

TARTU ÜLIKOOL
LOODUS- JA TEHNOLOOGIATEADUSKOND
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

Mari-Liis Viljur

**RAIESMIKUD PÄEVALIBLIKATE ELUPAIGANA – KAS
METS ON LEVIMISBARJÄÄRIKS?**

Magistritöö

Juhendaja: Tiit Teder

Tartu 2014

Sisukord

| | |
|-------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 1. Sissejuhatus | 4 |
| 2. Kirjanduse ülevaade..... | 8 |
| 2.1 Metsamaastik päevaliblikate elupaigana..... | 8 |
| 2.2 Päevaliblikate levimine | 10 |
| 3. Materjal ja meetodid | 15 |
| 3.1 Uurimisalade valik ja alasid iseloomustavad parameetrid..... | 15 |
| 3.2 Päevaliblikate liigirikkuse ja liigilise koosseisu andmed..... | 19 |
| 3.3 Liike iseloomustavad tunnused | 20 |
| 3.4 Andmeanalüüs | 21 |
| 4. Tulemused | 23 |
| 4.1 Päevaliblikate liigirikkus raiesmikel..... | 23 |
| 4.2 Mets levimisbarjäärina erineva elupaigaeelistusega liikidele | 25 |
| 4.3 Mets levimisbarjäärina erineva toidutaimede spetsialiseerituse tasemega liikidele ... | 26 |
| 4.4 Metsa levimist takistav mõju erineva mobiilsusega liikidele | 27 |
| 4.5 Eraldatud raiesmiku liigirikkuse sõltuvus lähima avakoosluse kaugusest | 29 |
| 5. Arutelu | 31 |
| Kokkuvõte | 36 |
| Summary | 37 |
| Tänuavaldused | 38 |
| Kasutatud kirjandus | 39 |

| | |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Lisa 1. Raiesmikel registreeritud päevaliblikaliigid. | 47 |
| Lisa 2. Parimad mudelid üldise päevaliblikate liigirikkuse ja erineva elupaigaeelistusega rühmade liigirikkuste seletamiseks. | 50 |
| Lisa 3. Parimad mudelid erineva toidutaimede spetsialiseerituse tasemega rühmade liigirikkuste seletamiseks raiesmikel. | 52 |
| Lisa 4. Parimad mudelid kõigi raiesmikel registreeritud liikide ja erineva elupaigaeelistusega liikide mobiilsushinnangute keskmiste seletamiseks. | 53 |
| Lisa 5. Parimad mudelid paariliste raiesmike liigirikkuste erinevuse seletamiseks. | 54 |

1. Sissejuhatus

Elupaikade hävimine inimtegevuse tõttu on üheks peamiseks ohuks bioloogilisele mitmekesisusele (Vitousek, 1997). Väga olulisel määral puudutab see poollooduslike elupaikade elustikku: traditsioonilise maakasutuse laialdasel asendumisel intensiivse põllumajandusega on poollooduslike elupaikade pindala drastiliselt langenud kogu Euroopas, sh Eestis (Pärtel *et al*, 1999; Polus *et al*, 2007; Hooftman & Bullock, 2012). Poollooduslikud niidud on olulisteks elupaikadeks ka päevaliblikatele (Van Swaay *et al*, 2006). Maakasutuse intensiivistumise tagajärjel on paljud päevaliblikaliigid suurtes piirkondades välja surnud, paiguti on põllumajandusmaastikust kadumas isegi laia ökoloogilise amplituudiga liigid (Lütolf *et al*, 2009; Van Dyck *et al*, 2009).

Looduslike ja poollooduslike elupaikade kadumise tõttu on hakatud suuremat tähelepanu pöörama uudsetele, inimõjulistele biotoopidele, mis võiks kaduvate koosluste liikidele pakkuda alternatiivseid elupaiku (Hobbs *et al*, 2006; Lensu *et al*, 2011). Päevaliblikate puhul võiks poollooduslikele niitudele potentsiaalselt alternatiiviks olla tänapäevasel majandatavat metsamaastikku iseloomustavad avakooslused, eeskätt raiesmikud, sihid, teeservad ja kõrgepingeliinide trassid (joonis 1). Mitmetes hiljutistes uurimustes on leitud, et tänapäevane metsamaastik on päevaliblikate jaoks sobivamate tingimustega kui intensiivselt majandatav põllumajandusmaastik (Jonason *et al*, 2010; Berg *et al*, 2011).

Majandatava metsa domineerivateks avakooslusteks on raiesmikud. Üksteisest puistuga eraldatult moodustavad raiesmikud avamaastiku liblikate jaoks metapopulatsioonidele iseloomuliku maastikulise struktuuri, kus raiesmikud on elupaigasaarteks neid ümbritsevas elupaigana sobimatus keskkonnas. Metsateede servad, sihid ja kõrgepingeliinide trassid on enamasti ühendatud teiste avatud maastikuelementidega, moodustades metsamaastikus avakoosluste võrgustiku. Seevastu osad raiesmikud paiknevad võrdlemisi isoleeritult. Ühelt eraldatud raiesmikult teisele levimine eeldab elupaigalaigu ja elupaikadevahelise keskkonna piiri ületamist ja selle keskkonna läbimist. Kui teeservi ja liinialuseid hooldatakse regulaarselt, mis tagab nende säilimise avatuna, siis raiesmikud on avakooslusena ebapüsivad ning taasmetsastuvad teatud aja möödudes.

Seega ei ole küsimus mitte ainult selles, kas päevaliblikad suudavad raiesmikele levida, vaid ka selles, kas uute raiesmike asustamine toimub piisavalt kiiresti võrreldes nende kinnikasvamisega ja päevaliblikate jaoks elamiskõlbmatuks muutumisega.



Joonis 1. Tüüpilised avakooslused majandatavas metsamaastikus. (Maa-ameti ortofoto 2013: <http://xgis.maaamet.ee>, 23.05.2014). Mõõtkava ca 1:20000.

Paljudes uurimustes on leitud, et tihe ja kõrge puistu on päevaliblikatele levimisbarjääriks isendi tasemel (nt. Sutcliffe & Thomas, 1996; Schmitt *et al*, 2000), kuid liigiti on puistu levimist takistav mõju erinev. On näidatud, et mitmed avamaastiku liblikaliigid ületavad elupaiga ja metsa piiri väga väikse tõenäosusega, kuid leidub ka neid, kelle puhul siseneb metsa enam kui 50% isenditest (Kallioniemi *et al*, 2014). Tavaliselt on metsa kui levimisbarjääri efekti uurimisel piirdutud siiski vaid ühe liigiga või väheste liikidega ning vaid mõnes töös on arvesse võetud levimisvõimet potentsiaalselt mõjutavaid liikide omadusi (Haddad & Baum, 1999; Ries & Debinski, 2001). Kuivõrd isendite käitumisest saadud teave on ülekantav elupaikade asustamismustritele metsamaastikus, on aga seni

uurimata. Päevaliblikate võimet asustada metsamaastiku avakooslusi on oluline uurida, et selgitada välja, missugune on päevaliblikate seisukohast optimaalne metsamajandus ning vajadusel vastavalt planeerida looduskaitset ja metsandustegevust.



Joonis 2. Näide eraldatud raiesmikust ja selle paarilisest (teiste avakooslustega ühendatud) kontrollraiesmikust. 1 – eraldatud raiesmik; 2 – kontrollraiesmik (Maa-ameti ortofoto 2013: <http://xgis.maaamet.ee>, 23.05.2014). Mõõtkava ca 1:10000.

Käesoleva magistritöö eesmärgiks oli uurida, kas ja mil määral on puistu erinevate tunnustega päevaliblikaliikidele levimisbarjääriks metsaraiesmike asustamisel. Kasutasin töö läbiviimisel asjaolu, et tavapärase metsamajandus loob teistest avakooslustest erineval määral isoleeritud raielanke. Võrdlesin metsaga täielikult eraldatud raiesmike päevaliblikate liigirikkust kontrollgrupi – metsa avakoosluste võrgustikku ühendatud raiesmike päevaliblikate liigirikkusega (joonis 2). Avakoosluste võrgustiku moodustavad metsmaastikus

omavahel ühendatud avakooslused. Juhul, kui puistu kujutab endast osale liikidest efektiivset levimistõket, peaks puistuga eraldatud raiesmike asustamine olema nende liikide jaoks takistatud. See võiks tähendada eraldatud raiesmike madalamat liigirikkust võrreldes avakooslustega, mis on ühendatud metsamaastiku avatud alade võrgustikku. Ennustasin, et 1) teistest avakooslustest täielikult metsaga eraldatud raiesmikel on päevaliblikate liigirikkus madalam kui kontrollraiesmikel (avakoosluste võrgustikku ühendatud raiesmikel); 2) metsa levimist takistav mõju on tugevam eeskätt liikide puhul, kes eelistavad elupaikadena niite, elupaiga-generalistide ja metsaliikide puhul on efekt nõrgem või puudub; 3) eraldatud raiesmikele jõuavad eeskätt parema levimisvõimega liigid; 4) mida kaugemal asub eraldatud raiesmik teistest avakooslusest, seda madalam on sealne liigirikkus võrreldes kontrollraiesmikega. Tulemuste laiemasse konteksti asetamiseks annan kirjandusel põhineva ülevaate metsamaastikust päevaliblikate elupaigana ja päevaliblikate levimisest.

2. Kirjanduse ülevaade

2.1 Metsamaastik päevaliblikate elupaigana

Euroopa poollooduslikud niidud on suures osas asendunud intensiivselt majandatavate põldudega või metsaga (Cousins, 2009). Niidud, mis on elupaikadeks väga paljudele päevaliblikaliikidele, paiknevad maastikus enamasti suhteliselt väikeste ja isoleeritud laikudena (Kuussaari *et al*, 2007a; Hooftman & Bullock, 2012). Ümbritsevad maastikud ei ole ühetaolised, vaid erinevad oma kvaliteedilt ja mõjutavad ka päevaliblikate liigirikkust neis asuvatel niitudel. Intensiivselt majandatavate põldude suure osakaaluga maastikus paiknevad niidulaigud on päevaliblikate osas liigivaesemad kui metsasemas maastikus paiknevad niidulaigud (Öckinger *et al*, 2012). Ehkki päevaliblikad kasutavad elupaikadena ka põlluservi ja põldudega külgnevaid teeservi, on näidatud, et metsaservades on kõrgem päevaliblikate liigirikkus ja metsarikkam maastik pakub enamikule päevaliblikaliikidele soodsamaid elutingimusi (Saarinen *et al*, 2005; Kuussaari *et al*, 2007b; Berg *et al*, 2011).

Metsas leidub mitmesuguseid maastikuelemente, mis pakuvad päevaliblikatele ressursse ja soodsaid mikrokliimaatilisi tingimusi. Bergman *et al* (2008) leidsid, et metsamaastikus paiknevatel isoleeritud niidufragmentidel on päevaliblikate liigirikkus suhteliselt kõrge. Autorid oletasid, et paljud avamaastikuliigid kasutavad elupaikadena metsas leiduvaid avakooslusi, mis aitab säilitada ka isoleeritud niitude päevaliblikate liigirikkust. Samuti toituvad metsaservadel ja metsa avakooslustel õitsevate taimede nektarist metsaliikide valmikud. Metsaservades leidub erinevate mikrokliimaatiliste tigimustega alasid – nii varjulisi kui päikesepaistelisi. Palavate ilmade korral võivad muidu päikesepaistel tegutsevad päevaliblikad eelistada hoopis varjulisemat keskkonda (Ide, 2002). Samas pakub metsaservapäiksepaisteline osa päevaliblikate jaoks enamasti eelistatud sooje ja tuulevaikseid tingimusi (Kuussaari *et al*, 2007b).

Metsamaastiku avakooslused paiknevad elupaigasaartena avamaastikku eelistavatele päevaliblikatele ebasoodsas keskkonnas, kuna tihe ja varjuline puistu toidutaimede puudumise ning jaheduse tõttu enamikule päevaliblikatele sobiv ei ole (Sparks *et al*, 1996; Fartmann *et al*, 2013). Metsa avakooslused erinevad oma ajaloo, vanuse, suuruse, kuju ja paljude muude omaduste poolest, mis mõjutavad nende kvaliteeti päevaliblikate jaoks. Näiteks laialdaselt

levinud õiterikastel metsaraiesmikel on metsaservade osakaal väiksem kui kitsastel lineaarsetel elementidel (sihid, teeservad, kõrgepingeliinide trassid). Ehkki on näidatud, et metsaservades on päevaliblikate liigirikkus kõrge ja osa liike eelistabki serva-alasid (Van Halder *et al*, 2011; Kõrösi *et al*, 2012), leidub ka liike, kes elupaigaservi väldivad (Ries & Debinski, 2001). Raiesmikel on esindatud nii serva-alad kui suhteliselt laialdane avatud keskosa. Võrreldes teeservade ja kõrgepingeliinide trassidega, mida regulaarselt hooldatakse, sobivad raiesmikud päevaliblikatele lühiajaliselt ja nende kadumine on deterministlik.

Metsamaastiku ajalugu on sealsete avakoosluste päevaliblikate liigilise koosseisu kujundamisel oluline. Ibbe *et al* (2011) leidsid, et päevaliblikate liigirikkus Rootsi boreaalsetel metsaraiesmikel oli seotud sellega, kas raiesmik oli rajatud ajaloolisele metsa-alale või oli tegemist ajaloolise niidualaga. Metsastunud endistele niidualadele rajatud raielankidel olid nii päevaliblikate liigirikkused kui arvukused kõrgemad. Samuti leidis seal rohkem niiduspetsialistidest päevaliblikaliike kui põlistele metsa-aladele raiatud lankidel. Lensu *et al* (2011) näitasid, et maastiku ajalugu mõjutab ka kõrgepingeliinide trasside päevaliblikate liigilist koosseisu. Avatud trassid, mis läbisid kuivendatud soid, pakkusid elupaika ka mitmetele sooliikidele. Seevastu trasse ümbritsev mets, mis oli rajatud kuivendatud soole, ei olnud enam enamikule päevaliblikatele sh. sooliikidele kõlbulik. Kuivendatud soid läbivate trasside liigirikkused ja arvukused sooliblikate osas ei erinenud kuivendamata soode liigirikkustest ja arvukustest. Järelikult kompenseerivad kuivendatud soodel kasvavatesse metsadesse rajatud avakooslused sooliblikatele kaotatud elupaika vähemalt mingil perioodil. Sellegipoolest pole selge, kui kaua pakuvad metsastunud aladele rajatud avakooslused sobivaid tingimusi metsastumiseelse aja keskkonnale kohastunud päevaliblikatele. Hiljuti muutunud elupaikade liigirikkus võib pigem vastata varasematele elupaiga omadustele kui käesolevatele ning endisele elupaigale spetsialiseerunud liikide olemasolu näol võib olla tegemist väljasuremisvõla ilminguga (Sang *et al*, 2010).

