

TARTU ÜLIKOOL  
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT  
ZOOLOOGIA OSAKOND  
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

**Joosep Sarapuu**

**Mardikaliste (*Coleoptera*) mitmekesisuse mustrid Lõuna-Aafrika  
puudel**

Magistritöö

Juhendajad: Dr. Pille Gerhold

Prof. Şerban Procheş

TARTU 2022



## Infoleht

### **Mardikaliste (*Coleoptera*) mitmekesisuse mustrid Lõuna-Aafrika puudel**

Putukad on maailma suurim loomarühm ning nende mõju ökosüsteemidele on märkimisväärne. Paljud putukad toituvad taimedest ehk on herbivoorid. Kuid seda, kuidas taimede omadused mõjutavad putukherbivooride kooslusi nii arvukuselt kui ka liigirikkuselt veel täpselt teada ei ole. Käesolevas töös uurin Lõuna-Aafrika Vabariigi Kwazulu-Natal provintsis herbivoorsete mardikaliste ja puuliikide näitel, kas mardikaliste koosluste struktuuri mõjutab (i) toidutaimede omavaheline fülogeneetiline kaugus, (ii) taimeliigi toitainete sisaldus, (iii) taimeliigi leviala ning (iiii) taimeisendi kaugus häiringust. Selgus, et herbivoorsete mardikate kooslusi mõjutab ainult taimeliigi lokaalne (Durban linn ja lähiümbrus) levik - laialdasemalt levinud taimeliikidel on sarnasemad mardikate kooslused. Teised parameetrid ehk fülogeneetiline signaal, taime toitainete sisaldus ja kaugus häiringust rolli ei mänginud.

**Märksõnad:** Fülogeneetiline signaal, herbivooria, häiring, Kwazulu-Natal, leviala, mardikad, toitained.

### **Diversity patterns of beetles (*Coleoptera*) on South African trees**

The role that insects are playing in our ecosystems is huge, because they are the largest animal group in the world. Many insects feed on plants. Yet it is unknown how plant traits affect insect herbivore species richness and abundance. I investigate whether insect communities are affected by (i) phylogenetic distance between host-plant species, (ii) plant nutrient content, (iii) plant distribution and (iiii) plant distance to disturbance. I studied herbivorous beetles and the most common tree species in Kwazulu-Natal, in the Republic of South Africa. I found that beetle communities are only affected by local distribution (Durban and its surroundings) of tree species -large local distribution of tree species supports more similar beetle communities. Other parameters like phylogenetic signal, nutrient content and distance to disturbance do not affect beetle communities.

**Keywords:** Beetles, distribution, disturbance, herbivory, Kwazulu-Natal, nutrients, phylogenetic signal.



## Sisukord

1. Sissejuhatus .....	6
1.1 Putukate mitmekesisus .....	7
1.1.1 Erinevused troopika ja parasvöötme vahel.....	8
1.2. Putukherbivooride kooslusi mõjutavad tegurid.....	11
1.2.1 Peremeestaimede liigirikkus ja fülogeneetiline mitmekesisus.....	11
1.2.2 Peremeestaime toitainete sisaldus ja kaitse.....	12
1.2.3 Peremeestaime leviala ulatus .....	12
1.2.4 Elupaiga häiring .....	12
2. Materjal ja meetodika.....	14
2.1 Uurimisala .....	14
2.2 Uurimuse ülesehitus.....	16
2.3 Taimede fülogeneesipuu rekonstrueerimine .....	19
2.4 Fülogeneetiline signaal.....	20
2.5 Statistilised analüüsid.....	20
2.6 Töö autori roll .....	21
3. Tulemused.....	22
3.1 Fülogeneetiline signaal.....	22
3.2 Häiring.....	24
3.3 Taimeliikide levik .....	24
3.4 Taimede toitainete sisaldus .....	24
4. Arutelu .....	25
5. Kokkuvõte.....	28
6. Summary .....	29
7. Tänuavaldused .....	30
Kasutatud kirjandus .....	31
Lisad	

# 1. Sissejuhatus

Putukad (*Insecta*) on maailma arvukaim loomarühm ja ning paljud neist on herbivoorid ehk toituvad elusast taimsest materjalist (Price *et al.* 2011, Zhang *et al.* 2013). Seega on nende mõju maailma taimestikule ja seetõttu ka üleüldisele elukeskkonnale märkimisväärne. Juba visuaalselt võib märgata, et putukate mitmekesisus erinevatel taimeliikidel on erinev, kusjuures erinev on nii putukate liigirikkus kui ka arvukus. Kuid miks on nii, et üks taimeliik meelitab endale peale väga palju putukaliike, samas aga teine taimeliik vähem? Juba pikka aega on üritatud saada vastuseid sellele küsimusele, kuid ühtset vastust ei ole veel leitud.

Mis võib mõjutada herbivooride mitmekesisust taimedel? On leitud, et peaaegu kõigil eluslooduse taksonitel on laiuskraadiline gradient ehk troopikas on suurem liigirikkus ja arvukus kui parasvöötmes ning seda ka putukatel ja taimedel (Fischer 1960, Schemske *et al.* 2009, Price *et al.* 2011). Kuna paljud putukaliigid söövad taimi, siis suur putukate mitmekesisus troopikas võib olla seotud sealse taimeriigi mitmekesisusega (Price *et al.* 2011). Teadlased on ka küsinud, kas suurem putukate liigirikkus on põhjustatud ainult toidutaimede liigirikkusest või mõjutab seda ka näiteks herbivooride arvukus peremehe või niši kohta ja/või putukaliikide peremehespetsiifilisus (Novotny 2002). Üks viimatisi töid näiteks leidis, et taimede liigirikkusest rohkem mõjutavad herbivooride kooslusi taimede fülogeneetiline sugulus ning maitseomadused ja kaitsetunnused (Wang *et al.* 2020). Põhjuseid tundub olevat mitmeid.

Minu töö üritab samuti leida mõne vastuse küsimusele, mis mõjutab herbivooride mitmekesisust taimedel, ning uurib lisaks mitmekesisusele ka arvukust. Vastuseid üritan leida Lõuna-Aafrika Vabariigi Kwazulu-Natali maakonnast, kus sarnaseid töid ei ole varem tehtud. Herbivooride liigirikkust ja arvukust uurin kasutades mardikalisi, sest nende arvukus on putukate klassis kõige suurem, seega on nad väga head indikaatorid selliseks uurimuseks (Price *et al.* 2011, Zhang *et al.* 2013). Uurin puid, sest nende kohta leidub palju infot ning nende suuruse tõttu on võimalik püüda sealt palju mardikalisi. Peamisteks küsimusteks käesolevas töös olid: kas mardikaliste kooslusi mõjutab toidutaimede omavaheline fülogeneetiline kaugus, kas mardikaliste kooslusi mõjutab toidutaimede toitainete sisaldus, kas mardikaliste kooslusi mõjutab toidutaimeliigi leviala ning kas mardikaliste kooslusi mõjutab toidutaimede isendi kaugus häiringust.

## 1.1 Putukate mitmekesisus

Putukad on maailma suurim loomarühm. Neid on teada üle 1 000 000 liigi ja nad moodustavad umbes 65% maailma loomastikust (Price *et al.* 2011, Zhang *et al.* 2013). Lisaks on teada välja surnud üle 17 000 liigi (Zhang *et al.* 2013). Iga päev avastatakse ka uusi liike, seega on need arvud umbkaudsed ja suurenevad veelgi. Novotny (2002) arvas, et putukaliike võib maailmas kokku olla umbes 4,8 - 6,6 miljonit. Putukate klassis on suurimaks seltsiks mardikalised (*Coleoptera*), millele keskendub ka see töö (Price *et al.* 2011, Zhang *et al.* 2013). Mardikalisi on teada umbes 392 415 liiki ja väljasurnud liike on teada 2928 (Zhang *et al.* 2013). Mardikalistele järgnevad kahetiivalised (*Dipera*), liblikalised (*Lepidoptera*) ja kiletiivalised (*Hymenoptera*) vastavalt kirjeldatud liikide arvuga 160 591, 158 570 ja 155 517 (Zhang *et al.* 2013). Samuti on suur putukate biomass. Ainuüksi sipelgad ja termiidid moodustavad 33% Amazonase vihmametsa maismaa isendite biomassist (Hölldobler & Wilson 1990). Kogu maakera putukafauna biomassi suuruseks arvatakse olevat 27 miljardit tonni, mis ületab inimeste biomassi vähemalt 6 korda (Grissell 2001). Samuti on putukate tihedus maailma kõige suurem (Price *et al.* 2011). Troopikas võib ühel hektaril olla kuni 20 miljonit sipelgat (Price *et al.* 2011). Seega on putukad kõige dominantsemad loomad maailmas (Grissell 2001). Tänu suurele liigirikkusele ja arvukusele on putukad seotud paljude teiste liikidega (Price *et al.* 2011). Iga putukas võib omada interaktsioone mitme erineva looma, taime või seenega (Price *et al.* 2011). Enamus putukaliike on otsesemalt või kaudsemalt seotud taimedega ning taime eri osadega: seemnetega, juurtega, lehtedega, viljadega jne (Price *et al.* 2011).

