

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

Kerli Kuusk

**Asustustiheduse mõju putukate elukäigule:
kehasuuruse ja vastseea pikkuse
reaktsiooninormid liblikalistel**

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Bioloogia ja elustiku kaitse

Juhendaja: dots. Toomas Esperk

Tartu 2020

Infoleht

Asustustiheduse mõju putukate elukäigule: kehasuuruse ja vastseea pikkuse reaktsiooninormid liblikalistel

Asustustihedus on sageli ette tulev ning samas väga varieeruv ja väheuuritud keskkonnamõju. Käesoleva töö eesmärk on anda kirjanduse põhjal ülevaade asustustiheduse mõjudest putukatele, peamiselt liblikaliste seltsile keskendudes. Täpsemalt tegeleb antud bakalaureusetöö liblikaliste kehasuuruste ning vastseperioodi pikkuste võrdlemisega erinevate asustustihedusega keskkondades. Põgusalt puudutatakse ka asustustiheduse mõju suremusele. Töös on kajastatud asustustiheduse mõjusid hulgisigivatel liikidel, teatud eluetapis (enamasti vastsena) vabatahtlikult koonduvatel ning efemeersel toiduessursil toituvatel liblikatel. Töö tulemustest ilmneb, et erinevalt toidu kättesaadavuse ja kvaliteedi mõjudest ning mitmetest muudest keskkonnamõjudest, esinevad asustustiheduse puhul valdavalt positiivse tõusuga reaktsiooninormid kehasuuruse ja suguküpseks saamise vanuse vahel viisil, et suuremal asustustihedusel jäävad isendid küll väiksemateks, kuid lüheneb ka nende vastseperioodi kestvus. Leitud tulemuste alusel saab väita, et asustustiheduse näol ei ole tegemist tavapärase keskkonnamõjuga ning sellele tuleks ökoloogilistes uuringutes pöörata senisest suuremat tähelepanu.

Märksõnad: asustustihedus, reaktsiooninormid, vastseperiood, kehasuurus, putukad.

CERCS klassifikaatorid: B250 (Entomoloogia, taimede parasitoloogia) B280 (loomaökoloogia)

Effects of population density on insect life histories: reaction norms for age and size at maturity in lepidopterans

Population density is highly variable and ubiquitous but clearly understudied environmental factor. The main aim of this thesis is to give an overview about the effects of conspecific density on insects in general and lepidopterans in particular. Specifically, based on published case-studies, the thesis investigates the reaction norms for age and size at maturity in lepidopteran species as a response to different rearing density treatments. Differences in mortality across density treatments, as well as density effects on the species with eruptive population dynamics, voluntarily aggregating species and species feeding on ephemeral resources, are also discussed. In contrast to the frequently observed negative (L-shaped) reaction norms as a response to environmental effects such as varying food quality and quantity, positive reaction norms dominated in my dataset of rearing density effects. In particular, as typical for stressful environments, lepidopterans experiencing high rearing densities indeed remain smaller than their conspecifics reared at low densities, but untypically the duration of the larval period of the former group also decreased. Based on these results it could be claimed that population density effects differ from the most other environmental influences and should be appraised in ecological studies.

Keywords: population density, reaction norms, larval period, body size, insects.

CERCS classifications: B250 (Entomology, plant parasitology) B280 (Animal ecology)

Sisukord

1. Sissejuhatus	6
2. Keskkonnamõju putukate elukäigutunnustele.....	8
3. Asustustiheduse mõju putukate elukäigule	10
4. Asustustiheduse mõju liblikaliste nukukaalu ja vastseea pikkuse reaktsiooninormidele .	14
4.1 Metoodika.....	14
4.2 Tulemused ja arutelu	16
4.2.1 Kehasuuruse ja vastseperioodi pikkuse reaktsiooninormid liblikalistel.....	16
4.2.2 Asustustiheduse mõju liblikaliste nukukaalule, vastseperioodi pikkusele ja suremusele.....	20
4.2.3 Asustustiheduse mõju hulgisigivatele, vastsena koonduvatele ja efemeersel toiduressursil toituvatele liblikaliikidele	23
Kokkuvõte	30
Summary.....	33
Tänuavaldused.....	36
Kasutatud kirjandus	37

1. Sissejuhatus

Kehasuurus ja vanus suguküpsuse saavutamise hetkel (edaspidi suguküpsussuurus ja -vanus) on kesksed elukäiguomadused, mis mõjutavad suurel määral isendite kohasust (Plaistow jt 2004, Flatt ja Heyland 2011). Nagu teisedki elukäigutunnused, on need tugevalt mõjutatud keskkonna poolt (Davidowitz jt 2016, Huang jt 2018). Stressitingimustes kestab suguküpseks saamisele eelnev kasvuperiood üldiselt pikemat aega, kuid sellest hoolimata jäävad isendid enamasti väiksemateks kui sobivamates tingimustes kasvavad liigikaaslased. Seega esineb enamasti erineva kvaliteediga keskkondade võrdluses negatiivse tõusuga reaktsiooninorm arenguja ja suguküpsussuuruse vahel, mida nende kuju tõttu tuntakse ka L-kujuliste reaktsiooninormidena (Roff 1992, Stearns 1992, Roff 2002).

Palju-uuritud näide negatiivse tõusuga (L-kujulistest) reaktsiooninormidest on vastus toidu kvaliteedile ja hulgale. Seda teemat on käsitletud näiteks Teder jt (2014) üksikuurimuste tulemusi koondavas uuringus. Selles uurimuses leiti, et putukatel, ämblikulaadsetel ja kahepaiksetel esinevad enamasti stressivastusena suguküpsussuuruse ja -vanuse vahel negatiivse tõusuga reaktsiooninormid, kuid ilmnes ka erandeid (Teder jt 2014). Positiivse tõusuga reaktsiooninorm esines näiteks putukatel, kelle toiduressurss on lühiajaline või ammenduv, nagu parasitoidid ja sõnnikust toituvad putukad (Teder jt 2014). Erandina tavapärasest toidukvaliteedi mõjust tulenevast negatiivse tõusuga reaktsiooninormist võib vaadelda ka lehtede hooajalist mõju (noored vs vanad lehed) isendite suurusele ning arengujale uuritud tööd (Kause jt 2001).

Üks looduses sageli eettulevaid, aga suhteliselt vähe tähelepanu pälvinud keskkonnamõjusid on liigikaaslaste asustustihedus. Antud teemat on suhteliselt vähe uuritud ning samuti ei ole see enamustes uurimustest olnud põhiteemaks, vaid käsitletud pigem kõrvaluuringuna. Asustustiheduse mõju suund ja tugevus ei ole senini kindlalt teada, kuid mitmete üksikuurimuste tulemuste põhjal võib arvata, et positiivse tõusuga reaktsiooninorm suguküpsussuuruse ja -vanuse vahel vastusena asustustiheduse muutusele on sagedasem kui enamuste teiste keskkonnamõjude puhul. Selle põhjuseks võib olla teatud hetkel ilmnev toiduressursi lõppemine ning adaptiivne käitumine kasvava suremustõenäosuse vähendamiseks (Agnew jt 2002, Cameron jt 2007, Välimäki ja Kaitala 2007).

Asustustiheduse mõjude teadmine on ühelt poolt tähtis kuna see täiendab meie teadmisi putukate ja muude loomade elukäikudest. Teisalt on sellisel informatsioonil ka praktiline väärtus, sest neid teadmisi saab kasutada kahjuritõrjes ning inimese jaoks kasulike putukate

kasvatamisel. Asustustiheduse mõjudega arvestamine on oluline kuluefektiivsuse saavutamiseks tolmeldajate, söödavate putukate ja muul moel majanduslikult kasulike putukate (siidi tootmine, loomasöödaks kasutatavad putukad jne) kasvatamisel. Selle näiteks saab tuua Dutta jt (2013) uuringu, mille käigus uuriti, millisel asustustihedusel eritavad paabusilmlase *Philosamia ricini* röövikud kõige suuremas koguses ning kõige parema kvaliteediga siidniiti. Barragan-Fonseca jt (2018) poolt ogakärblasel *Hermetia illucens* asustustiheduse mõju uurinud töö on aga oluline, kuna annab ülevaate söödana kasutatavate kahetiivaliste tootlikkuse ja toiteväärtuse optimeerimise kohta. Kahuritõrjes saaks asustustiheduse mõjusid ja mehhanisme mõistes välja töötada näiteks tõrjevahendeid, mis simuleeriksid putukate jaoks kehamõõtmete vähenemiseni viivaid asustustiheduse väärtusi.

Käesolev bakalaureusetöö tegeleb suguküpsussuuruse ja -vanuse võrdlemisega erinevate asustustihedustega keskkondades liblikaliste seltsi näitel. Uuritakse, kuidas asustustihedus mõjutab vastseperioodi kestvust ja suguküpsussuurusega tugevalt korreleeruvat nukukaalu ning suremust kajastavate tööde puhul ka suremust. Bakalaureusetöö olulisus seisneb putukate asustustiheduse mõju käsitleva kokkuvõtva töö puudumisest tuleneva lünga osalises täitmisel. Informatsiooni teema kohta on, kuid see on erinevates teadusajakirjades avaldatud üksikuurimuste tasemel ja ilma põhjaliku, erinevate uuringute tulemusi kokkuvõtva tööta on raske selle põhjal üldistusi teha.

Bakalaureusetöös püstitatakse hüpotees, et putukate vastus asustustiheduse mõjudele on tavapärasest stressivastusest erinev. Täpsemalt kontrollitakse võimalust, et erinevalt tavapärasest negatiivse tõusuga reaktsiooninormist suguküpsussuuruse ja -vanuse vahel (ebasoodsas keskkonnas jäädakse väiksemateks, kuid vastseperiood on siiski pikem kui paremates oludes), on asustustiheduse mõju puhul muudest stressivastustest suuremal määral esindatud positiivse tõusuga reaktsiooninormid (kõrgema asustustiheduse puhul jäädakse küll väiksemateks, kui madalate asustustiheduste puhul, kuid ka vastseperioodid jäävad kõrgema asustustiheduse puhul lühemateks). Kuna on alust arvata, et asustustiheduse mõju võib olla erinev hulgisigivatel liikidel, vabatahtlikult teatud eluetapis (enamasti vastsenä) koonduvatel ning efemeersel toiduresursil toituvatel liblikatel, vaadeldakse sellise elukäiguga liblikaliike eraldi.

2. Keskkonnamõju putukate elukäigutunnustele

Suurus ja vanus suguküpseks saamisel on elukäikude evolutsiooni teooria seisukohalt kesksed elukäiguomadused (Roff 2002). Isendite suurem kehasuurus suguküpseks saamise hetkel on paljudel organismidel kohasusega positiivselt seotud, samas on kehasuurus tihti lõivsuhtes elumuse ja teiste elukäiguomadustega. Nii näiteks on isaste putukate puhul näidatud positiivse seose esinemist kehasuuruse ja paarilise leidmise tõenäosuse vahel (Blanckenhorn 2000), emastel putukatel esineb aga tugev positiivne korrelatsioon kehasuuruse ja viljakuse vahel (Honěk 1993, Blanckenhorn 2000, Tammaru jt 2002). Samas pikeneb suuremate mõõtmete saavutamise arenguajaks, mille jooksul suureneb kumulatiivne suremus (Roff 2002, Gotthard 2004) või saavutatakse suuremad mõõtmed kõrgema kasvukiiruse tulemusel, millega kaasneb ka suurem aktiivsus ja võib näiteks tõusta röövloomade ohvriks langemise tõenäosus (Gotthard 2000). Lisaks võib isendi röövloomale saagiks langemise tõenäosus kehasuurusest otseselt positiivselt sõltuda (Remmel jt 2011).

On loodud elukäigumudeleid, mis käsitlevad optimaalset suuruse ja arenguaja seost erineva kvaliteediga keskkondades (Roff 1992, Stearns 1992, Roff 2002). Nendes mudelites on keskkonnakvaliteet ära määratud ressursi kättesaadavuse ja/või kvaliteediga. Selliste mudelite üldine ennustus on, et soodsates tingimustes saavutavad isendid lühikese aja jooksul suuremad mõõtmed suguküpseks saamise hetkel, kui kasv peatub, samas kui kehvades oludes jäävad nad pikemast arenguajast hoolimata väiksemaks (nn L-kujulised reaktsiooninormid) (Roff 2002). Schlichting ja Pigliucci (1998) defineerivad reaktsiooninormi kui fenotüüpide kogumit, mida võivad tekitada erinevate keskkonnatingimustega kokku puutunud genotüübid. Reaktsiooninormid võivad olla plastilised ning mitteplastilised, see tähendab, et vastavalt keskkonnamuutustele võib fenotüüp kas muutuda või jääda samaks. Esinev plastilisus näitab, millises ulatuses on keskkonnatingimustele reageeritud (Schlichting ja Pigliucci 1998). Erineva kvaliteediga keskkondade võrdluses esineb suuruse ja vanuse vahel suguküpseks saamise hetkel enamasti negatiivse tõusuga reaktsiooninorm. Teatud keskkonnatingimustel võib aga olla adaptiivne saada väikeste kehamõõtmete juures varakult suguküpseks ehk suguküpsussuuruse ja -vanuse vaheline reaktsiooninorm võib olla positiivse tõusuga (Teder jt 2014). See on selgeim juhul, kui kasvutingimused halvenevad kiiresti või toiduressurs on kiiresti ammenduv, näiteks kui tegemist on efemeerse toiduressursiga (Blanckenhorn 1999).

