Konvicka, M. (2002). Generations of the polyphenic butterfly *Araschnia levana* differ in body design. *Evolutionary Ecology Research*, 4(7), 1017-1032.
- Gamberale, G., & Tullberg, B. S. (1996). Evidence for a peak-shift in predator generalization among aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 263(1375), 1329-1334. doi: 10.1098/rspb.1996.0195

- Gamberale, G., & Tullberg, B. S. (1998). Aposematism and gregariousness: the combined effect of group size and coloration on signal repellence. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 265(1399), 889-894.
- Gonzalez-Santoyo, I., & Cordoba-Aguilar, A. (2012). Phenoloxidase: a key component of the insect immune system. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 142(1), 1-16. doi: 10.1111/j.1570-7458.2011.01187.x
- Grant, J. B. (2007). Ontogenetic colour change and the evolution of aposematism: a case study in panic moth caterpillars. *Journal of Animal Ecology*, 76(3), 439-447. doi: 10.1111/j.1365-2656.2007.01216.x
- Grushecky, S. T., Liebhold, A. M., Greer, R., & Smith, R. L. (1998). Does forest thinning affect predation on gypsy moth (Lepidoptera : Lymantriidae) larvae and pupae? *Environmental Entomology*, 27(2), 268-276.
- Gunn, A. (1998). The determination of larval phase coloration in the African armyworm, *Spodoptera exempta* and its consequences for thermoregulation and protection from UV light. *Entomologia Experimentalis Et Applicata*, 86(2), 125-133. doi: 10.1046/j.1570-7458.1998.00273.x
- Hagman, M., & Forsman, A. (2003). Correlated evolution of conspicuous coloration and body size in poison frogs (dendrobatidae). *Evolution*, 57(12), 2904-2910.
- Hamouda, A. B., Tanaka, S., Hamouda, M. H. B., & Bouain, A. (2011). Density-dependent phenotypic plasticity in body coloration and morphometry and its transgenerational changes in the migratory locust, *Locusta migratoria*. *Journal of Entomology and Nematology*, 3(7), 105-116.
- Hunter, A. F. (2000). Gregariousness and repellent defences in the survival of phytophagous insects. *Oikos*, 91(2), 213-224. doi: 10.1034/j.1600-0706.2000.910202.x
- Ihalainen, E., & Lindstedt, C. (2012). Do avian predators select for seasonal polyphenism in the European map butterfly *Araschnia levana* (Lepidoptera: Nymphalidae)? *Biological Journal of the Linnean Society*, 106(4), 737-748. doi: 10.1111/j.1095-8312.2012.01922.x
- Johnson, R. N., & Starks, P. T. (2004). A surprising level of genetic diversity in an invasive wasp: *Polistes dominulus* in the northeastern United States. *Annals of the Entomological Society of America*, 97(4), 732-737. doi: 10.1603/0013-8746(2004)097[0732:aslogd]2.0.co;2
- Kobayashi, T., & Hayashi, F. (2001). Inter- and intraspecific variation in body size and scutal marking pattern in three species of *Conchapelopia* (Diptera: Chironomidae). *Entomological Science*, 4(1), 39-45.