Putukate suurel liigirikkusel ja arvukusel arvatakse olevat kaks peamist põhjust (Price *et al.* 2011). Esimeseks põhjuseks arvatakse olevat putukate väike kehasuurus ning teiseks põhjuseks nende lennuvõime (Price *et al.* 2011). Tänu neile kahele põhjusele suudavad putukad asustada palju erinevaid elupaiku ja kiiresti ning lihtsalt liikuda ja levida (Price *et al.* 2011). Selletõttu on putukad saanud täita pea kõik olemasolevad ökoloogilised nišid (Price *et al.* 2011). Putukad asustavad nii teisi organisme (taimi, loomi, linde ja nende pesasid, teisi putukaid), veekogusid, kuumaveeallikaid, soolajärvi, koopaid, väljaheiteid, raipeid, mädanevaid substraate, jne (Price *et al.* 2011). Putukaid leidub isegi väga ekstreemsetes ja kaugelasuvates paikades. Üheks selliseks on näiteks Marioni saar, mis asub Lõuna-Aafrika vabariigist 2300 km kaugusel kagus, kus ei elutse ühtegi maismaaimetajat ning kuhu ka linnud satuvad vaid harva (Mercer *et al.* 2001). Sealt on leitud putukaid 17 sugukonnast (Mercer *et al.* 2001).

### 1.1.1 Erinevused troopika ja parasvöötme vahel

Mitmetes teadustöodes on leitud, et putukate klassi enamikes rühmades on tugev laiuskraadiline gradient nii liigirikkuses kui ka arvukuses (Fischer 1960, Schemske *et al.* 2009, Price *et al.* 2011). Collins (1989) leidis, et termiitide liigirikkus oli suurem troopikas kui suurematel laiuskraadidel ning kõige rohkem liike (60) oli Malaysias, Sarawaki maakonnas, kusjuures juba 30ndatel laiuskraadidel oli see number alla 10 (Collins 1989). Scriber (1995) näitas, et ratsulibliklaste (*Papilionidae*) liikide arv oli ekvaatori lähedal üle 230, 60. põhjalaiuskraadil aga ainult 8. Mardikalistega on sama lugu. Soomes on teada umbes 3900 liiki mardikad ja Eestis elab neid umbes 3800, kuigi Soome on üle 7 korra suurem kui Eesti ning Lõuna-Aafrika vabariigis on kokku üle 18 000 mardikaliigi (Picker 2012, [www.beetlebase.com/main.asp](http://www.beetlebase.com/main.asp)). Liivikate (*Coleoptera: Cicindelinae*) liike on teada Brasiilias 203, aga näiteks USAs ainult 122 (Cassola & Pearson 2000). Pianca (1966) pakkus liigirikkuse ja arvukuse laiuskraadilise gradiendi põhjuseks välja järgmised hüpoteesid. Mõned nendest hüpoteesid on sarnased, mõned aga vastandlikud ning pole teada, milline hüpotees on kõige paikapidavam (Price *et al.* 2011).

- **Aja hüpotees.** Troopikas on evolutsiooniliselt vanemad ökosüsteemid ja seetõttu on putukad saanud seal kauem mitmekesisust kui parasvöötmes. Aja jooksul on troopikasse kogunenud rohkem liike .
- **Ruumilise heterogeensuse hüpotees.** Troopikas on suurem keskkonna heterogeensus. Seal on nii kuivi kui ka niiskeid elupaiku ning nii madalikel kui ka mägedes levivaid metsi (Holdridge 1947, 1967). See heterogeensus on loonud erinevaid taimkattetüüpe, mida putukad saavad asustada. Parasvöötmes domineerivad laialehised- ja okasmetsad, mis ei paku putukatele sarnast elupaikade mitmekesisust nagu troopikas.
- **Konkurentsi hüpotees.** Kuna troopikas on konkurents tugevam kui parasvöötmes, on liikidel seal kitsamad nišid ja nad on pigem spetsialistid. Parasvöötmes domineerivad generalistid ning liigirikkus ei suurene nende arvelt oluliselt. Tugev konkurents ja ka teised biotilised interaktsioonid aitavad troopikas kaasa liikide mitmekesisumisele.
- **Kiskluse hüpotees.** Hüpotees ütleb, et troopikas on rohkem kiskjaid ja parasiite kui parasvöötmes, mis vähendab konkurentsi ja suurendab saakloomade kooseksisteerimist, mis omakorda soodustab kiskjate ja parasiitide evolutsiooni ning liigiteket. Parasvöötmes ei ole looduslikud vaenlased nii efektiivsed, seega on seal rohkem konkurentsi ja vähem niširuumi floorale ja faunale.

- **Kliima stabiilsuse hüpotees.** Mida kauem valitseb mingis piirkonnas stabiilne kliima, seda rohkem soodustab see spetsialiseerumist, sest ressursid on stabiilsed ja etteaimatavad. Stabiilse kliimaga piirkonnas saab rohkem liike koos eksisteerida ja nad asustavad nišse tihedamalt kui parasvöötmes, kus ressursid varieeruvad tänu ilmastiku muutustele.
- **Produktiivsuse hüpotees.** Kuna troopikas on suurem produktiivsus ehk biomassi tuleb kiiremini ja rohkem juurde, siis on seal suurem liigirikkus. Rohke energiabaas lubab elada rohkematel troofilistel tasemetel ja annab suurema võimaluse liigirikkusele.
- **Ressursside limiteerituse hüpotees.** Kuna troopikas on kõrged temperatuurid ja suur sademete hulk, mis soodustavad toitainete ringlust, siis kasutatakse ressursid seal kiiresti ära ja nad muutuvad limiteerivaks. Selle tõttu ei saa ükski taimeliik troopikas domineerida ja see toob kaasa suurema liigirikkuse nii taimedel kui ka loomadel.
- **Loomtolmlemise hüpotees.** Niiskes troopikas on põhilisteks tolmeldajateks loomad, kuna tuultolmlemine ei ole seal tasuv. Tuultolmlemine aga põhjustab laiemat levikut ning pärsib taimede reproduktiivset isolatsiooni ja spetsialiseerumist.

Lisaks nendele hüpoteesidele pakkus Terborgh (1973) välja “suure ala hüpoteesi”, mis toetub sellele, et mõlemal pool ekvaatorit on sarnase kliimaga alad, mis on soodsad putukate liigitekkteks ning kokku moodustab see ühe suure ala, mis on liigitekkteks veelgi soodsam. Troopilised alad on palju suuremad kui suuruselt järgmine bioom tundra (Terborgh 1973). Suur sarnase kliimaga ala annab liikidele võimaluse levida kaugemale ja suurendada spetsialiseerumise võimalusi (Terborgh 1973). Seega toetab suurem pindala rohkem liike (Price *et al.* 2011).

Rosenzweig (1995) võtab suurema troopilise ala hüpoteesi kokku selliste argumentidega:

- Suuremad populatsioonid - väiksem väljasuremise kiirus. Suurem leviala soodustab suuremat populatsiooni arvukust. See omakorda vähendab liikide väljasuremist.
- Rohkem varjupaiku - väiksem väljasuremise kiirus. Suurem geograafiline ala pakub rohkem paiku, kuhu minna, kui kliimatingimused peaksid muutuma või peaksid tekkima epideemiad. Seega on lihtsam ära hoida selliste mõjurite hukutavaid tagajärgi liikidele.
- Rohkem geograafilisi barjääre - suuremad spetsialiseerumise võimalused. Mida suuremad on liikide geograafilised levialad, seda rohkem on ka geograafilisi barjääre, mis annab võimaluse allopatriliseks spetsialiseerumiseks isoleeritud populatsioonides.
- Suurem evolutsiooni kiirus - suurem spetsialiseerumine. Liigid, millel on suurem leviala ja suuremad populatsioonid, elavad varieeruvates elupaikades ning neil on ka suurem

geneetiline heterogeensus populatsioonis, mis omakorda soodustab suuremat evolutsiooni kiirust ja spetsialiseerumist.

Enamustest hüpoteesidest selgub, et troopikas on nii suurem spetsialiseerumise määr kui ka väiksem väljasuremise määr. Need kaks protsessi on viinud tõenäoliselt selleni, et troopikas leidub rohkem liike kui parasvöötmes (Price *et al.* 2011).

Putukate liigirikkus troopilistel aladel on suuresti seotud taimede liigirikkusega (Price *et al.* 2011). Evolutsiooni tulemusena on troopikas tekkinud palju putukatest spetsialiste, kes on seotud kindlate taimeliikidega ja palju generaliste, kes toituvad erinevatest toiduallikatest ning ressurssidest, mis varieeruvad nii ajas kui ka ruumis (Price *et al.* 2011). Novotny (2002) on püüdnud leida faktoreid, mis põhjustavad putukherbivooride suurt liigirikkust troopikas. Küsimus on olnud selles, kas putukate suurem liigirikkus on põhjustatud toidutaimede liigirikkusest, herbivooride arvukusest peremehe või niši kohta ja/või putukaliikide peremehe spetsiifilisusest. Uurides Kesk-Euroopa ja Paapua Uus-Guinea lehetoidulisi putukaid, leiti, et puuliikidel oli sarnane arv herbivoori liike lehepinna kohta nii troopikas kui ka parasvöötmes, seega nišifaktor ei ole määrav selliseks liigirikkuse erinevuseks nendes paikades, sest siis peaks olema lehepinna kohta rohkem putukaid, ehk üks lehepinnaühik pakub rohkem nišše (Novotny 2002). Lisaks polnud erinevust putukaliikide peremehe spetsiifilisuses uuritud aladel ning nende tulemuste põhjal järeldasid autorid, et peremeestaimede liigirikkus on see faktor, mis põhjustab putukherbivooride liigirikkuse erinevuse troopikas ja parasvöötmes: Paapua Uus-Guineas oli sama suure ala kohta 7 korda rohkem puuliike kui Kesk-Euroopas (Novotny 2002).