Heaks näiteks keskkonnast põhjustatud negatiivse tõusuga reaktsiooninormi kohta suguküpsussuuruse ja -vanuse vahel putukatel on toidukvaliteedi mõju (ülevaateartikkel Teder jt 2014). Antud töös uuriti, kuidas toiduressursi ammendumine ning üldine kättesaadavus,

samuti ka kvaliteet (noored vs vanad lehed) suguküpsussuurust ja -vanust mõjutavad (Teder jt 2014). Paljude loomade jaoks on toiduressurss kriitilise olulisusega, ressursi kvaliteeti ning kvantiteeti omakorda mõjutab aasta-aeg (Kause 2001). Hooajaliselt muutuv keskkond avaldab eriti suurt mõju pika arenguajaga isenditele, kuna arenguaja lõpuks on ressursi kvaliteet madalam ning hulk märgatavalt vähenenud (Begon jt 1986). Toitumise mõju korral kirjeldab suuruse ja vanuse seost suguküpseks saamise hetkel enamasti negatiivse tõusuga reaktsiooninorm. See leiti 74% tööde puhul Teder jt uuringus, positiivse tõusuga reaktsiooninorm leiti 26% tööde puhul. Katsetes, kus muudeti toidu kvaliteeti, domineerisid samuti negatiivse tõusuga reaktsiooninormid, kuid positiivse tõusuga reaktsiooninormide osakaal arenguaja ning saavutatava kehasuuruse vahel osutus suuremaks kui katsetes, kus manipuleeriti saadaoleva toidu kogusega (Teder jt 2014). Negatiivse tõusuga reaktsiooninormid olid levinud ka enamikes ökoloogilistes kategooriates, kuid sellest kaldusid selgelt kõrvale parasitoidid. Selline tulemus võib ilmselt olla põhjustatud asjaolust, et parasitoidide puhul esineb sageli toiduressursi täielik ärakasutamine (Harvey 2005). Mõned positiivse tõusuga reaktsiooninormi tulemused esinesid ka sõnnikust toituvate putukate puhul (Blanckenhorn 1999, Teuschl jt 2007). Parasitoidide ning sõnnikust toituvate putukate puhul võib positiivne tõus tuleneda ka suurenenud asustustiheduse tõttu toiduressursil (Teder jt 2014). Selle põhjal võib arvata, et lühiajalisel toiduressursil on isendite arv (asustustihedus) suurema mõjuga kui toiduressursi kvaliteet või kvantiteet, kuna reaktsiooninormi tõus erineb üldisest mustrist.

Toidu hulk ja kvaliteet avaldavad eriti suurt mõju herbivoorsete putukate kohasusele. Toidutaimede kvaliteet avaldab otsest mõju isendite edukusele, eriti suur mõju on toidu kvaliteedil polüfaagsetele herbivooridele, kuna nad toituvad erinevatest taimedest. Toidutaimeliigid erinevad nii toitainete hulga kui ka herbivooride kahjustuste vähendamiseks toodetavate sekundaarsete metaboliitide poolest, ning see võib põhjustada erinevusi isendite elukäiguomadustes ning kohasuses (Ojala jt 2005). Samas on leitud, et toiduressursi täielikku ärakasutamist esineb polüfaagsete herbivooride seas harva (toituvad pikka aega kättesaadavatest taimedest) ning erinevatest toidutaimedest tulenevad erinevused elukäigutunnustele ei ole ajas nii järjepidavad (ei toitu pikka aega järjest samal taimel), et muuta suguküpsussuurust ja -vanust siduva reaktsiooninormi tõusu positiivseks (Speight jt 1999, Price jt 2011). Kuna toiduressurss on isenditele määrav, võib selle mõju suunata teiste keskkonnamõjude reaktsiooninormide tõuse. Näiteks kui suure asustustiheduse korra tekib toidupuudus, võib tulemuseks olla positiivse tõusuga reaktsiooninormi asemel negatiivse tõusuga reaktsiooninorm.

3. Asustustiheduse mõju putukate elukäigule

Asustustihedus on sageli väga varieeruv keskkonnamõju ja erinevalt mitmetest teistest (näiteks toidu hulk ja kvaliteet) ei saa suurt asustustihedust ilma täiendavate uuringuteta negatiivseks keskkonnamõjuks pidada. Asustustihedus võib putukate puhul mõjutada mitmeid elukäigutunnuseid (Miller 1964, Pavlushin jt 2019, Nakahara jt 2020), immuunvastust (Goulson ja Cory 1995, Silva jt 2013, Elliot ja Hart 2010), värvust (Sappington ja Showers 1992, Goulson ja Cory 1995) ja käitumist (Sappington ja Showers 1992, Gage 1995). On mitmeid näiteid selle kohta, et suurel asustustihedusel saavad putukad suguküpseks keskmisest kiiremini ning madalama kaalu juures (näiteks Blanckenhorn 1999, Välimäki jt 2013), mis on aga tavalisest stressivastusest erinev tulemus. Samuti võib suurem asustustihedus mõjuda negatiivselt emaste viljakusele (Bauerfeind ja Fischer 2005, Fantinou jt 2008) ning lühendada nende eluiga (Fantinou jt 2008).

Immunoloogiliste parameetrite puhul on leitud, et asustustiheduse suurenemisega suureneb nailonfilamentide kapseldumise määr (i.k. *degree of encapsulation*), kuid väheneb kapslite melaniseerimise tase (i.k. *capsule melanization*) (Silva jt 2013). Samuti on uurimuste põhjal võimalik väita, et asustustihedus mõjutab isendite resistentsust, muutes suuremal tihedusel kasvanud isendid teatud viirustele vastuvõtlikumateks, samas teiste viiruste vastu võivad sellised isendid olla resistentsamad (Goulson ja Cory 1995, Wilson ja Cotter 2009). Silva jt (2013) leidsid, et kõrgema asustustiheduse juures kasvanud öölase *Anticarsia gemmatalis* vastsetel esines suurem immuunvastuses osalevate hemotsüütide arv kui madalal asustustihedusel kasvanud liigikaaslastel.

Mitmete uuringute põhjal on alust arvata, et asustustihedus tekitab isendites ka biokeemilisi muutusi. See väljendub isenditel esineva stressi näol. Sõltuvalt liigi ökoloogiast tekib looduses üksikult elavatel liikidel laboritingimustes grupina kasvades stress ning liikidel, kes looduses kasvavad grupina koos, võib tekkida stress eraldi kasvades. Viimatimainitud seos avaldus näiteks Dutta jt (2013) uuringus, kus paabusilmlase *Philosamia ricini* vastsed, kes looduslikes oludes vabatahtlikult koonduvad, hukkusid kõik, kui neid laboris üksikult kasvatati. Arvatavasti oli selle nähtuse vahetuks põhjuseks isendite omavahelise keemilise suhtluse puudumine. Nimelt jätavad isendid endast maha feromooni, mille abil nad teavad, kas nende liigikaaslastel on lähedal (Dutta jt 2013). On leitud, et grupis elamine ning omavaheline suhtlus tagab isenditele teatud määral suurema kaitse ning sobivate toitumiskohtade kiirema leidmise, samuti võib selline eluviis mõjutada positiivselt nende arenguaega ja kehasuurust (Shorey 1973). Samas on leitud, et isendid, kes looduslikes oludes

vabatahtlikult ei koonu, võivad liigikaaslase feromoonide olemasolu korral teise vastu agressiivseks muutuda (Gibbs jt 2004). See tuleneb arvatavasti toiduressursi otsalõppemise ohust, arvestades seda, et antud katses esines suuremal asustustihedusel näljaperioode. Osade liikide puhul arvatavasti ei kaalu kooselamise tulu selle hinda üle. Sappington ja Showers (1992) uuringus leiti, et suurel asustustihedusel olid rohu-mullaöölase (*Agrotis ipsilon*) isendid värvuselt tumedamad kui madalama liigikaaslaste asustustiheduse juures kasvatatud isendid. Samuti on leitud asustustiheduse mõju isendite lennukäitumisele - nii näiteks olid suuremal asustustihedusel kasvanud rohu-mullaöölase isendid alates kolmandast päevast pärast valmiku koorumist aeglasemad lendajad kui madalamal asustustihedusel kasvanud liigikaaslased (Sappington ja Showers 1992). Gage (1995) uurimuses leiti, et madalama asustustiheduse korral on vastassugupoole esindaja leidmise tõenäosus isenditel väiksem ning seetõttu suunatakse rohkem ressursse levimisega seotud tunnustesse, suuremal asustustihedusel aga investeeritakse rohkem paaritumis- ja spermakonkurentsis edu toovatesse omadustesse. Võimalikuks põhjuseks toodi erinevatel asustustihedustel paaritumisega kokku puutumine, see tähendab katsetingimustes nägid suuremal asustustihedusel kasvanud isendid rohkem paaritumist ning madalamal vastupidi (Gage 1995).

Sihktiivalistel (tirtsused) ja ka mõnedel muudel putukatel (sh liblikalised) esineb asustustihedusest sõltuvat faasipolüfenismi morfoloogias, anatoomias, värvuses, arengus, paljunemises, füsioloogias, biokeemias, käitumises ja ökoloogilistes aspektides (Fescemyer 1993, Pener ja Simpson 2009). Faasipolüfenism on nähtus, mille korral isendite teatud tunnused varieeruvad asustustihedusele vastavalt (Tanaka 2006). Enamasti esineb neil loomadel kaks diskreetset vormi: gregaarne (kõrgel asustustihedusel) ja solitaarne (madalal asustustihedusel), mis võivad üksteisest erineda mitmete tunnuste poolest (Pener ja Simpson 2009). Kahe diskreetse vormi vahel esineb ka vahevorme, mida nimetatakse mööduvateks faasideks (Tanaka 2006). Muutused ei toimu lühikese ajaga, vaid põlvkondade jooksul (Tanaka 2006). Tunnuste poolest on solitaarsed isendid enamasti rohelist värvi ning gregaarsed tumedat värvi, see erinevus on põhjustatud teatud keemiliste ühendite (neuropeptiidide) erinevas avaldumises isenditel (Tanaka 2005). Samuti on gregaarsed isendid solitaarsetest väiksemad (Pener ja Simpson 2009). Gregaarsed isendid ei tooda feromooni (fenüülsetonitriil), ei vastseas, ega emaste puhul ka täiskasvanuks saades (Deng jt 1996, Seidelmann jt 2000). Esinevad ka morfomeetrilised erinevused kahe vormi vahel. Näiteks on täheldatud tagumise reie pikkuse ja pea maksimaalse laiuse (F/C) ning eestiiva pikkuse ja tagumise reie pikkuse (E/F) suhete erinevusi vormide vahel (Pener ja Simpson 2009). Gregaarsetel on madalam F/C suhe ja suurem E/F suhe kui solitaarsetel (Dirsh 1953). On

leitud, et lisaks väiksematele kehamõõtmetele kõrgemal asustustihedusel on gregaarse vormi isendid paremini kohastunud ka pikemate vahemaade läbimiseks (Pener ja Simpson 2009). See võib tuleneda E/F ja F/C suhete erinevustest võrreldes solitaarsetega (Dirsh 1953). Erinevusi vormide vahel põhjustab eelkõige oht toidu otsalõppemiseks ning suurenenud konkurents kõrge asustustiheduse tingimustes (Pener ja Simpson 2009). Seetõttu ongi gregaarsed isendid kohastunud läbima arengutsükli võimalikult kiiresti ja väiksemate kehamõõtmete hinnaga ning läbima pikki vahemaid sobivate elupaikade leidmiseks.

Samuti on uuritud asustustiheduse mõjusid käitumisele ja osade liikide puhul on täheldatud suurenenud agressiivsust ning koondumist (i.k. *swarming*). Selliste muutuste korral on tihedusest tingitud liigisisene varieeruvus suur ja osaliselt on see ka pärilik (Pener ja Simpson 2009). Käitumuslike tegureid on väga kaua uuritud ning on leitud, et isegi umbes 30 minutit teisel asustustihedusel muudab isendite käitumist. Seetõttu uuritakse, millised keemilised komponendid võiksid seda põhustada, kuid üheseid kindlaid vastuseid seni leitud ei ole (Tanaka 2006). Asustustiheduse suurus vanemate vastseperioodi jooksul mõjutab nende järglaste seas vormide jaotumist (Pener ja Simpson 2009). Faasipolüfenismi on täheldatud ka mõnedel liblikalistel ja mardikatel, ka nende puhul on leitud, et suurel asustustihedusel on isendid tumedamad ning neil on rohkem hemotsüüte. Hemotsüüdid omakorda mõjutavad kapslite melanisatsiooni ning kapsli ehitus omakorda võib suure tõenäosusega mõjutada immuunsust. Leiti, et suurel asustustihedusel kasvanud isendid olid teatud viirustele resistentsemad, see võibki tuleneda suurenenud hemotsüütide arvust (Silva jt 2013).