2.2 Päevaliblikate levimine

Vastusena keskkonnamuutustele võivad populatsioonid välja surra, isendid levida sobivamatesse elupaikadesse või kohastuda uudsetele tingimustele. Organismide levimist on oluline mõista, et ennetada ja likvideerida elupaikade hävimise ja fragmenteerumise ning teiste globaalsete muutuste negatiivseid tagajärgi elusloodusele. Levimine lokaalsete populatsioonide vahel on vajalik metapopulatsioonide püsimiseks (Hanski, 1991; Konvička *et al*, 2005). Levimise tulemusena toimuv geenisiire loob ja säilitab geneetilist mitmekesisust, mis on uute kohastumuste tekke eelduseks (Frankham, 2002). Päevaliblikate levimist on uuritud paljudes teadustöodes ning neid võib pidada levimise uurimise mudelorganismideks. Selle peamiseks põhjusteks on päevaliblikate suhteliselt hea uuritus muude tunnuste osas ning asjaolu, et mitmete liikide puhul on elupaigalaigud maastikus hästi määratletavad (Dover & Settele, 2009; Stevens *et al*, 2010).

Päevaliblikate levimise uurimiseks on kasutatud mitmesuguseid meetodeid, mida Stevens *et al* (2010) jagasid oma meta-analüüsis otsesteks ja kaudseteks. Otsesteks meetoditeks liigitasid nad näiteks märgistus-taaspüügi meetodi ning isendite käitumise vaatlused ja katsed (nt. Hovestadt *et al*, 2011; Merckx *et al*; 2003). Samuti nimetasid nad levimist otseselt uurivateks töödeks selliseid, mis keskenduvad levikumuutustele, elupaikade asustamise ja neist väljasuremise dünaamikale (Hanski & Singer, 2001; Warren *et al*, 2001). Kaudselt on levimise kohta teavet saadud geneetilise mitmekesisuse muustrite uurimise abil (nt. Keyghobadi *et al*, 2005). Levimise kirjeldamisel on laialdaselt kasutatud ka ekspertide arvamustele tuginevaid liigipõhiseid mobiilsushinnanguid (nt. Burke *et al*, 2011; Sekar, 2012). Vähem leidub töid, kus on levimise uurimiseks kombineeritud erinevaid meetodikaid, sh. otseseid ja kaudseid (Leidner & Haddad, 2011). Olulisel määral tingib meetodika see, millist levimise aspekti on parasjagu uuritud – isendite hajumist sünnipaigast, populatsiooni keskmest ja üksteisest, niisugust isendite liikumist, mille tulemuseks on geenisiire või elupaigalaigult lahkumise ja uuele asumise protsessi (Stevens *et al*, 2010). Süsteemis, kus elupaigalaigud ümbritsevast maastikust eristuvad, käsitletakse levimist enamasti kui indiviidi liikumist ühelt sobivate tingimustega elupaigalaigult teisele. Sellisel juhul hõlmab levimine kolme etappi: 1) emigreerumine esialgselt elupaigalaigult; 2) liikumine väljaspool elupaika; 3) asumine teisele elupaigalaigule (immigratsioon või koloniseerimine) (Clobert *et al*, 2012).

Leidub loomaliike, kel esinevad spetsiifilised levivad vormid, mis eristuvad oma morfoloogia ja käitumise poolest paiksetest vormidest (nt. lestaliste levivad vormid) (Clobert *et al*, 2012). Päevaliblikate valmikute puhul selline eristumine puudub (elupaikadevahelisest levimisest saab rääkida valmikute puhul ja järgnevalt peangi silmas valmikuid), kuid sellegipoolest on leitud, et teatud omadustega isendid on teistest liikuvamad (Ducatez *et al*, 2012). Levimiskäitumist mõjutab isendite sugu, eeskätt emaste ja isaste erineva sigimiskäitumise (territoriaalsus või selle puudumine, munemiskäitumine) ning morfoloogia, nt. kehasuuruse või tiivakuju erinevused (Ide, 2002; Turlure *et al*, 2011; Ducatez *et al*, 2012). Tähnik-võrkliblikate (*M. cinxia*) puhul on näidatud, et isendite levimisnäitajate varieeruvusel (sama soo piires) on geneetiline taust. Varieeruvus glükolüütilise ensüümi (fosfoglükoosi isomeraas) geeni alleelides on seotud varieeruvusega isendite füsioloogilistes tunnustes, sh lendamise ainevahetuses, mis mõjutab levimiskäitumist (Niitepõld *et al*, 2009; Wheat *et al*, 2011).

Levimine ühelt elupaigalaigult teisele võib olla erinevat tüüpi liikumiskäitumiste tulemuseks (Van Dyck & Baguette, 2005). Levimine võib toimuda rutiinsete toidu- ja partneriotsingutega kaasnevate liikumiste tagajärjel. Sellegipoolest, mida enam on elupaigalaigud üksteisest isoleeritud, seda vähem tõenäoline on rutiinse liikumiskäitumise realiseerumine levimisena ühelt elupaigalaigult teisele. Rutiinsetel liikumistel on mõju eeskätt lühimaa-levimisele (Stevens *et al*, 2012). Oluliselt fragmenteerunud elupaikades toimub levimine pigem spetsiifiliste ühelt elupaigalaigult teisele asumist võimaldavate pikamaaliikumiste tulemusena (Van Dyck & Baguette, 2005). On näidatud, et niisugustele levimisliikumistele on iseloomulik rutiinsetest liikumistest erinev trajektoor ja suurem kiirus (Kuras *et al*, 2003; Delattre *et al*, 2010). Enamasti uuritakse levimist siiski üsna väikeses ruumiskaalas ning info pikamaa-levimise kohta on pigem haruldane. Seetõttu on paljude liikide levimisvõimet tõenäoliselt alahinnatud (Van Dyck & Baguette, 2005).

Kui elupaigalaigud on väiksed, üksteisest isoleeritud ja paiknevad päevaliblikatele ebasoodsas ja raskesti läbitavas maastikus, on elupaigalaikude vaheline levimine raskendatud (Hill *et al*, 1996; Ricketts, 2001). Mida ebasoodsamate tingimustega ja ulatuslikum on elupaikadevaheline ala, seda kõrgem on levivate isendite suremus. Suremus levimisel põhjustab levimise vastast valikusurvet ja levivate isendite sageduse vähenemist populatsioonis (Baguette *et al*, 2003; Hanski & Mononen, 2011). Samas soosib looduslik valik levivate isendite seast neid, kes suudavad siiski edukalt ühelt elupaigalaigult teisele jõuda.

Öckinger ja Van Dyck (2012) leidsid orasheinasilmikute (*Pararge aegeria*) puhul, et fragmenteerunud maastikust pärit isendite võime elupaigalaiku üles leida oli kõrgem kui sidusamast maastikust pärit, kuid samasugustes tingimustes kasvanud liigikaaslastel ning oletasid, et fragmenteerunud maastikus on liblikate taju evolutsioneerunud. Mõõdeti, kui kaugel elupaigalaigust hakkavad isendid elupaigalaikude vaheliselt alalt elupaigalaigu suunas lendama. Fragmenteerunud maastikust pärit liblikate jaoks oli see kaugus suurem – oletatavasti tajusid nad elupaigalaiku pikemalt distantsilt kui sidusast maastikust pärit liblikad. Samas elupaigaeelistused olid erinevat tüüpi maastikust pärit isenditel sarnased. Killustunud maastiku isendid olid elupaigalaigu leidmisel edukamad ka siis kui liblikatelt eemaldati tundlad, mis viitab nägemise olulisusele elupaigalaigu leidmisel. Samas jõudsid elupaigalaigule suhteliselt edukamalt siiski isendid, kel olid tundlad olemas, mistõttu oletasid autorid, et ka olfaktorsetel signaalidel on orasheinasilmikute levimisel oluline roll.

Uuritud on mitmete keskkonnafaktorite seost päevaliblikate levimisega. Näiteks Baguette *et al* (2011) leidsid, et elupaigalaikudelt, mille kvaliteeti oli eksperimentaalselt karjatamise teel vähendatud, toimus kirburohutäpikute (*Boloria eunomia*) väljaränne oluliselt sagedamini. Mitmetes uurimustes on päevaliblikatel tuvastatud emigratsiooni negatiivne seos populatsioonitihedusega (nt. Roland *et al*, 2000; Baguette *et al*, 2011). Madala populatsioonitihedusega aladelt võidakse lahkuda sigimispartnerite vähesuse tõttu või seepärast, et nende alade kvaliteet on muudel põhjustel madalam (Clobert *et al*, 2012). Näiteks tähnik-vörkliblikatel (*Melitaea cinxia*) on näidatud, et emigreerunud isendite osakaal oli kõrgem madala populatsioonitiheduse ja väheste nektaritaimedega väikestel elupaigalaikudel. Immigratsioon oli aga suurem elupaigalaikudele, kus populatsioonitihedus oli kõrgem ja nektaritaimi rohkem. Autorid oletasid, et liigikaaslaste kõrge arvukus võis olla levivatele isenditele elupaiga kvaliteedi indikaatoriks (Kuussaari *et al*, 1996). Populatsioonitiheduse ja emigratsiooni positiivset seost on päevaliblikatel kirjeldatud harvemini (nt. Nowicki & Vrabc, 2011), arvatavasti sellepärast, et isenditevaheline konkurents ressursside pärast pole päevaliblikatel enamasti märkmisväärne. Samuti on näidatud kallutatud sugude suhte mõju väljarände sagenemisele. Trochet *et al* (2013) demonstreerisid, et suur-kapsaliblika

(*Pieris brassicae*) osapopulatsioonidest, kus oli isaste osakaalu manipulatiivselt tõstetud, oli emaste väljarändamise tõenäosus suurem kui sarnase populatsioonitihedusega, kuid madalama isaste osakaaluga osapopulatsioonidest.

Levimist mõjutavad oluliselt ka elupaigalaikude vahelise keskkonna omadused. Erinevat tüüpi elupaikadevahelised kooslused on erinevate päevaliblikaliikide jaoks rohkemal või vähemal määral läbitavad (Ricketts, 2001; Leidner & Haddad, 2011). Soodumus mingite omadustega alale siseneda või mitte siseneda võib olla adaptiivne ning isendid hoiduvad ebasoodsasse maastikku lendamisest (Merckx *et al*, 2003; Schtickzelle & Baguette, 2003). Liikumiskäitumine erinevates elupaigana sobimatutes keskkondades võib varieeruda ning olla seotud ka neisse sisenemise tõenäosusega. Näiteks Kuefler *et al* (2010) näitasid silmiklase *Satyrodes appalachia* puhul, et maastikus, kuhu siseneti madalama tõenäosusega, lennati pikalt ja sirgjooneliselt, kuid maastikus, kuhu siseneti kõrgema tõenäosusega, sooritati lühemaid ja kõverjoonelisemaid lende. Keskkonna sobivus ja läbitavus sõltuvad liigi elupaigaeelistusest ja spetsialiseeritusest. Kui metsaliblikad eelistavad (osaliselt) varjulist keskkonda lagedale, siis avamaastikuliblikad sageli väldivad varjulist puistut, kus puuduvad neile sobivad toiduressursid ja mikrokliima (Merckx *et al*, 2003; Nowicki *et al*, 2014). Ries ja Debinski (2001) näitasid, et kahe erineval määral elupaigale spetsialiseerunud avamaaliigi soodumus elupaigalaigult lahkuda erines. Tugevalt preeriale spetsialiseerunud liblikad lahkusid ebasobiva maastikuga ümbritsetud elupaigalaikudelt harvemini kui avamaageneralistid. Haddad ja Baum (1999) leidsid, et avatud koridorid männimetsas soodustasid elupaigalaikude vahelist levimist märkimisväärselt vaid avamaaspetsialistide puhul, mitte aga generalistide puhul.

Mitmetes uurimustes on näidatud metsa levimist takistavat ja metsas leiduvate avatud koridoride levimist soodustavat mõju päevaliblikatele (nt. Schmitt *et al*, 2000; Haddad & Tewksbury, 2005; Keyghobadi *et al*, 2005). Näiteks Sutcliffe ja Thomas (1996) leidsid, et rohusilmikud (*Aphantopus hyperantus*) eelistasid avatud metsasihte ja vältisid tihedasse metsa sisenemist. Autorid oletasid, et metsasihid toimisid levimiskoridoridena metsalagendike vahel, kuna soodustasid levimist, samas nende kvaliteet elupaigana oli eeldatavasti madalam kui lagendikel. Haddad (2000) demonstreeris elupaigalaikude kauguse ja koridoride olemasolu koosmõju elupaigalaikudele immigreerumise tõenäosusele koerlibliklasel *Junonia coenia* metsamaastikus. Juhul kui elupaigalaik oli kaugel, jõudsid koridoris vabastatud liblikad sinna kaks korda kõrgema tõenäosusega kui metsas vabastatud liblikad. Koridoride levimist

soodustavat mõju pole aga sama järjepidevalt näidatud, kui maatriksiks on avatud maastik. Näiteks Öckinger ja Smith (2008) ei leidnud koridoridel olevat mõju niiduliblikate elupaigalaikude vahelisele levimisele fragmenteerunud põllumajandusmaastikus. Levimistõenäosust mõjutasid elupaigalaigu kvaliteet ja populatsioonitihedus elupaigalaikudel, mitte koridoride olemaolu ega pikkus.

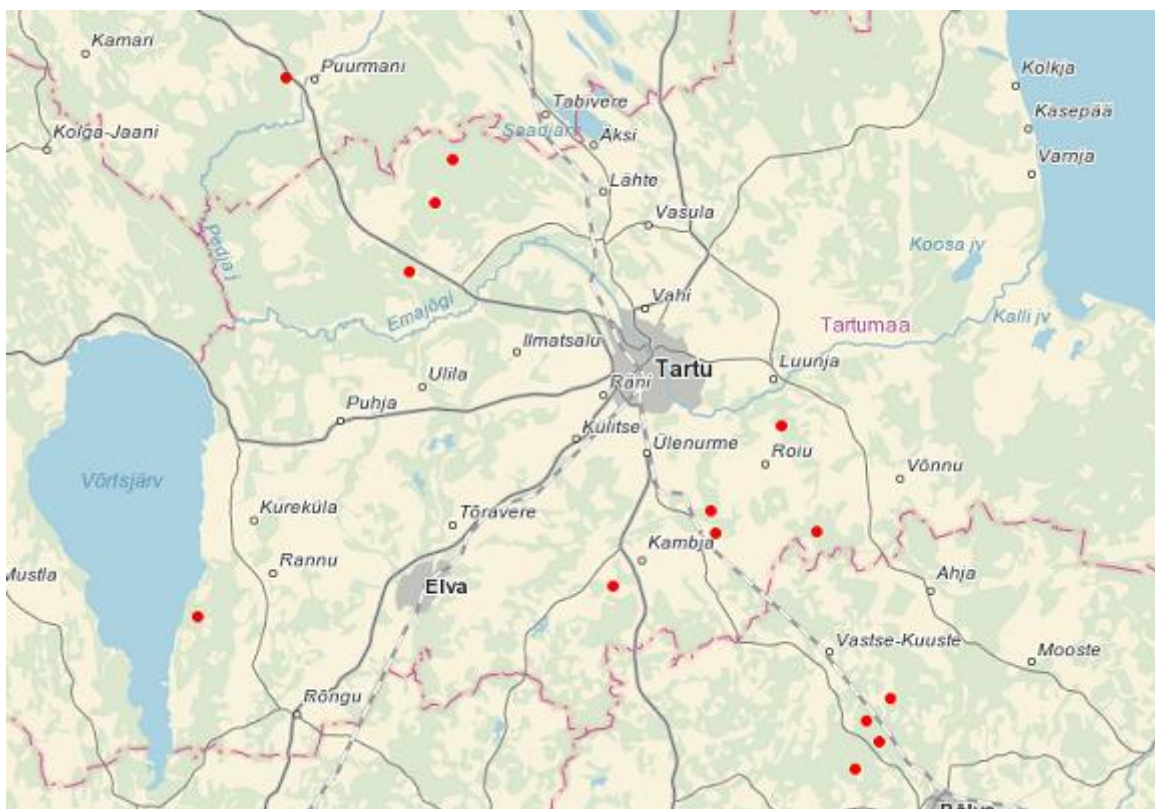
Röövikute toidutaimed ja valmikute nektaritaimed ning mikrokliimaatilised tingimused on olulisteks päevaliblikate liikumist mõjutavateks faktoriteks (Schneider *et al*, 2003; Ide, 2002; Schultz *et al*, 2012). Schultz *et al* (2012), leidsid, et sinilibliklase *Icaricia icarioides* liikumist maastikus mõjutavad oluliselt nii maastiku struktuur kui ressurside paiknemine. Juhul, kui röövikute toidutaimi ei olnud, eelistasid liblikad preeria ja hõreda metsa piiril preeriat, aga kui metsa ja preeria piiril kasvas toidutaimi, see eelistus kadus. Toidutaimede asukoht mõjutas tugevamalt emaste liblikate liikumist ja nõrgalt, kuid siiski oluliselt ka isaste liikumist. Absoluutset barjääri ei kujutanud endast ka tihe puistu, kus toidutaimi ei leidunud – isendid siiski sisenesid sinna, ehkki harva. Ide (2002) näitas, et silmiklase *Lethe diana* levimismuster muutus aastaajaliselt. Kesksuvisel põlvkonna valmikud eelistasid varjulisemat keskkonda kui varasema ja hilisema põlvkonna valmikud, sest kesksuvel oli õhutemperatuur otsese päikesepaiste tingimustes ebasoodsalt kõrge. Kuna tegu oli metsase piirkonnaga, olid varjulised alad laiemalt levinud kui täiesti avatud alad, mistõttu olid kesksuvisel põlvkonna liblikad mobiilsemad kui teiste põlvkondade liblikad, kes eelistasid liikuda vaid metsa päikesepaistelistes servades.