## 1.2. Putukherbivooride kooslusi mõjutavad tegurid

### 1.2.1 Peremeestaimede liigirikkus ja fülogeneetiline mitmekesisus

On leitud, et lüljalgsete mitmekesisus on seda suurem, mida suurem on toidutaimede liigirikkus ning toidutaimede fülogeneetiline kaugus üksteisest (Dinnage *et al.* 2012). Dinnage ja teised (2012) näitasid, et taimede liigirikkuse mõju lüljalgsete liigirikkusele oli väike, kui need taimeliigid olid omavahel lähedalt suguluses, aga omas palju suuremat efekti, kui fülogeneetiline distants taimeliikide vahel oli suur (Dinnage *et al.* 2012). Putukherbivooride koosluste kujunemisel arvatakse suur roll olevat nii spetsialistidel kui ka generalistidel (Novotny 2002, Price *et al.* 2011). Barone (1998) leidis Panamas tehtud uurimuses, et 26% putukaliikidest olid spetsialiseerunud toituma ainult ühel taimeliigil, 22% olid spetsialiseerunud toituma ühe perekonna taimeliikidel, 37% toitusid mitmest perekonnast ühes sugukonnas ja 15% olid generalistid, kes toitusid erinevate sugukondade taimedest. Samuti leidsid autorid, et spetsialistid kahjustasid kõige rohkem lehti (Barone 1998). Novotny (2002) näitas Paapua Uus-Guineas, et enamik herbivoore toituvad omavahel lähedalt suguluses olevatel taimeliikidel. Kuna suure liigirikkusega taimeperekonnad on troopikas domineerivamad, siis on ka monofaagseid putukherbivoorid seal pigem haruldased (Novotny 2002). Herbivoorid spetsialiseeruvad liigirikkamatele taimeperekondadele, sest seal on neil rohkem toitu (Novotny 2002). Lisaks leidsid autorid, et isegi fülogeneetiliselt kauged liigid omasid kolmandikus sarnaseid putukherbivooride kooslusi (Novotny 2002). See tähendab, et troopikas on suhteliselt madal peremehele spetsialiseerumine (Novotny 2002). Samas on leitud, et putukherbivooriat mõjutab ka peremeestaime arvukus konkreetsel alal (Castagneyrol *et al.* 2014). Spetsialistidest herbivooride kahjustused ja arvukus oli suuremad seal, kus nende toidutaimi kasvas arvukamalt, olenemata taimeliikide omavahelisest sugulusest (Castagneyrol *et al.* 2014). Veel on leitud, et toidutaimede fülogeneetiline sugulus ja maitseomadused- ning kaitsetunnused mõjutavad herbivooride kooslusi rohkem kui taimede liigirikkus (Wang *et al.* 2020).

### 1.2.2 Peremeestaime toitainete sisaldus ja kaitse

Herbivoorsed putukad puutuvad paratamatult kokku taimede toiteväärtuse ja mehaanilise ning keemilise kaitsega (Price *et al.* 2011). Castagneyrol ja teised (2017) leidsid, et mida väiksemaks läks hooajal C:N sisaldus tamme lehtedes, seda väiksem oli lehtede herbivooria määr. Samamoodi leidis Ritchie (2000), et peremeestaime lämmastiku sisaldus mõjutab herbivooride (sihktiivaliste) arvukust. Perkins ja teised (2004) näitasid, et mida suurem oli lehtede fosforisisaldus, seda suuremaks kasvas liblikaröövik ja seda varem hakkas ta nukkuma. Samas on avastatud, et taimse materjali rohkus määrab tugevamalt herbivooride rohkust, kui seda teeb lämmastiku sisaldus (Whitfeld 2012). Wang ja teised (2020) leidsid ka, et herbivooride spetsialiseerumine oli positiivselt seotud kõige rohkem lehe pindala ja lehe sitkusega: mida sitkemad olid taime lehed, seda rohkem oli sellel taimeliigil spetsialiste (Wang *et al.* 2020). Lehtede tanniinide, kaltsiumi ja lämmastiku sisaldus ei olnud nende töös olulised herbivooride spetsialiseerituse astet määravad tegurid (Wang *et al.* 2020).

### 1.2.3 Peremeestaime leviala ulatus

Putukherbivooride kooslusi võib mõjutada peremeestaime leviala suurus. Seda on uurinud näiteks Lawton ja Schröder (1977), Strong ja Lewin (1979) ja Marques ja teised (2000). Esimeses kahes töös leiti, et mida suurem oli taimeliigi leviala, seda rohkem oli sellel liigil putukaid (Lawton ja Schröder 1977, Strong ja Lewin 1979). Marques ja teised (2000) näitasid aga, et peremeestaime leviala ei määra putukate arvukust. Marques ja teised (2000) leidsid, et uuritavatest taimedest kõige väiksema levialaga liigil samet-meskiidipuu (*Prosopis velutina*) oli kõige rohkem putukherbivooride liike, kõige suurema levialaga liigil põhja-akaatsia (*Acacia greggi*) aga teisena kõige rohkem putukherbivoore.

### 1.2.4 Elupaiga häiring

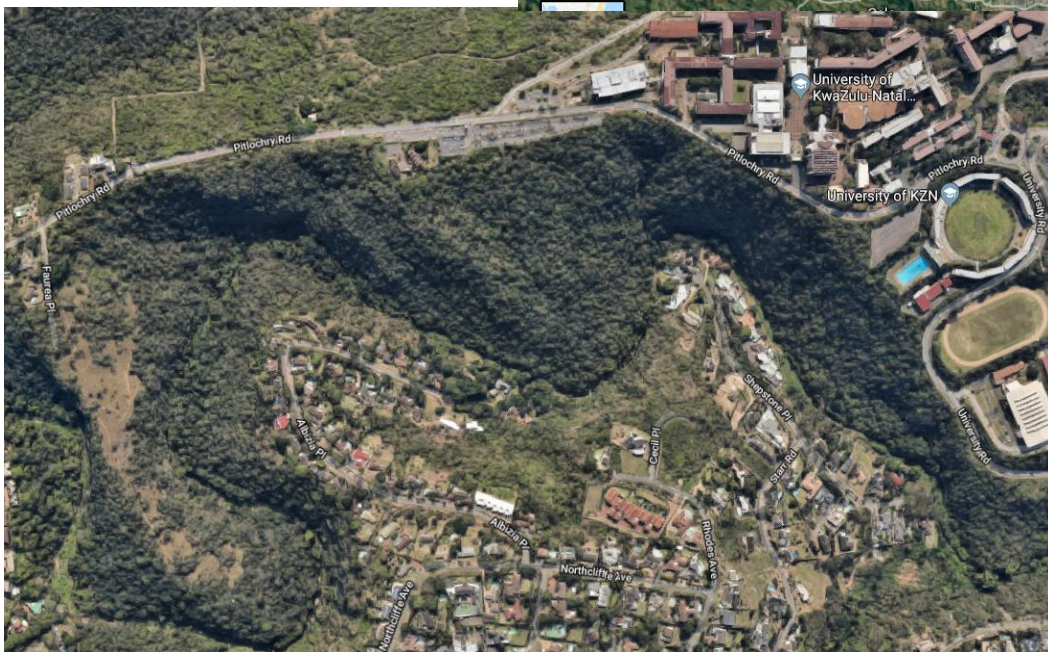
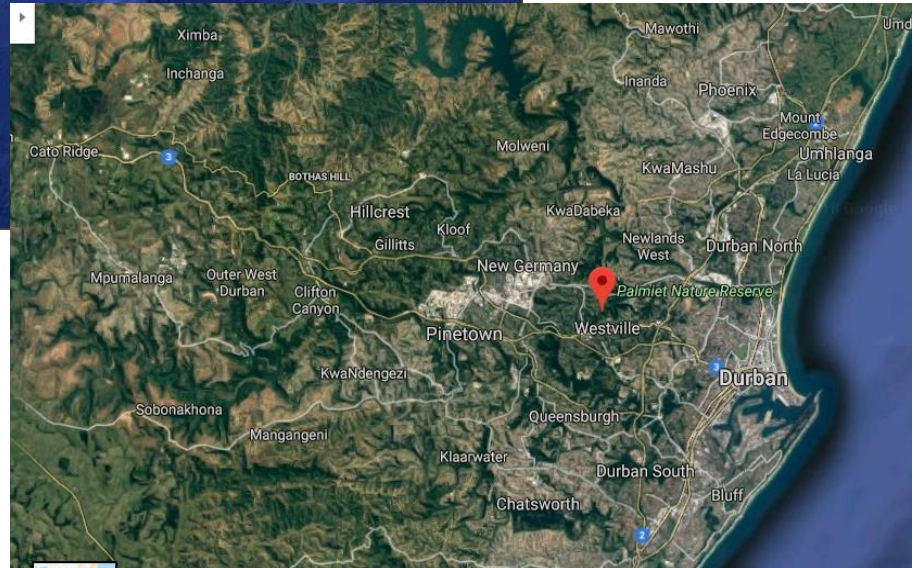
Antropogeensed häiringud mõjutavad otseselt taimekooslusi, aga sellest on mõjutatud ka putukakooslused (Samejima *et al.* 2004). Üheks häiringuks on autoteed. Autoteed mõjutavad negatiivselt nii putukate liigirikkust kui ka arvukust (Muñoz *et al.* 2015). Mõju seisneb selles, et putukad kas hakkuvad teed ületades või paljud putukad ei soovigi teed ületadagi ega selle