- Kotiaho, J., Alatalo, R. V., Mappes, J., Parri, S., & Rivero, A. (1998). Male mating success and risk of predation in a wolf spider: a balance between sexual and natural selection? *Journal of Animal Ecology*, *67*(2), 287-291. doi: 10.1046/j.1365-2656.1998.00192.x
- Lee, K. P., & Wilson, K. (2006). Melanism in a larval Lepidoptera: repeatability and heritability of a dynamic trait. *Ecological Entomology*, *31*(2), 196-205. doi: 10.1111/j.0307-6946.2006.00780.x
- Lindstrom, L., Alatalo, R. V., Mappes, J., Riipi, M., & Vertainen, L. (1999). Can aposematic signals evolve by gradual change? *Nature*, *397*(6716), 249-251. doi: 10.1038/16692
- Maeno, K., & Tanaka, S. (2009). Artificial miniaturization causes eggs laid by crowd-reared (gregarious) desert locusts to produce green (solitarius) offspring in the desert locust, *Schistocerca gregaria*. *Journal of Insect Physiology*, *55*(9), 849-854. doi: 10.1016/j.jinsphys.2009.05.012
- Mattson, W. J. (1980). Herbivory in relation to plant nitrogen-content. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *11*, 119-161. doi: 10.1146/annurev.es.11.110180.001003
- McLain, D. K., & Boromisa, R. D. (1987). Male choice, fighting ability, assortative mating and the intensity of sexual selection in the milkweed longhorn beetle, *Tetraopes-Tetraoptalmus* (Coleoptera, Cerambycidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *20*(4), 239-246. doi: 10.1007/bf00292176
- Miyayana, R., Maeta, Y., & Sakagami, S. F. (1999). Geographical variation of sociality and size-linked color patterns in *Lasioglossum* (*Evylaeus*) *apristum* (Vachal) in Japan (Hymenoptera, Halictidae). *Insectes Sociaux*, *46*(3), 224-232. doi: 10.1007/s000400050138
- Mänd, T., Tammaru, T., & Mappes, J. (2007). Size dependent predation risk in cryptic and conspicuous insects. *Evolutionary Ecology*, *21*(4), 485-498. doi: 10.1007/s10682-006-9130-z
- Nevo, E., & Coll, M. (2001). Effect of nitrogen fertilization on *Aphis gossypii* (Homoptera : Aphididae): Variation in size, color and reproduction. *Journal of Economic Entomology*, *94*(1), 27-32.
- Nilsson, M., & Forsman, A. (2003). Evolution of conspicuous colouration, body size and gregariousness: a comparative analysis of lepidopteran larvae. *Evolutionary Ecology*, *17*(1), 51-66. doi: 10.1023/a:1022417601010
- Nylin, S., Gamberale-Stille, G., & Tullberg, B. S. (2001). Ontogeny of defense and adaptive coloration in larvae of the comma butterfly, *Polygona c-album* (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, *55*(2), 69-73.

- Oneill, K. M., & Evans, H. E. (1983). Alternative male mating tactics in *Bembecinus-Quinquespinosus* (Hymenoptera, Sphecidae) – correlations with size and color variation. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *14*(1), 39-46. doi: 10.1007/bf00366654
- Packer, L. (1986). Multiple-foundress associations in a temperate population of *Halictus-ligatus* (Hymenoptera, Halictidae). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie*, *64*(10), 2325-2332.
- Pellissier, L., Wassef, J., Bilat, J., Brazzola, G., Buri, P., Colliard, C., . . . Perrin, N. (2011). Adaptive colour polymorphism of *Acrida ungarica* H. (Orthoptera: Acrididae) in a spatially heterogeneous environment. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, *37*(2), 93-98. doi: 10.1016/j.actao.2010.12.003
- Pereboom, J. J. M., & Biesmeijer, J. C. (2003). Thermal constraints for stingless bee foragers: the importance of body size and coloration. *Oecologia*, *137*(1), 42-50. doi: 10.1007/s00442-003-1324-2
- Poulton, E. B. (1890). *The Colours of Animals: Their Meaning and Use, Especially Considered in the Case of Insects* (Vol. 16): American Association for the Advancement of Science.
- Prokkola, J., Roff, D., Karkkainen, T., Krams, I., & Rantala, M. J. (2013). Genetic and phenotypic relationships between immune defense, melanism and life-history traits at different temperatures and sexes in *Tenebrio molitor*. *Heredity*, *111*(2), 89-96. doi: 10.1038/hdy.2013.20
- Prokopova, M., Vesely, P., Fuchs, R., & Zrzavy, J. (2010). The role of size and colour pattern in protection of developmental stages of the red firebug (*Pyrrhocoris apterus*) against avian predators. *Biological Journal of the Linnean Society*, *100*(4), 890-898.
- Rommel, T., & Tammaru, T. (2009). Size-dependent predation risk in tree-feeding insects with different colouration strategies: a field experiment. *Journal of Animal Ecology*, *78*(5), 973-980. doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01566.x
- Rommel, T., & Tammaru, T. (2011). Evidence for the higher importance of signal size over body size in aposematic signaling in insects. *Journal of Insect Science*, *11*, 11.
- Riipi, M., Alatalo, R. V., Lindstrom, L., & Mappes, J. (2001). Multiple benefits of gregariousness cover detectability costs in aposematic aggregations. *Nature*, *413*(6855), 512-514. doi: 10.1038/35097061
- Rudh, A. (2013). Loss of conspicuous coloration has co-evolved with decreased body size in populations of poison dart frogs. *Evolutionary Ecology*, *27*(4), 755-767. doi: 10.1007/s10682-013-9649-8