Asustustiheduse mõju võib sõltuda putuka elukäigust. Näiteks looduses vabatahtlikult koonduvate vastsetega liikide puhul võib eeldada pikka kohastumisaega kõrge asustustihedusega liigi evolutsioonilise ajaloo jooksul ning kõrge asustustiheduse vähenenud negatiivseid mõjusid eraldi elavate vastsetega liikidega võrreldes. Goulson ja Cory (1995) uuringus ei näidanud kapsaöötlase (*Mamestra brassicae*) vastsed isegi 50 isendi puhul koos olles hajumise märke, mis võib näidata, et katses olnud liigi looduslikud grupisuurused võivadki olla sarnased. Vastsetena vabatahtlikult koonduvate putukate rühmades väljendub sotsiaalsus sageli kaitse ja seltsi otsimisega, mõnede liikide vastsed ehitavad ka ühiseid võrgendpesi (Costa 2018). Vabatahtlikult koonduvate isendite puhul mängib suurt rolli isendite toitumiskohastumus (Costa 2018). Ka hulgisigimised ja efemeersel ressursil elamine võivad olla need erijuhud, kus on eksisteerinud pikaajaline suure asustustiheduse mõjuga toimetulemise valikusurve ja seetõttu võib sellise elukäiguga liikidel olla asustustiheduse mõju erinev kui teistsuguse ökoloogiaga liikidel. Nagu ka Teder jt (2014) uurimusest selgus,

on efemeersel toiduressursil toituvatele putukatele tugev stressor toidu ammendumine eelkõige kõrge asustustiheduse tingimustes, mis peaks suurendama valikusurvet positiivse tõusuga reaktsiooninormi tekkimise suunas arenguaja ja suguküpsuse vahel. Hulgisigivaid liike on putukate seas teada mitmeid, periooditi esineb neil kõrget arvukust ning see annab alust eeldusele, et need liigid võiksid teatud määral olla asustustiheduse mõjudega paremini kohastunud, kui need, kel kõrget asustustihedust ei esinegi või esineb seda harva. Asustustiheduse mõju elukäiguomadustele hulgisigivatel, vabatahtlikult grupeeruvatel ja efemeeresetest ressurssidest toituvatel putukatel ei ole aga täpsemalt uuritud ning puuduvad üksikuurimusi koondavad tööd.

4. Asustustiheduse mõju liblikaliste nukukaalu ja vastseea pikkuse reaktsiooninormidele

4.1 Metoodika

Järgnevalt antakse avaldatud üksikuurimuste põhjal ülevaade asustustiheduse mõjudest elukäiguomadustele liblikaliste näitel. Täpsemalt käsitletakse asustustiheduse mõju kehasuuruse (nukukaalu) ja vastseperioodi pikkuse vahelistele reaktsiooninormidele, samuti eraldiseisvalt asustustiheduse mõju vastseea pikkusele, suguküpsussuurusele ning teatud määral ka suremusele. Eraldi tuuakse välja vabatahtlikult koonduvad, hulgisigivad ja efemeersel (täielikult või osaliselt) toiduresursil toituvad liigid.

Uurimuse läbiviimisel lähtuti soovitud süstemaatilise ülevaate koostamiseks (Collaboration for Environmental Evidence 2013). Bakalaureusetöös ei jälgitud väljapakatud metoodikat täies ulatuses – lisaks otsingule andmebaasist kasutati ka varem koostatud asustustiheduse mõju koondavate tööde andmestikku ning suunistest erinevalt ei otsitud andmeid organisatsioonide veebisaitidelt ja ei kontakteerunud piirkondlike võtmeisikutega. Allikate leidmiseks viidi läbi üksikuurimuste otsing ISI Web of Knowledge andmebaasis (https://apps.webofknowledge.com/WOS_GeneralSearch_input.do?product=WOS&search_mode=GeneralSearch&SID=C2UWXjujQdJcFw8oSyM&preferencesSaved=). Otsingufraasina

kasutati „Lepidoptera* AND larv* AND densit* AND weight*“ ning saadud tulemuste seast valiti välja liblikaliste kohta käivad tööd ja tööd, kus oli kajastatud asustustiheduse mõjusid samaaegselt nii lõplikule kehasuurusele kui vastseperioodi pikkusele. Kehasuuruse mõõduna kasutati nukkude märgkaale, selle puudumisel valmikute kuivkaale (üks töö) või valmikute märgkaale (kolm töö). Selliseid otsingusõnu kasutades saadi vasteks 162 uurimust, millest lõpuks vastas kõigile kriteeriumitele 15 uurimust. Teised otsingufraasid andsid läbitöötamiseks kas liiga suure hulga (>3000) või liiga väikse hulga (<30) tulemusi. Lisaks kasutati sobivate tööde otsimiseks Tiit Tederi poolt koostatud putukate stressivastuseid koondavaid töid sisaldavat andmebaasi. Juhul, kui töös oli kajastatud ka asustustiheduse mõju suremusele, võeti ka seda bakalaureusetöö koostamisel arvesse, sest see võimaldab otsustada, kas ja mil määral uuritud asustustihedusi saab stressitingimustena käsitleda.

Allikate otsimise käigus leiti ka töid, kus ei olnud uuritud asustustiheduse mõju kas kehasuurusele või vastseperioodi pikkusele, sellised tööd antud uurimuses ei kajastu. Töö koostaja on veendunud, et erinevate otsingute tulemusel leiti üles valdav enamus asustustiheduse mõju liblikaliste kehasuurusele ja vastseperioodi pikkusele käsitletavatest

töödest ja seeläbi on saadud andmestik igati representatiivne. Kehasuuruse ja vastseperioodi pikkuste erinevuste üle otsustamisel erineva asustustihedusega menetlusrühmade vahel lähtuti uurimuse autori(te) poolt välja toodud statistikutest. Juhul kui statistilist olulisust ei olnud uurimuses välja toodud (üks juht), lähtuti 10% erinevuse künnisest – künnisest väiksema erinevuse korral loeti erinevus mitteoluliseks, suuremat vahet käsitleti olulise erinevusena uuritavate rühmade vahel. Kui allikaks olnud uurimuses oli rakendatud mitut asustustiheduse menetlust, valiti neist välja kõige madalama ja kõige kõrgema asustustihedusega menetlused ning võrreldi neid omavahel.

Pärast asustustiheduse mõju kajastavate tööde leidmist otsiti töödes kajastatud liikide kohta lisainfot. Täpsemalt uuriti, kas liigil esineb hulgisigimisi, vabatahtlikku koondumist ning kas liik toitub efemeersel toiduressursil. Hulgisigivate liikide väljaselgitamiseks kasutati otsingufraase „liigi ladinakeelne nimetus AND outbreak*“ ja „liigi ladinakeelne nimetus AND eruptive*“, sellised otsingud viidi läbi nii ISI Web of Knowledge andmebaasis kui Google Scholar otsingumootoris (<https://scholar.google.com/>). Vabatahtlikult koonduvate liikide väljaselgitamiseks kasutati otsingufraasi „liigi ladinakeelne nimetus AND group*“ eelnevalt mainitud andmebaasides, samuti viidi läbi pildiotsing Google otsingumootoris, et saada esialgne vihje vabatahtliku grupeerumise esinemisest andmebaasis olevatel liblikaliikidel, sellisel teel saadud informatsiooni kontrolliti hiljem. Vastsete efemeersel toiduressursil toituvate liikide väljaselgitamiseks viidi nii Google Scholar kui Google otsingumootoris läbi otsing fraasiga „liigi ladinakeelne nimetus AND larva* AND feed*“, pärast sellisel viisil vastsete toiduobjektide kindlakstegemist selgitati välja toiduressursid, mis klassifitseeruvad efemeersete alla.

Kõik käsitletud uurimustes kajastatud katsed viidi läbi laboris (v.a üks), kasutatud isendid olid kas välitingimustest püütud isendite otsesed järglased või pärit laboritingimustel mitmeid põlvkondi peetud liinidest. Vastsete toitmiseks kasutati kas nende looduslikke toidutaimi või kunstsöödet (viimast kasutati seitsme töö puhul). Enamasti tagati isenditele piisav toiduvaru, et uuringu tulemusi ei hakkaks mõjutama toidustress, kuid neljas töös toodi välja, et kõrgema asustustihedusega menetlusrühmades võis esineda lühiajalisi näljaperioode, neist kolmel juhul oli asustustiheduse mõjule vastuseks negatiivse tõusuga reaktsiooninorm vastseperioodi pikkuse ja nukumassi vahel ning ühel juhul oli tulemuseks positiivse tõusuga reaktsiooninorm. Isendeid kontrolliti kas igapäevaselt või üle päeva. Sõltuvalt sellest, kas liigi isendid koonduvad looduses vabatahtlikult või mitte, kasvatati isendeid algselt koos (kolme töö puhul) ning alles hiljem erineva asustustihedusega rühmades või algselt üksikult ning

hiljem jagati erineva asustustihedusega rühmadesse. Asustustihedus menetlusrühmades varieerus ühest isendist kuni saja isendini rühmas. Röövikuid kasvatati sõltuvalt katsest temperatuuril 12-30°C päeval ja 10-27°C öösel. Õhuniiskus oli enamasti 70-80% juures, osades katsetes ka 60% või 90%. Tulemustes esineb ka liike, kelle puhul erinevad uurimused jõudsid vastuoluliste tulemusteni. Sellised liigid on tekstisiseselt eraldi kajastatud ning ei ole üldiste reaktsiooninormide hulka arvestatud.

4.2 Tulemused ja arutelu

4.2.1 Kehasuuruse ja vastseperioodi pikkuse reaktsiooninormid liblikalistel

Kriteeriumitele vastavate asustustiheduse mõju liblikaliste kehasuurusele ja vastseea pikkusele uurivate tööde tulemused koondati tabelisse (Tabel 1). Tabelis on esitatud 20 erineva liblikaliigi andmed 11 erinevast sugukonnast (kokku 25 tööd, ühe töö puhul käsitletud kaks liiki). Positiivse tõusuga reaktsiooninorm, kus isendite arenguaeg lühenes ning kehasuurus oli väiksem kõrgema asustustiheduse juures, esines viiel liigil viiest sugukonnast (viis tööd). Kolmel liigil kolmest sugukonnast leiti aga vastusena asustustiheduse muutustele negatiivse tõusuga reaktsiooninorm kehasuuruse ja vastseea pikkuse vahel (kolm tööd). Siia hulka on arvestatud ka üks töö, kus võis autorite väitel mõjutajaks olla toidupuudus (Gibbs jt 2004). Leitud tulemused annavad alust arvata, et asustustiheduse muutuste näol ei ole tegu tavapärase stressireaktsiooniga. Kujunes välja ka ebaselgete/vastuoluliste tööde rühm, kus sama liiki käsitletud tööde puhul jõuti erinevate tulemusteni. Sellesse rühma tuleb liigitada monarhliblikast (*Danaus plexippus*), harilikku hallavaksikut (*Epirrita autumnata*), öölast *Sesamia nonagrioides* ja lõuna-aidaleedikut (*Plodia interpunctella*) uurivad tööd (vt Tabel 1). Monarhliblikat uuriti kahes töös, neist ühes leiti positiivse tõusuga reaktsiooninorm vastseperioodi pikkuse ja kehasuuruse vahel (Flockhart jt 2012), teises aga leiti asustustiheduse suurenedes kehasuuruse kasv, kuid vastseperioodi pikkusele mõju puudus (Atterholt ja Solensky 2010). Harilikku hallavaksikut uuriti kahes töös (Tammaru jt 2000, Ruohomäki jt 2003), millest mõlemad leidsid erinevate asustustiheduse menetluste vahel kehasuuruse ja vastseperioodi pikkuse vahel positiivse tõusuga reaktsiooninormi ehk suuremates rühmades kasvanud isendid olid madalama kaaluga ning nende vastseperiood oli lühem kui väiksemal asustustihedusel kasvatatud isenditel. Tammaru jt (2000) leidis lisaks positiivse tõusuga reaktsiooninormile ka negatiivse tõusuga reaktsiooninormi ehk asustustiheduse suurenedes olid isendid küll väiksemad, kuid vastseperiood pikenes. Selline tulemus saadi, kui algselt üksikult kasvatatud isendid kogesid viimases arengustaadiumis

suurt asustustihedust (Tammaru jt 2000). Öölast *Sesamia nonagrioides* uuriti kahes töös. Neist ühes leiti negatiivse tõusuga reaktsiooninorm vastseperioodi pikkuse ja kehasuuruse vahel (Fantinou jt 2008, suurimatel asustustihedustel võis esineda näljaperioode), teises asustustiheduse suurenemisega isendite arenguaeg lühenes, kuid puudus erinevus vastseperioodi pikkuses (Fantinou ja Tsitsipis 1999). Lõuna-aidaleedikut uuriti kolmes töös, neist ühes leiti negatiivse tõusuga reaktsiooninorm vastseperioodi kestvuse ja kehasuuruse vahel (Mbata 1990, suuremal asustustihedusel võis esineda näljaperioode). Ülejäänud kahe puhul ei leitud asustustiheduse mõju kehasuurusele, kuid vastseperioodi kestvus ühes pikenes (Gage 1995) ning teises mõju puudus (Anderson ja Löfqvist 1996).