läheduses elada (Muñoz *et al.* 2015). Eriti suuresti mõjutavad teed väikeste lennuvõimetute putukate elu (Muñoz *et al.* 2015). Liow ja teised (2000) leidsid, et mesilaste (*Trigona* spp.) liigirikkus oli suurem seal, kus puud olid kõrgemad ning ümbritsev keskkond ühtlane ehk häiringuvaba. Lisaks on leitud, et liikluses surid vahetult teede äärealadel elavad liblikaliigid, kusjuures liikluse tagajärjel suri vähemalt 6.8% liblikatest (Skórka *et al.* 2013). Samuti sõltus hukkunud liblikate arv positiivselt nii liblikate arvukusest kui ka liiklustihedusest ja negatiivselt teeäärsest taimede liigirikkusest (Skórka *et al.* 2013). Kanadas viidi 2012. ja 2013. a. suvekuudel (mai - august) läbi uurimus, kus koguti 2 km pikkusel teelõigul kõik surnud putukad kokku ja leiti, et kokku hukkus seal 117 675 putukat, kellest üle 2000 olid mardikalised (Baxter-Gilbert *et al.* 2015). See teeb umbes 4,3 mardika surma kilomeetri kohta päevas (Baxter-Gilbert *et al.* 2015). Lisaks jäid paljud putukad ilmselt ka autode külge kinni, mis suurendaks seda numbrit palju.

## 2. Materjal ja metoodika

### 2.1 Uurimisala

Minu uurimisalaks oli urbaniseerunud looduskaitseala nimega Palmiet Nature Reserve ( $29^{\circ} 49' 15''$  S,  $30^{\circ} 56' 0''$  E), mis asub Durbani linna lähedal, Kwazulu-Natali provintsis, Lõuna-Aafrika vabariigis (Joonis 1). Looduspark asub 10,2 km kaugusel merest ning tema kõrgus merepinnast jääb 100-210 m vahele (Cottrell 1978). Kogupindala on 34,7 ha (Cottrell 1978). Läbi looduspargi jookseb Palmieti jõgi. Palmieti looduspargis on neli selgelt eristatavat taimkattetüüpi, milleks on litofüütiline (kuival kaljusel pinnasel kasvav) taimekattetüüp, rohumaa, põõsastikud ja metsaala (Cottrell 1978). Kokku on seal umbes 170 erinevat taimeliiki ([www.palmiet.za.net/](http://www.palmiet.za.net/)). Pargis elab ka üle 150 linnuliigi, rohepärdikuid, genette, okassigu, manguste, madusid, kameeleone ja rohkelt putukaid (Cottrell 1978).



**Joonis 1.** Lõuna-Aafrika Vabariigis Kwazulu-Natali provintsis asuv Palmiet Nature Reserve Westville asumis.

## 2.2 Uurimuse ülesehitus

Välitööd leidsid aset 2018. a. novembris ja detsembris, kui uuritavas piirkonnas on mardikate elutegevuse kõrgaeg. Tegu on kuivaperioodilt üleminekuajaga vihmaperioodile.

Uurimisküsimuseks oli identifitseerida taimeliikidel elavad mardikakooslused. Taimeliikideks valiti selles piirkonnas kõige arvukamad puuliigid. Neid oli 12: siidakaatsia *Albizia adianthifolia* (*Fabaceae*), *Antidesma venosum* (*Phyllanthaceae*), ohakapuu *Brachylaena discolor* (*Asteraceae*), saatusepuu *Clerodendrum glabrum* (*Lamiaceae*), kombreetum *Combretum molle* (*Combretaceae*), palisandripuu *Dalbergia obovata* (*Fabaceae*), õnnekorallpuu (*Erythrina lysistemon*, *Fabaceae*), *Faurea saligna* (*Proteaceae*), natali viigipuu (*Ficus natalensis*, *Moraceae*), *Heteropyxis natalensis* (*Myrtaceae*), *Protorhus longifolia* (*Anacardiaceae*), *Sclerocroton integerrimum* (*Euphorbiaceae*). Nende taimede lehtedelt kogusin mardikaid. Selleks valisin igast taimeliigist 10 isendit, millele tegin liblikakahvaga erinevatesse kohtadesse (kõrgusele umbes 5 m, sest kõrgemale liblikavõrk ei ulatanud) 50 lööki. Pärast seda korjasin kõik võrku sattunud mardikad topsi. Taimeisendid, millelt mardikaid korjama hakkasin, valisin vegetatiivses staadiumis, st et puu ei kannaks õisi ega vilju. Samuti valisin taimeisendid nii, et uuritavate isendite vahele jääks vähemalt 20 m, et vältida ruumilisest lähedusest tulevad mõjutusi. Lisaks sellele hindasin, kas puu on piisavalt suur, et tema lehtedesse saaks teha 50 lööki liblikavõrguga nii, et igasse kohta löön vaid ühe korra, st et löögikohad omavahel ei kattuks. Kui kõik need kriteeriumid olid korras, hakkasin mardikaid koguma. Mardikad määrasin laboris mikroskoopi kasutades morfoliikideni. Kasutasin morfoliikide kontseptsiooni, sest paljud kohalikud mardikalised pole kirjeldatud, seega oleks olnud nende määramine väga pikk protsess ja minu pädevusalast väljas. Herbivoorsete mardikate taksonid määrasin kirjanduse (Scholtz ja Holm 1985, Picker 2012) ja kohaliku spetsialisti (S. Procheş) abiga.

Uurimaks taimeisendite kaugust häiringust, registreerisin iga isendi koordinaadid ning mõõtsin Google maps abil kauguse hoonest või autoteest. Et uurida mardikakoosluste sõltuvust taimeliigi leviala suuruselt, käsitlesin taimeliikide leviala mitmel ruumiskaalal: lokaalne (Durban ja selle lähiümbrus), maakondlik (kogu KwaZulu-Natali provints) ja koguleviala (levik Lõuna-Aafrika vabariigis ja teistes riikides nii Aafrikas kui ka nt Araabia poolsaarel). Lokaalse leviala leidmiseks lugesin kohaliku levikuatlase (Boon 2010) kaardilt kõik märkeruudud kokku, mis olid antud levialas. Maakondliku leviala leidmiseks lugesin kokku märkeruudud, mis asusid KwaZulu-Natali provints. Taimeliigi koguleviala leidmiseks kasutasin Flora Zambesiaca internetilehekülge ([www.apps.kew.org/efloras/search.do](http://www.apps.kew.org/efloras/search.do)).

Uurimaks mardikate eelistust taimelehtedes sisalduvate toitainete suhtes, võtsin lehtede (fosfori sisaldus taimelehe kuivmassis, lämmastiku sisaldus taimelehe kuivmassis ning süsiniku ja lämmastiku suhe taimelehe kuivmassis) andmed andmebaasist TRY (Kattge *et al.* 2011). Kui andmebaasis ei olnud vajalike taimeliikide andmeid, siis kasutasin taimeliigi lähisugulaste keskmisi andmeid (Tabel 1). Kui ka siis ei leidnud taimeliigile vastavaid andmeid, pidime jätma taimeliigi analüüsist välja.

