

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

Kadri Kauts

ÖÖLIBLIKATE MITMEKESISUSE DETERMINANDID
METSAMAASTIKES

Bakalaureusetöö

Juhendaja: professor Toomas Tammaru

TARTU 2021

Infoleht

Ööliblikate mitmekesisuse determinandid metsamaastikes

Käesolev töö annab ülevaate ööliblikate liigilist mitmekesisust mõjutavatest teguritest parasvöötme metsades. Kuna ööliblikad on röövikuna peamiselt taimtoidulised ja spetsialiseeruvad sageli üksikutele taimeliikidele või -perekondadele, on nende mitmekesisus üldiselt seotud metsataimede liigirikkusega. Metsade killustumise tagajärjel vähenev metsaelupaikade pindala ja elupaikade sidususe kadumine mõjutab eelkõige metsaga tugevalt seotud liikide mitmekesisust, ent killustunud metsade servaalasid võivad koloniseerida ümbritsevast maastikust migreeruvad liigid. Samuti mõjutab ööliblikate mitmekesisust tugevalt metsamajandamine, eelkõige uuendusraied, mille tagajärjel liigirikkus järsult langeb ning metsaelupaikadele iseloomulikud puittaimedel toituvad liigid asenduvad rohhtaimedel toituvate ja avamaastikuliikidega. Edasist uurimist vajab erinevate mitmekesisuse determinantide suhteline tähtsus ning abiootiliste, sealhulgas mikroklimaatiliste tingimuste ja kiskluse mõju ööliblikate mitmekesisusele.

Märksõnad: *Lepidoptera*, ööliblikad, liigirikkus, mitmekesisus, metsamajandamine

Determinants of moth diversity in forest landscapes

This paper provides an overview of factors influencing the species diversity of forest moths in the temperate zone. As most moths feed on live plants and are often specialists of a few plant species or genera, their diversity is generally linked to the species richness of forest plants. Forest fragmentation leads to reduced habitat area and isolation from other habitats, which has a negative effect on the diversity of forest specialists; however, the edges of fragmented forest patches may be colonized by species from the surrounding landscape. Forest management, especially even-aged management has a strong effect on forest moth diversity, leading to a sharp decline in species richness and the replacement of forest specialists that feed on woody plants with open-habitat species and those feeding on herbaceous plants. The relative importance of single determinants of diversity and the effect of abiotic conditions, including microclimate, as well as the role of predation on moth diversity need further research.

Keywords: *Lepidoptera*, moths, species richness, diversity, forest management

SISUKORD

1. Sissejuhatus.....	4
2. Materjal ja meetodid	6
3. Ööliblikate mitmekesisuse determinandid	7
3.1. Elupaiga vahetu mõju.....	7
3.1.1. Taimestiku parameetrid	7
3.1.2. Elupaiga struktuur.....	10
3.1.3. Elupaigalaigu pindala ja kuju	12
3.2. Maastiku kontekst	13
3.3. Abiootilised mõjurid	15
4. Metsamajandamise mõju ööliblikate mitmekesisusele	17
4.1. Lokaalne mõju liigirikkusele.....	17
4.2. Muutused liblikakoosluse struktuuris	19
4.3. Häiringu mõju maastiku tasemel.....	20
5. Arutelu	21
Kokkuvõte.....	26
Summary	27
Tänuavaldused	28
Kasutatud kirjandus	29
Lisa 1. Ülevaattetabel käsitletud uurimustest	36

1. Sissejuhatus

Koosluste bioloogilise mitmekesisuse üldised seaduspärad ja determinandid on üheks kesksetest teemadest nii ökoloogias üldiselt kui ka kitsamalt looduskaitsebioloogia valdkonnas. Taksonoomilise mitmekesisuse kujunemise ja säilimise jaoks on lokaalsel tasandil peetud olulisteks esmajoones selgelt eristuvaid nišše, mis hõlmavad nii toiduressursse kui ka muid elupaika iseloomustavaid keskkonnaparameetreid, liigisiseseid ja liikidevahelisi interaktsioone ning ressursside kättesaadavust eri ajahetkedel (Shmida ja Wilson, 1985; Leibold ja McPeck, 2006).

Teine üldine ja korduvalt kinnitust leidnud bioloogilise mitmekesisuse seaduspära on liigirikkuse-pindala seos, mille kohaselt suureneb uuritava piirkonna pindala kasvades selle liigirikkus. Elupaiga tasemel on liigirikkuse pindalast sõltuv kasv piiratud piirkondliku liigifondiga (*species pool*) ja sõltub ka muudest teguritest nagu elupaiga parameetrid, häiringud või elupaikade sidusus (Lomolino, 2000). Kuna kooslused ei ole üldjuhul ümbritsevast keskkonnast isoleeritud süsteemid, mõjutab piirkondlikus liigifondis esindatud liikide esinemist ja jätkusuutliku populatsiooni püsimist uuritavas elupaigas maastiku kontekst, mis määrab liikide ja isendite metakoosluste sisest liikumist (Müller *et al.*, 2011).

Herbivoorsete ehk elusatest taimedest toituvate putukate mitmekesisus on üldiselt positiivses seoses taimede mitmekesisusega (Castagneyrol ja Jactel, 2012), mis nišierinevuste tõttu võib olla seletatav nii toiduressursi mitmekesisuse (Ebeling *et al.*, 2008; Haddad *et al.*, 2009; Kemp ja Ellis, 2017) kui ka taimestikust tuleneva struktuuralse heterogeensusega (Brose, 2003; Cuevas-Reyes *et al.*, 2004; Kemp ja Ellis, 2017). Samas peetakse võimalikuks sedagi, et nimetatud seos ei ole otsene, vaid nii taimede kui putukate mitmekesisus sõltub samadest keskkonnateguritest (Hawkins ja Porter, 2003; Axmacher *et al.*, 2009).

Looduslike elupaikade vähenemise ja killustumise kontekstis mõjutab herbivoorsete putukate mitmekesisust muude elupaiga biotiliste ja abiotiliste parameetrite kõrval elupaigalaikude suurus: sarnaselt muude putukatega (Bommarco *et al.*, 2010; Hill *et al.*, 2011) on herbivooride liigirikkus tugevalt seotud elupaigafragmentide pindalaga (Kruess ja Tschardtke, 2000; Rosetti *et al.*, 2017). Lisaks mõjutab putukate mitmekesisust negatiivselt üksikute elupaigalaikude isoleeritus (Collinge, 2000; Öckinger *et al.*, 2012b), ent seda võivad osaliselt kompenseerida ümbritseva maatriksi omadused nagu putukatele vajalike ressursside maakasutusest tulenev hulk (Öckinger *et al.*, 2012b) või sobilike ühenduskoridoride olemasolu (Collinge, 2000).

Seni on putukatele ja muudele selgrootutele metsamaastikes selgroogsetega võrreldes ebaproportsionaalselt vähe tähelepanu pööratud (Ober ja Hayes, 2010). Ometi on ööliblikatel metsa ökosüsteemis oluline roll selektiivsete herbivooride, tolmeldajate ja detriivooridena (Summerville ja Crist, 2004) ning paljude lindude, nahkhiirte ja väiksemate imetajate toiduessursina (Vaughan, 1997; Wilson *et al.*, 1999). Seetõttu on oluline selgitada välja nende mitmekesisuse kujunemise ja säilimise mehhanismid. Lisaks on ööliblikad potentsiaalselt sobilik indikaatoritakson metsa ökoloogilise seisundi hindamiseks, kuna nende kooslused on piisavalt mitmekesised ning reageerivad kiiresti keskkonna muutustele, automatiseeritud valguspüüniste abil on lihtne proove koguda ja vähemalt suurliblikad on üldiselt kergesti liigini määratavad (Kitching *et al.*, 2000).

Käesoleva bakalaureusetöö eesmärgiks on anda kirjandusel põhinev ülevaade võimalikest teguritest, mis parasvöötme metsades ööliblikate alfa-mitmekesisust mõjutavad, ja tuvastada küsimused, mida seni ei ole piisavalt uuritud. Kuna järgnevalt on autoril kavas uurida ööliblikate mitmekesisust Eesti majandusmetsades, on töö kõrvaleesmärgiks saada ülevaade valdkonnas kasutatavast uurimismetoodikast.

Liigilise mitmekesisuse väljendamiseks kasutatakse tavapäraselt alfa-, beeta- ja gamma-mitmekesisuse mõisteid. Whittakeri (1960) klassikalise jaotuse kohaselt tähistab alfa-mitmekesisus uuritava elupaigalaigu või koosluse liigirikkust, beeta-mitmekesisus aga väljendab elupaigalaikude või koosluste liigilise koosseisu muutumist vastavalt ökoloogilisele gradiendile. Gamma-mitmekesisus on uuritava piirkonna liigiline mitmekesisus, mis tuletatakse üksikute alade alfa-mitmekesisusest ning nende vahelisest beeta-mitmekesisusest. Järgnev ööliblikate mitmekesisuse ülevaade keskendub alfa-mitmekesisusele ehk determinantidele, mis määravad liblikate mitmekesisust elupaiga tasemel.

2. Materjal ja meetodid

Järgneva ülevaate aluseks olevate üksikuurimuste (*case studies*) leidmiseks viisin läbi otsingud andmebaasis ISI Web of Science, kasutades erinevaid kombinatsioone märksõnadest *Lepidoptera, moth, herbivore, richness, diversity, community, assembl**. Et piiritleda uurimusi metsaelupaikade tasemele, täiendasin otsinguid märksõnadega *forest**, *wood**, *fragment**. Lisaks töötasin läbi juba leitud artiklite kasutatud kirjanduse loetelud. Artiklitest valisin välja parasvöötmelistes metsades läbi viidud uurimused, milles käsitletakse alfa-mitmekesisuse seoseid elupaiga või maastiku omadustega. Käsitlusest jäid seega välja tööd, mille põhifookus on teatud piirkonna või biotoobi ööliblikate mitmekesisuse kirjeldamisel või erinevate mitmekesisuse mõõdikute omavahelisel võrdlemisel, samuti beeta-mitmekesisusele keskenduvad uurimused.