Ka sarnast keskkonda asustavate päevaliblikaliikide levimisvõime võib olla märkimisväärselt varieeruv. Liigi levimisvõime seost on näidatud lisaks juba eelnevalt nimetatud ökoloogilisele spetsialiseeritusele ka näiteks kehasuuruse, valmikuperioodi pikkuse, aastase põlvkondade arvu ja mitmete muude tunnustega (Sekar, 2012; Stevens *et al*, 2012). Sekar (2012) leidis valmikuperioodi pikkuse ja aastase põlvkondade arvu positiivse seose liigi levimisvõimega, mida seletas sellega, et pikem valmikuperiood ja põlvkondade arv aastas määravad aja, mil liblikad on lennuvõimelised. Tiibade siruulatust on sageli kasutatud liigi levimisvõime indikaatorina (nt. Öckinger *et al*, 2010; Börschig *et al*, 2013). On näidatud, et tiivapikkus on positiivselt seotud liigi levimisvõimega ja pikamaa-levimiste sagedusega. Põhjuseks võib olla see, et suuremate liikide jaoks on lendamise metaboolne kulu suhteliselt madalam ja nad suudavad seetõttu edukamalt levida (Sekar, 2012; Stevens *et al*, 2012).

3. Materjal ja meetodid

3.1 Uurimisalade valik ja alased iseloomustavad parameetrid

Uuriti päevaliblikate asustumustreid metsamaastikus, hindamaks puistu takistavat mõju päevaliblikate levimisele. Selleks hinnati päevaliblikate liigirikkust ja liigilist koosseisu metsamajanduse tulemusena rajatud raiesmikel (lageraie lankidel), mis olid erineval määral metsaga eraldatud. Valiti 14 paari raiesmikke, paar moodustati eraldatud raiesmikust ja vastavast kontrollraiesmikust - avakoosluste võrgustikku ühendatud raiesmikust.



Joonis 3. Uuritavate raiesmikepaaride asukohad. Punane täpp tähistab paariliste raiesmike (eraldatud ja kontrollraiesmik) vahelist ligikaudset keskpunkti (Maa-ameti kaart: <http://xgis.maaamet.ee>, 23.05.2014). Mõõtkava ca 1:600000.

Ühendatus tähendab käesolevas töös, et raiesmik omab otsest kokkupuudet teiste metsamaastiku avakooslustega. Eraldatus tähendab, et raiesmik ei oma metsamaastiku avakooslustega kokkupuudet, vaid on täielikult metsaga eraldatud, mistõttu sellise raiesmiku asustamine eeldab metsa läbimist või ületamist (vt. Sissejuhatus, joonis 2). Kõiki eraldatud raiesmikke ümbritses 28-367 m laiune metsariba. Uuritavaid eraldatud raiesmikke ümbritsev metsariba oli sellise laiusega (28-367 m), nagu metsamajanduse eesmärgil rajatud lageraie lankidel tavapäraselt on. Uuritavad raiesmikud asusid Tartumaa, Põlvamaa ja Jõgevamaa salulaane- ja palumetsades (joonis 3). Üksteisest kõige kaugemal asuvate raiesmike vahemaa oli 69 km.

Esialgne valik võimalikke raiesmikupaare leiti ortofotode (Maa-ameti geoportaali kaardiserver: <http://xgis.maaamet.ee>, 30.05.2012) põhjal, lähtudes põhimõttest, et paarilised raiesmikud paikneksid suhteliselt lähestikku ja oleksid sarnase pindalaga. Edasine raiesmike valik toimus kohapeal. Seejuures püüti järgida, et ühe paari piires oleksid raiesmike vanus ja kasvukohatüüp eraldatud raiesmikul ja vastaval kontrollraiesmikul võimalikult sarnased (joonis 4). Valimisse ei võetud raiesmikke, kus raie oli toimunud hiljuti või mis olid väga võsastunud, sest eelnevad uurimused (Fartmann *et al*, 2013) ja personaalsed vaatlused on näidanud, et nii noortel lankidel kui kõrges ja tihedas puistus on päevaliblikate liigirikkus madal. Paarilised raiesmikud asusid üksteisest keskmiselt 1,25 km kaugusel (minimaalselt 0,15 km; maksimaalselt 2,78). Raiesmike selline paariviisiline valik aitas minimeerida antud kontekstis vähem huvipakkuvate faktorite mõju sõltuvate muutujate väärtuste seletamisel.

Raiesmike pindalad leiti avalikust metsaregistrist (Avalik metsaregister: <http://register.metsad.ee/avalik/>, 01.09.2013). Raiesmike vanuste kohta saadi teavet RMK Jõgevamaa, Põlvamaa ja Tartumaa metskondadest ning samuti metsaregistrist. Eraldatud raiesmike puhul mõõdeti Maa-ameti kaardiserveri ortofotodelt raiesmiku kaugus lähimast päevaliblikate jaoks sobivate avatud alade võrgustikku ühendatud metsmaastiku avakooslusest (Maa-ameti geoportaali kaardiserver: <http://xgis.maaamet.ee>, 10.12.2013).



Joonis 4. Näide raiesmikepaarist (ülal eraldatud ja all kontrollraiesmik). Fotod: Tiit Teder.

Välitööde käigus hinnati päevaliblikatele sobivate nektaritaimede õiterikkust raiesmikel skaalal 0-3 (0 – õitsevad nektaritaimed puuduvad; 1 – päevaliblikatele sobivaid nektaritaimi üksikult ja vähe; 2 - õitsevaid nektaritaimi väikeste kogumitena või mõne üksiku suurema kogumina; 3 – õitsevaid nektaritaimi suurte kogumitena). Olukorda, kus õiterikkuse väärtust oleks hinnatud nulliga, ei esinenud. Õiterikkust hinnati igal päevaliblikate loendusel, st. 3 korda suve jooksul (vt. allpool) Nende alusel leiti iga raiesmiku kohta kolme õiterikkuse väärtuse keskmine. Hinnati ka raiesmikke ümbritsevate metsade tihedust, sest juhul kui levimine toimub läbi metsa, on erineva tihedusega mets tõenäoliselt erineva läbitavusega. Metsatihedust hinnati skaalal 1-3, kus väärtus 1 vastab kõige hõredamale, valdavalt ilma põõsarindeta puistule (eeskätt palumetsad), 2 vahepealsele, mõõduka alusmetsaga puistule ja 3 tihedale, lopsaka põõsarindega puistule (valdavalt salumetsad).

3.2 Päevaliblikate liigirikkuse ja liigilise koosseisu andmed

Andmestik uuritavate raiesmike päevaliblikate liigirikkuse ja liigilise koosseisu kohta saadi välitööde tulemusena 2012. ja 2013. aasta suvel. Selleks, et hõlmata võimalikult paljude liikide lennuaegu ja suurendada liigi olemasolu tuvastamise võimalust, koguti andmeid kõigilt raiesmikelt 3 perioodi vältel: juuni esimesel poolel (6.06.2013-16.06.2013), juuni lõpus - juuli alguses (30.06.2013-6.07.2013) ja juuli teisel poolel (27.07.2012, 29.07.2012 ja 17.07.2013-29.07.2013). Sama raiesmike paari liikmeid külastati järjestikku juhuslikus järjekorras, enamasti samal päeval. Juuli teise poole andmestik koguti kahel aastal: viiel raiesmike paaril aastal 2012 ja üheksal raiesmike paaril aastal 2013. Kuna sama paari liikmeid külastati samal aastal, siis võimalikud aastatevahelised erinevused raiesmiku eraldatusest tuleneva efekti leidmist ei mõjuta.

Päevaliblikate liigilise koosseisu andmete kogumiseks kasutati aegotsingut (*timed-survey*), mis ebaühtlase ressursijaotusega elupaigalaikudel on liikide tuvastamisel sobivamaks meetodiks kui traditsiooniline transektoenduste meetod (Kadlec *et al*, 2012). Igal raiesmikul loendati päevaliblikaliike raiesmiku suurusele proportsionaalse ajavahemiku (30 min 1 ha kohta) jooksul rahulikus tempos kõndides. Seejuures määrati kõik päevaliblikad liigini, va. mesika-sinitiib *Plebejus idas* ja ogasäär-sinitiib *P. argus*, sinepiliblikad *Leptidea sinapis* ja *L. juvernica* ning harilik viirgpunnpea *Thymelicus lineola* ja aruheina-viirgpunnpea *T. sylvestris*, kelle puhul jäeti määrang perekonna tasemele, sest korrektne määramine välitingimustes olnuks kaheldav. Aegotsingud toimusid päevaliblikate aktiivsusperioodi vältel, kella 9:30 ja 17:00 vahel, loendusteks sobilike ilmastikutingimuste (>18 °C, päikesepaisteline, tuul nõrk) korral. Enamasti kogusid andmeid 2 inimest samal raiesmikul samaaegselt. Üksikute raiesmikepaaride puhul kogus andmeid üks inimene. Raiesmike paari siseselt oli(d) andmete koguja(d) sama(d). Lõplik liikide nimekiri iga raiesmiku kohta saadi kõigil aegotsingutel vastaval raiesmikul kirja pandud liikidest.

3.3 Liike iseloomustavad tunnused

Raiesmikel registreeritud päevaliblikaliikide kohta leiti nende mobiilsushinnangud, elupaigaeelistused ja spetsialiseeritusastmed toidutaimedele. Lisaks leiti, kui suure osa moodustavad raiesmikel registreeritud liigid regionaalsest päevaliblikafaunast. Teavet sellest, millised Eesti päevaliblikaliikidest esinevad uuritavas piirkonnas, saadi ekspertidelt (T. Tammaru, E. Õunap).

Liikide mobiilsuse eksperthinnangud leiti Bink *et al* (1992) koostatud Loode-Euroopa päevaliblikate ökoloogia atlasest. Nimetatud allikas iseloomustatakse päevaliblikate mobiilsust skaalal 1-9, kus 1 tähistab väga paikset ja 9 rändava eluviisiga liiki. Selleks, et tuvastada võimalikku erinevust eraldatud raiesmikke ja kontrollraiesmikke asustavate liblikate mobiilsustes, leiti iga raiesmiku jaoks seal registreeritud liikide mobiilsushinnangute aritmeetiline keskmine.

Kasutades ekspertide (T. Tammaru, E. Õunap) hinnanguid ja kirjandust (Pitkänen *et al*, 2001; Viidalepp & Remm, 1996), jagati päevaliblikaliigid elupaigaeelistuse järgi 4 gruppi: (1) metsaliigid, st. liigid, kelle röövikud toituvad metsataimedel; (2) niiduliigid, st. liigid, kelle põhielupaigaks on traditsiooniliselt peetud poollooduslikke niite; (3) rabaliigid, st. liigid, kelle põhielupaigaks on rabad ja (4) generalistid, kes esinevad laialdaselt erinevates avamaabiotoopides.

Raiesmikel registreeritud liigid jagati rühmadesse ka röövikute toidutaimedele spetsialiseerituse alusel. Monofaagideks loeti liigid, kelle röövikud toituvad teadaolevalt vaid ühe perekonna taimedel. Oligofaagideks nimetati need, kelle röövikud toituvad ühe sugukonna erinevatel taimeliikidel. Polüfaagideks klassifitseeriti niisugused liigid, kelle röövikud võivad toiduks tarvitada erinevatesse sugukondadesse kuuluvate taimeliikide esindajaid (Börschig *et al*, 2013). Informatsiooni toidutaimede kohta saadi Viidalepa ja Remmi „Eesti liblikate määrast“ (1996) ja Eliasson *et al* (2005) Rootsi flora ja fauna entsüklopeedia päevaliblikatele pühendatud osast.

3.4 Andmeanalüüs

Raiesmiku tüübi (eraldatud / ühendatud) mõju päevaliblikate liigirikkusele analüüsiti üldistatud lineaarsete segamudelite abil. Päevaliblikaliikide arv raiesmikul ehk raiesmiku liigirikkus kaasati andmeanalüüsi sõltuva muutujana (Poissoni jaotus). Mudelid sisaldasid sõltumatu muutujana raiesmiku tüüpi kovariaatidena raiesmiku pindala, vanust, õiterikkust ja ümbritseva metsa tihedust. Selleks, et arvestada pindala, vanuse, õiterikkuse ja metsatiheduse efektide võimalikku sõltuvust raiesmiku tüübist, kaasati analüüsi ka nende parameetrite koosmõjud raiesmiku tüübiga. Lisaks nimetatud muutujatele, mille mõjusid käsitleti fikseerituna, võeti analüüsi juhusliku faktorina raiesmike paari number. Raiesmike paari number kaasati selleks, et arvestada paariliste sarnasuse osa liigirikkuse varieeruvuse seletamisel. Mudelite koostamiseks kasutati statistikatarkvara R versiooni 3.0.2 paketti *lme4*.