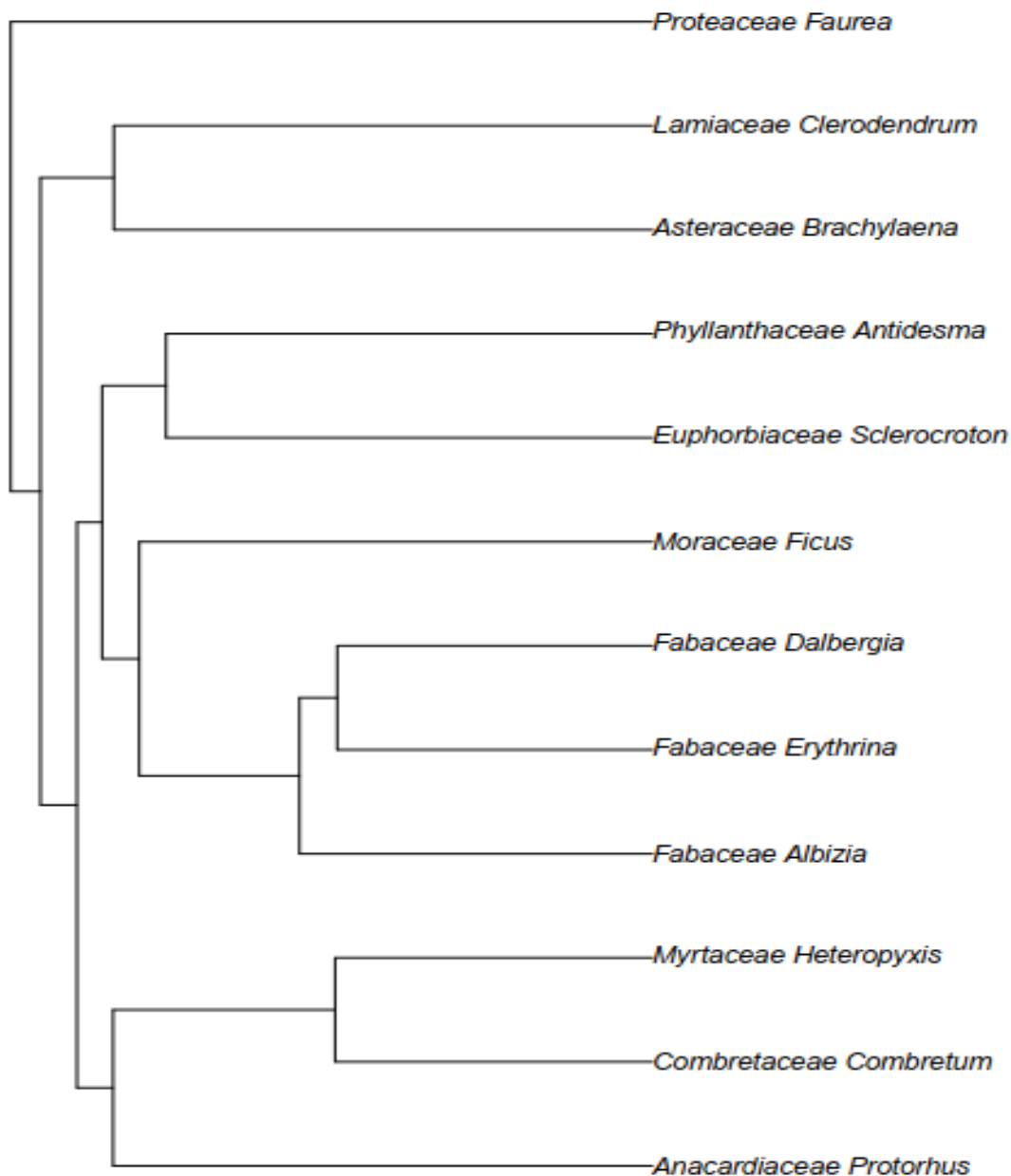
Mardikakooslusi uurisin mitmel viisil. Kõigepealt vaatasin kõiki putukaid, kes kuuluvad seltsi mardikalised (*Coleoptera*). Nende hulgas oli kirjanduse (Scholtz ja Holm 1985, Picker 2012) ja eksperdi (S. Procheş) andmetel nii dendriivoore, röövmardikaid, herbivoore jne. Teiseks uurisin mardikalistest herbivoore, kasutades nende eristamiseks samuti kohaliku eksperdi (S. Procheş) ja kirjanduse (Scholtz ja Holm 1985, Picker 2012) abi. Kolmandaks uurisin mardikalistest spetsialiste, eristades selleks morfoliigid, mida õnnestus koguda vaid ühelt puuliigilt. Viimaseks eemaldasid andmestikust haruldased või juhuslikud mardikaliste morfoliigid, keda leidis andmestikus ainult üks või kaks isendit, välja arvatud juhul, kui kaks samast morfoliigist mardikat leidis ühel ja samal puuliigil.

**Tabel 1.** Uuritud taimeliikide lehtede toitainete sisaldused ja taimeliikide asendused.

<b>Taimeliik</b>	<b>Lehe süsiniku ja lämmastiku (C/N) suhe. g/g</b>	<b>Lehe lämmastiku kuivaine sisaldus. %</b>	<b>Lehe fosfori kuivaine sisaldus %</b>
<i>Albizia adianthifolia</i>	12.19	3.18	0.12 <i>A. adinocephala</i>
<i>Antidesma venosum</i>	24.42	2.11	0.1
<i>Brachylaena discolor</i>	21.77	2.41	0.11
<i>Clerodendrum glabrum</i>	17.04 <i>C. trichotomum</i>	2.27 <i>C. trichotomum</i>	0.55 <i>C. trichotomum</i>
<i>Combretum molle</i>	33.19	2.01	0.13
<i>Dalbergia obovata</i>	19.65 <i>D. baronii</i> , <i>D. retusa</i> , <i>D. hupeana</i>	3.73	0.2
<i>Erythrina lysistemon</i>	17.42 <i>E. fusca</i>	5.96 <i>E. caffra</i>	0.17 <i>E. fusca</i>
<i>Faurea saligna</i>	53.68	0.95	0.06
<i>Ficus natalensis</i>	14.95 <i>F. carica</i> , <i>F. erecta</i>	2.66 <i>F. thonningii</i> , <i>F. carica</i>	0.16 <i>F. carica</i> , <i>F. erecta</i>
<i>Heteropyxis natalensis</i>	-	-	-
<i>Protorhus longifolia</i>	-	1.14	0.07
<i>Sclerocroton integerrimum</i>	-	3.61	0.14

### 2.3 Taimede fülogeneesipuu rekonstrueerimine

Ajaliselt kalibreeritud fülogeneesipuu oli koostatud kaasjuhendaja poolt (Procheş *et al.* 2015) (Joonis 2). See koostati kasutades ribuloos-1,5-karboksülaas/bisfosfaat geeni (*rbcL*). *RbcL* geen on laialt kasutatav selliste fülogeneesipuude konstrueerimisel, sest eraldab väga hästi taimi perekonna tasemeni ja just seda meil oligi vaja, sest kõik taimeliigid olid meil erinevatest perekondadest. *RbcL* geenijärjestused võeti Genbank andmebaasist ([www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/](http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/)).



**Joonis 2.** Uuritavate taimede fülogeneesipuu.

## 2.4 Fülogeneetiline signaal

Fülogeneetilise signaali arvutamiseks mardikate toidutaimedel kasutasin iga puuliigi kogu liigirikkust, mille viisin vastavusse taimede omavahelise sugulusega. Fülogeneetilist signaali arvutasin nii kõikide mardikatega, ainult herbivooridega kui ka ainult spetsialistidega.

Samuti arvutasin fülogeneetilist signaali pärast seda, kui olin eemaldanud nn haruldased liigid. Neid analüüse tegin Pageli lambda-väärtuse abil, mida kasutatakse fülogeneetilise signaali arvutamiseks pidevate tunnuste puhul (Pagel 1999). Need analüüsid tegin, kasutades programmi R ja selle pakette 'caper', 'ape' ja 'picante' (R Core Team 2016).

Kuna tulemused ei muutunud oluliselt enne ja pärast haruldaste morfoliikide eemaldamist, tegin edasised analüüsid koos haruldaste morfoliikidega. Samuti ei olnud erilist erinevust kõikide mardikate, herbivooride ja spetsialistide vahel, seega kasutasime edaspidi ainult herbivooride andmeid.

## 2.5 Statistilised analüüsid

Analüüsisin mardikate liigirikkuse ja arvukuse seoseid keskkonna andmetega, mida mul oli võimalik mõõta või leida ainult iga puuliigi kohta (ühemõõteline maatriks). Keskkonna andmeteks olid taimede toitainetesisaldus ja liigi leviala.

Mardikate koosluste erinevust analüüsisin tunnusega, mida mul oli võimalik mõõta või leida iga korjatud puuisendi kohta (mitmemõõtmeline maatriks). Selleks tunnuseks oli puuisendite kaugus häiringust.

Selleks, et leida mardikate liigirikkuse ja arvukuse seost kaugusega häiringust, tegin regressioonianalüüsi. Selleks kasutasin programmi Statistica (StatSoft, Inc. 2005). Et arvutada mardikakoosluste liigilise koosseisu erinevusi taimeliikidel sõltuvalt kaugusest häiringust, kasutasin RDA analüüsi. Seda analüüsisin programmis R pakettidega 'vegan' ja 'picante' (R Core Team 2016).

Mardikakoosluste liigilise koosseisu erinevusi, mis võiksid olla mõjutatud taimeliikide levikust, arvutasin Akaike (AIC) mudeli järgi ordistep analüüsiga. Seda tegin samuti programmis R, kasutades pakette 'vegan' ja 'picante' (R Core Team 2016).

## 2.6 Töö autori roll

Töö sai suuremas osas tehtud iseseisvalt, alates välitöödest kuni analüüsideni. Loomulikult kasutasin oma juhendajate abi näiteks mardikate ja puuliikide määramisel. Oma kaasjuhendajalt sain ka Palmiet Nature Reservi kohta varasemalt tema poolt tehtud fülogeneesipuu docx faili, mida kasutasin oma analüüsis.

Andmeanalüüsi tegin iseseisvalt nõu küsides nii juhendajalt kui ka Ants Kaasiku käest. Taimeliikide leviku ja toitainete sisalduse andmed sain kirjandusest.

### 3. Tulemused

Kokku õnnestus mardikaid koguda 193 erinevat morfoliiki. 143 morfoliiki olid herbivoorid ja 85 nendest olid spetsialistid (Lisa 1). Spetsialistideks olid need mardika morfoliigid, keda leidis ainult ühel taimeliigil, ehk eemaldasime andmetabelist kõik liigid, keda leidis kahel või enamal taimeliigil.

Kõige arvukamad mardikaliste sugukonnad olid poilased (*Chrysomelidae*) (44 morfoliiki), kärsaklased (*Curculionidae*) (33), lepatriinulised (*Coccinellidae*) (11), nirplased (*Brentidae*) (8), küürakmardiklased (*Mordellidae*) (7) ja ebakärsaklased (*Anthribidae*) (7). Sugukonnad pehmeoorlased (*Cantharidae*), täppmardiklased (*Corylophidae*), kääviklased (*Eucnemidae*) ja *Monotomidae* olid esindatud ainult ühe morfoliigiga.