Teemat selliselt kitsendades leidsin 25 uurimust, millest 9 olid läbi viidud Euroopas ning 16 Põhja-Ameerikas. Neist 8 uurimust keskendusid metsamajandamise mõjule, eeskätt erinevate raierožimidega majandatavate alade ööliblikate liigirikkuse võrdlusele. Kõige rohkem uurimusi viidi läbi lehtpuu- või segametsades, ent kahes töös uuriti ka erinevaid biotoope ning üks viidi läbi okaspuumetsades. Valdavalt kasutati andmete kogumiseks valguspüüki, ent kahes uurimuses kasutati liblikakoosluse mitmekesisuse hindamiseks ka röövikute loendamist.

Mitmekesisuse mõõtudena on käsitletavates uurimustes kasutatud peamiselt liigirikkust ehk lihtsalt tuvastatud liikide arvu, aga ka erinevaid mitmekesisuse indekseid või paralleelset mitut mõõtu. Kui liigirikkus väljendab püütud liikide arvu, mida proovide võrreldavuse eesmärgil sageli ekstrapoleeritakse, siis mitmekesisuse indeksites on lisaks liigirikkusele arvestatud ka liikide suhtelist arvukust. Erinevad mitmekesisuse mõõdud kirjeldavad seega veidi erinevaid aspekte uuritava koosluse liigilises koosseisus, ent kuna käesoleva töö eesmärgiks on saada ülevaade ööliblikate mitmekesisuse üldistest seostest elupaiga ja maastiku parameetritega, käsitlen erinevaid mõõte kasutavaid uurimusi koos ning juhul, kui uurimuses kasutatud eri mõõdud on andnud erinevaid tulemusi, toon selle eraldi välja.

3. Ööliblikate mitmekesisuse determinandid

3.1. Elupaiga vahetu mõju

3.1.1. Taimestiku parameetrid

Kui uuritava ala bioloogiline mitmekesisus sõltub seal leiduvate nišside hulgast (Levine ja HilleRisLambers, 2009), võib eeldada, et mida suurem on metsa floristiline mitmekesisus, seda rohkematele ööliblikaliikidele see sobivat elupaika pakub. Kuna valdav enamus ööliblikaliikidest on herbivoorid (Bernays ja Chapman, 1994) ja sõltuvad vähemalt röövikustaadiumis sobiva toidutaimede esinemisest koosluses, on mitmes käsitletud uurimuses püütud seletada uuritava metsa ööliblikate mitmekesisuse varieerumist taimestiku parameetrite läbi.

Käsitletavates töodes on taimestiku parameetreid mõõdetud erinevalt: analüüsis on arvestatud kas kõigi ruutloenduse teel tuvastatud soontaimeliikide arvu või mitmekesisusega (Usher ja Keiller, 1998; Chaundy-Smart *et al.*, 2012; Root *et al.*, 2017; Uhl *et al.*, 2020), piiratud teadaolevalt röövikute poolt toiduks kasutatavate taimede liigirikkusega (Highland *et al.*, 2013) või arvestatud ainult puittaimi kui metsaööliblikate peamist toiduressurssi (Summerville ja Crist, 2004; Fuentes-Montemayor *et al.*, 2012; Tyler, 2020). Usun, et taimede koguliigirikkusega arvestamine annab elupaigas leiduvatest ressursidest kõige täielikuma ülevaate, kuid kui vaatlusaluses metsas kasvab palju selliseid taimi, mida ükski kohalik liblikaliik toiduks ei tarbi, esindavad nad analüüsimudelil müra, mis võib tegelikke seoseid varjata või nende tähtsust näiliselt vähendada. Kui piirata analüüsitava taimede hulka katsealalt püütud liblikaliikide teadaolevate toidutaimedega, tekib seevastu oht, et kirjanduses leiduvad sellekohased andmed on puudulikud, näiteks alahindavad oligo- või polüfaagide poolt kasutatavate toidutaimede spektrit. Kasutades röövikute toidutaimede hindamiseks meetodit, kus röövikud kasvatatakse laboris üles selle taimede peal, millelt nad leiti (Highland *et al.*, 2013), on tegelike toidutaimede hulga alahindamise tõenäosus veelgi suurem. Ainult puittaimede mitmekesisust arvestades on sarnane oht kaasata analüüsi liiga vähe tegureid – lisaks puittaimedel toituvatele liikidele esineb metsamaastikus ka selliseid liike, kes röövikustaadiumis toituvad rohhtaimedel, sammaldel, samblikel või metsakõdust.

Mitmes käsitletud uurimustest leiti, et uuritavatest elupaiga parameetritest korreleerub ööliblikate mitmekesisus kõige tugevamalt taimestiku koguliigirikkusega. Näiteks uurisid

Usher ja Keiller (1998) Inglismaal endisele põllumaale istutatud väikeste ja killustunud lehtpuu-, okaspuu- ja segametsade ööliblikakooslusi ning leidsid, et nii liblikate üldise liigirikkuse ja mitmekesisuse kui ka rangelt metsaliikide rohkuse esmane determinant oli taimestiku liigirikkus, samas kui puistu suuruse, kuju ja isoleerituse mõju oli väiksem. Autorid analüüsisid eraldi ka kahe arvukaimalt esindatud sugukonna, vaksiklaste (*Geometridae*) ja öölaste (*Noctuidae*) liigirikkust ning leidsid, et kui neist esimeste liigirikkust määras esmajoones samuti taimestiku liigirikkus, siis öölaste liigirikkuse varieerumist ei õnnestunud seletada ühegi kasutatud parameetriga. Arvestades aga vaksiklaste ja öölaste erinevat mobiilsust (Usher ja Keiller, 1998) ning uuritud puistute väikeseid mõõtmeid, on vaksiklased minu hinnangul suurema tõenäosusega vaatlusaluse metsa asukad, kelle liigirikkus peegeldab elupaiga parameetrite mõju. Öölased seevastu on võimelised elupaigalaikude vahel ja maatriksis laiemalt ringi lendama ja seega tuleks nende mitmekesisuse mustrite selgitamiseks analüüsida üksikust metsafragmendist suurema ala parameetreid.

Samuti uurisid Uhl jt (2020) Kirde-Itaalias kahel lähestikku paikneval, valdavalt männi- ja tammemetsaga kaetud alal ööliblikate mitmekesisuse seoseid kokku 14 kohaliku elupaiga ja ümbritsevat maastikku iseloomustava parameetriga ning leidsid kõige tugevama korrelatsiooni katseala puude, põõsaste ja rohttaimede liigirikkusega. Samas olid selles uurimuses leitud seosed üsna nõrgad ja valdav osa liblikate mitmekesisuse varieeruvusest jäi mõõdetud parameetritega seletamata, mis viitab uurimuses käsitlemata jäänud mõjurite rollile.

Lisaks küpsele puistule on taimestiku mõju liblikate liigirikkusele näidatud ka raiejärgse suksessiooni kontekstis. Root jt (2017) testisid USA läänerannikul metsa uuendamisel kasutatavate herbitsiidide mõju ja leidsid, et nende otsene mõju – mis võiks avalduda röövikute või valmikute surmamise läbi – liblikate liigirikkusele on võrdlemisi väike, vähendades liblikate liigirikkust kontrollalaga võrreldes maksimaalselt 12,5%. Ootuspäraselt vähendasid herbitsiidid aga katsealade taimestiku liigirikkust ja ohtrust. Kõige intensiivsema manustamisrežiimiga alal hävis enamus noortest lehtpuudest ja rohttaimedest, ehkki ka seal leiti kohati herbitsiididest puutumata jäänud laiike. Kuna korrelatsioon katseala taimestiku liigirikkuse ja arvukuse ning liblikate liigirikkuse vahel oli tugevam kui seos herbitsiidide kasutamise intensiivsuse ja liblikate liigirikkuse vahel, järeldasid autorid sellest, et taimestiku liigirikkus on oluline liblikate liigirikkuse determinant. Sarnaselt leidsid Chaundy-Smart jt (2012) põlengu- ja lageraiejärgsete noorendike liblikakooslusi võrreldes, et ööliblikate mitmekesisus ei sõltu mitte niivõrd eelnenud häiringu tüübist, vaid on seotud eelkõige katsealade taimestiku parameetritega.

Kuna valdav osa metsaelupaikadega tugevalt seotud ööliblikatest, nn metsaspetsialistid, toituvad röövikustaadiumis puittaimedel, on eraldi analüüsitud ka vaatlusaluses metsas kasvavate puude liigirikkust. Nii Fuentes-Montemayor jt (2012) kui ka Tyler (2020) leidsid, et puude liigirikkus on positiivses seoses ööliblikate liigirikkusega. Lisaks võib liigirikkust tugevalt mõjutada kohalike puuliikide osakaal metsas (Fuentes-Montemayor *et al.*, 2012).

Samas ei pruugi metsamaastike liblikate liigirikkuse seos taimestiku mitmekesisusega olla üheselt selge. Summerville ja Crist (2004) võrdlesid elupaiga kvantiteedi ja kvaliteedi osatähtsust liblikakoosluste determinandina kahes erinevas piirkonnas paiknevates killustunud lehtmetsades. Ühe piirkonna katsealadel oli >10 cm rinnasdiameetriga puude mitmekesisus peamine liblikate liigirikkuse determinant, ent teises ei leitud puude mitmekesisusel olulist seost ei liblikate koguliigirikkuse ega ka vaid röövikustaadiumis puittaimedel toituvate liikide arvu vahel.