Kõigi võimalike tunnusekombinatsioonidega mudelite seast kõige paremini liigirikkuse erinevusi seletavate mudelite leidmiseks kasutati automaatset mudelivalikut. Parimate mudelite valik põhines Akaike informatsioonikriteeriumitel. Kandidaatmudelid järjestati väikestele valimitele kohandatud Akaike väärtuste (AICc) alusel. Mudelid, mille erinevus parimast ($\Delta AICc$) oli väiksem kui 2, loeti parimaga võrdväärseteks. Leiti iga mudeli Akaike kaal, mis on tõlgendatav kui tõenäosus, et antud mudel on kõigi kandidaatmudelite seast parim (Burnham & Anderson, 2002). Automaatseks mudelivalikuks kasutati tarkvara R paketi *MuMIn* sisalduvat funktsiooni *dredge*.

Järgnevalt leiti liigirikkust seletavate muutujate suhtelised tähtsused mudelite keskmistamise abil. Selleks summeeriti kõigi nende mudelite Akaike kaalud, kus vaadeldav muutuja sisaldus. Suurem summa tähendab antud muutuja suuremat tähtsust võrreldes teiste muutujatega (Burnham & Anderson, 2002). Mida suurem summa, seda rohkemates ja kaalukamates mudelites muutuja sisaldub. Suhteliste tähtsuste leidmiseks kasutati tarkvara R paketi *MuMIn* sisalduvat funktsiooni *importance*.

Eelnevalt kirjeldatud viisil leiti parimad mudelid nii päevaliblikate üldise liigirikkuse kui ka erinevate liigirühmade liigirikkuste seletamiseks. Eraldi analüüsiti niiduliikide, metsaliikide ja generalistide ning mono-, oligo- ja polüfaagide liigirikkust. Niiduliikide ja generalistide liigirikkust analüüsiti ka koos, jättes välja metsaliigid, kuna käesoleva töö põhieesmärgiks oli uurida avamaaliikide levimist metsamaastikus. Sarnast lähenemist kasutati

ka selleks, et uurida, kas eksisteerib seos raiesmiku tüübi ja seal registreeritud liikide mobiilsuse vahel. Viimasel juhul oli sõltuvaks muutujaks raiesmikul registreeritud liikide mobiilsushinnangute aritmeetiline keskmine ja parimat mudelit otsiti üldiste lineaarsete mudelite abil. Mudelivalik ja muutujate tähtsuse hindamine toimus sama moodi kui liigirikkuse analüüside puhul.

Lisaks uuriti, kas eraldatud raiesmiku kaugus lähimast avakooslusest mõjutab liigirikkuste erinevust eraldatud ja kontrollraiesmike (ühendatud raiesmike) vahel. Selleks leiti paarilistel raiesmikel registreeritud liikide arvude vahe, mis kaasati regressioonanalüüsi sõltuva muutujana ($n=14$). Sõltumatuks muutujaks oli analüüsis eraldatud raiesmiku logaritmitud kaugus lähimast metsamaastiku avakoosluste võrgustikku kuuluvast avakooslusest. Kovariaatidena kaasati eraldatud raiesmikku ümbritseva metsa tihedus, kontrollraiesmike ja eraldatud raiesmike õiterikkuste erinevus ning pindalade erinevus. Üldiste lineaarsete mudelite seast parimate mudelite valik ja muutujate suhteliste tähtsuste leidmine toimus samamoodi kui eespool kirjeldatud analüüsid.

4. Tulemused

4.1 Päevaliblikate liigirikkus raiesmikel

Uuritud 28 raiesmikul registreeriti kahel suvel toimunud välitöödel kokku 62 liiki päevaliblikaid (lisa 1). Kogu uuritud raiesmikke hõlmavas regioonis võib regulaarselt kohata hinnanguliselt 82 liiki päevaliblikaid (T. Tammaru ja E. Õunapi eksperthinnang), kellest metsaraiesmikel registreeriti seega ligikaudu 76 %. Ühel raiesmikul registreeriti keskmiselt 20,9 liiki (mediaan 21,0; minimaalselt 13,0; maksimaalselt 29,0). Eraldatud raiesmike ja kontrollraiesmike (avakoosluste võrgustikku ühendatud raiesmike) liigirikuste keskmiste erinevus oli väga väike (tabel 1).

Tabel 1. Liigirikuste ja liikide mobiilsushinnangute keskmised, mediaanid, miinimumid ja maksimumid eraldatud raiesmike ja kontrollraiesmike (ühendatud raiesmike) kohta. Med – mediaan; min – minimaalselt; maks – maksimaalselt.

| Uuritav tunnus | Eraldatud raiesmike keskmine (med;min;maks) | Kontrollraiesmike keskmine (med;min;maks) |
|----------------------------------|---------------------------------------------|-------------------------------------------|
| Üldine liigirikkus | 20,5 (21,0; 13,0; 27,0) | 21,3 (21,0; 15,0; 29,0) |
| Niiduliikide liigirikkus | 8,7 (8,5; 7,0; 13,0) | 9,4 (9,0; 6,0; 14,0) |
| Generalistide liigirikkus | 4,3 (4,0; 2,0; 7,0) | 4,6 (5,0; 1,0; 7,0) |
| Metsaliikide liigirikkus | 7,4 (8,0; 3,0; 12,0) | 7,0 (6,5; 2,0; 12,0) |
| Monofaagide liigirikkus | 6,4 (7,0; 2,0; 9,0) | 6,8 (7,0; 4,0; 10,0) |
| Oligofaagide liigirikkus | 10,6 (10,5; 8,0; 14,0) | 11,2 (11,5; 7,0; 14,0) |
| Polüfaagide liigirikkus | 3,8 (4,0; 2,0; 7,0) | 3,1 (3,0; 1,0; 6,0) |
| Keskmine mobiilsus | 4,0 (4,1; 3,5; 4,4) | 4 (4,1; 3,4; 4,6) |
| Niiduliikide keskmine mobiilsus | 3,3 (3,3; 2,9; 3,7) | 3,3 (3,3; 3,1; 3,5) |
| Generalistide keskmine mobiilsus | 5,8 (5,8; 5,0; 6,4) | 5,9 (5,9; 5,0; 6,4) |
| Metsaliikide keskmine mobiilsus | 3,9 (3,9; 3,2; 5,0) | 3,9 (4,0; 3,0; 5,0) |

Päevaliblikate üldist liigirikkust seletavate mudelite seas leidis neli võrdväärselt parimat mudelit (lisa 2). Parimatest mudelitest ükski ei sisaldanud raiesmiku eraldatust iseloomustavat faktorit raiesmiku tüüp. Parima mudeli Akaike kaal oli 0,25 ja see sisaldas ainsa muutujana raiesmiku pindala, mis omas liigirikkusele positiivset mõju. Pindala sisaldus ka informatiivsusest parimaga võrdväärselt arvestatavates mudelites, olles samuti liigirikkusega positiivselt seotud. Ükski teine muutuja ei esinenud parimates mudelites järjekindlalt. Suurimast Akaike kaalude summast lähtuvalt tähtsaimaks tunnuseks osutus raiesmiku pindala suhtelise tähtsusega 0,92 (tabel 2). Raiesmiku tüüp nagu ka kõik teised hinnatud parameetrid olid pindalast kaugelt vähem tähtsad.

Tabel 2. Sõltumatute muutujate suhtelised tähtsused üldist liigirikkust ja erineva elupaigaeelistusega rühmade liigirikkust seletavates mudelites. Paksus kirjas on märgitud suurima suhtelise tähtsusega muutujate tähtsused. “:” tähistab muutujate koosmõju.

| Sõltumatu muutuja | Suhteline tähtsus sõltuvate muutujate kaupa | | | | |
|------------------------------|---------------------------------------------|--------------------------|---------------------------|-------------------------------------------|--------------------------|
| | Üldine liigirikkus | Niiduliikide liigirikkus | Generalistide liigirikkus | Niiduliikide ja generalistide liigirikkus | Metsaliikide liigirikkus |
| Raiesmiku tüüp | 0,252 | 0,288 | 0,274 | 0,311 | 0,482 |
| Metsatihedus | 0,260 | 0,217 | 0,222 | 0,202 | 0,346 |
| Pindala | 0,922 | 0,430 | 0,675 | 0,855 | 0,445 |
| Vanus | 0,238 | 0,222 | 0,492 | 0,295 | 0,592 |
| Õiterikkus | 0,334 | 0,227 | 0,454 | 0,254 | 0,536 |
| Raiesmiku tüüp: metsatihedus | 0,010 | 0,011 | 0,012 | 0,010 | 0,029 |
| Raiesmiku tüüp:pindala | 0,049 | 0,032 | 0,029 | 0,062 | 0,039 |
| Raiesmiku tüüp:vanus | 0,009 | 0,012 | 0,026 | 0,019 | 0,094 |
| Raiesmiku tüüp:õiterikkus | 0,014 | 0,013 | 0,020 | 0,014 | 0,091 |

4.2 Mets levimisbarjäärina erineva elupaigaeelistusega liikidele

Välitöölaladelt registreeritud 62 liigi hulgas oli 26 metsaliiki, 22 niiduliiki, 12 liiki generaliste ja 2 rabaliiki (vt Materjali ja meetodeid liikide klassifitseerimise kohta). Kuna rabaliike oli väga vähe ning neid kohati vaid 7 raiesmikul, siis rabaliike eraldi ei analüüsitud. Teised rühmad olid esindatud kõigil raiesmikel.

Niiduliike registreeriti ühel raiesmikul keskmiselt 9,1 (med 9,0; min 6,0; maks 14,0). Eraldatud raiesmike ja kontrollraiesmike liigirikkuste keskmised erinesid niiduliikide osas vähe (tabel 1). Niiduliikide liigirikkuse seletamisel osutus parimaks mudel, mis ei sisaldanud ühtegi sõltumatut muutujat (lisa 2). Sellega võrdväärseks ($\Delta AICc < 2$) võis pidada mudelit, mis sisaldas ainsa sõltumatu muutujana raiesmiku pindala. Muutujate suhtelise tähtsuse poolest oli ka niiduliikide liigirikkust seletavates mudelites olulisim pindala (tabel 2). Raiesmiku tüüp ja teised muutujad sisaldasid valdavalt vähekaalukates mudelites.

Elupaigaeelistuselt generaliste registreeriti keskmiselt 4,4 liiki (med 4,0; min 1,0; maks 7,0). Ka generalistide puhul erinesid keskmised liigirikkused eraldatud ja kontrollraiesmikel väga vähe (tabel 1). Generalistide liigirikkuse analüüs andis kvalitatiivselt sarnase tulemuse niiduliikide liigirikkuse analüüsiga: parimad mudelid (kokku 4) ei sisaldanud raiesmiku tüüpi (lisa 2) ning tähtsaimaks seletavaks muutujaks oli pindala (tabel 2). Lisaks pindalale esinesid parimates mudelites nõrga negatiivse mõjuga raiesmiku vanus ja positiivse mõjuga õiterikkus. Niiduliikide ja generalistide liigirikkust koos analüüsidest leidis vaid üks parim mudel, mis sisaldas pindala (lisa 2). Raiesmiku tüüp ja teised raiesmikuparameetrid olid ka selles analüüsis marginaalse tähtsusega (tabel 2).

Metsaliike registreeriti ühel raiesmikul keskmiselt 7,2 (med 7,5; min 2,0; maks 12,0). Eraldatud ja kontrollraiesmike metsaliikide liigirikkuste keskmised olid sarnased (tabel 1). Metsaliikide liigirikkuse seletamiseks ei leidunud üht selgelt eristuvat parimat mudelit (lisa 2). Kokku 11 mudeli $\Delta AICc < 2$, aga kõigi nende Akaike kaalud olid väga madalad (0,028-0,073). Muutujate esindatus mudelites oli suhteliselt ebajärjekindel, kaalukaimaks tunnuseks osutus vanus, võrdlemisi sageli oli esindatud ka õiterikkus (tabel 2). Nende muutujate mõjud liigirikkusele olid positiivsed. Raiesmiku tüüp sisaldas parimatest mudelitest kahes madala kaaluga mudelis. Koosmõjud raiesmiku tüübiga olid kõigi elupaigaeelistuste kategooriate liigirikkuste seletamisel üsna tähtsusetud, st. kovariaatide mõju liigirikkusele ei sõltunud sellest, kas raiesmik oli ühendatud või eraldatud.

4.3 Mets levimisbarjäärina erineva toidutaimede spetsialiseerituse tasemega liikidele

Uuritud 28 raiesmikul registreeriti kokku 21 monofaagset, 31 oligofaagset ja 10 polüfaagset liiki (vt. Materjali ja meetodeid liikide klassifitseerimise kohta). Monofaage registreeriti raiesmikul keskmiselt 6,6 liiki (mediaan 7,0; min 2,0; maks 10,0), oligofaage keskmiselt 10,9 (mediaan 11,0; min 7,0; maks 14,0) ning polüfaage keskmiselt 3,5 (mediaan 3,5; min 1,0; maks 7,0). Liigirikkuste keskmiste erinevused erinevat tüüpi raiesmike vahel olid väga väikesed (tabel 1).

Kõigi nende rühmade liigirikkuste analüüsid andsid kvalitatiivselt sarnaseid tulemusi: raiesmiku tüüp ei sisaldunud parimates mudelites või sisaldus üksikutes madala Akaike kaaluga parimates mudelites (lisa 3). Kõigi liigirühmade puhul oli suurima suhtelise tähtsusega ja parimates mudelites kõige järjekindlamalt sisalduvaks seletavaks muutujaks raiesmiku pindala, mille mõju oli ootuspäraselt positiivne (tabel 3). Teiste muutujate esindatus parimates mudelites oli ebajärjekindel. Vaid monofaagide puhul leidis liigirikkuse seletamiseks üks parim mudel (Akaike kaal 0,28), oligofaagide ja polüfaagide puhul leidis mitmeid parimaga võrdväärseid vähekaalukaid mudeleid.

Tabel 3. Sõltumatute muutujate suhtelised tähtsused erineva toidutaimede spetsialiseerituse tasemega rühmade liigirikkust seletavates mudelites. Paksus kirjas on märgitud suurima suhtelise tähtsusega muutujate väärtused. “:” tähistab muutujate koosmõju.

| Sõltumatu muutuja | Suhteline tähtsus sõltuvate muutujate kaupa | | |
|-----------------------------|---------------------------------------------|--------------------------|-------------------------|
| | Monofaagide liigirikkus | Oligofaagide liigirikkus | Polüfaagide liigirikkus |
| Raiesmiku tüüp | 0,243 | 0,258 | 0,377 |
| Metsatihedus | 0,218 | 0,239 | 0,224 |
| Pindala | 0,770 | 0,411 | 0,448 |
| Vanus | 0,221 | 0,213 | 0,349 |
| Õiterikkus | 0,247 | 0,272 | 0,282 |
| Raiesmiku tüüp:metsatihedus | 0,008 | 0,011 | 0,012 |
| Raiesmiku tüüp:pindala | 0,033 | 0,021 | 0,123 |
| Raiesmiku tüüp:vanus | 0,008 | 0,010 | 0,017 |
| Raiesmiku tüüp:õiterikkus | 0,010 | 0,012 | 0,030 |

4.4 Metsa levimist takistav mõju erineva mobiilsusega liikidele

Erinevat tüüpi raiesmikel registreeritud liigid olid keskmiselt praktiliselt sama kõrge mobiilsusega (tabel 1). Parim mudel raiesmikel registreeritud liikide mobiilsushinnangute keskmiste seletamiseks (Akaike kaal 0,43) ei sisaldanud ühtegi sõltumatut muutujat (lisa 4). Raiesmiku tüüp sisaldus vaid mudelites, mille $\Delta AICc > 5$. Suurima suhtelise tähtsusega muutujaks raiesmiku liikide mobiilsuste keskmise seletamisel osutus raiesmiku õiterikkus, mis oli mobiilsuste kekmisega positiivselt seotud (tabel 4).