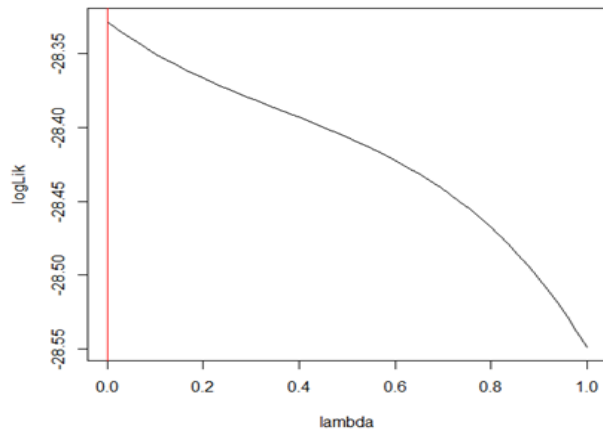
#### 3.1 Fülogeneetiline signaal

Leidsin, et herbivoorsetel mardikatel ei ole toidutaimede suhtes fülogeneetilist signaali ehk ma ei suutnud tõestada, et mardikalised eelistavad lähemalt või kaugemalt suguluses olevaid puuliike, kui ennustaks juhuslik mudel ( $\lambda=0$ ,  $p=0.07$ ; joonis 3).

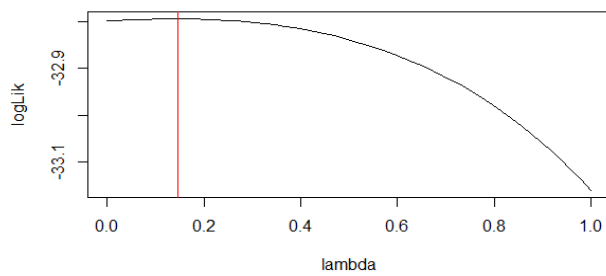
Fülogeneetiline signaal puudus ka kõikidel mardikatel kokku (herbivooridel ja teistel rühmadel) ( $\lambda=0.145$ ,  $p=0.39$ ; joonis 4).

Samamoodi ei olnud fülogeneetilist signaali spetsialistidest mardikaliste toidutaimedeks olevatel puuliikidel ( $\lambda=0$ ,  $p=0.5$ ; joonis 5).

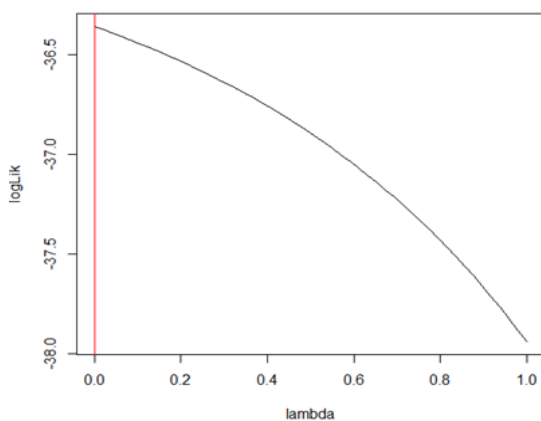
Sarnased tulemused tulid ka siis, kui eemaldasime haruldased mardikaliste liigid ning võtsime lisaks mardikate liikide arvule arvesse ka isendite arvu liigi kohta.



**Joonis 3.** Herbivoorsete mardikaliste fülogeneetiline signaal (lambda) toidutaimede suhtes ehk kas herbivoorsed mardikalised toituvad omavahel lähedalt suguluses olevatel taimeliikidel (lambda=0, p=0.07). Loglik=logaritmitud tõepärafunktsiooni väärtused.



**Joonis 4.** Kõikide uuritud mardikaliste (herbivoorid ja teiste toitumistüüpidega taksonid) fülogeneetiline signaal (lambda) toidutaimede suhtes ehk kas mardikalised leiti omavahel lähedalt suguluses olevatel taimeliikidel (lambda=0.145, p=0.39). Loglik=logaritmitud tõepärafunktsiooni väärtused.



**Joonis 5.** Herbivoorsete spetsialistidest mardikaliste fülogeneetiline signaal (lambda) toidutaimede suhtes ehk kas spetsialistidest mardikalised toituvad omavahel lähedalt suguluses olevatel taimeliikidel (lambda=0, p=0.5). Loglik=logaritmitud tõepärafunktsiooni väärtused.

### **3.2 Häiring**

Leidsin, et nii herbivoorsete mardikaliste liigirikkust kui ka arvukust ei mõjuta toidutaimest puuisendi kaugus häiringust (liigirikkus:  $r^2=0.03$ ,  $p=0.052$ ; arvukus:  $r^2=0.04$ ,  $p=0.019$ ).

Samuti ei õnnestunud leida seost mardikakoosluste liigilise koosseisu ja toidutaimedest puuisendite kauguse vahel häiringust (RDA conditional= 0.033).

### **3.3 Taimeliikide levik**

Leidsin, et kõige rohkem mõjutab mardikakoosluste liigilise koosseisu erinevust puuliikide vahel puuliigi levik lokaalselt: lokaalselt laialdasemalt levinud puuliikidel olid sarnasemad mardikakooslused (Durban:  $p=0.005$ ). Suuremaskaalalised levikud rolli ei mänginud (Kwazulu-Natal:  $p=0.15$ . Kogu levik:  $p=0.18$ . Ordistep conditional= 0.012).

### **3.4 Taimede toitainete sisaldus**

Leidsin, et taimede toitainete sisaldus ei mõjuta mardikakoosluste liigilise koosseisu erinevusi puuliikidel (lämmastiku kuivainesisaldus  $p=0.075$ , fosfori kuivainesisaldus  $p=0.1$  ja C:N suhe  $p=0.455$ , ordistep constrained= 0.06).

## 4. Arutelu

Kuigi putukate toidutaimedele spetsialiseerumist on kaua uuritud, on selle globaalne muster siiani ebaselge. Kui eelmise sajandi uurimused näitasid pigem trendi, et troopikas on spetsialiseerumine palju suurem kui parasvöötmes (Pianca 1966, Tergborgh 1973, Rosenweig 1995), siis sellel sajandil on leitud, et spetsialiseerumine ei olegi troopikas nii suur (Novotny 2002, Holm *et al.* 2019). Novotny (2002) näitas hoopis, et putukaliigi peremehele spetsialiseerumine polnud Paapua Uus-Guineas erinev võrreldes parasvöötmega ning isegi fülogeneetiliselt kauged liigid omasid kolmandikus samu putukherbivoori liike. Minu tulemustest selgub samuti, et fülogeneetilisest signaali herbivoorsetel mardikatel oma toidutaimede suhtes Kwazulu-Natali provintsis ei ole. Samuti puudus see signaal kõikide kogutud mardikate suhtes ning ka spetsialistide suhtes. Sellest võib järeldada, et mardikad toituvad Kwazulu-Natali provintsis lähemalt või kaugemalt suguluses olevatel puuliikidel, kui ennustaks juhuslik mudel. Samuti toetab minu tulemus Novotny (2002) Paapua Uus-Guineas tehtud töö järeldust, et isegi fülogeneetiliselt kaugel liikidel on suures osas sarnased putukakooslused. See võib tähendada seda, et ka fülogeneetiliselt kaugel taimeliikidel troopikas on võinud tekkida keskkonna ja organismide interaktsioonide mõjul sarnased omadused ja tunnused, mida putukad suudavad ületada ja kasutada. Neil liikidel on omadused, mis annavad herbivooridele piisavalt energiat, samas ei ole selle energia saamiseks vaja vastu panna väga paljudele taime kaitseomadustele, milleks võivad olla keemilised ühendid (nt tanniinid, lateks), ogad, okkad, lehtede mehaanilised barjäärid jne.

Kuna minu uurimisala asus keset inimasustust, siis oli hea uurida ka antropogeenset mõju putukakooslustele. Varasemates töödes on leitud, et autoteed mõjutavad negatiivselt nii putukate liigirikkust kui ka arvukust (Liow *et al.* 2000, Skórka *et al.* 2013, Muñoz *et al.* 2015). On näidatud, et väga palju isendeid sureb liikluse tagajärjel ning samuti ei soovi putukad ei tee ääres elada ega ka seda ületada (Muñoz *et al.* 2015). Mina leidsin oma töös vastupidiselt ootustele, et herbivoorsete mardikate liigirikkust ja arvukust kaugus häiringust ei mõjuta. Üheks häiringu mõju puudumise põhjuseks võib olla piirkonna väike liiklustihedus - Palmiet Nature Reserve asub vaikselt elamupiirkonnas kohaliku ülikooli läheduses, kus liiklejateks on pigem jalakäijatest üliõpilased ja pered. Samuti ei ole sealsed teed eriti laiad ning suured maanteed jäävad kaugemale, seega ei tohiks tee ületamine herbivoorsetele mardikatele suureks probleemiks olla. Mida vähem liiklusvahendeid teel sõidab, seda vähem hukkub putukaid, seega ei ole toidutaimede

lähedus autoteele ilmingimata saatuslik. Uuritud piirkonnas ei liikunud ka suuri veoautosid, mille laia esiosa vastu hukkumise tõenäosus oleks suurem.