Selline piirkondade vaheline erinevus võib viidata kas uurimuses käsitlemata jäänud tegurite mõjule või ka erinevustele regionaalses liigifondis. Samuti analüüsisid autorid küll eraldi puit- ja rohttaimedele spetsialiseerunud liike, ent mitte toitumisniši ulatust. Kui toidutaimede levik määrab eelkõige monofaagide või ka oligofaagide esinemist koosluses, ent generalistide jaotus ruumis on juhuslikum (Summerville *et al.*, 2006; Müller *et al.*, 2011), on võimalik, et kui ühes elupaigas domineerivad generalistidena eri taimedel toituvad liigid, korreleerub liblikate liigirikkus taimede liigirikkusega nõrgemini kui koosluses, kus on rohkem kitsalt spetsialiseerunud liike.

Sarnaselt ei leidnud Highland jt (2013) tugevat seost liblikate liigirikkuse ja mitmekesisuse ning röövikute toidutaimede liigirikkuse vahel. Vähemalt selle konkreetse uurimuse tulemusi tõlgendades on minu hinnangul aga oluline tähele panna, et autorid arvestasid toidutaimede hulka vaid need taimed, millelt eeluuringu käigus röövikuid leiti, ja võisid seega alahinnata potentsiaalselt toiduks kasutatavate taimeliikide hulka.

Samuti ei ole üheselt selge, kuidas mõjutab liblikate mitmekesisust toiduressursi kvantiteet. Ober ja Hayes (2010) leidsid, et segametsas on võrastiku tihedus liblikate mitmekesisusega tugevamas positiivses seoses kui taimestiku koguliigirikkus või eri rinnete liigirikkus eraldiseisvana. Autorite tõlgenduse kohaselt väljendab võrastiku tihedus toiduressursi kvantiteeti ning võimaliku seletusena pakkusid nad välja, et vähemalt uuritud piirkonnas on ülekaalus polüfaagsed liigid, kelle mitmekesisust teatud alal mõjutab – erinevalt mono- ja oligofaagidest – vähem eri nišside arv, mida taimestiku mitmekesisus väljendab, vaid see

sõltub rohkem saadaoleva toiduressursi kvantiteedist. Ka Uhl jt (2020) leidsid, et ööliblikate mitmekesisus kasvab vastavalt gradiendile kuivadest ja avatumatest elupaikadest varjuliste, niiskete ja toitainerikaste elupaikadeni ning seostasid seda taimse biomassi ehk toiduressursi kvantiteediga, aga ka tihedama võrastikuga metsa soodsama mikrokliimaga.

Ober ja Hayes (2010) analüüsisid ka liblikate liigirikkuse sõltuvust elupaiga parameetritest, ent seost võrastiku tihedusega ei leidnud. Ka herbitsiididega tehtud katses täheldasid Root jt (2017), et isegi kui hävitada enamust taimsest biomassist, piisab liblikate liigirikkuse alalhoidmiseks ka väikestest puutumata jäänud laikudest. Kuna herbivooridel liikidevahelist konkurentsi toiduressursi pärast pigem ei esine, pean seega tõenäoliseks, et taimne biomass ei määra liblikate liigirikkust, kuid see võib avaldada mõju mitmekesisuse indekseis ühe komponendina sisalduvale liikide suhtelisele arvukusele.

3.1.2. Elupaiga struktuur

Liblikate mitmekesisuse varieerumist on püütud seostada ka metsa struktuuriliste teguritega nagu puistu tihedus või rindelisisus. Mõnes uurimuses on näidatud, et võrastiku liituvus või alumiste rinnete tihedus mõjutab küll liblikakoosluste liigilist koosseisu (Summerville ja Crist, 2002, Summerville ja Crist, 2003), ent liigirikkuse kontekstis ei ole see statistiliselt oluline faktor. Uhl jt (2020) aga leidsid, et võrastiku tihedusel on liblikate mitmekesisusele kerge positiivne mõju ning eespool käsitletud Ober ja Hayes'i (2010) uurimuses oli võrastiku tihedus isegi liblikate mitmekesisuse esmane determinant. Ka Merckx jt (2012) näitasid, et mosaiikses metsamaastikus on suurliblikate liigirikkus looduslähedases tammemetsas suurem kui eri vanuses madalmetsades (*coppice* – kännu- või juurevõsust uuenenud lühikese raieringiga mets), ehkki madalmetsade taimestikku iseloomustavad liigirikkamad üleminekukooslused. Üheks võimalikuks selgituseks on tiheda võrastiku omadus reguleerida metsa mikrokliimat, eelkõige tasandades temperatuuride ekstreemumeid (Uhl *et al.*, 2020). Varases suksessioonijärgus madalmetsades seevastu leidub laiguti taimestikuta maapinda, mistõttu on selline maastik kiirgusliku jahtumise tulemusena öösiti madalama temperatuuriga ja ööliblikate jaoks lendamiseks ebasoodsam (Merckx *et al.*, 2012).

Rindelisisuse mõju liblikakooslustele on uurinud Thorn jt (2015) Saksamaal ühe- ja mitmerindeliste kuuse enamusega segametsades. Metsatüüpide vahel ei esinenud olulisi erinevusi liblikate liigirikkuses, küll aga leiti mitmerindelises metsas rohkem omnivoorseid

ning detrivoorset, üherindelises metsas seevastu rohkem sammaldest toituvaid liike. Pürenee mäestikust seevastu leidsid Luque jt (2007), et üherindelise majandusmets on kordades liigiväesem kui lähedal paiknev mitmerindelise mets.

Tulemuste tõlgendamise muudab keerulisemaks see, et mitmerindelise võib korreleeruda liigirikkama taimestikuga, mistap on raske eristada kummagi teguri rolli liblikate mitmekesisuse determinandina. Näiteks Luque jt (2007) uurimuses välja tulnud rindeliseusest sõltuvad liigirikkuse ja mitmekesisuse erinevused võisid minu hinnangul sama hästi või tõenäolisemalt tuleneda ka sellest, et mitmerindelise mets oli alumises rindes kasvavate lehtpuude tõttu heterogeensema taimestikuga kui võrreldav üherindelise okaspuumets. Lisaks piirdusid autorid vaid ühe püügipunktiga kummaski metsas, mis jätab liigselt ruumi juhuslikule varieerumisele. Samuti on mitmerindelise või tiheda põõsarindega metsas valguse leviraadius väiksem kui üherindelise mastimetsas, mis võib samuti tulemusi kallutada. Autorid mõõnsidki, et metsaistandikus sattus püünisesse mitmeid liike, kelle toidutaimi metsas ei leidunud – mis võib viidata sellele, et nende püünise valgus meelitas liblikaid ka väljastpoolt metsa piire.

Alustaimestu parameetritest võib liblikate liigirikkust positiivselt mõjutada see, kui metsaalune on kaetud rohttaimede või varisega, ning negatiivselt, kui alustaimestu koosneb sõnajalg- või sammaltaimedest või on metsaalune taimkatteta (Fuentes-Montemayor *et al.*, 2012). Summerville ja Crist (2003) viitavad, et alustaimestu võib liblikakoosluse mitmekesisust mõjutada puit- või rohttaimede spetsialiseerunud liikide vahekorra kaudu: nende uuritavates metsades oli mitmekesisema alustaimestuga metsas suurem osakaal liike, kes röövikuna toituvad rohttaimedel, ning seeläbi tõusis ala koguliigirikkus võrreldes väesema alustaimestikuga metsaga, kus domineerisid puittaimede spetsialiseerunud liigid.

Metsa struktuuri elemendina on üksikudel juhtudel käsitletud ka surnud puidu kogust häiringujärgses metsas (Chaundy-Smart *et al.*, 2012; Thorn *et al.*, 2014; Parrish ja Summerville, 2015), ent mõju liigirikkusele kas ei tuvastatud või oli see väga väike. Pean tõenäoliseks, et detrivoorsete liikide tagasihoidliku arvu tõttu avaldab surnud puidu hulk metsas liblikate koguliigirikkusele väikest mõju, ent suurendab funktsionaalset mitmekesisust, pakkudes sobivaid tingimusi röövikustaadiumis kõdupuidust toituvatele liikidele.

3.1.3. Elupaigalaigu pindala ja kuju

Üheks kõige üldisemaks ökoloogiliseks seaduspäraks peetud liigirikkuse-pindala seos (Lomolino, 2000) ennustab, et elupaiga pindala kasvades peaks suurenema seda asustavate liikide arv. Olenevalt elupaiga taimestiku parameetritest ja ümbritseva maastiku kontekstist või nende koosmõjust võib aga nimetatud seaduspära olla vähem universaalne (Lomolino, 2000). Kuna suure inimõju tõttu on parasvöötme metsaelupaigad sageli väikesed, killustunud või teistest elupaikadest isoleeritud, võib ka metsa suuruse mõju ööliblikate mitmekesisusele sõltuda koosmõjust teiste determinantidega.

Liigirikkuse-pindala seost metsamaastikes on näidanud Summerville ja Crist (2003) ning Fuentes-Montemayor jt (2012), kes leidsid vastavalt USAs ning Ühendkuningriigis, et killustunud maastikus paiknevate eri suurusega metsade pindala on positiivses seoses ööliblikate liigirikkusega. Elupaigalaigu suurus võib sealjuures olla olulisemgi determinant kui taimestiku mitmekesisus (Summerville ja Crist, 2003), ent vaid juhul, kui arvestatakse taimede koguliigirikkust ja mitte röövikute poolt toiduks kasutatavate taimeliikide arvu: antud uurimuses iseloomustas väiksemaid metsi suurem puittaimede mitmekesisus, ent eelkõige tüüpiliste servaliikide või häiringujärgset maastikku iseloomustavate puude arvelt, mida võrreldes metsa tuumala iseloomustavate puudega kasutab toiduks väiksem arv liblikaliike.