Sugukondade siseselt selgeid mustreid reaktsiooninormides ei esinenud. *Erebidae* sugukonna puhul oli esindatud kaks tööd, millest ühe puhul (Pavlushin jt 2019) esines erinevate asustustiheduse menetluste puhul kehasuuruse ja vastseea pikkuse vahel positiivse tõusuga reaktsiooninorm, samas teises (Nokelainen jt 2013) ei leitud olulist erinevust erineval asustustihedusel kasvatatud isendite vastseperioodi pikkuste vahel, samas kui nukukaalus toimus suuremal asustustihedusel vähenemine. Vaksiklaste (*Geometridae*) sugukonnas leiti ühe töö puhul positiivse tõusuga reaktsiooninorm (Vellau ja Tammaru 2012), ühe töö puhul ei leitud üldse asustustiheduse mõju isenditele (Välimäki jt 2013). Ühe töö puhul esines nii positiivse kui ka negatiivse tõusuga reaktsiooninorm (Tammaru jt 2000, vt ülevalt seletust) ning ühe töö puhul leiti kehasuuruse vähenemine kahel aastal kolmest (2000, 2002) ning vastseperioodi pikkuse lühenemine ainult ühel aastal (1996) (Ruohomäki jt 2003), muidu mõju puudus. Öölaste (*Noctuidae*) sugukonnas esines ühel liigil (kapsaöölane (*Mamestra brassicae*)) kolmest positiivse tõusuga reaktsiooninorm (Goulson ja Cory 1995). Ühe liigi puhul (rohu-mullaöölane (*Agrotis ipsilon*)) esines asustustiheduse suurenedes kehasuuruse vähenemine, kuid mõju vastseperioodi pikkusele ei esinenud (Sappington ja Showers 1992). Öölase *Sesamia nonagrioides* kohta esinesid vastuolulised tulemused, nagu eelnevalt välja toodud.

Rohuleediklaste (*Crambidae*) puhul leiti üks positiivse tõusuga reaktsiooninorm (*Cnaphalocrocis medinalis*, Yang jt 2015). Leediklaste (*Pyralidae*) sugukonna puhul leiti üks negatiivse tõusuga reaktsiooninorm (Anderson ja Löfqvist 1996). Lõuna-aidaleediku puhul jõuti vastuoluliste tulemusteni (vt ülevalt). Ühe töö puhul (Anderson ja Löfqvist 1996), kus käsitleti kahte leedikuliiki, leiti, et asustustiheduse suurenedes kehasuurus vähenes, liigisisese konkurentsi korral jahuleediku (*Ephestia kuehniella*) arenguaeg pikenes, kuid lõuna-aidaleediku oma oluliselt ei muutunud, samas kui kahe liigi omavahelise konkurentsi korral

esimese (jahuleedik) arenguaeg lühenes ja teise (lõuna-aidaleedik) liigi oma pikenes. Paabusilmlaste (*Saturniidae*) sugukonna puhul oli andmestikus esindatud üks töö liigi *Philosamia ricini* kohta ning selles leiti negatiivse tõsuga reaktsiooninorm (Dutta jt 2013). Mähkurlaste (*Tortricidae*) sugukonda kuuluvat liiki *Lobesia botrana* uurinud töös (Thiéry jt 2014) olulisi erinevusi vastseea pikkuses ja isendite kaalus erineva asustustihedusega menetlusrühmade vahel ei tuvastatud.

Päevaliblikatest leiti nurmenukulibliklaste (*Riodinidae*) sugukonda kuuluva liigi *Euselasia chrysippe* puhul asustustiheduse mõju ainult isendite suurusele (nukukaal suurenes asustustiheduse suurenedes), arenguaajale olulist mõju ei leitud (Allen 2010). Koerlibliklaste (*Nymphalidae*) sugukonna puhul esines positiivse tõsuga reaktsiooninorme nukukaalu ja vastseperioodi pikkuse vahel, kus nukukaal vähenes ning ka vastseperioodi pikkus lühenes, vastusena asustustiheduse muutustele, ühel liigil viiest (*Bicyclus anynana*, Bauerfeind ja Fischer 2005). Ühe töö puhul esines negatiivse tõsuga reaktsiooninorm vastseperioodi pikkuse ja kehasuuruse vahel (Gibbs jt 2004, suuremal asustustihedusel võis esineda näljaperioode) ning ühe töö puhul leiti kehasuuruse kasv suuremal asustustihedusel, kuid mõju arenguaajale puudus (Rosa jt 2017) (Tabel 1). Suurenenud kehasuuruse põhjuseks tõid autorid välja suurel asustustihedusel isendite suurema toitumise, et konkurentsitingimustes piisavalt ressursi saada, aga antud uurimuses lisati isenditele pidevalt toitu ja nii ei olnud suuremal asustustihedusel ressurs piiravaks teguriks (Rosa jt 2017). Monarhliblika puhul esines vastuolulisi tulemusi (vt ülevalt). Põualibliklaste (*Pieridae*) sugukonnast oli andmestikus esindatud üks liik – naeriliblikas (*Pieris napi*) – kelle kohta leiti vastuolulisi tulemusi, nagu eelnevalt välja toodud. Ka ratsulibliklaste (*Papilionidae*) puhul käsitleti asustustiheduse mõju nukukaalule ja vastseperioodi pikkusele ühel liigile (*Atrophaneura alcinous*), uurimuses leiti kehakaalu vähenemine suuremal asustustihedusel, aga arenguaajas olulisust erinevust ei leitud (Nakahara jt 2020). Kuna sugukondade siseselt on uuritud vaid üksikuid liike, ei ole hetkel võimalik üheselt tuvastatada, kui suurel määral erineb sugukondade vahel asustustiheduse mõju nukukaalule ja vastseperioodi pikkusele, ning seda teemat tuleks edasi uurida.

Asustustiheduse mõju suremusele ei olnud kõigis uurimustes kajastatud. Kokku oli asustustiheduse mõjusid suremusele uuritud 15 töös, kuid nendest kolme puhul ei toonud autorid välja suremuse statistilist erinevust asustustiheduse menetlusrühmade vahel. Lõpuks oli võimalik kasutada 12 töö andmeid 12 eri liigi kohta 10 sugukonnast. Kõigi 12 liigi puhul leiti suuremal asustustihedusel ka suurem isendite suremus. Samas toovad autorid kolmes

töös, kus asustustiheduse suurenedes ka suurem suremus leiti (Mbata 1990, Gibbs jt 2004, Flockhart jt 2012), välja, et suremust mõjutavaks teguriks võis hoopis olla suurenenud toidupuudus kõrgema asustustihedusega menetlusrühmades. Töodes, kus leiti asustustiheduse mõju suremusele, saadi kolme töö puhul tulemuseks positiivse tõusuga reaktsiooninorm nukukaalu ja vastseperioodi pikkuse vahel (Goulson ja Cory 1995, Flockhart jt 2012, Yang jt 2015) ning kolmel juhul negatiivse tõusuga reaktsiooninorm (Mbata 1990, Gibbs jt 2004, Dutta jt 2013). Negatiivse tõusuga reaktsiooninormiga juhtudest kahe töö puhul võisid isendid suurematel asustustihedustel kogeda näljaperioode (Mbata 1990, Gibbs jt 2004). Vastuoluliste tulemustega liikide puhul leiti öölasel *Sesamia nonagrioides* ühes uurimuses suremuse kasv suuremal asustustihedusel (Fantinou ja Tsitsipis 1999) ning teises mõju puudus (Fantinou jt 2008). Toodud tulemuste põhjal ei saa niisiis teha lõplikke järeldusi selle kohta, kas kõrgem asustustihedus on alati vaadeldav ebasoodsa keskkonnamõjuna ning seda teemat tuleks edasi uurida.

Positiivse tõusuga reaktsiooninormide (asustustiheduse suurenemisega lüheneb arenguaeg ning lõplikud kehamõõtmed on väiksemad) üheks arvatavaks põhjuseks on tõik, et suure asustustiheduse korral suureneb ressursi lõppemise tõenäosus enne vastseperioodi lõppu, kontakt teiste vastsetega võib aga isendeid rohkem sööma stimuleerida (Goulson ja Cory 1995), mis tõstab veelgi ressursi ammendumise kiirust ja viib vastseperioodi ning kehamõõtmete minimeerimiseni. Samuti võib positiivse tõusuga reaktsiooninormide põhjuseks olla isendite soov võimalikult kiiresti pääseda potentsiaalselt surmavast keskkonnast, kuna suure asustustiheduse korral levivad haigused rohkem (Nokelainen jt 2013, Välimäki jt 2013) ning on oht sattuda kannibalismi ohvriks (Smith 1969). Sellisel juhul on kiiremini ja väiksemate mõõtmete juures täiskasvanuks saamine madalama hinnaga, kui püsimine ebasoodsates oludes.

Negatiivse tõusuga reaktsiooninormide puhul (asustustiheduse suurenedes kehasuurus väheneb, aga vastseperioodi kestvus pikeneb) tuuakse võimaliku põhjusena välja asustustiheduse suurenemisest tulenevat stressi – suurel asustustihedusel suureneb isendite kokkupuude, see omakorda stimuleerib neid rohkem toituma ning suurel asustustihedusel on toiduressurssi vähem (Sappington ja Showers 1992). Lisaks toiduressursi puudusele, toodi negatiivse reaktsiooninormi esinemise võimaliku põhjusena välja ruumi puudus kõrgema asustustihedusega menetlus(t)es (Smith 1969). Nagu eelnevalt välja toodud, ei ole liblikaliste asustustiheduse mõju uuringute tulemustes negatiivse tõusuga reaktsiooninormid ülekaalus. Nii esinesid bakalaureusetöös käsitletud uurimuses negatiivse tõusuga reaktsiooninormid

ainult kolmel liigil 20-st (siia hulka ei ole arvestatud vastuoluliste tulemustega liigid, kellel esienes negatiivse tõusuga reaktsiooninorme). Kolmest tööst ühe puhul toodi autorite poolt põhjuseks katse jooksul isendite nälg jäämine kõrgema asustustiheduse juures (Gibbs jt 2004). Seega sel juhul võis mõjutajaks olla hoopis toidu kvantiteet, mille puhul negatiivse tõusuga reaktsiooninormid kehasuuruse ja vastseperioodi pikkuse vahel on tavalised (Teder jt 2014). Tihti on aga raske eristada asustustiheduse ja toiduressursi mõjusid. Lisaks võib olla oluline ka erinevatele asustustiheduse tasemetele eksponeerimise aeg. Nii leiti harilikul hallavaksikul, et isenditel, kes kasvasid varakult suurel asustustihedusel, arenguaeg lühenes, kui aga asustustihedus suurenes alles viimases vastsejärgus, siis isendite arenguaeg pikenes (Tammaru jt 2000). Osades töödes toodi negatiivse tõusuga reaktsiooninormide proksimaalse põhjusena välja minimaalse nukukaalu saavutamise vajadus, mistõttu pikenes ka vastseperiood (Mbata 1990). Samuti võib negatiivse tõusuga reaktsiooninorme kehasuuruse ja vastseperioodi pikkuse vahel vastusena asustustihedusele põhjustada konkurents nii liigisiselt kui liikide vahel. Anderson ja Löfqvist (1996) uuringus leiti, et ühe uuritud leedikuliigi puhul liigisisese konkurentsi korral arenguaeg pikenes, samas kui liikidevahelise konkurentsi korral liigi arenguaeg lühenes. Mõlemal juhul jäi isendite suurus asustustiheduse suurenemisel väiksemaks.

4.2.2 Asustustiheduse mõju liblikaliste nukukaalule, vastseperioodi pikkusele ja suremusele

Nukukaalud olid kajastatud 18 erineva liblikaliigi kohta (kahe liigi puhul mõju ei esinenud) 10 sugukonnast. Nukukaalu vähenemine asustustiheduse suurenemisel leiti 13 liigil üheksast sugukonnast. Vähenemine oli vahemikus 10,7-46%, kuid katsetes oli isendite arvukus väga varieeruv. Massi vähenemine suuremal asustustihedusel võib olla põhjustatud suurenenud konkurentsisest ressursile, mis vähendada selle kättesaadavat kogust ühe isendi kohta (Kivelä ja Välimäki 2008). Samuti võib esineda suuremate mõõtmete vastu suunatud valikusurve juhul, kui kõrge asustustihedus võib suurendada röövlusriski (Dhar jt 2015) ja röövloomad eelistavad suuremamõõtmelisi saakloomi (Remmel jt 2011). Isegi kui looduses antud liigi puhul piiranguid ei esine, siis katsetingimustes isendite arvu looduslikust oletatavast olukorrast suuremaks viimine avaldab isendite arengule suurt mõju (Vellau ja Tammaru 2012).

Kahes uurimuses kahe liigi kohta (nurmenukulibliklane *Euselasia chrysippe* ja nõmmetähnkvõrklublikas (*Melitaea cinixa*)) kahest sugukonnast suurenes isendite kehakaal kõrgema

asustustiheduse tingimustes (Allen 2010, Rosa jt 2017). Autorite arvates võis see tulla toiduhulgast, kuna isenditele anti lühikese aja tagant toitu suures külluses, seetõttu ei pruukinud toiduresurss limiteerivaks osutada. Samuti esines ka kolm liiki, kelle puhul esines vastuolulisi tulemusi. Hariliku hallavaksiku puhul esines nii asustustihedusega nukukaalu vähenemist (Tammaru jt 2000, Ruohomäki jt 2003) kui ka mõju puudumist (Ruohomäki jt 2003). Monarhliblika puhul esines nukukaalu suurenemist (Atterholt ja Solensky 2010) ning vähenemist (Flockhart jt 2012). Lõuna-aidaleediku puhul esines ühel juhul nukukaalu vähenemine suuremal asustustihedusel (Mbata 1990) ja kahel juhul mõju ei leitud (Gage 1995, Anderson ja Löfqvist 1996).