Käesolevas töös kogutud mardikate peremeespuudel on erineva suurusega leviala maailmas. Mõned puuliigid kasvavad ainult väikesel territooriumil Lõuna-Aafrika Vabariigis, mõned aga palju laiemalt, ulatudes ka põhjapoolkerale. Kuidas peremeestaimede leviala suurus võib mõjutada mardikakooslusi, on uuritud ka varem. Lawton ja Schröder (1977) ning Strong ja Lewin (1979) leidsid, et mida suurem on taimeliigi leviala, seda rohkem on sellel taimeliigil putukaliike. Marques ja teised (2000) leidsid aga, et peremeestaimede leviala ei mõjuta putukate arvukust. Minu töö tulemus sarnaneb Marques ja teiste (2000) tulemusega: mardikakooslusi ei mõjutanud peremeestaimeliikide leviala ulatus suurel skaalal ehk KwaZulu-Natali provintsis ja koguleviala ulatuses Lõuna-Aafrika riikides. Küll aga mõjutas mardikakooslusi peremeestaimeliigi lokaalse leviala suurus Durbani linna lähiümbruses: lokaalselt laialdasemalt levinud puuliikidel olid sarnasemad mardikakooslused. Sellest võib järeldada, et mardikatele on oluline, millised taimekooslused levivad nende elupaigas lokaalselt ning peremeestaimede veelgi laialdasem levik pole tähtis. Võib ka olla, et Durbani piirkonnas laialdaselt levinud taimeliikidel on sarnased omadused, mida kohalikud putukad suudavad kasutada ning selle tõttu on mardikate kooslused sarnased. Puuliigi laialdasem levik lisaks Kwazulu-Natali provintsidele Angolas, Kenyas või Nigeerias ei ole oluline tõenäoliselt sellepärast, et mängu tulevad kliimatingimuste muutused, mis ei pruugi olla mardikalisele sobivad. Lisaks võivad kaugemal mängida rolli interaktsioonid kohalike liikidega. Näiteks võib parasiitide ja kiskjate liigiline koosseis kaugemal olla erinev ning Durbani piirkonna mardikalistel ei pruugi olla vastavaid kaitsemehhanisme.

Varasemates uurimustes on leitud, et putukakooslusi mõjutab ka peremeestaimede toitainete sisaldus (Ritchie 2000, Perkins *et al.* 2004, Whitfeld 2012, Castagneyrol *et al.* 2017). On näidatud, et C:N suhe, lämmastiku sisaldus ja fosfori sisaldus on kõige olulisemad mõjutajad. Mida rohkem neid elemente leidub, seda suuremaks kasvavad putukavastsed ning seda suurem on herbivooria määr ja ka herbivooride arvukus (Ritchie 2000, Perkins *et al.* 2004, Whitfeld 2012, Castagneyrol *et al.* 2017). Whitfeld (2012) näitas aga, et taimse materjali rohkus määrab tugevamalt herbivooride arvukust, kui seda teeb lämmastik. Mina leidsin samuti, et C:N suhe, lämmastiku kuivaine sisaldus ja fosfori kuivaine sisaldus ei mõjuta mardikakooslusi puudel. Sellest võib järeldada, et määravaks on mingid muud parameetrid, milleks võivad olla taimelehtede füüsilised näitajad nagu näiteks lehe sitkus või lehe pindala ehk ressursi rohkus (Wang *et al.* 2020). Näiteks on leitud, et lehelõikaja-sipelgad Lõuna-Ameerikas eelistavad just puid, mille lehed on vähem sitked (Gerhold *et al.* 2019). Selliseid lehti on mehhaaniliselt lihtsam lõigata ja seega kulub vähem aja ja energia ressursse. Mida vähem energiat ja aega peab

toitumiseks kulutama, seda väiksem on tõenäosus, et putukas süüakse toitumise ajal ära, seega on suurem võimalus olla looduslikus valikus edukam. Samuti on välja toodud, et herbivooride arvukus taimel on suurem, mida suurem oli konkreetse taime lehtede pindala (Muiruri *et al.* 2018). Selle tulemuse põhjal võib järeldada, et herbivooril ei ole pigem vahet, kui energiarikas on taim, vaid oluliseks saab, kui ohtralt vastavat taimeliiki piirkonnas esineb. Ilmselt saab putukas oma energiavajaduse rahuldada ka sel viisil, et sööb palju rohkem toitainete vaesemat taime selle asemel, et kulutada ressursi otsimisele või energiarikkamale, kuid piirkonnas vähe esinevale ja väiksema lehtede hulgaga taimeliigile spetsialiseerumisele. Selle seose paremaks mõistmiseks peaks mõõtma konkreetse puuisendi toitainete sisaldust, mida käesolevas töös polnud võimalik teha.

Kuidas on minu uurimus seotud troopikas esineva suure liigirikkusega võrreldes parasvöötmeaga? Kuna ma uurisin kohalikke ohtraid puuliike, võib tulemuste vähesus mardikakooslusi määravate tegurite kohta olla tingitud sellest, et uurimata jäid vähem ohtrad puuliigid, mille osi herbivoorsed putukad tõenäoliselt samuti söövad. Suurema taime liigirikkuse tõttu troopikas lahjeneb konkurents herbivooride vahel toidutaimedele, mis võib raskendada toitumismustrite leidmist. Samuti põhjustab taime liigirikkus rohkem nišše herbivoorsetele putukatele, mille tõttu suureneb liigiteke (Pianca 1966). Lisaks ilmselt mõjutab Lõuna-Aafrika Vabariigi putukherbivooride kooslusi üldine biomassi rohkus sealses piirkonnas - ka suurem biomass vähendab konkurentsi ja loob herbivooridele suurema võimaluse liigitekkeks (Pianca 1966).

## 5. Kokkuvõte

Putukate mõju meie elukeskkonnale ja biomassile on märkimisväärne, kuna nende rohkus on maakeral väga suur. Enamik putukaid on otsesemalt või kaugemalt seotud taimede või mõnede nende osadega. Küll aga on liikide vahel suured erinevused: mõned taimeliigid on seotud palju rohkemate putukaliikidega kui teised, seda nii putukate arvukuselt kui ka liigirikkuselt. Kuigi nii taimi kui ka putukaid on uuritud palju ja erinevate nurkade alt, ei ole tänaseks veel jõutud selgusele, kuidas need kaks rühma mõjutavad üksteist ning millised mehhanismid nende vahelistes suhetes rolli mängivad. On leitud, et taimede ja nendega seotud putukate interaktsiooni võib kirjeldada nii liigirikkus, fülogeneetiline mitmekesisus, nišside rohkus kui ka taime toitainete sisaldus.

Mina uurisin oma töös Lõuna-Aafrika Vabariigis Kwazulu-Natali provintsis asuva Palmiet Nature Reserve näitel, (i) kas mardikaliste kooslusi mõjutab toidutaimeliikide omavaheline fülogeneetiline kaugus. Samuti uurisin, (ii) kas mardikaliste kooslusi mõjutab toidutaimede toitainete sisaldus, (iii) kas mardikaliste kooslusi mõjutab toidutaimeliigi leviala ning (iiii) kas mardikaliste kooslusi mõjutab toidutaimede isendite kaugus häiringust. Uurisin mardikakooslusi 12 kohalikul puuliigil. Toidutaimede omavahelise fülogeneetilise kauguse uurimiseks koostas fülogeneesipuu ning analüüsisin seda. Kogusin ka andmeid taimeliikide toitainete sisalduse, leviala ja kohaliku häiringu kohta ning seostasid neid mardikate liigirikkuse ja arvukusega.

Tulemuseks sain, et ei fülogeneetiline signaal, toitainete sisaldus ega ka puuisendite kaugus häiringust ei mõjutanud mardikaliste kooslusi. Ainukesena mängis rolli puuliikide levik lokaalselt ehk Durbani linna piirkonnas - lokaalselt laialdasemalt levinud puuliikidel olid sarnasemad mardikaliste kooslused.

Tööst võib järeldada, et mardikaliste kooslusi ei mõjuta minu uuritud parameetrid vaid muud parameetrid, milleks võivad olla näiteks taimede mehhaaniline või keemiline kaitse või leheressursi rohkus ehk lehtede hulk ja/või pindala. Samuti võib olla, et taimede suurem liigirikkus ja biomass hulk troopikas loovad võimaluse putukherbivooridel leida rohkelt nišše toitumiseks ning mardikate kooslused ei sõltu seetõttu minu uuritud parameetritest.

## 6. Summary

### Diversity patterns of beetles (*Coleoptera*) on South African trees

Insects are the largest animal group in the world, thus they play a huge role in our ecosystems. Most insects are directly or indirectly associated with plants or some plant parts. However, there are differences between plant species: some plant species are associated with more insect species than others, both in the means of species richness and abundance. Despite much research on both plants and insects, it is not clear how plants and insects affect each other and which mechanisms play a role in this relationship. The interaction between plants and insects is known to be affected by species richness, phylogenetic diversity, abundance of niches and plant nutrient content.

In this study I investigate (i) whether phylogenetic distance between host-plant species affects insect communities, (ii) whether plant nutrient content affects insect communities, (iii) whether plant distribution affects insect communities and (iiii) whether distance to disturbance affects insect communities. I investigated beetles and the most common tree species in Palmiet Nature Reserve, Kwazulu-Natal, the Republic of South Africa. I studied beetle communities on 12 local tree species. To calculate phylogenetic distance between host plant species, I constructed a phylogenetic tree. I collected data on plant nutrient content, distribution, disturbance and associated these with beetle species richness and abundance.

I found that neither phylogenetic signal, plant nutrient content nor distance to disturbance affect beetle communities. I only found that herbivorous beetle communities were affected by local distribution (Durban and its surroundings) of host-plant species - larger local distribution supported more similar beetle communities.

To conclude, beetle communities may be affected by other parameters such as plant physical or chemical defenses or the abundance of leaf resources (number of leaves and leaf area). It can also be that higher plant species richness and biomass in the tropics creates good opportunities for beetles to find more feeding niches which may make the studied parameters less important.