Metsa pindala võib avaldada erinevatele funktsionaalsetele rühmadele erinevat mõju. Ühes uurimuses on näiteks leitud, et liigirikkuse-pindala seos avaldub ainult puittaimedel toituvatel liikidel (Summerville ja Crist, 2004). Samuti võib elupaigalaigu suurus mõjutada eri toitumisspetsialiseerumisega liikide arvulist vahekorda, nii et pindala vähenedes suureneb ümbritsevast maastikust migreeruvate, rohttaimedel toituvate polüfaagide osakaal (Summerville ja Crist, 2003; Summerville ja Crist, 2004).

Elupaigalaigu suurus võib liblikate mitmekesisust mõjutada ka kohati keerulises koosmõjus teiste teguritega. Näiteks on elupaigalaigu suurus seda olulisem mitmekesisuse determinant, mida väiksem on taimestiku liigirikkus (Stireman *et al.*, 2014). Samuti on näidatud, et puistu pindala vähenemise negatiivset mõju suurliblikate liigirikkusele leevendab lähiümbruses paiknevate metsade suur osakaal (Fuentes-Montemayor *et al.*, 2012; Stireman *et al.*, 2014). Pisiliblikate korral sellist seost ei leitud (Fuentes-Montemayor *et al.*, 2012), nii et tõenäoliselt sõltub killustunud maastikus elupaiga suuruse mõju vähemalt osaliselt liikide elukäigutunnustest, eelkõige erinevast levimisvõimest. Seda näib kinnitavat ka Usheri ja

Keilleri (1998) leid, et puistu pindalal on statistiliselt oluline positiivne seos vaid vaksiklaste (*Geometridae*) liigirikkusega, ent liblikate koguliigirikkust ega ka vaksiklastest oluliselt liikuvamate öölaste (*Noctuidae*) liigirikkust elupaiga kvantiteet ei mõjuta.

Lisaks elupaiga suurusele võib liblikate mitmekesisust mõjutada ka metsa kuju, kuna kompaktsema kujuga puistus on vähem servaala ja seega protsentuaalselt rohkem tuumala kui tüüpilist metsaelupaika. Sellest johtuvalt võiks oodata, et kompaktsema kujuga metsades on suurem tüüpiliste metsaliikide arv. Seevastu koguliigirikkust ei pruugi servaala osakaal nii üheselt mõjutada, kuna putukate liigirikkusele on servaalal kui üleminekubiotoobil üldiselt positiivne mõju (De Carvalho Guimarães *et al.*, 2014). Usher ja Keiller (1998) ning Fuentes-Montemayor *et al.* (2012) leidsidki, et puistu kuju mõjutab vaid metsaelupaikadega tugevalt seotud liblikate liigirikkust. Püügipunkte omavahel võrreldes selgus lisaks, et metsa keskel oli metsaliikide arv ja isendite arvukus suurem kui servaaladel (Fuentes-Montemayor *et al.*, 2012; Slade *et al.*, 2013). Servaaladel seevastu võib suure tõenäosusega leiduda rohkem ümbritsevale maastikule iseloomulikke liike.

3.2. Maastiku kontekst

Metsade killustumisega kaasneb algselt ühtse elupaiga jagunemine väiksemateks, suurema servaalaga ja üksteisest eraldatud fragmentideks. MacArthuri ja Wilsoni klassikalist saarte biogeograafia teooriat rakendades on killustunud elupaiku käsitletud kui saarestikke, milles sobiva elupaiga laike ümbritseb isendite levimist ja uute elupaikade koloniseerimist takistav maatriks, kuigi viimasel ajal on hakatud sellist lähenemist pidama liialt lihtsustatuks ning lisaks isoleeritusele peetakse oluliseks ka maatriksi omadusi (Öckinger *et al.*, 2012a). Seega võib elupaikade killustumise mõju ööliblikatele lisaks eespool käsitletud suuruse ja servaala efektile sõltuda ka ümbritseva maastiku kontekstist ehk sellest, milline on elupaigalaiku ümbritsev maastik ja kui suure osa sellest moodustavad alternatiivsed elupaigad, elupaigalaikude vahelisest vahemaast ning sellest, kas metsi eraldavas maastikus paikneb ööliblikate liikumist soodustavaid maastikuelemente.

On näidatud, et killustunud metsade liblikakooslustes mõjutab ümbritseva maastiku metsasus eelkõige metsaspetsialiste ehk liike, kes toituvad puittaimedel (Summerville ja Crist, 2004; Schmidt ja Roland, 2006). Sealjuures võib killustumisel olla teatav läviväärtus: Schmidt ja Roland (2006) leidsid, et kui ümbritsevas maastikus on 200 meetri raadiuses kaetud metsaga

vähem kui 40%, hakkab liblikate liigirikkus langema, samas kui kuni selle lävendini püsib liigirikkus stabiilne või isegi tõuseb kergelt. Puittaimedel toituvate liikide mitmekesisus langes järsult, kui ümbritsevas maastikus leidis metsa alla 50%. Teiste liikide arv oli killustumisega aga nõrgemini seotud, vähenedes veidi alles siis, kui metsaga kaetus langes alla 30%. Seega mõjutab ümbritseva maastiku metsasus puudega seotud liike rohkem kui koguliigirikkus seda väljendab, ent seda maskeerib rohttaimedel toituvate või generalistidest liikide arvu stabiilsus või kerge suurenemine tänu juurdevoolule ümbritsevast maatriksist.

Uhl jt (2020) seevastu leidsid, et kuigi isoleeritud looduskaitsealadel korreleerus looduslike elupaikade, sealhulgas metsaelupaikade hulk 200 meetri raadiuses ümber katseala küll nõrgalt, aga siiski positiivselt ööliblikate mitmekesisusega, ei mõjutanud looduskaitseala tervikuna ümbritsev maastik liblikakooslusi. Võimalik, et nende uuritud süsteemis oli tegemist isoleeritud saare ja vaenuliku maatriksi mudeli näitega, kuna ala ümbritsesid peamiselt suured põllud, tööstusalad ja muud intensiivse inimtegevusega maastikud, mis võivad toimida efektiivse levimisbarjäärina.

Omaette küsimus on, kui suur on ümbritseva maastiku mõjuraadius. Erinevates uurimustes on maastiku konteksti analüüsitud alates lähiümbrusest 200–250 meetri raadiuses (Schmidt ja Roland, 2006; Fuentes-Montemayor *et al.*, 2012; Uhl *et al.*, 2020) kuni ööliblikate levikupiiriks peetava 3–5 km raadiuseni (Fuentes-Monetmayor *et al.*, 2012; Stireman *et al.*, 2014). Näib, et ka see erineb olenevalt liikide elukäigutunnustest: Schmidt ja Roland (2006) leidsid, et puudest sõltuvad ehk röövikuna puittaimedel, lehekõdul või samblikel toituvad liigid reageerisid metsa killustumisele tugevalt juba 200 meetri raadiuses, samas kui liikide puhul, kes röövikuna toituvad rohttaimedel, avaldus kerge mõju alles 400 meetri raadiuses. Kuna arboreaalsete liikide seas oli konkreetses uurimuses arvukaim rühm tagasihoidliku levimisvõimega vaksiklased, võiks siit järeldada, et liikide levimisvõimest oleneb ka see, millisel ruumiskaalal killustumine määravaks osutub. Sarnaselt leidsid Fuentes-Montemayor jt (2012), et metsa osakaal ümbritsevast maastikust avaldab suurliblikatele kõige tugevamat mõju lähiümbruses (250–500 meetri raadiuses), ent lisaks on tüüpiliste metsaliikide korral mõju tuvastatav ka kuni 1500 meetri raadiuses. Vähemobiilsete pisiliblikate liigirikkus hakkas aga järsult langema juba metsa isoleerituse suurenedes 100 meetri raadiuses.

Eelnevast nähtub, et metsa isoleeritus teistest elupaigalaikudest on seda olulisem faktor, mida väiksem on liikide mobiilsus. Mobiilsus omakorda on seotud teiste elukäigutunnustega nagu toitumine: täiskasvanuna toituvad liigid ning need, kes röövikuna toituvad puudel või

põõsastel, on mobiilsemad võrreldes röövikustaadiumis rohttaimedel toituvate liikide ning täiskasvanuna mitte toituvate liikidega (Slade *et al.*, 2013). Isoleeritud elupaigalaikude vahel liikumist võivad lihtsustada potentsiaalselt astmelaudadena kasutatavad hekid, üksikud puud või puuderühmad, mis võib selgitada metsa isoleerituse mõju puudumist mõnes uurimuses (Usher ja Keiller, 1998).

Ometi ei pruugi ka mobiilsed metsaelupaikade spetsialistid olla varmad kasutama levimiseks astmelaudu, mis paiknevad avatud maastikus. Nimelt näitasid Slade jt (2013) ööliblikate märgistamise katses, et astmelaudu või ühenduskoridore kasutavad pigem metsaga keskmiselt või nõrgalt seotud liigid, samas kui metsaspetsialiste püüti puistulaikude vahelises maatriksis paiknevateelt hekkidelt ja üksikutelt puudelt väga harva. See võiks viidata sellele, et metsaga tugevalt seotud liikide jaoks on sobivate elupaikade vahelise avamaastiku läbimine raskendatud ka juhul, kui seal leidub puuderibasid või üksikuid puud, ning metsade edasine killustumine võib ohustada vähemalt metsaspetsialistide, eriti suuremat elupaika vajavate mobiilsemate liikide mitmekesisust. Kui metsaelupaiga suurus ja metsade osakaal ümbritsevas maastikus on olulised eelkõige metsaspetsialistidele ning astmelaudu kasutavad pigem erinevates elupaigatüüpides hakkama saavad liigid (Summerville ja Crist, 2004), võib elupaikade killustumine viia sarnaselt elupaiga suuruse vähenemisele ka koguliigirikkuse säilimise korral selleni, et tüüpiliste metsaliikide arvult suureneb koosluses ubikvistide osakaal.