Asustustiheduse mõjusid vastseperioodi pikkusele oli kajastatud 13 erineva liblikaliigi kohta seitsmest sugukonnast. Vastseperioodi lühenemine suuremal asustustihedusel leiti viie liigi puhul viiest sugukonnast (viis tööd). Vastseperiood lühenemine toimus vahemikus 11-28%, kuid uuritud asustustiheduse tasemed oli väga erinevad. Arvatavasti on lühenenud vastseperiood adaptiivne vastus vältimaks toidupuuduse teket (Fescemyer ja Hammon 1988, Haukioja jt 1988, Goulson ja Cory 1995). Vastseperioodi lühenemine suuremal asustustihedusel võib samuti viidata elukäigustrateegiale, mis aitab kiiresti pääseda konkurentsitihedast ja potentsiaalselt patogeenirikkast keskkonnast (Goulson ja Cory 1995, Longson ja Joss 2006). Suurel asustustihedusel kasvanud vastsete suhteliselt lühikesed arenguajad võivad olla tingitud nende vajadusest minimeerida looduslike vaenlaste, näiteks patogeenidega kokkupuutumise aega (Wilson ja Cotter 2009). Röövloomad võivad saaklooma kõrge asustustihedusega paikadesse koonduda ja seepärast on oluline võimalikult ruttu suguküpsiks saada ja ohtlikust keskkonnast pääseda (Dhar jt 2015). Vastsete piiratud sensoorsete võimete tõttu ei pruugi neil olla lihtne röövloomi tuvastada ning vastsed võivad reageerida „igaks juhuks”, jättes potentsiaalselt ohtliku keskkonna. See hüpotees vajab veel edasist testimist (Vellau ja Tammaru 2012). Üldine arvamus on, et isendid üritavad negatiivse mõjuga keskkonnast võimalikult kiiresti pääseda, et suurendada oma ellujäämisvõimalusi ja seeläbi kohasust. Suuremal asustustihedusel pikenes isendite arenguaeg kolme liigi puhul, kes kuuluvad kolme sugukonda. Leidus ka ebaselgete tulemustega liike, nagu näiteks harilik hallavaksik. Seda liiki uurinud Tammaru jt (2000) töös esines nii vastseperioodi lühenemist kui ka pikened (vt arutelu põhjuste üle eelnevast peatükist) ning teise seda liiki käsitletud töö tulemusteks (Ruohomäki jt 2003) saadi ühel aastal vastseperioodi lühenemine (1996) ning kahel teisel aastal mõju ei esinenud. Öölase *Sesamia nonagrioides* puhul ühes töös leiti suuremal asustustihedusel vastseperioodi pikened (Fantinou jt 2008) ning teises töös mõju ei esinenud (Fantinou ja Tsitsipis 1999). Monarhliblika korral leiti ühes töös vastseperioodi

lühenemine suuremal asustustihedusel (Flockhart jt 2012) ning teises töös mõju puudus (Atterholt ja Solensky 2010). Naeriliblika puhul leiti Piesk jt (2013) töös vastseperioodi lühenemine ning Kivela ja Välimäki (2008) töös mõju ei esinenud. Lõuna-aidaleediku puhul esines kahes töös asustustiheduse suurenemisega vastseperioodi pikenemine (Mbata 1990, Gage 1995) ning ühe puhul asustustiheduse mõju vastseperioodi pikkusele ei leitud (Anderson ja Löfqvist 1996). Arenguaja pikenemise põhjusteks tuuakse kolme töö puhul välja teatud määral esinenud toidupuuduse, mis üldjoontes tekitab negatiivse tõusuga reaktsiooninormi nukukaalu ja vastseperioodi vahel (Mbata 1990, Gibbs jt 2004, Fantinou jt 2008). Sellest tulenevalt ei pruugi antud tulemused olla seotud asustustihedusega, vaid toiduressursi puudusega.

Asustustiheduse mõju suremusele uuriti 15 töös (Tabel 1). Andmed olid 14 liigi kohta 10 sugukonnast. 11 liigi puhul leiti suuremal asustustihedusel ka suurem isendite suremus, neist kolme puhul esines arvatavasti näljaperioode (Mbata 1990, Gibbs jt 2004, Flockhart jt 2012). Ühegi töö puhul ei leitud suurimal asustustihedusel suremuse langust. Öölase *Sesamia nonagrioides* puhul esines ühes töös suuremal asustustihedusel isendite suurem suremus (Fantinou ja Tsitsipis 1999) ning teises mõju suremusel puudus (Fantinou jt 2008). Kolme töö puhul ei leitud statistiliselt olulist erinevust suremuse muutuste kohta erinevatel asustustihedustel (Fantinou jt 2008, Ruohomäki jt 2003, Pavlushin jt 2019). Gibbs jt (2004) uurimuse puhul leiti küll suremuse suurenemine madalaima ning kõrgeima asustustihedusega menetluste vahel, kuid leiti, et madalaim ellujäämus oli keskmisel asustustihedusel. Suuremal asustustihedusel esineva suurema suremuse põhjusteks tuuakse suurem haiguste levik (Fantinou jt 1999, Nokelainen jt 2013), liigisisene konkurents isendite vahel (Flockhart jt 2012), suurenenud agressiivsus liigikaaslaste vastu (Gibbs jt 2004) ning suurel asustustihedusel tekivad üldised füüsilised häiringud (Yang jt 2015). Paabusilmlase *Philosamia ricini* puhul ilmnas asjaolu, et kõik üksikult kasvatatud isendid hukkusid, selle põhjuseks võib olla omavahelise suhtluse puudumine väga sotsiaalsel ja looduses vastsefaasis grupina koos kasvaval liigil (Dutta jt 2013). Samuti toodi suuremal asustustihedusel esinenud suurema suremuse põhjustena välja looduslikust olukorrast suurem isendite arv, mis siis omakorda tõstis stressitaset. Näiteks võivad sellistes tingimustes isendid üksteise vastu agressiivsemateks muutuda, samuti võivad nad toitumise lõpetada ning nende areng aeglustub (Thiéry jt 2014). Lisaks esineb suuremal asustustihedusel teatud liikide puhul kannibalismi eelkõige viisil, et suuremad vastsed söövad väiksemaid vastseid või munastaadiumis liigikaaslast (Anderson ja Löfqvist 1996, Nakahara jt 2020).

4.2.3 Asustustiheduse mõju hulgisigivatele, vastsena koonduvatele ja efemeersel toiduessursil toituvatele liblikaliikidele

Hulgisigivaid liike oli käsitletud 12 töös, tulemused oli 10 liigi kohta kuuest sugukonnast. Positiivse tõusuga reaktsiooninorm vastseperioodi pikkuse ja nukukaalu vahel (suuremal asustustihedusel vastseperioodi pikkus lühenes ning nukukaal oli väiksem) esines kolme liigi puhul kolmest sugukonnast. Negatiivse tõusuga reaktsiooninorm (asustustiheduse suurenedes isendite nukukaal väheneb, kuid vastseperioodi kestvus pikeneb) leiti ühe liigi puhul (jahuleedik (*Ephestia kuehniella*)) ühest sugukonnast. Hariliku hallavaksiku puhul leiti suuremal asustustihedusel suguküpsussuuruste vähenemine, kuid vastseperioodi puhul esines nii lühenemist kui ka pikenedust (Tammaru jt 2000, vt 4.2.1 peatüki arutelust põhjust) ning samuti kehasuuruse vähenemine kahel aastal kolmest (2000, 2002) ning vastseperioodi pikkuse lühenemine ühel aastal (1996) (Ruohomäki jt 2003). Öölase *Sesamia nonagrioides* puhul leiti üks negatiivse tõusuga reaktsiooninorm (Fantinou jt 2008 – võis esineda näljaperioode suurel asustustihedusel) ning teise töö puhul leiti mõju ainult nukukaalule, mis suuremal asustustihedusel oli väiksem (Fantinou ja Tsitsipis 1999). Kõigi uuritud hulgisigivate liblikaliikidest seitsme puhul vähenesid nukukaalud asustustiheduse suurenedes. Kahe liigi puhul mõju ei esinenud (Välimäki jt 2013, Thiéry jt 2014) ning hariliku hallavaksiku puhul esines vastuolulisi tulemusi (Tabel 1). Kõigist käsitletud hulgisigivatest liikidest kolmel liigil esines suuremal asustustihedusel vastseperioodi kestvuse lühenemine (Goulson ja Cory 1995, Yang jt 2015, Pavlushin jt 2019) ning ühe liigi puhul pikenedust (*Ephestia kuehniella*, Anderson ja Löfqvist 1996). Nelja liigi puhul asustustiheduse mõju isendite vastseperioodi pikkusele ei leitud. Hariliku hallavaksiku puhul leiti nii vastseperioodi lühenemist suuremal asustustihedusel (Tammaru jt 2000, Ruohomäki jt 2003), kui vastseperioodi kestvuse pikenedust (Tammaru jt 2000) ning ka mõju puudumist (Ruohomäki jt 2003). Öölase *Sesamia nonagrioides* puhul leiti vastseperioodi kestvuse pikenedust suuremal asustustihedusel (Fantinou jt 2008), kuid leiti ka, et mõju sootuks puudus (Fantinou ja Tsitsipis 1999). Nelja liigi puhul suurenes asustustihedusega koos ka isendite suremus, kahe liigi puhul mõju ei leitud (Ruohomäki jt 2003, Pavlushin jt 2019) ning öölase *Sesamia nonagrioides* puhul esines nii suremuse suurenemist (Fantinou ja Tsitsipis 1999) kui mõju puudumist (Fantinou jt 2008). Nende tulemuste põhjal võib spekuloida, et hulgisigivad liigid võivad olla asustustiheduse eripäradega siiski teatud määral paremini kohastunud kui sellised liigid, kelle arvukuses suuri kõikumisi ei esine, kuna positiivse tõusuga reaktsiooninormide osakaal oli suurem kui kõigi liblikaliikide koondtulemustes. Samas

suurem suremus kõrge asustustiheduse juures ka hulgisigivatel liikidel viitab sellele, et väga hästi see kohastumine siiski õnnestunud ei ole.

Vastsees vabatahtlikult koonduvate liblikate kohta leiti kokku 13 tööd, 10 erineva liblikaliigi kohta kaheksast sugukonnast. Vabatahtlikult vastsetena koonduvate liikidega tööde puhul esines positiivse tõusuga vastseperioodi pikkust ja nukukaalu ühendavaid reaktsiooninorme kahe liigi puhul kahest sugukonnast. Negatiivse tõusuga reaktsiooninorme esines ühel liigil (paabusilmlane *Philosamia ricini*) ühest sugukonnast (Dutta jt 2013). Öölase *Sesamia nonagrioides* puhul leiti üks negatiivse tõusuga reaktsiooninorm (Fantinou jt 2008, võis esineda näljaperioode suurel asustustihedusel) ning teise töö puhul leiti mõju ainult nukukaalule, mis suuremal asustustihedusel oli väiksem (Fantinou ja Tsitsipis 1999). Lõuna-aidaleediku puhul ühes töös leiti negatiivse tõusuga reaktsiooninorm vastseperioodi keskuse ja kehasuuruse vahel (Mbata 1990, suuremal asustustihedusel võis esineda näljaperioode). Ülejäänud kahe puhul ei leitud asustustiheduse mõju kehasuurusele, kuid vastseperioodi kestvus ühes pikenes (Gage 1995) ning teises mõju puudus (Anderson ja Löfqvist 1996). Enamasti avaldas asustustiheduse suurenemine nukukaalule negatiivset mõju (kuuel liigil), kahel liigil leiti ka nukukaalu suurenemine asustustiheduse suurenedes (Allen 2010, Rosa jt 2017). Mähkurlase *Lobesia botrana* puhul mõju nukukaalule ei täheldatud (Thiéry jt 2014). Lõuna-aidaleediku puhul esines ühel juhul nukukaalu vähenemist suuremal asustustihedusel (Mbata 1990) ning kahes mõju ei leitud (Gage 1995, Anderson ja Löfqvist 1996). Vastseperioodi pikkus asustustiheduse kasvades vähenes kahe liigi puhul (Goulson ja Cory 1995, Pavlushin jt 2019), ühel liigil (paabusilmlane *Philosamia ricini*) vastseperioodi kestvus pikenes (Dutta jt 2013), viie liigi puhul asustustiheduse mõju vastseperioodi pikkusele ei leitud. Öölase *Sesamia nonagrioides* ja lõuna-aidaleediku puhul esines nii vastseperioodi kestuse pikennemist kui ka mõju puudumist. Seitsme liigi puhul asustustiheduse suurenedes suurenes ka isendite suremus, käsnalainelase puhul suremusele mõju ei leitud (Pavlushin jt 2019), öölase *Sesamia nonagrioides* puhul esines nii suremuse suurenemist (Fantinou ja Tsitsipis 1999) kui ka mõju puudumist (Fantinou jt 2008). Kuna sellised liigid on evolutsioonilise ajaloo jooksul kõrgema asustustihedusega kindlasti rohkem kokku puutunud kui enamik muudest liblikaliikidest, oleks ootuspärane ka nende parem kohastumine selliste oludega, et esineks suurem positiivse tõusuga reaktsiooninormide osakaalus, kuid tulemuste väikese arvu tõttu ei saa antud kontekstis kaalukaid järeldusi teha.