Tabel 4. Muutujate suhtelised tähtsused kõigi liikide ja erineva elupaigaelistusega rühmade mobiilsuste st mobiilsushinnagute keskmisi seletavates mudelites. Keskmine on leitud raiesmiku kohta. Paksus kirjas on märgitud suurima suhtelise tähtsusega muutujate väärtused. “:” tähistab muutujate koosmõju.

| Sõltumatu muutuja | Suhteline tähtsus | | | | |
|------------------------------|------------------------------------|-----------------------------------|------------------------------------|----------------------------------------------------|-----------------------------------|
| | Kõigi liikide mobiilsuste keskmine | Niiduliikide mobiilsuste keskmine | Generalistide mobiilsuste keskmine | Niiduliikide ja generalistide mobiilsuste keskmine | Metsaliikide mobiilsuste keskmine |
| Raiesmiku tüüp | 0,099 | 0,044 | 0,096 | 0,094 | 0,113 |
| Metsatihedus | 0,055 | 0,202 | 0,080 | 0,081 | 0,126 |
| Pindala | 0,169 | 0,050 | 0,435 | 0,255 | 0,100 |
| Vanus | 0,198 | 0,012 | 0,071 | 0,223 | 0,031 |
| Õiterikkus | 0,218 | 0,045 | 0,146 | 0,333 | 0,103 |
| Raiesmiku tüüp: metsatihedus | <0,001 | 0,001 | 0,002 | 0,002 | 0,002 |
| Raiesmiku tüüp:pindala | 0,003 | <0,001 | 0,005 | 0,004 | 0,004 |
| Raiesmiku tüüp:vanus | 0,002 | <0,001 | 0,001 | 0,003 | <0,001 |
| Raiesmiku tüüp:õiterikkus | 0,003 | <0,001 | 0,002 | 0,005 | 0,005 |

Kvalitatiivselt sarnaseid tulemusi andisid ka elupaigaeelistuste järgi rühmitatud liikide mobiilsushinnangute keskmiste analüüsid. Niiduliikide mobiilsuste keskmisi raiesmikel ei seletanud hästi ükski mõõdetud muutujatest – parimas mudelis sõltumatud muutujad puudusid (lisa 4). Suhteliselt tähtsaimaks muutujaks niiduliikide analüüsis oli metsatihedus, mis seostus mobiilsuste keskmisega negatiivselt (tabel 4). Generalistide mobiilsushinnangute keskmise jaoks leidis 2 samaväärselt parimat mudelit, millest esimene seletavaid tunnuseid ei sisaldanud, teine aga sisaldas vaid raiesmiku pindala (lisa 4). Tähtsaimaks muutujaks generalistide mobiilsuste keskmise seletamisel oli pindala, mis oli mobiilsuste keskmisega positiivselt seotud (tabel 4). Generaliste ja niiduliike koos analüüsid leidis 3 parimat mudelit, esimene oli samuti tühi mudel ning teine ja kolmas sisaldasid vastavalt raiesmiku pindala ja õiterikkust (lisa 4). Tähtsaim muutuja generalistide ja niiduliikide mobiilsuste keskmise jaoks oli positiivse mõjuga õiterikkus (tabel 4). Metsaliikide mobiilsushinnangute keskmist ei seletanud samuti ükski sõltumatutest muutujatest (lisa 4). Suurima suhtelise tähtsusega muutujaks metsaliikide analüüsis osutus metsatihedus (tabel 4), mis seostus metsaliikide mobiilsuste keskmisega negatiivselt.

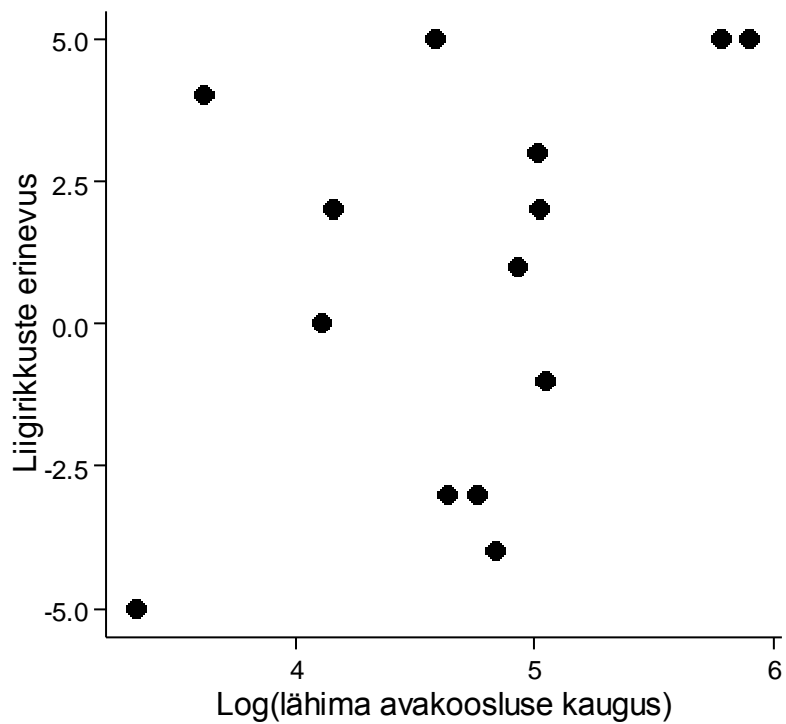
4.5 Eraldatud raiesmiku liigirikkuse sõltuvus lähima avakoosluse kaugusest

Liikide arvu erinevus eraldatud raiesmiku ja selle paarilise vahel varieerus vahemikus -5 kuni 5 (keskmine 0,7). Neljateistkümnest paarist viiel oli eraldatud raiesmikul päevaliblikaliike rohkem kui kontrollraiesmikul (vahe negatiivne), ühel paaril oli liikide arv võrdne (vahe 0) ja kaheksal paaril oli eraldatud raiesmikul liike vähem (vahe positiivne).

Kontrollraiesmike ja eraldatud raiesmike liigirikkuste vahe seletamiseks leidis 7 võrdväärselt parimat mudelit (lisa 5). Eraldatud raiesmiku kaugus lähimast avakooslusest, eraldatud raiesmikku ümbritseva metsa tihedus ning kontrollraiesmike ja eraldatud raiesmike õiterikkuste erinevus olid esindatud sama paljudes parimates mudelites. Mida kaugemal oli eraldatud raiesmik lähimast avakooslusest ja mida tihedam mets seda ümbritses, seda väiksem oli selle liigirikkus võrreldes kontrollraiesmikuga. Kontrollraiesmike suurem õiterikkus võrreldes eraldatud raiesmikega tähendas ka kontrollraiesmike kõrgemat liigirikkust võrreldes eraldatud raiesmikega. Ka nende muutujate suhtelised tähtsused olid sarnased (tabel 5). Kontrollraiesmike ja eraldatud raiesmike pindalade vahe oli oluliselt vähem tähtis. Ilmnes tendents kontrollraiesmike ja eraldatud raiesmike liigirikkuste erinevuse suurenemisele seoses lähima avakoosluse kauguse kasvuga (joonis 5).

Tabel 5. Muutujate suhtelised tähtsused paariliste raiesmike liigirikkuste erinevusi seletavates mudelites. Paksus kirjas on märgitud suurima suhtelise tähtsusega muutuja väärtus.

| Sõltumatu muutuja | Suhteline tähtsus |
|-----------------------|-------------------|
| Log(kaugus) | 0,392 |
| Metsatihedus | 0,389 |
| Õiterikkuste erinevus | 0,408 |
| Pindalade erinevus | 0,147 |



Joonis 5. Paariliste kontrollraiesmiku (avakoosluste võrgustikku ühendatud) ja eraldatud raiesmike liigirikkuste erinevus (kontrollraiesmiku liigirikkus lahutatud eraldatud raiesmiku liigirikkus, Y-teljel) sõltuvalt eraldatud raiesmiku minimaalsest kaugusest teistest metsamaastiku avakooslustest (X-teljel).

5. Arutelu

Käesolevast uurimusest selgus, et metsamaastiku avakooslused pakuvad potentsiaalselt elupaika valdavale enamikule regionaalse päevaliblikafauna liikidest. Raiesmikke asustab ka suur osa tavapäraselt poollooduslike niitude liikideks peetavatest päevaliblikatest, väheste eranditena puudus raiesmikel enamus rabaliike. Ilmnes, et metsa levimist tõkestav mõju, mida on päevaliblikate puhul varasemalt korduvalt dokumenteeritud isendi tasemel, ei oma märkimisväärset efekti metsamaastiku avakoosluste asustamisele. Tulemused näitasid, et ka raiesmiku täielik metsaga eraldatus ei kahanda sealset päevaliblikate liigirikkust. Eraldatud raiesmike liigirikkus ei erinenud kontrollgrupi, st avakoosluste võrgustikku ühendatud raiesmike liigirikkusest oluliselt ka siis, kui analüüsisin niiduliikide ja generalistide liigirikkust metsaliikidest eraldi. Veelgi enam, eraldatud raiesmike ja kontrollraiesmike liigirikkuse varieeruvuse kujundamisel ei omanud tähtsust ka liikide levimisvõime: eraldatud raiesmike ja kontrollraiesmike päevaliblikaliigid olid keskmiselt väga sarnase mobiilsusega.

Asjaolu, et metsaraiesmikel registreeriti märkimisväärne osa regionaalsel tasemel esindatud päevaliblikaliikidest, lubab oletada, et raiesmikud kompenseerivad poollooduslike niitude kadumist vähemalt osaliselt. On usutav, et mõnda liiki nähti raiesmikul levimisel ühest elupaigast teise, samas suurt osa liikidest nähti siiski korduvalt ning paljud liigid olid uuritud raiesmikel esindatud arvukalt (pers. obs.). Seega tõenäoliselt on raiesmikud paljudele päevaliblikaliikidele elupaigaks. Tänapäevane metsamajandus Põhja-Euroopas on märksa intensiivsem kui sajandeid tagasi. Liiga intensiivne metsamajandus ohustab inimõjude suhtes tundlikku metsaelustikku (Halme *et al*, 2013). Samas on sellise metsandustegevuse tulemusena loodavad uued avakooslused, nagu näiteks raiesmikud potentsiaalselt soodsateks elupaikadeks osaliselt või täielikult avatud maastikku eelistavatele liikidele, näiteks päevaliblikatele. Teatud niiduelupaigad, nt. lubjarikkad niidud on mõnedele tugevasti spetsialiseerunud liikidele tõenäoliselt asendamatud (Polus *et al*, 2007). Seevastu vähem spetsialiseerunud niiduliikide seisukohast on mõeldavaks ja looduskaitseks tähtsaks küsimuseks see, kas niidud on asendatavad metsamaastiku uudsete elupaikade poolt. Elupaikade hävimise ja fragmenteerumise tõttu on suurimas ohus teatud elupaikadele tugevasti spetsialiseerunud liigid, aga langustendentsi on täheldatud ka varasemalt laialdase levikuga päevaliblikaliikide arvukuses (Van Swaay *et al*, 2006; Van Dyck *et al*, 2009). Seetõttu on

metsamaastiku avakoosluste asustamisvõime uurimine oluline ka seni suhteliselt tavalisteks peetud päevaliblikaliikide puhul.

Seni isendite käitumise põhjal uuritust lähtuvalt oluks ootuspärane metsa takistav mõju raiesmike asustamisele. Varasemalt on korduvalt näidatud, et mets pole mitte ainult elupaigana sobimatu, vaid ka tõkestab päevaliblikate levimist isendi tasemel (nt. Ries & Debinski, 2001; Nowicki *et al.*, 2014). Töö tulemustest ilmneb, et metsa takistav mõju levimisele isendi tasemel ei peegeldu elupaikade asustamise tasemel – metsaga täielikult eraldatud raiesmikud olid praktiliselt sama liigirikkad kui kontrollraiesmikud, st metsamaastiku teiste avakooslustega ühendatud raiesmikud. Liigirikkuse muustritest ei saa tingimata teha järeldusi üksikute liikide olemasolu või puudumise kohta erinevat tüüpi raiesmikelt. On teada, et isendite levimisvõime ja soodumus elupaigalaigult emigreeruda on liigiti varieeruv, sõltudes paljudest elukäigutunnustest (Kallioniemi *et al.*, 2014; Stevens *et al.*, 2012). Sellegipoolest, vaid vähesed liigid, mida registreeriti kontrollraiesmikel, puudusid eraldatud raiesmikelt. Metsa levimist takistava efekti põhjuseks on peetud metsa ületamise või läbimise kulukust ja kõrget riski sealjuures surma saada. Kõrge suremus levimisel võib põhjustada tugevat levimise vastu suunatud valikusurvet ja viia kiirete evolutsiooniliste muutusteni (Hanski & Mononen, 2011). Muutuste üheks võimalikuks tagajärjeks on see, et isendid väldivad elupaigapiiri ületamist ja ümbritsevasse keskkonda sisenemist, mille tagajärjel levimismäär langeb (Merckx *et al.*, 2003; Schtickzelle & Baguette, 2003). See võiks potentsiaalselt avalduda ebasoodsa keskkonna poolt eraldatud elupaikade väiksemas liigirikkuses. Käesoleva töö tulemustest aga järeldub, et paljude päevaliblikaliikide levimine metsamaastikus on siiski piisavalt sage ning raiesmike asustamine toimub piisavalt lühikese ajavahemiku jooksul, et raiesmikud saaks pakkuda dünaamiliselt muutuvast metsamaastikus päevaliblikatele elupaika.

Puistu takistav mõju raiesmike asustamisele ei ilmnenu ka siis, kui keskendusid niiduliikidele ja generalistidele metsaliikidest eraldi. Avatud elupaikadele spetsialiseerunud liikide puhul võinuks puistu levimist takistav efekt olla tugevaim, mistõttu oluks ootuspärane, kui nendel avaldunuks metsaga eraldatuse negatiivne mõju raiesmike asustamisele eriti tugevalt. Üllatuslikult selgus aga, et isegi niiduliikide liigirikkus raiesmikel ei sõltunud sellest, kas raiesmik oli eraldatud või avakoosluste võrgustikku ühendatud. Generalistidele sobivad elupaikadeks mitmesugused biotoobid, neid peetakse mobiilsemateks

ning on leitud, et generalistidest päevaliblikad lahkuvad ebasobiva keskkonnaga ümbritsetud elupaigalaigult suurema tõenäosusega kui elupaigaspetsialistid, mistõttu ei oma ka näiteks levimiskoridorid generalistide jaoks märkmisväärselt efekti (Haddad & Baum, 1999; Betzholtz & Franzén, 2013). Siiski on näidatud, et tihe puistu on ka generalistidele levimisbarjääriks (Ries & Debinski, 2001). Nimetatud silmas pidades ennustasin, et puistul on elupaigageneralistide levimisele nõrk takistav mõju. Sarnaselt niiduliikidega ei ilmnenud aga ka nõrka mõju. Puistu takistavat mõju metsaliikide levimisele ei olnud põhjust ennustada, kuna metsaliikide jaoks on metsamaastik nende põhielupaigaks. Tulemused olid ennustusega kooskõlas – päevaliblikate liigirikkus eraldatud raiesmikel ei olnud metsaliikide puhul madalam kontrollraiesmike (st. ühendatud raiesmike) liigirikkusest.