3.3. Abiootilised mõjurid

Abiootiliste tegurite mõju ööliblikate mitmekesisusele on parasvöötme metsades seni vähe uuritud. Üksikud uurimused on aga tuvastanud, et kõrgus merepinnast on liblikate liigirikkusega negatiivselt seotud (Ober ja Hayes, 2010; Highland *et al.*, 2013; Thorn *et al.*, 2014; Root *et al.*, 2017) ja see võib liigirikkust mõjutada enamgi kui taimestiku parameetrid (Ober ja Hayes, 2010; Highland *et al.*, 2013; Root *et al.*, 2017). Mehhanisme, mille läbi see mõju avaldub, parasvöötmes seni detailsemalt uuritud ei ole, ent herbivoorsete putukate liigirikkuse languse võimalike põhjustena kõrguse kasvades on mujal välja toodud nii elupaiga pindala vähenemist ja ebasoodsamaid abiootilise keskkonna tingimusi, eelkõige temperatuuri langust, kui ka läbi taimestiku avalduvat mõju ehk primaarproduktiooni ja toiduresursside mitmekesisuse vähenemist (Lawton *et al.*, 1987).

Sarnaselt ei ole seni otseselt uuritud seda, kuidas mõjutab ööliblike mitmekesisust metsa mikrokliima, ehkki täheldatud mustrite võimaliku selgitusena on sellele viidatud (Forkner *et al.*, 2006, Merckx *et al.*, 2012, Uhl *et al.*, 2020). Kuna aga mikroklimaatilised tegurid on seotud biotiliste determinantidega nagu võrastiku liituvus, aga ka metsa struktuuriline heterogeensus (Ehbrecht *et al.*, 2019), mis omakorda võib korreleeruda taimestiku liigilise mitmekesisusega, on keeruline tuvastada üksikute parameetrite mõju ööliblikele. Samuti sõltub püüniste efektiivsus tugevalt meteoroloogilistest näitajatest, eelkõige temperatuurist (Yela ja Holyoak, 1997), mis omakorda raskendab mikrokliima kui ööliblike mitmekesisuse determinandi uurimist.

Ühes uurimuses (Truxa ja Fielder, 2012) on käsitletud ka perioodiliste üleujutuste mõju ööliblike mitmekesisusele lammimetsades. Kolmes erinevas lammimetsas üleujutustest puutumata jäävaid ning regulaarselt üleujutatavaid alasid võrreldes selgus, et üleujutusrežiim avaldas mõju vaid röövikustaadiumis maapinna lähedal arenevate liikide mitmekesisusele, kuid üleujutuste positiivne või negatiivne seos mitmekesisusega sõltus vaadeldavast piirkonnast. Ehkki taimestiku parameetreid autorid eraldi ei analüüsinud, viitab see sellele, et piirkondade vahelised erinevused eelkõige maapinnalähedases taimestikus on lammimetsades olulisemad liblikakoosluste determinandid kui üleujutused.

4. Metsamajandamise mõju ööliblikate mitmekesisusele

Metsaökosüsteemides on metsaraie looduslike häiringute nagu metsapõlengute kõrval olulisim häiringu tüüp, mistõttu on seda ka kõige rohkem uuritud. Parasvõotmes on metsamajandamise mõju uuritud Ameerika Ühendriikide laialemas mastaabis metsades. Saadud tulemustele tugineb ka alljärgnev ülevaade.

4.1. Lokaalne mõju liigirikkusele

Metsaraie muudab järsult elupaiga omadusi, mis võib viia 30–40%-lise (Summerville, 2011) või isegi 50%-lise (Parrish ja Summerville, 2015; Summerville ja Marquis, 2017) ööliblikate liigirikkuse languseni raiele järgneval aastal. Lühiajaliste lokaalsete muutuste ulatust on seostatud häiringu intensiivsusega ehk sellega, kui suur osa biomassist raietegevuse käigus alalt eemaldatakse. Erinevate raieeriimide mõju võrreldes on näidatud, et liblikate liigirikkus langeb kõige järsemalt uuendusraie korral, millega eemaldatakse langilt kuni 100% esimese ja teise rinde puudest (Summerville, 2011; Murray *et al.*, 2017; Summerville ja Marquis, 2017) ning mõju on sarnane nii röövikutele kui ka valmikutele (Summerville ja Marquis, 2017). Kui aga näiteks turberaiega raiutakse välja ligikaudu 15% puudest, säilib liblikate liigirikkus vaid veidi madalamal tasemel kui täiesti majandamata kontrollpiirkonnas (Summerville, 2011). Samuti leidsid Murray jt (2017), et turberaie järgselt langes liblikate liigirikkus vähem kui häilraie järel.

Liigirikkuse kõrval võimaldab häiringu mõju kirjeldada liblikakoosluste säilenõtkus (*resilience*) ehk liigilise koosseisu taastumine või lähenemine häiringueelsele tasemele. Summerville ja Marquis (2017) näitasid, et ka koosluste säilenõtkuse saab reastada vastavalt häiringualt eemaldatud biomassi hulga: kuue aastaga jõudsid häiringueelsele seisundile kõige lähemale liblikakooslused turberaie alal, kust eemaldati 10–15% järelkasvust, järgnesid häilraiega külgnevad alad, kus teostati üksikute puude valikraiet, häilraie, kust raiuti välja 90–100% esimesest ja teisest rindest, ja kõige väiksem säilenõtkus oli liblikakooslustel lageraie aladel, mille korral hävines 100% esimesest ja teisest rindest.

Häiringu intensiivsusest sõltub ka see, kui kiiresti liigirikkus pärast metsaraiet taastub. On näidatud, et kolme aasta jooksul võib väikesel alal läbi viidud turberaie korral liigirikkus

taastuda peaaegu häiringueelsele tasemele, samas kui intensiivsema raieržiimi korral, millega eemaldatakse 80%–100% puudest, jääb liigirikkus vähemalt sel perioodil püsivalt madalale tasemele võrreldes häiringueelse aasta ja kontrollalaga (Summerville, 2013). Sama tendents on täheldatav ka oluliselt pikema aja lõikes: Summerville ja Crist (2002) näitasid, et ka umbes 25 aastat pärast viimaseid metsaraieid oli liblikate liigirikkus lageraiest taastuval alal ligikaudu 30% madalam võrreldes majandamata kontrollaladega, samas kui valikraie alal oli väike erinevus tuvastatav vaid suve alguses, suve lõpu koosluse liigirikkus seevastu oli võrreldav kontrollalaga.

Metsaraie mõju liblikate liigirikkusele saab vähemalt osaliselt seletada muutustega röövikute toidutaimede kättesaadavuses (Summerville ja Crist, 2002). Kuna toidutaimede mitmekesisus on üks esmaseid ööliblikate liigirikkust mõjutavaid tegureid, on ootuspärane, et liblikakooslused reageerivad kõige tugevamalt lageraiele, millega eemaldatakse alalt peaaegu kõik või kõik puud, jättes seega ülemiste rinnete puudel, samblikel või metsakõdul toituvad liigid sobivatest toiduressurssidest ilma. Lisaks on välja pakutud, et raie tagajärjel avatumaks muutuval alal teiseb mikrokliima (Forkner *et al.*, 2006). See võib selgitada liigirikkuse muutusi vähemintensiivsete raietüüpide korral, mis taimestiku mitmekesisust tingimata ei mõjuta. Metsaraie võib avaldada mõju ka läbi intensiivsema kiskluse avatumas maastikus (Forkner *et al.*, 2006; Summerville ja Marquis, 2017) või raiest puutumata jäänud taimede lehtede keemilise koostise muutuste (Forkner ja Marquis, 2004).

Seni ei ole parasvöötme metsades eraldi tähelepanu pööratud sellele, kas raielangi suurusel võiks oleneda häiringu mõju liblikakooslustele. Samas näitasid Summerville ja Marquis (2017), et nii väiksematel (0,5–2,4 ha) aladel teostatud häilraietel kui ka suuremate lankidega lageraietel oli väga sarnane mõju. On ka näidatud, et puuderühmade kaupa teostataval valikraiel (*group-selection cuts*) on liblikate liigirikkusele lageraiega võrreldav mõju (Summerville, 2011). See viitab sellele, et vähemalt lühiajalise mõju kontekstis on metsaraie ruumiline ulatus vähem oluline tegur kui häiringu intensiivsus. Tasuks uurida, mil määral mõjutab raielangi suurus seda, kuidas ümberkaudsetelt aladelt pärit liigid ala häiringujärgselt taasasustavad.

4.2. Muutused liblikakoosluse struktuuris

Lisaks taksonoomilisele mitmekesisusele mõjutab metsaraie funktsionaalset mitmekesisust, eelkõige eri tüüpi toidutaimedele spetsialiseerunud liikide arvulisi vahekordi. Kui röövikustaadiumis puittaimedel toituvate liikide arv metsaraie järel tüüpiliselt langeb, siis rohttaimedel toituvate ööliblike liigirikkus võib isegi suurenda (Summerville, 2011). Uuendusraie järgselt kaotavad oma toidubaasi puittaimede lehtedele või metsakõdule spetsialiseerunud liigid ning ala võivad koloniseerida puudest kiiremini taastuvatel rohttaimedel generalistidena toituvad liigid (Summerville ja Marquis, 2017). Samuti võib intensiivne metsaraie luua sobivaid elupaiku avatud metsamaastikke eelistavatele liikidele, näiteks karuslastele (*Arctiidae*) (Parrish ja Summerville, 2015).