Bakalaureusetöös käsitletud üksikuurimuste hulgas oli ainult kolm vastsena täielikult efemeerseid toiduobjekte tarbivat liblikaliiki kahest sugukonnast ning lisaks kaks osaliselt

efemeersel toiduessursil toituvat liiki kahest sugukonnast. Viimasesse kategooriasse paigutati nn *springfeeder*-tüüpi liigid (Hunter ja Elkinton 2000, Internetiallikas 1), kelle puhul on oluline, et vastkoorunud röövikud saaksid hakata toituma võimalikult noortel lehtedel ehk siis mõne päeva jooksul pärast pungade puhkemist. Kokku oli efemeerseid liike käsitlevaid töid kaheksa, viie erineva liigi kohta neljast erinevast sugukonnast. Täielikult efemeersel toiduessursil toituvate liikide puhul leiti ühel liigil (jahuleedik (*Ephestia kuehniella*)) negatiivse tõusuga reaktsiooninorm nukukaalu ja vastseperioodi pikkuse vahel (Anderson ja Löfqvist 1996), ühe liigi puhul (mähkurlane *Lobesia botrana*) puudus asustiheduse mõju (Thiéry jt 2014). Lõuna-aidaleediku korral esines suuremal asustihedusel negatiivse tõusuga reaktsiooninorm nukukaalu ja vastseperioodi pikkuse vahel (Mbata 1990, töös võis suurel asustihedusel esineda näljaperioode), samuti esines töö, kus mõju üldse ei leitud (Anderson ja Löfqvist 1996) ning töö, kus leiti asustiheduse mõju ainult vastseperioodi kestvusele ning see pikenes (Gage 1995). Nukukaalu langus suuremal asustihedusel leiti jahuleediku puhul (Anderson ja Löfqvist 1996), mähkurlase *Lobesia botrana* puhul asustiheduse mõju nukukaalule ei esinenud (Thiéry jt 2014) ning lõuna-aidaleediku puhul esines nukukaalu vähenemist (Mbata 1990- vt ülevalt) ja mõju puudumist (Gage 1995, Anderson ja Löfqvist 1996). Vastseperioodi pikkus jahuleediku puhul pikenes (Anderson ja Löfqvist 1996), mähkurlase *Lobesia botrana* puhul asustiheduse mõju vastseperioodi pikkusele ei esinenud (Thiéry jt 2014) ning lõuna-aidaleediku puhul esines vastseperioodi pikenedust suuremal asustihedusel (Mbata 1990- vt ülevalt, Gage 1995) ja mõju puudumist (Anderson ja Löfqvist 1996). Suremust oli uuritud ainult kahe töö puhul ning mõlemas leiti suuremal asustihedusel suremuse kasv ja ühes neist võis suurel asustihedusel esineda näljaperioode (Mbata 1990 – vt ülevalt, Thiéry jt 2014). Osaliselt efemeersel toiduessursil toituva liigi käsnalainelase (*Lymantria dispar*) kohta käinud uurimuses leiti, et suurenenud asustihedusel esines positiivse tõusuga reaktsiooninorm (Pavlushin jt 2019). Hariliku hallavaksiku (*Epirrita autumnata*) kohta käivates töodes leiti positiivse tõusuga (Tammaru jt 2000, Ruohomäki jt 2003), negatiivse tõusuga reaktsiooninormi (Tammaru jt 2000) ning mõju puudumist (Ruohomäki jt 2003). Käsnalainelasel leiti suuremal asustihedusel nukukaalu vähenemine (Pavlushin jt 2019), hariliku hallavaksikul leiti suuremal asustihedusel nukukaalu vähenemine (Tammaru jt 2000, Ruohomäki jt 2003) ja mõju puudumine (Ruohomäki jt 2003). Vastseperioodi pikkuses leiti käsnalainelasel suuremal asustihedusel lühenemine (Pavlushin jt 2019) ja harilikul hallavaksikul lühenemine (Tammaru jt 2000, Ruohomäki jt 2003), pikenedust (Tammaru jt 2000) ning mõju puudumine (Ruohomäki jt 2003). Kummagi liigi puhul ei leitud asustiheduse mõju suremusele (Ruohomäki jt 2003, Pavlushin jt 2019).

Järelduste tegemiseks on käsitletud tööde arv küll liiga väike ning antud teemat tuleks kindlasti edasi uurida, kuid üllatuslikult ei ilmnenu efemeersel (täielikult ega ka osaliselt) ressursil toituvatel liblikatel isegi tendentsi positiivse tõusuga reaktsiooninormide koondtulemusest suurema proportsiooni suunas.

Tabel 1. Asustustiheduse mõju liblikaliste nukukaalule, vastseperioodi pikkusele ja suremusele.

Sugukond	Liik	Valim	Nuku- kaal ¹	Vastse- perioodi pikkus ²	Sure- mus ³	Hulgisi- gimine ⁴	Efemeerne roidures- surs ⁵	Koondumine (vabatahtlik) ⁶	Viide tööle
Rohuleedik- lased (Crambidae)	<i>Cnaphalocrocis medinalis</i>	1230	-	-	+	+	-	-	Yang jt 2015
<i>Erebidae</i>	Käsnalainelane (<i>Lymantria dispar</i>)	200	-	-	0	+	Osaliselt	+	Pavlushin jt 2019
	Teelehe karuslane (<i>Parasemia plantaginis</i>)	1517	-	0	+	+	-	+	Nokelainen jt 2013
Vaksiklased (<i>Geometridae</i>)	Võrkvaksik (<i>Chiasmia clathrata</i>)	20	0	0	Puudub	+	-	-	Välimäki jt 2013
	Võsavaksik (<i>Ematurga atomaria</i>)	614	-	-	Puudub	-	-	-	Vellau ja Tammuru 2012
	Harilik hallavakasik (<i>E. autumnata</i>)	1176	0/-/-	-/0/0	0	+	Osaliselt	-	Ruohomäki jt 2003
	Harilik hallavakasik (<i>E. autumnata</i>)	180	-	-/+	Puudub	+	Osaliselt	-	Tammuru jt 2000
Öölased (<i>Noctuidae</i>)	Rohu- mullaöölane (<i>Agrotis ipsilon</i>)	544	-	0	Puudub	+	-	-	Sappington ja Showers 1992
	Kapsaöölane (<i>Mamestra brassicae</i>)	1500	-	-	+	+	-	+	Goulson ja Cory 1995
	<i>Sesamia nonagrioides</i>	320	-	+	0	+	-	+	Fantinou jt 2008*
	<i>S. nonagrioides</i>	420	-	0	+	+	-	+	Fantinou ja Tsitsipis 1999
Koerliblikla- sed (<i>Nymphalidae</i>)	<i>Bicyclus anynana</i>	478	-	-	Puudub	-	-	-	Bauerfeind ja Fischer 2005
	Monarhliblikas (<i>Danaus plexippus</i>)	420	+ ^v	0	Puudub	-	-	-	Atterholt ja Solensky 2010

Tabeli 1 jätk

Sugukond	Liik	Valim	Nuku- kaal ¹	Vastse- perioodi pikkus ²	Sure- mus ³	Hulgisi- gimine ⁴	Efemeerne roidures- surs ⁵	Koondumine (vabataht- lik) ⁶	Viide tööle
	Monarhliblikas (<i>D. plexippus</i>)	1160	-	-	+	-	-	-	Flockhart jt 2012*
	Nõmme- tähtnikvõrklib- likas(<i>Melitaea cinxia</i>)	85	+	0	Puudub	-	-	+	Rosa jt 2017
	Orasheinasil- mik(<i>Pararge aegeria</i>)	308	-	+	+	-	-	-	Gibbs jt 2004*
Ratsuliblik- lased (<i>Papilionida</i>)	<i>Atrophaneura alcinous</i>	117	-	0	+	-	-	+	Nakahara jt 2020
Põualiblik- lased (<i>Pieridae</i>)	Naeriliblikas (<i>Pieris napi</i>)	30	-	0	+	-	-	-	Kivela ja Välimäki 2008
	Naeriliblikas (<i>P. napi</i>)	650	-	-	Puudub	-	-	-	Piesk jt 2013
Leediklased (<i>Pyrilidae</i>)	Jahuleedik (<i>Ephestia kuehniella</i>)	50	- ^v	+	Puudub	+	+	-	Anderson ja Löfqvist 1996
	Lõuna- aidaleedik (<i>Plodia interpunctella</i>)	50	0 ^v	0	Puudub	-	+	+	Anderson ja Löfqvist 1996
	Lõuna- aidaleedik (<i>P. interpunctella</i>)	~1000	0	+	Puudub	-	+	+	Gage 1995
	Lõuna- aidaleedik (<i>P. interpunctella</i>)	272	- ^v	+	+	-	+	+	Mbata 1990*
Nurmenuku- libliklased (<i>Riodinidae</i>)	<i>Euselasia chrysippe</i>	100	+ ^v	0	+	-	-	+	Allen 2010
Paabusilmla- sed (<i>Saturniidae</i>)	<i>Philosamia ricini</i>	1530	-	+	+	-	-	+	Dutta jt 2013
Mähkurlased (<i>Tortricidae</i>)	<i>Lobesia botrana</i>	552	0	0	+	+	+	+	Thiéry jt 2014

¹0 statistiliselt olulist erinevust madala ja kõrge asustustihedusega menetlusrühmade vahel ei leitud

+ asustustiheduse suurenedes nukukaal suurenes

- asustustiheduse suurenedes nukukaal vähenes

^v- töös võrreldi omavahel valmikute kaalusid

²0 statistiliselt olulist erinevust madala ja kõrge asustustihedusega menetlusrühmade vahel ei leitud

+ asustustiheduse suurenedes vastseperioodi pikkus suurenes

- asustustiheduse suurenedes vastseperioodi pikkus vähenes

³0 statistiliselt olulist erinevust madala ja kõrge asustustihedusega menetlusrühmade vahel ei leitud

+ asustustiheduse suurenedes suremus suurenes

- asustustiheduse suurenedes suremus vähenes

Puudub - töös ei olnud suremust uuritud

⁴+ tegemist on hulgisigiva liigiga

- tegemist ei ole hulgisigiva liigiga

⁵Osaliselt - liigile on väga oluline, et vast koorunud vastsed hakkaksid toituma võimalikult varajastel lehtedel ehk siis mõne päeva jooksul pärast pungade puhkemist

+ tegemist on efemeersel toiduressursil toituva liigiga

- tegemist ei ole efemeersel toiduressursil toituva liigiga

⁶+ tegemist on vabatahtlikult koonduva liigiga (vastseeas)

- tegemist ei ole vabatahtlikult koonduva liigiga (vastseeas)

* - uurimuses esines teatud määral näljaperioode

Kokkuvõte

Asustustiheduse mõju putukate elukäigule: kehasuuruse ja vastseea pikkuse reaktsiooninormid liblikalistel

Kehasuurus ja -vanus suguküpseks saamisel on kesksed elukäiguomadused, mis mõjutavad tugevalt isendite kohasust. Stressitingimustes kestab isendite kasvuperiood üldiselt pikemat aega, kuid sellest hoolimata jäävad isendid enamasti väiksemateks kui sobivates tingimustes kasvavad liigikaaslased. Seega valdavalt esineb erineva kvaliteediga keskkondade võrdluses negatiivne seos arenguaja ja kehasuuruse vahel ehk ilmnevad negatiivse tõusuga kehasuurust ja vastseperioodi pikkust siduvad reaktsiooninormid. Selliste seoste domineerimine on leitud näiteks toidukvaliteedi ja -koguse mõjusid uurides. Erandina on vastusena toiduhulga- ja kvaliteedi varieeruvusele leitud positiivse tõusuga kehasuurust ja vastseperioodi pikkust siduvate reaktsiooninormide esinemine parasitoididel ja teistel piiratud või lühiajalisel (efemeersel) ressursil toituvatel putukatel.

Looduses sageli eettulev, aga suhteliselt vähe tähelepanu pälvinud keskkonnamõju on populatsiooni asustustihedus. Selle mõju suund ja ulatus ei ole kindlalt teada, kuid mitmete üksikuurimuste tõttu, mis on leidnud positiivse tõusuga kehasuurust ja vastseperioodi pikkust siduvaid reaktsiooninorme, on alust arvata, et asustustiheduse näol ei ole tegemist tavapärase keskkonnamõjuga. Üksikuurimuste tulemusi kokkuvõtavad tööd asustustiheduse mõjude suuna ja ulatuse kohta elukäigutunnustele aga puuduvad.

Lisaks kehasuurusele ja vastseperioodi pikkusele võib asustustihedus mõjutada veel mitmeid elukäigutunnuseid nagu immuunvastus, värvus ja käitumine. Mõnede uuringute põhjal on alust arvata, et asustustihedus tekitab isendites ka biokeemilisi muutusi. Sihktiivalistel (tirtsused), mõnedel liblikatel ja ka muudel putukatel esineb tihedusest sõltuv faasipolüfenism morfoloogias, anatoomias, värvuses, paljunemises, füsioloogias, biokeemias, käitumises ja muudes aspektides. Asustustiheduse mõju võib sõltuda ka putuka elukäigust. Bakalaureusetöös on eraldi käsitletud asustustiheduse mõju hulgisigivatel, vabatahtlikult grupeeruvatel ja efemeersetest ressursidest toituvatel putukatel, kuna neil võiks eeldada kõrge asustustihedusega seotud kohastumusi.