Ennustasin, et eraldatud raiesmikke asustavad keskmiselt kõrgema mobiilsusega liigid kui kontrollraiesmikke. Vastupidiselt ootustele ilmnes, et eraldatud raiesmikel ja kontrollraiesmikel registreeritud liikide mobiilsushinnangute keskmised erinesid väga vähe. Eraldatud raiesmikud ei paistnud silma kontrollraiesmikkest märkimisväärselt kõrgema mobiilsusega liikide poolest ka siis, kui analüüsiti eraldi niiduliike, generaliste ja metsaliike. Niisiis ei olnud raiesmiku täielik ümbritsetus metsaga ka vähemobiilsetele liikidele oluliseks takistuseks selle asustamisel. Liikide mobiilsuse eksperthinnanguid on liikide levimisvõime iseloomustamiseks kasutatud sageli (Burke *et al*, 2011; Sekar, 2012). Varasemalt on näidatud, et mobiilsus on uute elupaikade asustamisel oluliseks tunnuseks. Ibbe *et al* (2011) leidsid uurimuse kõrvaltulemusena, et noorematel metsaraiesmikel registreeritud liigid olid keskmiselt mobiilsemad, kusjuures kasutatud mobiilsushinnangud pärinesid samast allikast (Bink, 1992) nagu käesolevas töös. Nimetatud uurimuse ja käesoleva töö tulemuste erinevust võib põhjustada asjaolu, et käesolevas töös uuriti vanemaid raiesmikke. Raiesmike keskmine vanus Ibbe *et al* (2011) töös oli enam kui kaks korda madalam (keskmine vanus: 2,8) kui käesolevas (keskmine vanus: 5,8). Ibbe *et al* (2011) leidsid, et mobiilsemate liikide arvukust raiesmikel seletas nektaritaimede hulk, aga vähemobiilsete liikide jaoks oli oluline rööviku toidutaimede ohtrus. Ekspertide arvamusel põhinevad mobiilsushinnangud ei pruugi siiski mitte alati adekvaatselt peegeldada liikide levimisvõimet. Nimelt on elupaikade asustamisel määravaks pigem suhteliselt vähe uuritud pikamaalevimine ja spetsiifiline levimiskäitumine, mitte niivõrd isendite rutiinne liikumine väikeses ruumiskaalas. Seetõttu on võimalik, et

senine teave liikide levimisvõimest on osaliselt metoodiliste aspektide, näiteks ruumiskaala poolt kallutatud (Van Dyck & Baguette, 2005).

Käesolevas töös uuritud raiesmike eraldatuse määr (28-367 m) oli valitud tavapärase metsamajanduse piirides. Tõenäoliselt oleks raiesmike oluliselt suurema eraldatuse korral ilmnenud siiski ka eraldatud ja kontrollraiesmike (st. avakooslustega ühendatud raiesmike) vaheline liigirikkuste erinevus. Tõepoolest, uuritud raiesmike seas kaks avakoosluste võrgustikust kõige kaugemal asuvat eraldatud raiesmikku olid kontrollraiesmikust paarilisega võrreldes madalaima liigirikkusega. Varasemalt on näidatud, et elupaigalaikude vahelise metsa laius võib seletada päevaliblikapopulatsioonide geneetilist diferentseerumist. Seejuures olid populatsioonide suuremad geneetilised erinevused seotud just aladevahelise kitsaima metsariba laiusega, mitte alade kaugusega üksteisest (Schmitt *et al*, 2000). Päevaliblikate jaoks optimaalse metsandustegevuse ja kaitse planeerimise huvides on oluline teada, kui lai metsariba osutub raiesmike asustamisel takistuseks. Metsa laiuse isoleeriva efekti ning päevaliblikate levimiskauguste põhjalikumaks uurimiseks oleks vajalik kaugusgradiendi laiendamine uute uurimisalade kaasamise teel. Samas, praeguse metsamajanduse intensiivsuse juures ei ole tavapärased raiesmikud siiski sellisel määral eraldatud, et see märkimisväärselt takistaks päevaliblikaid asustamisel.

Liikide levimisvõimega on seotud ka liikide spetsialiseeritus toidutaimel. Ennustasin, et eraldatud raiesmikke asustavad eeskätt parema levimisvõimega liigid. Enamasti on leitud, et toidutaim-generalistid on laiemalt levinud ja mobiilsemad kui spetsialistid (Warren *et al*, 2001; Komonen *et al*, 2004; Burke *et al*, 2011). Seega võinuks mets olla kõrgema spetsialiseerituseastmega liikide jaoks tugevaks barjääriks ja eraldatud raiesmike liigirikkus monofaagide osas kontrollraiesmikega võrreldes oluliselt madalam. Siinsetest tulemustest nähtub aga, et ei mono-, oligo- ega polüfaagide puhul ei ole mets raiesmikele levimisel liigirikkuse tasemel avalduvaks takistuseks. Kuna polüfaagide jaoks leidub rohkem röövikute toiduks sobivaid taimeliike, on polüfaagide levimine üldiselt toidutaimede paiknemise poolt vähem piiratud kui mono- ja oligofaagide levik. Sellegipoolest leidub ka monofaagide seas levikut edukalt laiendavaid päevaliblikaliike, kelle toiduks tarvitatav taimeliik on samuti laialdaselt levinud (Betzholz *et al*, 2012). Seega on toidutaimelise spetsialiseerituse ja levimisvõime seos kompleksne.

Analüüsidesse kaasatud kovariaatidest seletas liigirikkust enamasti kõige paremini raiesmiku pindala – ootuspäraselt oli suurematel raiesmikel rohkem päevaliblikaliike kui väiksematel. Ala pindala positiivset seost liigirikkusega on kirjeldatud paljudes uurimustes erinevate organismide sh. päevaliblikate puhul (nt. Yamaura *et al*, 2008; Bila *et al*, 2013). Teised kovariaadid olid käesolevas uurimuses liigirikkuste seletamisel enamasti marginaalse tähtsusega. Näiteks raiesmiku vanus oli valdavalt üsna ebaoluline. Võinuks oodata, et nooremate raiesmike liigirikkus on madalam. Nimelt on varasemalt leitud, et noorematele raiesmikele jõuavad eeskätt mobiilsemad liigid (Ibbe *et al*, 2011). Siinses töös aga liigirikkuse ja vanuse seost ei leitud, ilmselt seetõttu, et kõik uuritud raiesmikud olid küllalt vanad selleks, et sinna oleks jõudnud levida ka madalama mobiilsusega liigid. Metsaliikide liigirikkuse seletamisel osutus vanus siiski suhteliselt tähtsaimaks muutujaks: vanematel raiesmikel oli rohkem metsaliike. Võimalikuks seletuseks on see, et mõned metsaliigid eelistavad keskmisi ja hilisemaid suktsessioonistaadiume varasematele, mida on eelnevalt näidatud (Fartmann *et al*, 2013). Ka eraldatud raiesmiku ümbritseva metsa tihedus oli raiesmike liigirikkusega harva seotud, mis näitab, et päevaliblikad suudavad tihedat ja hõredat metsa ületada või läbida sarnase võimekusega.

Käesoleva töö tulemustest järeldub, et majandatav metsamaastik pakub elupaika paljudele päevaliblikaliikidele ja väärib seega päevaliblikate kaitse korraldamisel eraldi tähelepanu. Maakasutusmuutuste tõttu on paljud looduslikud ja poollooduslikud elupaigad hävinud või hävimisohus, kuid inimtegevus võib luua ka uudseid elupaiku. Metsamaastiku uudseid avakooslusi asustavad edukalt paljud niiduliigid, rääkimata generalistidest ja metsaliikidest. Selgus, et tänapäevase Põhja-Euroopa metsamajanduse intensiivsuse juures ei ole puistu päevaliblikatele barjääriks, mis takistaks avakoosluste asustamist. Töö tulemused näitavad, et isendi tasemel käitumisuuringud ei pruugi olla piisavad, et teha järeldusi elupaikade asustamisele mosaiikses maastikus. Metsas leiduvate uudsete elupaikade ja sealsete päevaliblikapopulatsioonide edasine uurimine võimaldaks leida päevaliblikate seisukohast optimaalseid lahendusi metsamajanduse ja looduskaitse planeerimisel.

Kokkuvõte

Traditsioonilise maakasutuse asendumine intensiivse põllumajandusega on viinud poollooduslike niitude pindala drastilise vähenemiseni, mis on suureks ohuks päevaliblikatele. Paljudele päevaliblikaliikidele võiks potentsiaalselt pakkuda alternatiivset elupaika tänapäevaselt majandatavale metsamaastikule iseloomulikud avakooslused nagu raiesmikud, sihid, teeservad ja kõrgepingeliinide trassid. Samas on varasemast teada, et mets moodustab avamaastiku päevaliblikatele isendi tasemel olulise levimisbarjääri. Kuivõrd isendite käitumismustrid mõjutavad elupaikade asustamist metsamaastikus, on aga suuresti teadmata. Käesolevas magistritöös uurisin, kas ja mil määral on puistu erinevate tunnustega päevaliblikaliikidele levimisbarjääriks metsaraiesmike asustamisel. Selleks võrdlesin päevaliblikate liigirikkust ja liigilist koosseisu metsaga täielikult eraldatud raiesmikel ning metsa avakoosluste võrgustikku ühendatud (kontroll) raiesmikel.

Leidsin, et metsaraiesmikud pakuvad elupaika enamikule regionaalsest päevaliblikafaunast, k.a. traditsiooniliselt niiduliikideks peetavatele päevaliblikatele. Tulemused näitasid, et päevaliblikate liigirikkus täielikult metsaga eraldatud raiesmikel oli praktiliselt sama kõrge kui kontrollraiesmikel. Metsa takistav mõju ei ilmnenu niiduliikide ega ühegi teise uuritud liigirühma puhul. Ka eeldatavalt madalam mobiilsus ei olnud takistuseks raiesmike asustamisel – eraldatud raiesmikke ei asustanud keskmiselt kõrgema mobiilsusega liigid kui kontrollraiesmikke. Töö tulemustest järeldub, et tänapäevase Põhja-Euroopa metsamajanduse intensiivsuse juures ei ole puistu päevaliblikatele barjääriks, mis takistaks metsamaastiku avakoosluste asustamist. Metsas leiduvate uudsete elupaikade ja sealsete päevaliblikapopulatsioonide edasine uurimine oleks oluline, leidmaks päevaliblikate seisukohast optimaalseid lahendusi metsamajanduse ja looduskaitse ühildamisel.

Summary

Forest clear-cuts as habitats for butterflies – does forest form a dispersal barrier?

The shift from traditional land use to intensive agriculture has led to a drastic decrease in the area of semi-natural grasslands in Europe. This loss of semi-natural habitats poses a major threat to many butterfly species. Managed forests, containing various open landscape elements like clear-cuts, forest rides, road verges and power line corridors, may potentially offer alternative habitats for butterflies. However, it has been previously shown that forest can form a significant dispersal barrier for open habitat butterflies at the individual level. If these individual-level behavioural patterns affect the colonization of open habitats in forested landscape, has remained uninvestigated so far. In my thesis, I studied if, and to what extent, forest impedes the colonisation of forest clear-cuts by butterflies with different life-histories. For this purpose, I compared species composition and richness of butterflies in clear-cuts completely surrounded by forest (isolated clear-cuts) vs clear-cuts connected to the network of other forest openings (control clear-cuts).

I found that forest clear-cuts offer habitat for the vast majority of the regional butterfly fauna, including most grassland species and habitat generalists. The results showed that isolated clear-cuts were as species rich as control clear-cuts. There was no effect of isolation on colonization either for grassland species or for any other ecological group. Moreover, species occupying isolated clear-cuts were not more mobile, on average, than species occupying control clear-cuts. To conclude, forest does not pose a significant barrier for colonising open habitats in managed forests of Northern Europe. Further investigation of forest openings as butterfly habitats are required to reconcile the practices of forest management with butterfly conservation.

Tänuavaldused

Olen kirjeldamatult tänulik oma juhendajale Tiit Tederile kogu pühendumuse ja abi eest, mida ta osutas käesoleva töö valmimise heaks.

Tänan Mark Gimbutast ja Ants Kaasikut statistika-alase abi eest. Tänan Toomas Tammaru ja Erki Õunapit eksperthinnangute jagamise eest. Tänan koostööalteid RMK töötajaid ja kõiki teisi, kes magistritöö valmimisele kaasa aitasid.

Kasutatud kirjandus

- Baguette, M., Clobert, J. & Schtickzelle, N., 2011. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: experimental changes in habitat quality induced negative density-dependent dispersal. *Ecography* 34: 170-176.
- Baguette, M., Mennechez, G., Petit, S. & Schtickzelle, N., 2003. Effect of habitat fragmentation on dispersal in the butterfly *Proclossiana eunomia*. *Comptes Rendus Biologies* 326: 200-209.
- Berg, Å., Ahmé, K., Öckinger, E., Svensson, R. & Söderström, B., 2011. Butterfly distribution and abundance is affected by variation in the Swedish forest-farmland landscape. *Biological Conservation* 144: 2819-2831.
- Bergman, K-O., Ask, L., Askling, J., Ignell, H., Wahlman, H. & Milberg, P., 2008. Importance of boreal grasslands in Sweden for butterfly diversity and effects of local and landscape habitat factors. *Biodiversity Conservation* 17: 139–153.
- Betzholtz, P.-E., Pettersson, L. B., Ryrholm, N. & Franzén, M., 2012. With that diet, you will go far: trait-based analysis reveals a link between rapid range expansion and a nitrogen-favoured diet. *Proceedings of The Royal Society B* 280: 20122305.
- Betzholtz, P-E. & Franzén, M., 2013. Ecological characteristics associated with high mobility in night-active moths. *Basic and Applied Ecology* 14: 271-279.
- Bila, K., Kuras, T., Sipos, J. & Kindlmann, P., 2013. Lepidopteran species richness of alpine sites in the High Sudetes Mts.: effect of area and isolation. *Journal of Insect Conservation* 17: 257-267.
- Bink, F. A., 1992. *Ecologische atlas van de dagvlinders of Noordwest- Europa*. Schuyt and CO, Haarlem.
- Börschig, C., Klein, A-M., Von Wehdren, H. & Krauss, J., 2013. Traits of butterfly communities change from specialist to generalist characteristics with increasing land-use intensity. *Basic and Applied Ecology* 14: 547-554.
- Burke, R. J., Fitzsimmons, J. M. & Kerr, J. T., 2011. A mobility index for Canadian butterfly species based on naturalists' knowledge. *Biodiversity and Conservation* 20: 2273-2295.