Seega võib koosluses toimuda eri funktsionaalsetesse rühmadesse kuuluvate liikide asendumine, mida pelgalt taksonoomilise liigirikkuse mõõtmine kirjeldada ei võimalda. Mõju võib kesta kauemgi kui puurinde taastumiseks kuluv aeg võiks ennustada: ka 25 aastat hiljem on lageraiest taastuvatel aladel täheldatud oluliselt madalamat puittaimedel ja seentel, samblikel ja sammaldel toituvate ning detriivoorsete liikide mitmekesisust võrreldes viimase 50–100 aasta jooksul raiumata metsaga, samas kui erinevatest taimsetest ressurssidest toituvate generalistide ja rohttaimedel toituvate liblike liigirikkus alade vahel ei erinenud (Summerville ja Crist, 2002).

Häiringu mõju võib olla tuvastatav ka sugukondade suhtelise arvukuse tasemel. Troopikas on näidatud, et arvuliselt võimaldab häiringu intensiivsust kirjeldada kindlate sugukondade vahekord, mille alusel on tuletatud niinimetatud häiringu indeks:

$$100 \times \text{Geometridae}/(\text{Arctiidae} + \text{Noctuidae}),$$

mille madalam väärtus väljendab intensiivsemat häiringut (Kitching *et al.*, 2000). Ka Summerville'i (2011) esitatud andmetest nähtub, et ehkki pärast metsaraiet langes kõigi sugukondade liigirikkus, oli langus kõige väiksem öölaste (*Noctuidae*) liikide osas, seevastu enam vähenes vaksiklaste (*Geometridae*), karuslaste (*Arctiidae*) ja tutlaste (*Notodontidae*) liigirikkus. Oleks huvitav testida, kas ka parasvöötmes on võimalik kasutada metsaraie mõju hindamiseks seda või sarnast universaalset indeksit.

4.3. Häiringu mõju maastiku tasemel

Metsamajandamise mõju ei piirdu ainult raielangiga, vaid laieneb ka ümbritsevasse maastikku. Seni on uuritud metsaraie mõju raiesmikuga külgnevas metsas mõnesaja meetri raadiuses. Näiteks Summerville (2014) võrdles eri võtetega majandatud aladest 100 meetri kaugusel asuvatel katsealadel ööliblikate liigirikkuse varieerumist nelja aasta jooksul pärast toimunud raiet. Selgus, et lähedal toimunud metsaraie muudab külgnevate alade liblikakooslused ebastabiilsemaks ja vastuvõtlikumaks stohhastilistele teguritele: raie lähiümbruses olid aastate vahelised ööliblikate liigirikkuse kõikumised ligi poole suuremad võrreldes kontrollalaga, mille lähiümbruses metsa ei olnud majandatud. Samuti on näidatud, et metsaraie järgselt väheneb liigirikkus ka raiesmikust ligi 200 meetri kaugusel paiknevatel kontrollaladel (Summerville, 2011).

Põhjused, miks metsaraie lähedasi alasid mõjutab, ei ole päris selged. On arvatud, et põhjuseks võivad olla muutused puulehtede keemilises koostises (Forkner ja Marquis, 2004). Samuti võib servaeft mõjutada liblikakooslusi läbi suurenenud kiskluse surve, kuna on näidatud, et lindude ründed röövikutele on servaaladel intensiivsemad (Barbaro *et al.*, 2012). Lisaks võib välja tuua servaalade teisenenud mikrokliimaatilised tingimused, näiteks suuremad temperatuuri kõikumised ja muutused tuule tugevuses, mis on täheldatavad kuni 100 meetri kauguseni metsaservast (De Frenne *et al.*, 2021).

Lisaks lähiümbrusele põhjustab metsaraie laiema maastiku kontekstis algselt ühtse elupaiga killustumist, vähendades elupaikade suurust ja tekitades kunstlikult juurde servaala. Erinevalt peatükis 3.2. käsitletud juhtudest, kus metsaelupaiku ümbritsesid peamiselt põllumaad ja muud tugeva inimõjuga maastikud, on raiesmike korral aga reeglina tegu ajas taastuva kooslusega. Väärrib edasist uurimist, kuidas mõjutab ööliblikate gamma-mitmekesisust heterogeenne metsamaastik, kus vahelduvad eri suktsessioonistaadiumis alad, mis teoreetiliselt võiksid pakkuda sobivaid tingimusi erinevate elupaiganõudlustega metsaliikidele, ning kas raiesmik võiks kujutada endast levimisbarjääri metsaelupaikade liikidele.

5. Arutelu

Käsitletud uurimustest on selgunud, et parasvöötme metsades on ööliblikate liigirikkus üldiselt positiivses seoses metsataimede mitmekesisuse, puistu pindala ja ümbritseva maastiku metsasusega ning negatiivses seoses häiringu intensiivsusega. Taimestiku parameetritest mõjutab ööliblikaid nii kõigi soontaimede (Usher ja Keiller, 1998; Root *et al.*, 2017; Uhl *et al.*, 2020) kui ka ainult puittaimede kui metsaliikide peamise toiduresursi mitmekesisus (Summerville ja Crist, 2004; Fuentes-Montemayor *et al.*, 2012; Tyler, 2020). Samas on leitud, et seos taimestiku ja liblikate mitmekesisuse vahel võib olla ka nõrk või sootuks puududa (Summerville ja Crist, 2004; Ober ja Hayes, 2010; Root *et al.*, 2017; Uhl *et al.*, 2020).

Üheks potentsiaalseks selgituseks võib olla vaid puittaimede või kirjandusest teadaolevate röövikute toidutaimedega arvestamine, mistõttu ei kajasta need piisavas ulatuses elupaika asustavate liblikate toiduresursse, või vastupidi – selliste taimeliikide rohkus, mida liblikad toiduks ei tarvita. Teine võimalik põhjus, miks taimede ja herbivoorsete putukate liigirikkus ei pruugi alati tugevalt korreleeruda, on generalistina erinevatel taimedel toituvate liikide suur arv (Shinohara ja Yoshida, 2021), kuna taimeliikide arv määrab esmajoones kitsalt spetsialiseerunud liikide esinemise koosluses.

Elupaikade killustumisel mõjutab liblikate mitmekesisust lisaks floristilisele mitmekesisusele elupaigalaikude suurus ja neid ümbritsev maastik. Elupaigalaigu pindala vähenemisel võib ööliblikate mitmekesisus langeda (Summerville ja Crist, 2003; Fuentes-Montemayor *et al.*, 2012), ent sõltuvalt liikide levimisvõimest võib seda kompenseerida lähiümbruses leiduvate metsade osakaal ümbritsevast maastikust (Usher ja Keiller, 1998; Fuentes-Montemayor *et al.*, 2012; Stireman *et al.*, 2014). Elupaigalaigu suurus ja ümbritseva maastiku metsasus mõjutab enam väiksema levimisvõimega taksoneid ning metsaelupaikadele tugevalt spetsialiseerunud liike (Fuentes-Montemayor *et al.*, 2012), kes ei pruugi aga isegi piisava lennuvõime korral kasutada levimiseks elupaigalaikude vahelises maastikus paiknevaid astmelaudu (Slade *et al.*, 2013). Seega väheneb väikestes ja isoleeritud metsaelupaikades ööliblikate mitmekesisus eelkõige metsaspetsialistide arvelt, kuid seda võib osaliselt kompenseerida elupaigageneralistidest liblikate liigirikkuse stabiilsus ja servaalasid koloniseerivate rohttaimedel toituvate liikide arvu suurenemine.

Metsamajandamisest tulenevaid muutusi liblikate mitmekesisuses saab seostada nii toiduresursi mitmekesisuse vähenemise kui ka muutustega elupaiga struktuuris. Raietegevuse

negatiivne mõju liblikate liigirikkusele on seda suurem (Summerville, 2011; Murray *et al.*, 2017; Summerville ja Marquis, 2017) ja liblikakoosluse taastumine häiringueelsele tasemele seda aeglasem (Summerville ja Crist, 2002; Summerville, 2013), mida intensiivsem on häiring, sõltudes raiutud puude protsentuaalsest osakaalust. Samuti laieneb intensiivse metsamajandamise negatiivne mõju ka raiesmikkega külgnevatele metsaaladele vähemalt paarisaja meetri ulatuses (Summerville, 2011; Summerville, 2014), mis vähemalt osaliselt võib olla seletatav servaepektiga.

Raie avaldab negatiivset mõju eelkõige puudest sõltuvatele liikidele, ent võib luua soodsaid tingimusi avamaastikke eelistavatele ning rohttaimede spetsialiseerunud liikidele (Summerville, 2011; Parrish ja Summerville, 2015; Summerville ja Marquis, 2017). Üldise liigirikkuse vähenemise kõrval toimub raiejärgses koosluses liikide asendumine, mille käigus suureneb metsaelupaikade spetsialistide arvult rohttaimetoiduliste ning generalistidest liikide osakaal, mis võib olla pikaajalisem kui taimestiku liigilise koosseisu taastumine (Summerville ja Crist, 2002). Kuna kehvema levimisvõimega sugukonnad, näiteks vaksiklased (*Geometridae*) on häiringule eriti tundlikud (Kitching *et al.*, 2000), võib häiringu järel ala taasasustamine sõltuda lisaks toiduressursside taastumisele ka liikide levimisvõimest.

Kokkuvõtvalt võib praeguste teadmiste pinnal seega järeldada, et toiduressursside esinemine uuritavas elupaigas on valdavalt herbivoorsete ööliblikate jaoks üks olulisemaid keskkonnafiltreid, mis määrab ala sobivuse elupaigaks. Uuritava ala taimestiku mitmekesisus ei pruugi siiski olla üksüheses seoses liblikate poolt toiduks kasutatavate taimeliikidega, mistõttu ei saa taimestiku üldist liigirikkust pidada metsaliblikate mitmekesisuse mehhanistlikuks determinandiks. Toidutaimede olemasolu kõrval mõjutab metsaelupaikadele spetsialiseerunud ööliblikaid elupaigalaigu suurus ja selle paiknemine maastikus, kuna väiksemad ja isoleeritud populatsioonid on tundlikumad arvukuse juhuslikule kõikumisele. Lokaalse väljasuremise järel võib ala taasasustamine oleneda nii lähimate alternatiivsete elupaikade kaugusest ja sobilike ühenduskoridoride olemasolust kui ka liikide levimisvõimest.