Bakalaureusetöös koondati kokku asustustiheduse mõju liblikaliste nukukaalule ja vastseperioodi pikkusele uurivad üksikuurimused. Kokku leiti 25 tööd 20 liigi kohta. Positiivse tõusuga nukukaalu ja vastseperioodi pikkust siduv reaktsiooninorm, kus isendite

arenguaeg lühenes ning kehasuurus oli väiksem kõrgema asustustiheduse juures, esines viiel liblikaliigil viiest sugukonnast. Kolmel liigil kolmest sugukonnast ilmnes negatiivse tõusuga kehasuurust ja vastseperioodi pikkust siduv reaktsiooninorm – sellistel juhtudel kasvasid isendid kõrgemal asustustihedusel kauem, kuid saavutasid sellest hoolimata väiksema nukukaalu kui madalama asustustihedusel arenenud liigikaaslased. Nelja liigi puhul jäi tulemus ebaselgeks, kuna sama liiki käsitletud tööde puhul jõuti erinevale tulemusele. Asustustiheduse mõju suremusele ei olnud kõigis uurimustes kajastatud, kuid töödest, kus seda käsitletud oli, esines enamasti asustustiheduse suurenemisega ka suremuse kasv. Bakalaureusetöös leiti nukukaalu vähenemine asustustiheduse suurenemisel 13 liigil 20-st. Vastseperioodi pikkuse lühenemine suuremal asustustihedusel leiti viie eri liigi puhul viiest sugukonnast, kolmel liigil tuvastati suuremal asustustihedusel arenguaja pikenemine.

Hulgisigivate liikide seas esines suuremal asustustihedusel positiivse tõusuga vastseperioodi pikkust ja nukukaalu siduv reaktsiooninorm kolme liigil ning negatiivne seos leiti ühe liigi puhul. Vabatahtlikult vastsetena koonduvate liikidega tööde puhul esines positiivse tõusuga reaktsiooninorm kahe liigi puhul, negatiivse tõusuga reaktsiooninorm esines ühel liigil. Efemeersel toiduressursil toituvatel liikidel leiti üllatuslikult ühe töö puhul negatiivse tõusuga nukukaalu ja vastseperioodi pikkust siduv reaktsiooninorm ning ühe liigi puhul asustustiheduse mõju ei leitud. Kahe osaliselt efemeersel ressursil toituva liigi (i.k. *spring-feeders*) kohta käinud uurimuses leiti, et asustustiheduse suurenedes jäid isendid väiksemateks ning vastseperiood lühenes ühe liigi puhul.

Asustustiheduse mõjust tingitud positiivsete nukukaalu ja vastseperioodi pikkust siduvate reaktsiooninormide suurema osakaalu põhjusteks teiste keskkonnamõjudega võrreldes võib olla mitmeid põhjuseid. Sagedamini väljapakutud põhjusteks on toiduressursi piiratus ja/või nakkusohu ning röövlusriski (sh kannibalism) suurenemisest tulenev surve läbida kasvuperiood kõrge asustustiheduse juures võimalikult kiiresti ja vähenenud kehamõõtmete hinnaga.

Leitud tulemuste põhjal võib väita, et putukate vastus asustustiheduse mõjudele on tavapärasest keskkonnamõjust erinev, kehasuurust ja vastseperioodi pikkust siduvate positiivse tõusuga reaktsiooninormide kõrgema esindatuse tõttu. Sarnaselt tavapärasele stressivastusele jäävad isendid suurematel asustustihedustel kasvades väiksemateks, kuid tavapärasest erinevalt lüheneb tihti ka nende arenguaeg. Hulgisigivatel liblikaliikidel, kelle puhul võib eeldada tugeva valikusurve esinemist kõrge asustustihedusega kohastumisele, esines tendents suurema nukukaalu ja vastseperioodi pikkust siduvate reaktsiooninormide

proportsiooni suunas koondtulemusega võrreldes. Üllatuslikult ei leitud koondtulemusest suuremat positiivsete nukukaalu ja vastseperioodi pikkust siduvate reaktsiooninormide proportsiooni vabatahtlikult koonduvatel ja efemeersel ressursil toituvatel liblikaliikidel. Samas osutus liblikalistel asustustiheduse mõju uurivate tööde arv liiga väikseks selleks, et suuremaid üldistusi teha ning seetõttu tuleks asustustiheduse mõju uuringutega jätkata.

Summary

Effects of population density on insect life histories: reaction norms for age and size at maturity in lepidopterans

Age and size at maturity are central life history traits that have a profound influence on fitness of individuals. In stressful conditions insects and other organisms typically have a prolonged growing period, but still remain smaller than their conspecifics experiencing optimal growing conditions. The resulting reaction norms for age and size at maturity have a negative slope and because of their typical shape, they are termed as L-shaped reaction norms. L-shaped reaction norms are widespread as a response to various environmental effects from which the impacts of varying diet quality and quantity are the most well studied. However, as an exception, diet-induced reaction norms with a positive slope are common among parasitoids and other species inhabiting ephemeral resources.

Population density is highly variable and ubiquitous but clearly understudied environmental factor. As there are no recent attempts to synthesize the results of published case studies, the direction and magnitude of the population density effects on age and size at maturity remains unclear. However, there are both theoretical expectations and at least some experimental evidence suggesting that reaction norms with a positive slope could be common among population density induced reaction norms.

Beside of the age and size of maturity, population density is also known to impact several other life history traits such as immune response, colour, patterning and behaviour. There is also evidence suggesting that population density may have an effect on biochemical composition of individuals. Some orthopterans, lepidopterans and other insects exhibit density dependent phase polyphenism in morphology, anatomy, colour, patterning, reproduction, physiology, biochemical composition, behaviour and several other traits. Population density effects may also depend on life histories of the species. In the thesis population density effects are separately presented for species with eruptive population dynamics, in species that voluntarily aggregate in larval stage and in species inhabiting ephemeral resources.

This thesis summarizes the results of published case studies reporting the population density effects on pupal mass and duration of larval period in lepidopterans. Altogether 25 studies were found that investigated population density effects in 20 butterfly and moth species. Reaction norms having a positive slope with pupal mass and duration of larval period both decreasing in high population density treatments, were found in five lepidopteran species

belonging to five families. In contrast, three lepidopterans from three families showed reaction norms with a negative slope. In these species individuals reared in high density treatments had longer larval period, but still remained smaller as pupae than their conspecifics reared at lower densities. Results for four species remained contradictory as different studies investigating the same species found qualitatively different results. Mortality was not reported in all studies, but in those studies that investigated it, mortality tended to increase in higher compared to lower density treatments. In 13 lepidopteran species out of 20 pupal mass was reported to decrease with increasing population density. In five species from five families increased rearing density led to shortening of the larval period while the opposite pattern (increased duration of larval period as a response to higher population density) was observed in three lepidopteran species.

In species exhibiting eruptive population dynamics, reaction norms for age and size with a positive slope were observed in three lepidopteran species while reaction norms with a negative slope was detected in one species. In species that voluntarily aggregate in larval stage, reaction norms with a positive slope were detected in two species and reaction norms with a negative slope were found in one species. Surprisingly, in species that fully feed on ephemeral resources in the larval stage no reaction norms with a positive slope were detected whereas in one such species reaction norm with a negative slope was observed. However, two lepidopteran species that feed partly on ephemeral resources (spring feeders) showed reaction norms for age and size with a positive slope in one species.

There are several reasons proposed to explain higher proportion of density-induced positive reaction norms for age and size at maturity when compared to other environmental effects. From those the most frequently proposed causes are related to the selection pressure to minimize the duration of larval period in high population density environment with restricted food resources, high pathogen prevalence and/or high predation pressure.

The results indicate that population density effects on age and size at maturity in lepidopterans differ from several other environmental effects because of the higher proportion of reaction norms with a positive slope. In particular, as typical for stressful conditions, individuals tend to remain smaller at higher than at lower density, but untypically for environmental effects larval period often decreases in high density conditions. There was a tendency of increased proportion of reaction norms with positive slopes among species with eruptive population dynamics. This result was expected because of the presumably higher selection pressure in these species for evolving adaptations to live in high density

environments. Unexpectedly, however, no such pattern emerged among voluntarily aggregating species and in species feeding on ephemeral resources. Nevertheless, the number of case studies investigating population density impacts on age and size at maturity in lepidopterans is currently too low and further studies are required for meaningful interpretation.

Tänuavaldused

Sooviksin tänada oma juhendajat Toomas Esperki abistavate kommentaaride, vastutulelikkuse ning igakülgse abi eest. Samuti sooviksin teda tänada järjepideva tagasiside eest, mis oli väga suureks abiks töö valmimisel. Lisaks sooviksin tänada Tiit Tederit putukate stressivastuseid koondavaid töid sisaldavat andmebaasi kasutamise võimaldamise eest ning kirjanduse laenutamise eest.

Kasutatud kirjandus

Kasutatud kirjanduse vormistamisel kasutati eeskujuks ajakirja Functional Ecology.

- Agnew, P., Hide, M., Sidobre, C., & Michalakis, Y. (2002). A minimalist approach to the effects of density-dependent competition on insect life-history traits. *Ecological Entomology*, 27, 396–402. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2002.00430.x>
- Allen, P. E. (2010). Group size effects on survivorship and adult development in the gregarious larvae of *Euselasia chrysippe* (Lepidoptera, Riodinidae). *Insectes Sociaux*, 57, 199–204. <https://doi.org/10.1007/s00040-010-0068-3>
- Anderson, P., & Löfqvist, J. (1996). Asymmetric oviposition behaviour and the influence of larval competition in the two pyralid moths *Ephestia kuehniella* and *Plodia interpunctella*. *Oikos*, 76, 47-56. <https://doi.org/10.2307/3545747>
- Atterholt, A. L., & Solensky, M. J. (2010). Effects of Larval Rearing Density and Food Availability on Adult Size and Coloration in Monarch Butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Entomological Science*, 45, 366–377. <https://doi.org/10.18474/0749-8004-45.4.366>
- Barragan-Fonseca, K. B., Dicke, M., & van Loon, J. J. A. (2018). Influence of larval density and dietary nutrient concentration on performance, body protein, and fat contents of black soldier fly larvae (*Hermetia illucens*). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166, 761–770. <https://doi.org/10.1111/eea.12716>
- Bauerfeind, S. S., & Fischer, K. (2005). Effects of food stress and density in different life stages on reproduction in a butterfly. *Oikos*, 111, 514–524. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13888.x>
- Begon, M., J. L. Harper, and C. R. Townsend. (1986). Ecology, individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, Oxford, U.K.
- Blanckenhorn, W. U. (1999). Different growth responses to temperature and resource limitation in three fly species with similar life histories. *Evolutionary Ecology*, 13, 395-409. <https://doi.org/10.1023/A:1006741222586>
- Blanckenhorn, W. U. (2000). The Evolution of Body Size: What keeps organisms small? *The Quarterly Review of Biology*, 75, 385–407. <https://doi.org/10.1086/393620>
- Cameron, T. C., Wearing, H. J., Rohani, P., & Sait, S. M. (2007). Two-species asymmetric competition: Effects of age structure on intra- and interspecific interactions. *Journal of Animal Ecology*, 76, 83–93. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01185.x>
- Collaboration for Environmental Evidence. (2013). Guidelines for Systematic Review and

- Evidence Synthesis in Environmental Management. Version 4.2. Environmental Evidence: <http://environmentalevidence.org/wp-content/uploads/2014/06/Review-guidelinesversion-4.2-finalPRINT.pdf>
- Costa. J. T. (2018). The other insect societies: overview and new directions. *Current Opinion in Insect Science*, 28, 40-49. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.04.008>
- Davidowitz, G., Roff, D., & Nijhout, H. F. (2016). Synergism and Antagonism of Proximate Mechanisms Enable and Constrain the Response to Simultaneous Selection on Body Size and Development Time: An Empirical Test Using Experimental Evolution. *The American Naturalist*, 188, 499–520. <https://doi.org/10.1086/688653>
- Deng, A. L., Torto, B., Hassanali, A., & Ali, E. E. (1996). Effects of Shifting to Crowded or Solitary Conditions on Pheromone Release and Morphometrics of the Desert Locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Insect Physiology*, 42, 771-776.
- Dhar, J., Singh, H., & Singh Bhatti, H. (2015). Discrete-time dynamics of system with crowding effect and predator partially dependent on prey. *Applied Mathematics and Computation*, 252, 323-335. <https://dx.doi.org/10.1016/j.amc.2014.12.021>
- Dirsh, V. M. (1953). Morphometrical studies on phase of the Desert locust. *Anti-locust bulletin*, 16. Anti-locust research centre c/o British Natural History Museum.
- Dutta, S., Deka, M., & Devi, D. (2013). Impact of Crowding on Larval Traits and Silk Synthesis in Eri Silkworm. *Entomological News*, 123, 49–58. <https://doi.org/10.3157/021.123.0112>
- Elliot, S. L., & Hart, A. G. (2010). Density-dependent prophylactic immunity reconsidered in the light of host group living and social behavior. *Ecology*, 91, 65–72. <https://doi.org/10.1890/09-0424.1>
- Fantinou, A. A., & Tsitsipis, J. A. (1999). Effect of larval density on development and diapause of *Sesamia nonagrioides* (Lef.) (Lep., Noctuidae) under laboratory conditions. *Journal of Applied Entomology*, 123, 187–190. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.1999.00328.x>
- Fantinou, A. A., Perdikis, D. C., & Stamogiannis, N. (2008). Effect of larval crowding on the life history traits of *Sesamia nonagrioides* (Lepidoptera: Noctuidae). *European Journal of Entomology*, 105, 625–630. <https://doi.org/10.14411/eje.2008.084>
- Fescemyer, H. W. (1993). Influence of Phase Polymorphism on the Morphometric and Physiological Processes in Preparation for Insect Migration I. *Journal of Agricultural Entomology*, 10, 219-237.