- Sandre, S. L., Tammaru, T., & Mand, T. (2007). Size-dependent colouration in larvae of *Orgyia antiqua* (Lepidoptera : Lymantriidae): A trade-off between warning effect and detectability? *European Journal of Entomology*, *104*(4), 745-752.
- Sarfaty, A., & Pruett-Jones, S. (2010). Coloration indicates body size in *Calopteryx maculata* (Odonata: Calopterygidae). *International Journal of Odonatology*, *13*(2), 167-180.
- Seger, J. (1991). The social biology of wasps – Ross, K G, Matthews, R W. *Nature*, *353*(6347), 804-804. doi: 10.1038/353804a0
- Siva-Jothy, M. T. (2000). A mechanistic link between parasite resistance and expression of a sexually selected trait in a damselfly. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, *267*(1461), 2523-2527. doi: 10.1098/rspb.2000.1315
- Stewart, L. A., & Dixon, A. F. G. (1989). Why big species of ladybird beetles are not melanic. *Functional Ecology*, *3*(2), 165-177. doi: 10.2307/2389297
- Stevens, M., & Merilaita, S. (2011). *Animal camouflage: mechanisms and function*: Cambridge University Press.
- Strassmann, J. E. (2004). Animal behaviour: Rank crime and punishment. *Nature*, *432*(7014), 160-162.
- Tammaru, T., Kaitaniemi, P., & Ruohomaki, K. (1996). Realized fecundity in *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae): Relation to body size and consequences to population dynamics. *Oikos*, *77*(3), 407-416. doi: 10.2307/3545931
- Tanaka, S., & Maeno, K. (2008). Maternal effects on progeny body size and color in the desert locust, *Schistocerca gregaria*: Examination of a current view. *Journal of Insect Physiology*, *54*(3), 612-618. doi: 10.1016/j.jinsphys.2007.12.010
- Tibbetts, E. A. (2006). Badges of status in worker and gyne *Polistes dominulus* wasps. *Annales Zoologici Fennici*, *43*(5-6), 575-582.
- Tibbetts, E. A., & Curtis, T. R. (2007). Rearing conditions influence quality signals but not individual identity signals in *Polistes* wasps. *Behavioral Ecology*, *18*(3), 602-607. doi: 10.1093/beheco/arm013
- Tibbetts, E. A., & Dale, J. (2004). A socially enforced signal of quality in a paper wasp. *Nature*, *432*(7014), 218-222. doi: 10.1038/nature02949
- Tsurui, K., Honma, A., & Nishida, T. (2013). Size-dependent predation risk partly explains the sex-related marking polymorphism in the sexually size-dimorphic pygmy grasshopper *Tetrix japonica*. *Entomological Science*, *16*(2), 136-144. doi: 10.1111/j.1479-8298.2012.00543.x