Elupaikade killustumisega kaasnev metsa pindala ja tuumala vähenemine ning elupaikade isoleerituse suurenemine või metsamajandamisega kaasnev intensiivne häiring ei pruugi alati väljenduda mitte niivõrd liblikate mitmekesisuse, kuivõrd liigilise koosseisu muutustes. Selle tulemusena võivad haruldasemad spetsialistid asendada elupaiga tingimuste osas vähem nõudlike generalistidega. Sõltuvalt uurimisküsimusest võib seega olla oluline analüüsida

taksonoomilise mitmekesisuse kõrval ka funktsionaalset mitmekesisust ja erineva toitumis- või elupaigaspetsialiseerumisega liikide vahekordade muutumist.

Seni tehtud uurimuste tõlgendamisel on oluline võtta arvesse, et mitmed käsitletud mõjuritest on omavahel seotud ja alati ei ole võimalik anda ühest hinnangut, milline neist liblikakooslusi enim mõjutab. Üksikutes uurimustes on näiteks näidatud, et ka metsa rindelise struktuur või tihedus võib liblikate mitmekesisust mõjutada (Luque *et al.*, 2007; Merckx *et al.*, 2012; Uhl *et al.*, 2020), ent heterogeenne struktuur on enamasti korrelatsioonis liigirikkama taimestikuga ja mõjutab elupaiga mikrokliimaatilisi tingimusi. Samuti sõltub metsa struktuurist suuresti valguspüüniste efektiivsus, eelkõige valguse erineva leviraadiuse tõttu suletud ja avatuma struktuuriga metsas, aga ka tänu tihedama taimestiku omadusele tõkestada tuult ning vähendada öist kiirguslikku jahtumist. Kuivõrd uuritava metsa liblikate täheldatud mitmekesisus võib tuleneda nii toiduresursside mitmekesisusest, metsa struktuurist olenevatest abiootilistest teguritest kui ka püünise efektiivsusest, nõuab üksikute parameetrite mõju hindamine ettevaatust. Samuti ei saa välistada, et nii taime- kui ka liblikakooslused võivad reageerida samadele keskkonnateguritele, näiteks makrokliimaatilistele tingimustele.

Kui käsitletud ööliblikate mitmekesisuse determinantide mõju suund on üsna ilmne, siis vähem on teada determinantide mõju suhtelise tugevuse kohta. Erinevate elupaiga või seda ümbritseva maastiku parameetrite kui ööliblikate mitmekesisuse determinantide suhtelise olulisuse võrdlus on peamine uurimisküsimus üksnes kolmes käsitletud tööst, millest üks keskendub vaid kahe determinantide võrdlusele. Kuigi erinevaid parameetreid on käsitletud ka valdavas osas ülejäänud tööst, ei ole probleemipüstituse, kasutatud analüüsimudelite või andmete esitusviisi erinevuste tõttu võimalik mõjuritute tugevust alati võrrelda. Võrreldaval arvulisel kujul on tulemused esitatud neljas töös.

Uuritava elupaigalaigu kõigi liblikaliikide arvuga korreleeruvad neist kolme uurimuse tulemuste kohaselt kõige tugevamalt taimestiku parameetrid, eelkõige taimestiku liigirikkus või mitmekesisus. Näiteks Summerville ja Crist (2004) näitasid, et vähemalt ühes uuritavatest piirkondadest oli 53% kõigi ööliblikate liigirikkuse varieeruvusest võimalik seletada puude liigirikkuse läbi ($r^2 = 0,53$), samas kui metsa pindala mõju oli ligikaudu poole nõrgem ($r^2=0,26$). Oluliselt nõrgema, ent uuritavatest faktoritest siiski tugevaima korrelatsiooni leidsid Uhl jt (2020) ja Usher ja Keiller (1998), kelle uuritud elupaikades oli vastavalt 21% ning 24% kõigi ööliblikate mitmekesisuse või liigirikkuse varieerumisest seletatav taimestiku liigirikkusega.

Metsaelupaikadega tugevalt seotud või väiksema levimisvõimega liikide korral seevastu võib elupaigalaigu suurus olla kõige olulisem determinant, mis olenevalt uuritavast piirkonnast seletab 56-61% liblikate liigirikkuse varieeruvusest (Summerville ja Crist, 2004), või on elupaigalaigu kuju ($r^2=0,27-0,28$) ja suurus ($r^2=0,25$) liblikate liigirikkusega vaid mõneti nõrgemas korrelatsioonis kui taimestiku liigirikkus ($r^2=0,32-0,35$) (Usher ja Keiller, 1998). Samuti võib tugevalt killustunud maastikus ja eelkõige metsaliikide korral olla puistu isoleeritus (sirge tõus $-0,58\pm 0,15$) liblikate liigirikkusega veidi tugevamaski seoses kui puittaimede liigirikkus (sirge tõus $0,45\pm 0,11$) (Fuentes-Montemayor *et al.*, 2012).

Kahtlemata on väga tugeva mõjuga determinant ka häiringu olemasolu, mida käesolevas töös on käsitletud metsamajandamise kontekstis. Sellele viitab näiteks 30–40%-line liigirikkuse erinevus raiete eelneval ja järgneval aastal (Summerville 2011) või ligi 50%-line liigirikkuse erinevus raielangil ja kontrollalal (Parrish ja Summerville, 2015).

Tuleb ka arvesse võtta, et mitmeski uurimuses on suur osa liblikate mitmekesisuse varieerumisest jäänud seletamata. Kuivõrd biotilistest interaktsioonidest on seni keskendunud esmajoonelisele ööliblikate ja toidutaimede leviku seostele, siis seni ei ole teada, mil määral mõjutab ööliblikate mitmekesisust kisklus ning kuidas elupaiga parameetrite muutumine mõjutab kiskjate ja parasitoidide vahelisi interaktsioone. Samuti on vähe teada abiootiliste tegurite mõju kohta ööliblikakooslustele.

Tähelepanu tuleb pöörata ka metodoloogiale, kuna kasutatud meetodid võivad mõjutada saadud tulemusi ja nende põhjal tehtud järelduste usaldusväärsust. Tulemusi võivad mõjutada nii püüniste erinev efektiivsus eri tüüpi elupaikades, püügimeetod kui ka ilmastikutingimused. Valmikute püüdmiseks on käsitletud uurimustes kasutatud eranditult valguspüüki, mis on levinud ja tõhus meetod, kuigi saadud tulemused on laiendatavad ainult valgusele reageerivate liblikate mitmekesisusele. Peale selle on eriti avatud struktuuriga kooslustes (näiteks Luque *et al.*, 2007) või püünise metsaserva paigutamisel (näiteks Fuentes-Montemayor *et al.*, 2012) võimalik, et valguspüünis meelitab liblikaid väljastpoolt uuritavat elupaika. Kahes uurimuses on andmete kogumiseks kasutatud ka röövikute loendamist, mis võimaldab paremini hinnata uuritavat ala elupaigana kasutavaid liike. Samas on röövikute kogumine ja määramine keerulisem, mis võib muuta tulemused kallutatuks. Kuna erinevatel püügimeetoditel on erinevad süstemaatilise vea allikad, tasub tulevikus kombineerida erinevaid püügimeetodeid ning kasutada valmikute püüdmiseks lisaks valguspüünisele ka söödapüüniseid.

Valguspüüniste efektiivsust mõjutab olulisel määral kuufaas ja ilm, eelkõige temperatuur, aga ka pilvkatte, tuul ja sademed (Yela ja Holyoak, 1997). Käsitatud uurimustes on kuufaasi ja ilmastikutingimuste mõju minimeerimiseks valdavalt välistatud madala temperatuuriga või sademeterohked ööd täiskuu ajal ning vahetult enne ja pärast täiskuud. Alternatiivse lähenemisena on teostatud valguspüüki kahes võrreldavas koosluses samal ööl (Schmidt ja Roland, 2006; Luque *et al.*, 2007) või kaasatud meteoroloogilised andmed sõltumatute muutujatena mudelisse (Chaundy-Smart *et al.*, 2012). Mõnes uurimuses ei ole infot püügiööde valiku kohta esitatud (Usher ja Keiller, 1998; Summerville *et al.*, 2006; Murray *et al.*, 2017) või on arvestatud ainult kuufaasi, ent mitte ilma (Tyler, 2020). See teeb roteeruva katseskeemi korral küsitavaks eri püügipunktides saadud tulemuste seosed uuritavate elupaiga parameetritega.

Liblikate mitmekesisus võib ilmastikutingimuste tõttu ka aastate lõikes oluliselt varieeruda. Näiteks on näidatud, et ööliblikate liigirikkusega korreleeruvad negatiivselt eelnenud talve madal keskmine temperatuur, mis suurendab talvituvate isendite suremust (Summerville, 2014), hiliskevadised öökülmad, mis kahjustavad värskest puhkenud lehti (Forkner *et al.* 2006), või pikem põuaperiood (Summerville ja Marquis, 2017). Stohhastiliste tegurite mõju mitmekesisusele on eriti oluline arvestada häiringu mõju analüüsimisel eri aastate tulemusi võrreldes.