- Burnham, K. P. & Anderson, D. R., 2002. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York
- Clobert, J., Baguette, M., Benton, T., G. & Bullock, J. M., 2012. Dispersal ecology and evolution. Oxford University Press, Oxford.
- Cousins, S. A.O., 2009. Landscape history and soil properties affect grassland decline and plant species richness in rural landscapes. *Biological Conservation* 142: 2752-2758.
- Delattre, T., Burel, F., Humeau, A., Stevens, V. M., Vernon, P. & Baguette, M., 2010. Dispersal mood revealed by shifts from routine to direct flights in the meadow brown butterfly *Maniola jurtina*. *Oikos* 119: 1900-1908.
- Dover, J. & Settele, J., 2009. The influences of landscape structure on butterfly distribution and movement: a review. *Journal of Insect Conservation* 13: 3-27.
- Ducatez, S., Legrand, D., Chaput-Bardy, A., Stevens, V. M., Fréville, H. & Baguette, M., 2012. Inter-individual variation in movement: is there a mobility syndrome in the large white butterfly *Pieris brassicae*? *Ecological Entomology* 37: 377-385.
- Eliasson, C. U., Ryrholm, N., Holmer, M., Jilg, K. & Gärdenfors, U., 2005. Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Fjärilar: Dagfjärilar, Hesperiiidae – Nymphalidae. ArtDatabanken, Uppsala.
- Fartmann, T., Müller, C. & Poniatowski, D., 2013. Effects of coppicing on butterfly communities of woodlands. *Biological Conservation* 159: 396-404.
- Frankham, R., Ballou, J. D. & Briscoe, D. A., 2002. Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press, Cambridge.
- Haddad, N. M. & Baum, K. A., 1999. An experimental test of corridor effects on butterfly densities. *Ecological Applications* 9: 623-633.
- Haddad, N. M. & Tewksbury, J. J., 2005. Low-quality habitat corridors as movement conduits for two butterfly species. *Ecological Applications* 15: 250-257.
- Haddad, N., 2000. Corridor length and patch colonisation by a butterfly, *Junonia coenia*. *Conservation Biology* 14: 738-745.

- Halme, P., Allen, K. A., Auniš A., Bradshaw, R. H. W., Brūmelis, G., Čada, V., Clear, J. L., Eriksson, A.-M., Hannon, G., Hyvärinen, E., Ikauniece, S., Iršėnaitė, R., Jonsson, B. G., Junninen, K., Kareksela, S., Komonen, A., Kotiaho, J. S., Kouki, J., Kuuluvainen, T., Mazziotta, A., Mönkkönen, M., Nyholm, K., Oldén, A., Shorohova, E., Strange, N., Toivanen, T., Vanha-Majamaa, I., Wallenius, T., Ylisirniö, A.-L., Zin, E., 2013. Challenges of ecological restoration: lessons from forests in northern Europe. *Biological Conservation* 167: 248–256
- Hanski, I. & Mononen, T., 2011. Eco-evolutionary dynamics of dispersal in spatially heterogeneous environments. *Ecology Letters* 14: 1025-1034.
- Hanski, I. & Singer, M. C., 2001. Extinction-colonization dynamics and host-plant choice in butterfly metapopulations. *The American Naturalist* 158: 341-353.
- Hanski, I., 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 17-38.
- Hill, J. K., Thomas, C. D. & Lewis, O. T., 1996. Effects of habitat patch size and isolation on dispersal by *Hesperia comma* butterflies: implications for metapopulation structure. *Journal of Animal Ecology* 65: 725-735.
- Hobbs, R. J., Arico, S., Aronson, J., Baron, J. S., Bridgewater, P., Cramer, V. A., Epstein, P. R., Ewel, J. J., Klink, C. A., Lugo, A. E., Norton, D., Ojima, D., Richardson, D. M., Sanderson, E. W., Valladares, F., Vilà, M., Zamora, R. & Zobel, M., 2006. Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15: 1-7.
- Hooftman, D. A. P. & Bullock, J. M., 2012. Mapping to inform conservation: A case study of changes in semi-natural habitats and their connectivity over 70 years. *Biological Conservation* 145: 30-38.
- Hovestadt, T., Binzenhöfer, B., Nowicki, P. & Settele, J., 2011. Do all inter-patch movements represent dispersal? A mixed kernel study of butterfly mobility in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology* 80: 1070-1077.
- Ibbe, M., Milberg, P., Tunér, A. & Bergman, K-O., 2011. History matters: Impact of historical land use on butterfly diversity in clear-cuts in a boreal landscape. *Forest Ecology and Management* 261: 1885-1891.

- Ide, J-Y., 2002. Mating behaviour and light conditions cause seasonal changes in the dispersal pattern of the satyrine butterfly *Lethe diana*. *Ecological Entomology* 27: 33-40.
- Jonason, B. Milberg, P. & Bergman, K-O., 2010. Monitoring of butterflies within a landscape context in south-eastern Sweden. *Journal of Nature Conservation* 18: 22-23.
- Kadlec, T., Tropek, R. & Konvicka, M., 2012. Timed surveys and transect walks as comparable methods for monitoring butterflies in small plots. *Journal of Insect Conservation* 16: 275-280.
- Kallioniemi, E., Zannese, A., Tinker, J. & Franco, A. M. A., 2014. Inter- and intra-specific differences in butterfly behaviour at boundaries. *Insect Conservation and Diversity* 7: 232-240.
- Keyghobadi, N., Roland, J. & Strobeck, C., 2005. Genetic differentiation and gene flow among populations of the alpine butterfly, *Parnassius smintheus*, vary with landscape connectivity. *Molecular Ecology* 14: 1897-1909.
- Komonen, A. , Grapputo, A., Kaitala, V., Kotiaho J. S. & Päävinen J., 2004. The role of niche breadth, resource availability and range position on the life history of butterflies. *Oikos* 105: 41-54.
- Konvička, M., Čížek, O., Filipova, L., Fric, Z., Beneš, J., Krupka, M., Zamečnik J. & Dočkalova, Z., 2005. For whom the bells toll: Demography of the last population of the butterfly *Euphydryas maturna* in the Czech Republic. *Biologia* 60: 551-557
- Körösi, Á., Örvössy, N., Batary, P., Harnos, A. & Peregovits, L., 2012. Different habitat selection by two sympatric *Maculinea* butterflies at small spatial scale. *Insect Conservation and Diversity* 5: 118-126.
- Kuefler, D., Hudgens, B., Haddad, N. M., Morris, W. F. & Thurgate, N., 2010. The conflicting role of matrix habitats as conduits and barriers for dispersal. *Ecology* 91: 944-950.
- Kuras, T., Benes, J., Fric, Z. & Konvicka, M., 2003. Dispersal patterns of endemic alpine butterflies with contrasting populations structures: *Erebia epiphron* and *E. sudetica*. *Population Ecology* 45: 115-123.
- Kuussaari, M., Heliöla, J., Luoto, M. & Pöyry, J., 2007a. Determinants of local species richness of diurnal Lepidoptera in boreal agricultural landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 122: 366-376.

- Kuussaari, M., Heliölä, J., Pöyry, J. & Saarinen, K., 2007b. Contrasting trends of butterfly species preferring semi-natural grasslands, field margins and forest edges in northern Europe. *Journal of Insect Conservation* 11: 351-366.
- Kuussaari, M., Nieminen, M. & Hanski, I., 1996. An experimental study of migration in the Glanville fritillary butterfly *Melitaea cinxia*. *Journal of Animal Ecology* 65: 791-801.
- Leidner, A. K. & Haddad, N. M., 2011. Combining measures of dispersal to identify conservation strategies in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 25:1022-1031.
- Lensu, T., Komonen, A., Hiltula, O., Päivinen, J., Saari, V. & Kotiaho, J. S. , 2011. The role of power line rights-of-way as an alternative habitat for declined mire butterflies. *Journal of Environmental Management* 92: 2539-2546.
- Lütolf, M., Guisan, A. & Kienast, F., 2009. History matters: relating land-use change to butterfly species occurrence. *Environmental Management* 43: 436-446
- Merckx, T., Van Dyck, H., Karlsson, B. & Leimar, O., 2003. The evolution of movements and behaviour at boundaries in different landscapes: a common arena experiment with butterflies. *Proceedings of The Royal Society B* 270: 1815-1821.
- Niitepõld, K., Smith, A.D., Osborne, J. L., Reynolds, D. R., Carreck, N. L., Martin, A. P., Marden, J. H., Ovaskainen, O. & Hanski, I., 2009. Flight metabolic rate and *Pgi* genotype influence butterfly dispersal rate in the field. *Ecology* 90: 2223-2232.
- Nowicki, P. & Vrabec, V., 2011. Evidence for positive density-dependent emigration in butterfly metapopulations. *Oecologia* 167: 657-665.
- Nowicki, P., Vrabec, V., Binzenhöfer, B., Feil, J., Zakšek, B., Hovestadt, T. & Settele, J., 2014. Butterfly dispersal in inhospitable matrix: rare, risky, but long-distance. *Landscape Ecology* 29: 401-412.
- Öckinger, E. & Smith, H. G., 2008. Do corridors promote dispersal in grassland butterflies and other insects? *Landscape Ecology* 23: 27-40.
- Öckinger, E. & Van Dyck, H., 2012. Landscape structure shapes habitat finding ability in a butterfly. *PLOS ONE* 7: e41517. doi:10.1371/journal.pone.0041517
- Öckinger, E. Lindborg, R., Sjödin, N. E. & Bommarco, R., 2012. Landscape matrix modifies richness of plants and insects in grassland fragments. *Ecography* 35: 259-267.

- Öckinger, E., Schweiger, O., Crist, T. O., Debinski, D. M., Krauss, J., Kuussaari, M., Petersen, J. D., Pöyry, J., Settele, J., Summerville, K. S. & Bommarco, R., 2010. Movement of two grassland butterflies in the same habitat network: the role of adult resources and size of the study area. *Ecology Letters* 13: 969-979.
- Pärtel, M., Mändla, R. & Zobel, M., 1999. Landscape history of a calcareous (alvar) grassland in Hanila, western Estonia, during the last three hundred years. *Landscape Ecology* 14: 187-196.
- Pitkänen, M., Kuussaari, M. & Pöyry, J., 2001. Butterflies. In: Pitkänen, M. & Tiainen, J. (eds) *Biodiversity of agricultural landscapes in Finland*. BirdLife Finland Conservation Series No. 3. Yliopistopaino, Helsinki, lk 51–68.
- Polus, E., Vandewoestijne, S., Choutt, J. & Baguette, M., 2007. Tracking the effects of one century of habitat loss and fragmentation on calcareous grassland butterfly communities. *Biodiversity Conservation* 16: 3423-3436.
- Ricketts, T. H., 2001. The matrix matters: effective isolation in fragmented landscapes. *The American Naturalist* 158: 87-99.
- Ries, D. & Debinski, D. M., 2001. Butterfly responses to habitat edges in the highly fragmented prairies of Central Iowa. *Journal of Animal Ecology* 70: 840-852.
- Roland, J., Keighobadi, N. & Fownes, J., 2000. Alpine *Parnassius* butterfly dispersal: effects of landscape and population size. *Ecology* 81: 1642-1653.
- Saarinen, K., Valtonen, A., Jantunen, J. & Saarnio, S., 2005. Butterflies and diurnal moths along road verges: Does road type affect diversity and abundance? *Biological Conservation* 123: 403-412.
- Sang, A., Teder, T., Helm, A. & Pärtel, M., 2010. Indirect evidence for an extinction debt of grassland butterflies half century after habitat loss. *Biological Conservation* 143: 1405-1413.
- Schmitt, T., Varga, Z. & Seitz, A., 2000. Forests as dispersal barriers for *Erebia medusa* (*Nymphalidae*, *Lepidoptera*). *Basic and Applied Ecology* 1: 53-59.
- Schneider, C., Dover, J. & Fry, G. L. A., 2003. Movement of two grassland butterflies in the same habitat network: the role of adult resources and size of the study area. *Ecological Entomology* 28: 219-227.

- Schtickzelle, N. & Baguette, M., 2003. Behavioural responses to habitat patch boundaries restrict dispersal and generate emigration–patch area relationships in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology* 72: 533-545.
- Schultz, C. B., Franco, A. M. A. & Crone E. E., 2012. Response of butterflies to structural and resource boundaries. *Journal of Animal Ecology* 81: 724-734.
- Sekar, S., 2012. A meta-analysis of the traits affecting dispersal ability in butterflies: can wingspan be used as a proxy? *Journal of Animal Ecology* 81: 174-184.
- Sparks, T. H., Greatorex-Davies, J. N., Mountford, J. O., Hall, M. L, Marrs, R. H., 1996. The effects of shade on the plant communities of rides in plantation woodland and implications for butterfly conservation. *Forest Ecology and Management* 80: 197-207.
- Stevens, V. M., Trochet, A., Van Dyck, H., Clobert, J. & Baguette, M., 2012. How is dispersal integrated in life histories: a quantitative analysis using butterflies. *Ecology Letters* 15: 74-86.
- Stevens, V. M., Turlure, C. & Baguette, M., 2010. A meta-analysis of dispersal in butterflies. *Biological Reviews* 85: 625-642.
- Sutcliffe, O. L. & Thomas C. D., 1996. Open corridors appear to facilitate dispersal by ringlet butterflies (*Aphantopus hyperantus*) between woodland clearings. *Conservation Biology* 10: 1359-1365.
- Trochet, A., Legrand, D., Larranga, N., Ducatez, S., Calvez, O., Cote, J., Clobert, J. & Baguette, M., 2013. Population sex ratio and dispersal in experimental, two-patch metapopulations of butterflies. *Journal of Animal Ecology* 82:946-955.
- Turlure, C., Baguette, M., Stevens, V. M. & Maes, D., 2011. Species- and sex-specific adjustments of movement behaviour to landscape heterogeneity. *Behavioural Ecology* 22: 967-975.
- Van Dyck, H. & Baguette, M., 2005. Dispersal behaviour in fragmented landscapes: Routine or special movements? *Basic and Applied Ecology* 6: 535-545.
- Van Dyck, H., Van Strien, A. J., Maes, D. & Van Swaay, C. A. M., 2009. Declines in common, widespread butterflies in a landscape under intense human use. *Conservation Biology* 23: 957-965.

- Van Halder, I., Barbaro, L. & Jactel, H., 2011. Conserving butterflies in fragmented plantation forests: are edge and interior habitats equally important? *Journal of Insect Conservation* 15: 591-601.
- Van Swaay, C., Warren, M. & Lois, G., 2006. Biotope use and trends of European butterflies. *Journal of Insect Conservation* 10: 189-209.
- Viidalepp, J. & Remm, H., 1996. Eesti liblikate määraja. Valgus, Tallinn.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J. & Melillo, J. M., 1997. Human domination Earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Warren, M S., Hill, J. K., Thomas, J. A., Asher, J., Fox, R., Huntley, B., Roy, D. B., Tefler, M. G., Jeffcoate, S., Harding, P, Jeffcoate, G., Willis, S. G., Greatorex-Davies, J. N., Moss, D. & Thomas, C. D., 2001. Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* 414: 65-69
- Wheat, C. W., Fescemyer, H. W., Kvist, J., Tas, E., Vera, J. C., Frilander, M. J., Hanski, I. & Marden, J. H., 2011. Functional genomics of life history variation in a butterfly metapopulation. *Molecular Ecology* 20: 1813-1828.
- Yamaura, Y., Kawahara, T., Iida, S. & Ozaki, K., 2008. Relative importance of the area and shape of patches to the diversity of multiple taxa. *Conservation Biology* 22: 1513-1522.