- Valkonen, J. K., Nokelainen, O., Jokimäki, M., Kuusinen, E., Paloranta, M., Peura, M., & Mappes, J. (2014). From deception to frankness: Benefits of ontogenetic shift in the anti-predator strategy of alder moth *Acronicta alni* larvae. *Current Zoology*, *60*(1), 114-122.
- Wang, Q. (2002). Sexual selection of *Zorion guttigerum* Westwood (Coleoptera : Cerambycidae : Cerambycinae) in relation to body size and color. *Journal of Insect Behavior*, *15*(5), 675-687. doi: 10.1023/a:1020747907490
- Wang, Q., Shi, G. L., Song, D., Rogers, D. J., Davis, L. K., & Chen, X. N. (2002). Development, survival, body weight, longevity, and reproductive potential of *Oemena hirta* (Coleoptera : Cerambycidae) under different rearing conditions. *Journal of Economic Entomology*, *95*(3), 563-569. doi: 10.1603/0022-0493-95.3.563
- Watt, M., & Hales, D. F. (1996). Dwarf phenotype of the cotton aphid, *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae). *Australian Journal of Entomology*, *35*, 153-159. doi: 10.1111/j.1440-6055.1996.tb01380.x
- Whitman, D. W., Ananthakrishnan, T. N., & Whitman, D. W. (2008). *Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences*: Science Publishers.
- Willmer, P. G., & Corbet, S. A. (1981). Temporal and microclimatic partitioning of the floral resources of *Justicia-aurea* amongst a concourse of pollen vectors and nectar robbers. *Oecologia*, *51*(1), 67-78. doi: 10.1007/bf00344655
- Willmer, P. G., & Unwin, D. M. (1981). Field analyses of insect heat budgets – reflectance, size and heating rates. *Oecologia*, *50*(2), 250-255. doi: 10.1007/bf00348047
- Windig, J. J., & Lammar, P. (1999). Evolutionary genetics of seasonal polyphenism in the map butterfly *Araschnia levana* (Nymphalidae : Lepidoptera). *Evolutionary Ecology Research*, *1*(7), 875-894.

#### **Kaudsed viitamised**

- Curtis, A. T., Hori, M., Green, J. M., Wolfgang, W. J., Hiruma, K., & Riddiford, L. M. (1984). Ecdysteroid regulation of the onset of cuticular melanization in allatectomized and black mutant *manduca-sexta* larvae. *Journal of Insect Physiology*, *30*(8), 597-&. doi: 10.1016/0022-1910(84)90043-x
- Douglas, A. E. (1993). The nutritional quality of phloem sap utilized by natural aphid populations. *Ecological Entomology*, *18*(1), 31-38. doi: 10.1111/j.1365-2311.1993.tb01076.x
- Lawrence, W. S. (1990). Effects of body size and repeated matings on female milkweed beetle (Coleoptera, Cerambycidae) reproductive success. *Annals of the Entomological Society of America*, *83*(6), 1096-1100.

- Lindeberg, B. (1967). Sibling species delimitation in the *Tanytarsus lestagei* aggregate (Diptera: Chironomidae). *Acta Zoologica Fennica*, 4, 45-86.
- Reiss, F. (1965). *Paratanytarsus dimorphus* n.sp., eine saisondimorphe chironomide (Diptera: Chironomidae) Chironomidenstudien 2. *Archiv fuer Hydrobiologie*, 61, 116-126.
- Sakagami, S. F., & Hayashida, K. (1961). Biology of the primitive social bee, *Halictus duplex* Dalla Torre, III. Activities in spring solitary phase. *Journal of the Faculty of Science Hokkaido University Zoology*, 14, 639-682.
- Sakagami, S. F., & Munakata, M. (1966). Bionomics of a Japanese Halictine bee, *Lasioglossum pallidulum* (Hymenoptera: Apoidea). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 39, 370-379.

### **Internetiallikad**

Internetiallikas 1: [http://entnemdept.ufl.edu/creatures/veg/aphid/melon\\_aphid.htm](http://entnemdept.ufl.edu/creatures/veg/aphid/melon_aphid.htm) (20.05.2014)

## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Ando Vaan,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Putukate värvuse ja suuruse seosed: evolutsioonilise ökoloogia vaatenurk“, mille juhendajad on Juhan Javoš ja Siiri-Lii Sandre,
  - 1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
  - 1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartu, **19.05.2014**