## **7. Tänuavaldused**

Tänan Pille Gerholdi põhjaliku, ausa ning konstruktiivse juhendamise ja kaasa elamise eest. Samuti tänan juhendamise, välitöödel abistamise ja võõra maa tutvustamise eest Şerban Procheşi. Mõlemat juhendajat tänan lisaks veel ägeda võimaluse eest teostada oma välitöid Lõuna-Aafrika Vabariigis. Ants Kaasikule suured tänud abistamise eest andmete analüüsil. Töö teostamist toetas Eesti Teadusagentuur (grandid PUT1006 ja PRG741).

## **Kasutatud kirjandus**

Barone, J.A., 1998. Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, 67(3), pp.400-409.

Baxter-Gilbert, J.H., Riley, J.L., Neufeld, C.J., Litzgus, J.D. and Lesbarrères, D., 2015. Road mortality potentially responsible for billions of pollinating insect deaths annually. *Journal of Insect Conservation*, 19(5), pp.1029-1035.

Boon, R., 2010. Pooley's Trees of the Eastern South Africa.

Cassola, F. and Pearson, D.L., 2000. Global patterns of tiger beetle species richness (Coleoptera: Cicindelidae): their use in conservation planning. *Biological Conservation*, 95(2), pp.197-208.

Castagneyrol, B., Jactel, H., Vacher, C., Brockerhoff, E.G. and Koricheva, J., 2014. Effects of plant phylogenetic diversity on herbivory depend on herbivore specialization. *Journal of Applied Ecology*, 51(1), pp.134-141.

Castagneyrol, B., Bonal, D., Damien, M., Jactel, H., Meredieu, C., Muiruri, E.W. and Barbaro, L., 2017. Bottom-up and top-down effects of tree species diversity on leaf insect herbivory. *Ecology and Evolution*, 7(10), pp.3520-3531.

Collins, N.M., 1989. Termites. *Ecosystems of the World*, 14, pp.455-471.

Cottrell, M.J., 1978. *An assessment of the value of a small nature reserve, with particular reference to the Palmiet Nature Reserve, Westville, Natal* (Master's thesis, University of Cape Town).

Dinnage, R., Cadotte, M.W., Haddad, N.M., Crutsinger, G.M. and Tilman, D., 2012. Diversity of plant evolutionary lineages promotes arthropod diversity. *Ecology Letters*, 15(11), pp.1308-1317.

Fischer, A.G., 1960. Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, 14(1), pp.64-81.

Gerhold, P., Ribeiro, E.M., Santos, B.A., Sarapuu, J., Tabarelli, M., Wirth, R. and Leal, I.R., 2019. Phylogenetic signal in leaf-cutting ant diet in the fragmented Atlantic rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 35(3), pp.144-147.

Grissell, E. and Goodpasture, C., 2001. *Insects and gardens: In Pursuit of a garden ecology*. Portland: Timber Press.

Holm, S., Javoš, J., Molleman, F., Davis, R.B., Öunap, E., Roininen, H. and Tammaru, T., 2019. No indication of high host-plant specificity in Afrotropical geometrid moths. *Journal of Insect Science*, 19(3), p.1.

Hölldobler, B. and Wilson, E.O., 1990. *The ants*. Harvard University Press.

Kattge, J., Diaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., Bönišch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P.B., Wright, I.J. and Cornelissen, J.H.C., 2011. TRY—a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17(9), pp.2905-2935

Lawton, J.H. and Schroder, D., 1977. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. *Nature*, 265(5590), pp.137-140.

Liow, L.H., Sodhi, N.S. and Elmqvist, T., 2001. Bee diversity along a disturbance gradient in tropical lowland forests of south-east Asia. *Journal of Applied Ecology*, pp.180-192.

Marques, E.S.D.A., Price, P.W. and Cobb, N.S., 2000. Resource abundance and insect herbivore diversity on woody fabaceous desert plants. *Environmental Entomology*, 29(4), pp.696-703.

Mercer, R.D., Gabriel, A.G.A., Barendse, J., Marshall, D.J. and Chown, S.L., 2001. Invertebrate body sizes from Marion Island. *Antarctic Science*, 13(2), pp.135-143.

Muiruri, E.W., Barantal, S., Iason, G.R., Salminen, J.P., Perez-Fernandez, E. and Koricheva, J., 2019. Forest diversity effects on insect herbivores: do leaf traits matter?. *New Phytologist*, 221(4), pp.2250-2260.

- Muñoz, P.T., Torres, F.P. and Megías, A.G., 2015. Effects of roads on insects: a review. *Biodiversity and Conservation*, 24(3), pp.659-682.
- Novotny, V., Basset, Y., Miller, S.E., Weiblen, G.D., Bremer, B., Cizek, L. and Drozd, P., 2002. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature*, 416(6883), pp.841-844.
- Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401: 877-884.
- Perkins, M.C., Woods, H.A., Harrison, J.F. and Elser, J.J., 2004. Dietary phosphorus affects the growth of larval *Manduca sexta*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology: Published in Collaboration with the Entomological Society of America*, 55(3), pp.153-168.
- Pianka, E.R., 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist*, 100(910), pp.33-46.
- Picker, M., 2012. *Field guide to insects of South Africa*. Penguin Random House South Africa.
- Price, P.W., Denno, R.F., Eubanks, M.D., Finke, D.L. and Kaplan, I., 2011. *Insect ecology: behavior, populations and communities*. Cambridge University Press.
- Procheş, Ş., Forest, F., Jose, S., De Dominicis, M., Ramdhani, S. and Wiggill, T., 2015. How do alien plants fit in the space-phylogeny matrix?. *PloS one*, 10(4), p.e0123238.
- R Core Team. 2016. R: A Language and Environment for Statistical Computing, Version 3.3.1. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ritchie, M.E., 2000. Nitrogen limitation and trophic vs. abiotic influences on insect herbivores in a temperate grassland. *Ecology*, 81(6), pp.1601-1612.
- Rosenzweig, M.L., 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press.
- Scriber, J.M., 1995. Overview of swallowtail butterflies: Taxonomic and distributional latitude. *Swallowtail Butterflies*, pp.3-8.

Samejima, H., Marzuki, M., Nagamitsu, T. and Nakasizuka, T., 2004. The effects of human disturbance on a stingless bee community in a tropical rainforest. *Biological Conservation*, 120(4), pp.577-587.

Schemske, D.W., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Sobel, J.M. and Roy, K., 2009. Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions?. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 40, pp.245-269.

Scholtz, C.H. and Holm, E., 1985. *Insects of southern Africa*. Butterworths.

Skórka, P., Lenda, M., Moroń, D., Kalarus, K. and Tryjanowski, P., 2013. Factors affecting road mortality and the suitability of road verges for butterflies. *Biological Conservation*, 159, pp.148-157.

StatSoft, Inc. (2005). STATISTICA (data analysis software system), version 7.1. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).

Strong Jr, D.R. and Levin, D.A., 1979. Species richness of plant parasites and growth form of their hosts. *The American Naturalist*, 114(1), pp.1-22.

Zhang, Z.Q., 2013. Phylum Arthropoda. In: Zhang, Z.-Q.(Ed.) Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic Richness (Addenda 2013). *Zootaxa*, 3703(1), pp.17-26.

Terborgh, J., 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *The American Naturalist*, 107(956), pp.481-501.

Wang, M.Q., Li, Y.I., Chesters, D., Bruelheide, H., Ma, K., Guo, P.F., Zhou, Q.S., Staab, M., Zhu, C.D. and Schuldt, A., 2020. Host functional and phylogenetic composition rather than host diversity structure plant–herbivore networks. *Molecular Ecology*, 29(14), pp.2747-2762.

Whitfeld, T.J., Novotny, V., Miller, S.E., Hrcek, J., Klimes, P. and Weiblen, G.D., 2012. Predicting tropical insect herbivore abundance from host plant traits and phylogeny. *Ecology*, 93(sp8), pp.S211-S222.

# **Lisad**

**Lisa 1.** Mardikaliste liigirikkus ja arvukus uuritud taimeliikidel.

<b>Taimeliik</b>	<b>Kogu mardikaliste arvukus</b>	<b>Kogu mardikaliste liigirikkus</b>	<b>Herbivooride arvukus</b>	<b>Herbivooride liigirikkus</b>	<b>Spetsialistide arvukus</b>	<b>Spetsialistide liigirikkus</b>
<i>Albizia adianthifolia</i>	71	45	39	27	9	7
<i>Antidesma venosum</i>	31	21	17	13	3	3
<i>Brachylaena discolor</i>	180	32	164	23	152	13
<i>Clerodendrum glabrum</i>	85	24	73	18	50	9
<i>Combretum molle</i>	127	30	94	25	13	7
<i>Dalbergia obovata</i>	112	42	83	30	12	9
<i>Erythrina lysistemon</i>	141	28	119	19	31	5
<i>Faurea saligna</i>	54	24	42	16	14	7
<i>Ficus natalensis</i>	62	34	49	24	13	8
<i>Heteropyxis natalensis</i>	67	23	57	15	31	4
<i>Protorhus longifolia</i>	65	26	53	18	9	5
<i>Sclerocroton integerrimum</i>	45	31	30	20	9	8

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

Mina, Joosep Sarapuu,

1. Annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Mardikaliste (*Coleoptera*) mitmekesisuse mustrid Lõuna-Aafrika puudel“, mille juhendajad on Pille Gerhold ja Serban Proches, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Joosep Sarapuu

04.02.2022