Lisa 1. Raiesmikel registreeritud päevaliblikaliigid. Esitatud tähestikulises järjekorras elupaigaeelistuste järgi rühmitatult. Iga liigi kohta on märgitud vastav mobiilsushinnang (Bink, 1992 järgi), toidutaimede spetsialiseerituse tase ning see, mitmel eraldatud ja mitmel kontrollraiesmikul antud liik esines.

| Liigirühm/ liik | Mobiilsus | Spetsialiseeritus toidutaimede | Esinemine eraldatud raiesmikel | Esinemine kontroll- raiesmikel |
|------------------------------------------|------------------|-------------------------------------------|-----------------------------------------------|-----------------------------------------------|
| Rabaliigid | | | | |
| <i>Colias palaeno</i> | 4 | 1 | 1 | 0 |
| <i>Plebejus optilete</i> | 3 | 2 | 3 | 4 |
| Niiduliigid | | | | |
| <i>Aphantopus hyperantus</i> | 3 | 2 | 14 | 14 |
| <i>Argynnis adippe</i> | 4 | 1 | 10 | 8 |
| <i>Argynnis aglaja</i> | 3 | 1 | 5 | 7 |
| <i>Boloria selene</i> | 3 | 1 | 12 | 12 |
| <i>Brenthis ino</i> | 2 | 2 | 11 | 14 |
| <i>Coenonympha arcania</i> | 3 | 2 | 9 | 9 |
| <i>Coenonympha glycerion</i> | 2 | 2 | 6 | 3 |
| <i>Coenonympha hero</i> | 1 | 2 | 3 | 3 |
| <i>Coenonympha pamphilus</i> | 3 | 2 | 0 | 1 |
| <i>Cyaniris semiargus</i> | 4 | 2 | 2 | 1 |
| <i>Lycaena alciphron</i> | 4 | 1 | 2 | 3 |
| <i>Lycaena dispar</i> | 4 | 1 | 1 | 4 |
| <i>Lycaena phlaeas</i> | 4 | 2 | 2 | 0 |
| <i>Lycaena tityrus</i> | 3 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Lycaena virgaureae</i> | 4 | 1 | 3 | 1 |
| <i>Maniola jurtina</i> | 4 | 2 | 8 | 9 |
| <i>Ochlodes sylvanus</i> | 4 | 3 | 14 | 14 |
| <i>Polyommatus amandus</i> | 4 | 2 | 0 | 2 |
| <i>Polyommatus icarus</i> | 4 | 2 | 4 | 5 |
| <i>Pyrgus alveus</i> | 4 | 2 | 1 | 3 |
| <i>Pyrgus malvae</i> | 3 | 2 | 0 | 4 |
| <i>Thymelicus lineola/sylvestris</i> | 4 | 2 | 13 | 14 |

| Liigirühm/ liik | Mobiilsus | Spetsialiseeritus toidutai mele | Esinemine eraldatud raiesmikel | Esinemine kontroll- raiesmikel |
|-----------------------------------|------------------|--------------------------------------------|-----------------------------------------------|-----------------------------------------------|
| Metsaliigid | | | | |
| <i>Apatura ilia</i> | 4 | 2 | 1 | 0 |
| <i>Apatura iris</i> | 3 | 1 | 0 | 1 |
| <i>Aporia crataegi</i> | 5 | 2 | 7 | 9 |
| <i>Argynnis laodice</i> | 3 | 1 | 3 | 4 |
| <i>Argynnis paphia</i> | 4 | 1 | 12 | 12 |
| <i>Carterocephalus palaemon</i> | 3 | 2 | 2 | 3 |
| <i>Carterocephalus silvicola</i> | 2 | 2 | 3 | 1 |
| <i>Celastrina argiolus</i> | 5 | 3 | 2 | 2 |
| <i>Erebia ligea</i> | 4 | 2 | 1 | 0 |
| <i>Euphydryas maturna</i> | 2 | 3 | 1 | 1 |
| <i>Gonepteryx rhamni</i> | 6 | 2 | 14 | 12 |
| <i>Heteropterus morpheus</i> | 3 | 2 | 5 | 4 |
| <i>Lasiommata maera</i> | 3 | 2 | 12 | 10 |
| <i>Lasiommata petropolitana</i> | 3 | 2 | 1 | 0 |
| <i>Leptidea sinapis/juvernica</i> | 4 | 2 | 0 | 2 |
| <i>Limenitis camilla</i> | 3 | 1 | 5 | 2 |
| <i>Limenitis populi</i> | 3 | 1 | 1 | 1 |
| <i>Lopinga achine</i> | 1 | 3 | 3 | 2 |
| <i>Melitaea athalia</i> | 3 | 3 | 11 | 10 |
| <i>Nymphalis antiopa</i> | 6 | 3 | 0 | 3 |
| <i>Nymphalis xanthomelas</i> | 6 | 1 | 7 | 5 |
| <i>Plebejus argus/idas</i> | 3 | 3 | 7 | 7 |
| <i>Satyrrium pruni</i> | 1 | 1 | 1 | 0 |
| <i>Satyrrium w-album</i> | 1 | 1 | 2 | 3 |
| <i>Thecla betulae</i> | 3 | 1 | 2 | 2 |

| Liigirühm/ liik | Mobiilsus | Spetsialiseeritus toidutaiemele | Esinemine eraldatud raiemikel | Esinemine kontroll- raiesmikel |
|--------------------------|------------------|--------------------------------------------|----------------------------------------------|-----------------------------------------------|
| Generalistid | | | | |
| <i>Aglais urticae</i> | 6 | 1 | 0 | 1 |
| <i>Araschnia levana</i> | 5 | 1 | 14 | 11 |
| <i>Colias hyale</i> | 5 | 2 | 1 | 1 |
| <i>Everes argiades</i> | 4 | 2 | 0 | 1 |
| <i>Inachis io</i> | 6 | 1 | 8 | 7 |
| <i>Papilio machaon</i> | 5 | 3 | 0 | 1 |
| <i>Pieris brassicae</i> | 7 | 2 | 1 | 0 |
| <i>Pieris napi</i> | 5 | 2 | 14 | 14 |
| <i>Pieris rapae</i> | 6 | 2 | 6 | 7 |
| <i>Polygonia c-album</i> | 6 | 3 | 8 | 10 |
| <i>Vanessa atalanta</i> | 9 | 1 | 5 | 7 |
| <i>Vanessa cardui</i> | 8 | 2 | 4 | 4 |

Lisa 2. Parimad mudelid üldise päevaliblike liigirikkuse ja erineva elupaigaeelistusega rühmade liigirikkuste seletamiseks.

Mudelid on järjestatud $\Delta AICc$ väärtuse alusel. + ja – tähistavad sõltumatu muutuja mõju suunda sõltuva muutuja väärtusele, juhul kui vastav sõltumatu muutuja mudelis sisaldub; er – raiesmiku tüübi väärtusel “eraldatud” oli positiivne mõju (eraldatud raiesmike liigirikkus oli suurem). Tabelist on välja jäetud raiesmiku tüübi koosmõjud teiste parameetritega, sest ükski neist koosmõjudest ei sisaldunud parimates mudelites. (Tabel jätkub järgmisel leheküljel.)

| Sõltuv muutuja | Mudeli järk | Raiesmiku tüüp | Metsatihedus | Õite- rikkus | Pindala | Vanus | AICc | $\Delta AICc$ | Akaike kaal |
|-------------------------------------------|-------------|----------------|--------------|--------------|---------|-------|-------|---------------|-------------|
| Üldine liigirikkus | 1 | | | | + | | 154,8 | 0,00 | 0,252 |
| | 2 | | | + | + | | 156,2 | 1,43 | 0,123 |
| | 3 | | + | | + | | 156,3 | 1,58 | 0,114 |
| | 4 | | | | + | + | 156,7 | 1,92 | 0,097 |
| Niiduliikide liigirikkus | 1 | | | | | | 131,5 | 0,00 | 0,185 |
| | 2 | | | | + | | 131,9 | 0,40 | 0,152 |
| Generalistide liigirikkus | 1 | | | | + | | 111,3 | 0,00 | 0,178 |
| | 2 | | | + | | – | 112,5 | 1,17 | 0,099 |
| | 3 | | | | + | – | 112,5 | 1,19 | 0,099 |
| | 4 | | | | + | + | 113,2 | 1,87 | 0,070 |
| Niiduliikide ja generalistide liigirikkus | 1 | | | | + | | 143,3 | 0,00 | 0,287 |

| Sõltuv muutuja | Mudeli järk | Raiesmiku tüüp | Metsatihedus | Õite-rikkus | Pindala | Vanus | AICc | ΔAICc | Akaike kaal | |
|--------------------------|-------------|----------------|--------------|-------------|---------|-------|-------|-------|-------------|-------|
| Metsaliikide liigirikkus | 1 | | | + | | + | 139,9 | 0,00 | 0,073 | |
| | 2 | | | + | | | 140,0 | 0,07 | 0,070 | |
| | 3 | | | | + | + | 140,5 | 0,53 | 0,056 | |
| | 4 | + | (er) | | | + | + | 140,8 | 0,85 | 0,048 |
| | 5 | + | (er) | | + | | + | 140,9 | 1,00 | 0,044 |
| | 6 | | | | | | | 141,2 | 1,32 | 0,038 |
| | 7 | | | + | | | | 141,3 | 1,36 | 0,037 |
| | 8 | | | + | + | | | 141,4 | 1,46 | 0,035 |
| | 9 | | | + | | + | | 141,4 | 1,53 | 0,034 |
| | 10 | | | | + | + | + | 141,7 | 1,76 | 0,030 |
| | 11 | | | | | + | | 141,8 | 1,92 | 0,028 |

Lisa 3. Parimad mudelid erineva toidutaimede spetsialiseerituse tasemega rühmade liigirikkuste seletamiseks raiesmikel.

Mudelid on järjestatud $\Delta AICc$ väärtuse alusel. + ja – tähistavad sõltumatu muutuja mõju suunda sõltuva muutuja väärtusele, juhul kui vastav sõltumatu muutuja mudelis sisaldub; * - koosmõju sisaldub mudelis; er – raiesmiku tüübi väärtusel “eraldatud” oli positiivne mõju (eraldatud raiesmike liigirikkus oli suurem). Tabelist on välja jäetud raiesmiku tüübi koosmõjud metsatiheduse, õiterikkuse ja vanusega, sest ükski neist koosmõjudest ei sisaldunud parimates mudelites.

| Sõltuv muutuja | Mudeli järk | Raiesmiku tüüp | Metsatihedus | Õiterikkus | Pindala | Vanus | Raiesmiku tüüp: pindala | AICc | $\Delta AICc$ | Akaike kaal |
|--------------------------|-------------|----------------|--------------|------------|---------|-------|-------------------------|-------|---------------|-------------|
| Monofaagide liigirikkus | 1 | | | | + | | | 120,9 | 0,00 | 0,279 |
| Oligofaagide liigirikkus | 1 | | | | | | | 133,6 | 0,00 | 0,171 |
| | 2 | | | | + | | | 134,0 | 0,31 | 0,146 |
| | 3 | | | + | | | | 135,0 | 1,31 | 0,089 |
| Polüfaagide liigirikkus | 1 | | | | | | | 106,6 | 0,00 | 0,121 |
| | 2 | | | | | – | | 106,8 | 0,23 | 0,108 |
| | 3 | | | | + | | | 107,6 | 0,94 | 0,075 |
| | 4 | + (er) | | | + | | * | 108,1 | 1,53 | 0,056 |
| | 5 | + (er) | | | | | | 108,3 | 1,68 | 0,052 |
| | 6 | | | – | + | | | 108,4 | 1,77 | 0,050 |
| | 7 | | – | | | | | 108,5 | 1,87 | 0,047 |

Lisa 4. Parimad mudelid kõigi raiesmikel registreeritud liikide ja erineva elupaigaeelistusega liikide mobiilsushinnangute keskmiste seletamiseks. Mudelid on järjestatud $\Delta AICc$ väärtuse alusel. Keskmised on leitud raiesmike kohta. + ja – tähistavad sõltumatu muutuja mõju suunda sõltuva muutuja väärtusele, juhul kui vastav sõltumatu muutuja mudelis sisaldub. Tabelist on välja jäetud raiesmiku tüübi koosmõjud teiste parameetritega, sest ükski neist koosmõjudest ei sisaldunud parimates mudelites.

| Sõltuv muutuja | Mudeli järk | Raiesmiku tüüp | Metsa-tihedus | Õite-rikkus | Pindala | Vanus | AICc | $\Delta AICc$ | Akaike kaal |
|----------------------------------------------------|-------------|----------------|---------------|-------------|---------|-------|------|---------------|-------------|
| Kõigi liikide mobiilsuste keskmine | 1 | | | | | | 21,7 | 0,00 | 0,429 |
| Niiduliikide mobiilsuste keskmine | 1 | | | | | | -3,0 | 0,00 | 0,687 |
| Generalistide mobiilsuste keskmine | 1 | | | | | | 42,9 | 0,00 | 0,347 |
| | 2 | | | | + | | 43,1 | 0,15 | 0,321 |
| Niiduliikide ja generalistide mobiilsuste keskmine | 1 | | | | | | 36,4 | 0,00 | 0,297 |
| | 2 | | | | + | | 37,5 | 1,14 | 0,169 |
| | 3 | | | + | | | 37,7 | 1,30 | 0,155 |
| Metsaliikide mobiilsuste keskmine | 1 | | | | | | 47,8 | 0,00 | 0,610 |

Lisa 5. Parimad mudelid paariliste raiesmike liigirikkuste erinevuse seletamiseks. Paari moodustasid eraldatud raiesmik ja avakoosluste võrgustikku ühendatud kontrollraiesmik. Erinevused leiti kontrollraiesmike liigirikkusest eraldatud raiesmiku liigirikkuse lahutamise teel. Mudelid on järjestatud $\Delta AICc$ väärtuse alusel. + ja – tähistavad sõltumatu muutuja mõju suunda sõltuva muutuja väärtusele, juhul kui vastav sõltumatu muutuja mudelis sisaldub.

| Sõltuv muutuja | Mudeli järk | Log(kaugus) | Metsatihedus | Õiterikkuste erinevus | Pindalade erinevus | AICc | $\Delta AICc$ | Akaike kaal |
|------------------------|-------------|-------------|--------------|-----------------------|--------------------|------|---------------|-------------|
| Liigirikkuste erinevus | 1 | | | | | 79,0 | 0,00 | 0,167 |
| | 2 | | | + | | 79,0 | 0,09 | 0,160 |
| | 3 | + | | | | 79,8 | 0,82 | 0,111 |
| | 4 | + | – | | | 79,9 | 0,93 | 0,105 |
| | 5 | | – | | | 79,9 | 0,99 | 0,102 |
| | 6 | | – | + | | 80,4 | 1,46 | 0,081 |
| | 7 | + | | + | | 80,7 | 1,70 | 0,071 |

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Mari-Liis Viljur,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Raiesmikud päevaliblikate elupaigana – kas mets on levimisbarjääriks?“,

mille juhendaja on Tiit Teder,

1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace´i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 26.05.2014