- Fescemyer, H. W., & Hammond, A. M. (1988). Effect of Larval Density and Plant Age on Size and Biochemical Composition of Adult Migrant Moths, *Anticarsia gemmatalis* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae). *Environmental Entomology*, *17*, 213–219. <https://doi.org/10.1093/ee/17.2.213>
- Flatt, T., & Heyland, A. (2011). Mechanisms of Life History Evolution: The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-Offs. Oxford University Press, UK. (Kaudne viide)
- Flockhart, D. T. T., Martin, T. G., & Norris, D. R. (2012). Experimental Examination of Intraspecific Density-Dependent Competition during the Breeding Period in Monarch Butterflies (*Danaus plexippus*). *PLoS ONE*, *7*, e45080. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0045080>
- Gage, M. J. G. (1995). Continuous variation in reproductive strategy as an adaptive response to population density in the moth *Plodia interpunctella*. (1995). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *261*, 25–30. <https://doi.org/10.1098/rspb.1995.0112>
- Gibbs, M., Lace, L. A., Jones, M. J., & Moore, A. J. (2004). Intraspecific competition in the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*: Effect of rearing density and gender on larval life history. *Journal of Insect Science*, *4*:16. <http://www.insectscience.org/4.16>
- Gotthard, K. (2000). Increased risk of predation as a cost of high growth rate: An experimental test in a butterfly: Predation as a cost of high growth rate. *Journal of Animal Ecology*, *69*, 896–902. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00432.x>
- Gotthard, K. (2004). Growth Strategies and Optimal Body Size in Temperate Pararginiid Butterflies. *Integrative and Comparative Biology*, *44*, 471–479. <https://doi.org/10.1093/icb/44.6.471>
- Goulson, D., & Cory, J. S. (1995). Responses of *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae) to Crowding: Interactions with Disease Resistance, Colour Phase and Growth. *Oecologia*, *104*, 416–423. <http://www.jstor.org/stable/4221128>
- Harvey, J. A. (2005). Factors affecting the evolution of development strategies in parasitoid wasps: The importance of functional constraints and incorporating complexity. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *117*, 1–13. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2005.00348.x>
- Haukioja, E., Pakarinen, E., Niemelä, P., & Iso-Iivari, L. (1988). Crowding-triggered phenotypic responses alleviate consequences of crowding in *Epirrita autumnata* (Lep., Geometridae). *Oecologia*, *75*, 549–558. <https://doi.org/10.1007/BF00776419>

- Honěk, A. (1993). Intraspecific Variation in Body Size and Fecundity in Insects: A General Relationship. *Oikos*, 66, 483-492. <https://www.jstor.org/stable/3544943>
- Huang, X.-L., Xiao, L., He, H.-M., & Xue, F.-S. (2018). Effect of rearing conditions on the correlation between larval development time and pupal weight of the rice stem borer, *Chilo suppressalis*. *Ecology and Evolution*, 8, 12694–12701. <https://doi.org/10.1002/ece3.4697>
- Hunter, A. F., & Elkinton, J. S. (2000). Effects of Synchrony with Host Plant on Populations of a Spring-Feeding Lepidopteran. *Ecology*, 81, 1248–1261. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1248:EOSWHP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1248:EOSWHP]2.0.CO;2)
- Kause, A., Saloniemi, I., Morin, J.-P., Haukioja, E., Hanhimäki, S., & Ruohomäki, K. (2001). Seasonally varying diet quality and the quantitative genetics of development time and body size in birch feeding insects. *Evolution*, 55, 1992–2001. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb01316.x>
- Kivelä, S. M., & Välimäki, P. (2008). Competition between larvae in a butterfly *Pieris napi* and maintenance of different life-history strategies. *Journal of Animal Ecology*, 77, 529–539. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01371.x>
- Longson, C. G., & Joss, J. M. P. (2006). Optimal toxicity in animals: Predicting the optimal level of chemical defences. *Functional Ecology*, 20, 731–735. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2006.01148.x>
- Mbata, G. N. (1990). Studies on the intraspecific larval interaction in a laboratory culture of *Plodia interpunctella* (Hubner) (Lepidoptera: Pyralidae) on two food media. *International Journal of Tropical Insect Science*, 11, 245–251. <https://doi.org/10.1017/S174275840001064X>
- Miller, R. S. (1964). Larval Competition in *Drosophila Melanogaster* and *D. Simulans*. *Ecology*, 45, 132-148. <https://doi.org/10.2307/1937114>
- Nakahara, T., Horita, J., Booton, R. D., & Yamaguchi, R. (2020). Extra molting, cannibalism and pupal diapause under unfavorable growth conditions in *Atrophaneura alcinous* (Lepidoptera: Papilionidae). *Entomological Science*, 23, 57–65. <https://doi.org/10.1111/ens.12399>
- Nokelainen, O., Lindstedt, C., & Mappes, J. (2013). Environment-mediated morph-linked immune and life-history responses in the aposematic wood tiger moth. *Journal of Animal Ecology*, 82, 653–662. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12037>
- Ojala, K., Julkunen-Tiitto, R., Lindström, L., & Mappes, J. (2005). Diet affects the immune defence and life-history traits of an Arctiid moth *Parasemia plantaginis*. *Evolutionary*

- Ecology Research*, 7, 1153–1170.
- Pavlushin, S. V., Belousova, I. A., Chertkova, E. A., Kryukova, N. A., Glupov, V. V., & Martemyanov, V. V. (2019). The effect of population density of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Erebidae) on its fitness, physiology and activation of the covert nucleopolyhedrovirus. *European Journal of Entomology*, 116, 85–91.
<https://doi.org/10.14411/eje.2019.009>
- Pener, M. P., & Simpson, S. J. (2009). Locust Phase Polyphenism: An Update. *Advances in Insect Physiology*, 36, 4-66. [https://doi.org/10.1016/S0065-2806\(08\)36001-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2806(08)36001-9)
- Piesk, M., Karl, I., Franke, K., & Fischer, K. (2013). High larval density does not induce a prophylactic immune response in a butterfly: Immune response in a butterfly. *Ecological Entomology*, 38, 346–354. <https://doi.org/10.1111/een.12024>
- Plaistow, S. J., Lapsley, C. T., Beckerman, A. P., & Benton, T. G. (2004). Age and size at maturity: Sex, environmental variability and developmental thresholds. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271, 919–924.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2682>
- Price, P. W., Denno, R. F., Eubanks, M. D., Finke, D. L., & Kaplan, I. (2011). *Insect Ecology: Behavior, Populations and Communities*. Cambridge University Press. (Kaudne viide)
- Rommel, T., Davison, J., & Tammaru, T. (2011). Quantifying predation on folivorous insect larvae: The perspective of life-history evolution: quantifying predation on insect larvae. *Biological Journal of the Linnean Society*, 104, 1–18.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01721.x>
- Roff, D. (1992). *The evolution of life histories: Theory and analysis*. Chapman and Hall, UK. (Kaudne viide)
- Roff, D. (2002). *Life history evolution*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, USA.
- Rosa, E., van Nouhuys, S., & Saastamoinen, M. (2017). The more the merrier: Conspecific density improves performance of gregarious larvae and reduces susceptibility to a pupal parasitoid. *Ecology and Evolution*, 7, 10710–10720.
<https://doi.org/10.1002/ece3.3571>
- Ruohomäki, K., Klemola, T., Kaitaniemi, P., & Käär, M. (2003). Crowding-induced responses in a geometrid moth revisited: A field experiment. *Oikos*, 103, 489–496.
<https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12778.x>
- Sappington, T. W., & Showers, W. B. (1992). Lack of Translation of Density-Induced Morphological Polyphenism to Long-Duration Flight Behavior of Black Cutworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 85, 188–

194. <https://doi.org/10.1093/aesa/85.2.188>
- Schlichting, C. D., & Pigliucci, M. (1998). Phenotypic evolution: A reaction norm perspective. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, USA.
- Seidelmann, K. Luber, K., & Ferenz, H.-J. (2000). Analysis of Release and Role of Benzyl Cyanide in Male Desert Locusts, *Schistocerca gregaria*. *Journal of Chemical Ecology*, 26, 1897-1910.
- Shorey, H. H. (1973). Behavioral Responses to Insect Pheromones. *Annual Review of Entomology*, 18, 349–380. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.18.010173.002025>
- Silva, F. W. S., Viol, D. L., Faria, S. V., Lima, E., Valicente, F. H., & Elliot, S. L. (2013). Two's a Crowd: Phenotypic Adjustments and Prophylaxis in *Anticarsia gemmatalis* Larvae Are Triggered by the Presence of Conspecifics. *PLoS ONE*, 8, e61582. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061582>
- Smith, S. D. (1969). The effects of crowding on larvae of the meal moth, *Ephestia kühniella*. *Journal of Experimental Zoology*, 170, 193–204. <https://doi.org/10.1002/jez.1401700207>
- Speight, M. R., Hunter, M. D., & Watt, A. D. (1999). Ecology of insects: Concepts and applications. Wiley-blackwell, USA. (Kaudne viide)
- Stearns, S. C. (1992). The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, UK. (Kaudne viide)
- Tammaru, T., Esperk, T., & Castellanos, I. (2002). No evidence for costs of being large in females of *Orgyia* spp. (Lepidoptera, Lymantriidae): Larger is always better. *Oecologia*, 133, 430–438. <https://doi.org/10.1007/s00442-002-1057-7>
- Tammaru, T., Ruohomäki, K., & Montola, M. (2000). Crowding-Induced Plasticity in *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae): Weak Evidence of Specific Modifications in Reaction Norms. *Oikos*, 90, 171–181. <http://www.jstor.org/stable/3547120>
- Tanaka, S. (2005). Hormonal Control of Phase Polyphenism in Locusts. *Formosan Entomologist*, 25, 131-143. <https://doi.org/10.6661/TESFE2005014>
- Tanaka, S. (2006). Corazonin and locust phase polyphenism. *Applied Entomology and Zoology*, 41, 179–193. <https://doi.org/10.1303/aez.2006.179>
- Teder, T., Vellau, H., & Tammaru, T. (2014). Age and size at maturity: A quantitative review of diet-induced reaction norms in insects: reaction norms for age and size at maturity. *Evolution*, 68, 3217–3228. <https://doi.org/10.1111/evo.12518>
- Teuschl, Y., Reim, C., & Blanckenhorn, W. U. (2007). Correlated responses to artificial body

size selection in growth, development, phenotypic plasticity and juvenile viability in yellow dung flies. *Journal of Evolutionary Biology*, 20, 87–103.

<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01225.x>

Thiéry, D., Monceau, K., & Moreau, J. (2014). Larval intraspecific competition for food in the European grapevine moth *Lobesia botrana*. *Bulletin of Entomological Research*, 104, 517–524. <https://doi.org/10.1017/S0007485314000273>

Vellau, H., & Tammaru, T. (2012). Larval crowding leads to unusual reaction norms for size and time at maturity in a geometrid moth (Lepidoptera: Geometridae). *European Journal of Entomology*, 109, 181–186. <https://doi.org/10.14411/eje.2012.024>

Välimäki, P., & Kaitala, A. (2007). Life history tradeoffs in relation to the degree of polyandry and developmental pathway in *Pieris napi* (Lepidoptera, Pieridae). *Oikos*, 116, 1569–1580. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15733.x>

Välimäki, P., Kivelä, S. M., & Mäenpää, M. I. (2013). Temperature- and density-dependence of diapause induction and its life history correlates in the geometrid moth *Chiasmia clathrata* (Lepidoptera: Geometridae). *Evolutionary Ecology*, 27, 1217–1233.

<https://doi.org/10.1007/s10682-013-9657-8>

Wilson, K., & Cotter, S. (2009). Density-Dependent Prophylaxis in Insects. *Phenotypic Plasticity of Insects*. Science Publishers. <https://doi.org/10.1201/b10201-7>

Yang, F., Hu, G., Shi, J. J., & Zhai, B. P. (2015). Effects of larval density and food stress on life-history traits of *Cnaphalocrocis medinalis* (Lepidoptera: Pyralidae). *Journal of Applied Entomology*, 139, 370–380. <https://doi.org/10.1111/jen.12179>

Internetiallikad:

- 1) ONTARIO. (2016). Spring-feeding caterpillars. Integrated Pest Management for Apples, 310. <http://www.omafra.gov.on.ca/english/crops/facts/spcater.htm> (Kasutatud 15.02.2020)

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Kerli Kuusk,

1. Annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Asustustiheduse mõju putukate elukäigule: kehasuuruse ja vastseea pikkuse reaktsiooninormid liblikalistel”, mille juhendaja on Toomas Eskperk, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Kerli Kuusk

25.05.2020