Edasist uurimist on vaja mitmetel teemadel. Läbi tuleks viia täiendavaid uurimusi erinevate mitmekesisuse determinantide suhtelise tugevuse välja selgitamiseks. Samuti nõuab edasist uurimist erinevate metsamajandamise praktikate mõju liblikate mitmekesisusele maastiku tasemel. Täpsustamist vajab ka kiskjate, eelkõige lindude ja nahkhiirte, ning parasitoidide roll ööliblikate mitmekesisuse determinatsioonis.

Metsaelupaikade killustumise mõju ööliblikatele on parasvöötmes uuritud peamiselt põllumajandus- või tehismaastikust ümbritsetud elupaikades. Kui päevaliblikate elupaigakasutust ja levimispiiranguid majandusmetsades ja raiesmikel on viimastel aastatel uuritud (Viljur ja Teder, 2016; Viljur ja Teder, 2018; Viljur *et al.*, 2020), siis ööliblikate osas ootab see lünk veel täitmist. Käesoleva töö autor loodab järgnevatel aastatel aidata tuua selgust küsimusse, kuidas mõjutavad intensiivselt majandatavates metsades asuvatel raiesmikel ööliblikate mitmekesisust muuhulgas raiesmike suurus ja abiootilised keskkonnatingimused.

Kokkuvõte

Ööliblikatel on metsa ökosüsteemides oluline roll nii primaarproduktiooni tarbijatena kui ka lindude, nahkhiirte ja väikeimetajate toidubaasina. Samuti on ööliblikad potentsiaalselt sobilik indikaatoritakson ökosüsteemi muutuste hindamiseks. Sellest hoolimata on ööliblikate mitmekesisuse determinatsiooni mehhanisme parasvöötme metsades võrreldes selgroogsetega seni veel võrdlemisi vähe uuritud.

Sarnaselt teiste herbivoorsete putukatega on ööliblikate mitmekesisus metsaelupaikades seotud toidutaimede levikuga, ent uuritava ala taimestiku mitmekesisus võib tugevalt korreleeruda eelkõige kitsalt spetsialiseerunud ööliblikate liigirikkusega. Toidutaimede leviku kõrval on eelkõige tugevalt metselupaikadega seotud ning väiksema levimisvõimega liikidele oluliseks mitmekesisuse determinandiks nii elupaigalaigu suurus kui ka seda ümbritseva maastiku kontekst, eeskätt metsade osakaal lähiümbruses ning elupaikade sidusus.

Metsamajandamise praktikatest on ööliblikate mitmekesisusele kõige tugevam negatiivne mõju lageraiel, mille tagajärjel kaotavad oma toidubaasi röövikuna puittaimedel toituvad liigid. Samas võib metsamajandamine luua sobivaid tingimusi röövikuna rohttaimedel toituvatele ning avatud maastiku liikidele. Nii elupaikade killustumise kui ka metsaraie tulemusena võib kooslustes toimuda liigilise mitmekesisuse languse kõrval või asemel erinevate elupaiga- ja toidutaimede eelistustega liikide asendumine.

Kuivõrd seni on metsaliblikate mitmekesisust uuritud peamiselt valguspüüniste abil, tuleks süstemaatilise vea vähendamiseks edaspidi kasutada erinevaid püügimeetodeid. Täpsustamist nõuab erinevate mitmekesisuse determinantide suhteline olulisus. Edasist uurimist vajavad ka abiootiliste keskkonnategurite ja kiskluse seosed ööliblikate mitmekesisusega ning intensiivse metsamajandamise mõju ööliblikate mitmekesisusele nii kogu metsamaastiku tasandil kui ka eri suurusega raiesmikel.

Summary

Determinants of Moth Diversity in Forest Landscapes

Moths serve a vital role in forest ecosystems as both consumers of primary production and as food base for birds, bats, and small mammals. In addition, moths are a potentially suitable indicator taxon for estimating changes in the ecosystem functioning. Compared to vertebrates, however, the drivers of moth diversity in temperate forests have so far received relatively little attention.

As with other insect herbivores, the diversity of forest moths is linked with host plants present in the habitat; however, the correlation between plant and moth diversity may be strongest for host plant specialists. For forest specialists and poor dispersers, both patch size and the surrounding landscape, especially forest cover in the immediate vicinity and the connectivity of habitats are important determinants besides host plant diversity.

The effects of forest management on moth diversity depend on the level of disturbance intensity, clear-cutting having the strongest negative effect as it results in the near-total loss of host plants for moths with larvae that feed on woody plants. However, forest management can create suitable habitats for species with larvae that feed on herbaceous plants or for open-habitat species. In addition to or instead of declining species diversity, both habitat fragmentation and forest management can lead to species replacement with respect to differing habitat and host plant specialisation.

Light-traps are the prevalent sampling method for studying forest moth diversity; however, to reduce systematic bias, future research would benefit from using different trapping methods. The relative importance of single determinants of diversity needs further clarification. In addition, the impact of abiotic environmental factors and top-down control on moth diversity as well as the impact of intensive forest management practices on moth diversity at the forest landscape level and in clear-cuts of differing sizes should be studied further.

Tänuavaldused

Suurim ja siiras tänu kuulub minu juhendajale Toomas Tammarule: nii otseselt kui kaudselt metsa ja ööliblikate juurde viimise ning vääramatute heatahtlikkusega suunamise ja juhendamise eest. Mitte kübetki vähem siiralt tänan ka kõiki teisi entomoloogia õppetooli töötajaid, kes eri õppeainete raames aitasid äratada, süvendada ja kinnistada huvi putukamaailma vastu.

Tänuta ei tohi jääda ka väike Gabriel – meeldetuletuse eest, et gravitatsioonijõust ei maksa heituda.

Ning lõpetuseks soovin tänada oma koera, kelle sügav vastumeelsus pikkade jalutuskäikude vastu võimaldas mul segamatult kirjutamisele pühenduda.

Kasutatud kirjandus

Viidete ja kasutatud kirjanduse loetelu vormistamisel on lähtutud ajakirja Forest Ecology and Management nõuetest.

- Axmacher, J.C., Brehm, G., Hemp, A., Tunte, H., Lyaruu, H.V.M., Muller-Hohenstein, K., Fiedler, K., 2009. Determinants of diversity in afro-tropical herbivorous insects (Lepidoptera: Geometridae): plant diversity, vegetation structure or abiotic factors? *J Biogeogr* 36, 337–349. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01997.x>
- Barbaro, L., Brockerhoff, E.G., Giffard, B., van Halder, I., 2012. Edge and area effects on avian assemblages and insectivory. *Landsc. Ecol.* 27, 1451–1463. <https://doi.org/10.1007/s10980-012-9800-x>
- Bernays, E.A., Chapman, R.F., 1994. Host-plant selection by phytophagous insects. Chapman & Hall, New York.
- Bommarco, R., Biesmeijer, J.C., Meyer, B., Potts, S.G., Poyry, J., Roberts, S.P. *et al.*, 2010. Dispersal capacity and diet breadth modify the response of wild bees to habitat loss. *Proc. R. Soc. B* 277, 2075–2082. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2221>
- Brose, U., 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* 135, 407–413. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1222-7>
- Castagneyrol, B., Jactel, H., 2012. Unraveling plant-animal diversity relationships: a meta-regression analysis. *Ecology* 93, 2115–2124. <https://doi.org/10.1890/11-1300.1>
- Chaundy-Smart, R.F.C., Smith, S.M., Malcolm, J.R., Bellocq, M.I., 2012. Comparison of moth communities following clear-cutting and wildfire disturbance in the southern boreal forest. *For. Ecol. Manag.* 270, 273–281. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.08.021>
- Collinge, S.K., 2000. Effects of grassland fragmentation on insect species loss, colonization, and movement patterns. *Ecology* 81, 2211–2226. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[2211:EOGFOI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[2211:EOGFOI]2.0.CO;2)
- Cuevas-Reyes, P., Quesada, M., Hanson, P., Dirzo, R., Oyama, K., 2004. Diversity of gall-inducing insects in a Mexican tropical dry forest: the importance of plant species richness, life-forms, host plant age and plant density. *J. Ecol.* 92, 707–716. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00896.x>

- De Carvalho Guimaraes, C., Rodrigues Viana, J., Cornelissen, T., 2014. A Meta-Analysis of the Effects of Fragmentation on Herbivorous Insects. *Environ. Entomol.* 43, 537–545. <https://doi.org/10.1603/EN13190>
- De Frenne, P., Lenoir, J., Luoto, M., Scheffers, B.R., Zellweger, F., Aalto, J., Ashcroft, M.B., Christiansen, D.M., Decocq, G., De Pauw, K., Govaert, S., Greiser, C., Gril, E., Hampe, A., Jucker, T., Klinges, D.H., Koelemeijer, I.A., Lembrechts, J.J., Marrec, R., Meeussen, C., Ogée, J., Tyystjärvi, V., Vangansbeke, P., Hylander, K., 2021. Forest microclimates and climate change: importance, drivers and future research agenda. *Glob. Change Biol.* 00, 1–19. <https://doi.org/10.1111/gcb.15569>.
- Ebeling, A., Klein, A.M., Schumacher, J., Weisser, W.W., Tschardt, T., 2008. How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits? *Oikos* 117:1808–1815. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16819.x>
- Ehbrecht, M., Schall, P., Ammer, C., Fischer, M., Dominik Seidel, D., 2019. Effects of structural heterogeneity on the diurnal temperature range in temperate forest ecosystems. *For. Ecol. Manag.* 432, 860–867. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.10.008>.
- Forkner, R., Marquis, R., 2004. Uneven-aged and even-aged logging alter foliar phenolics of oak trees remaining in forested habitat matrix. *For. Ecol. Manag.* 199, 21–3. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.03.044>.
- Forkner, R., Marquis, R., Lill, J., Le Corff, J., 2006. Impacts of Alternative Timber Harvest Practices on Leaf-Chewing Herbivores of Oak. *Conserv. Biol.* 20, 429–440. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00346.x>.
- Fuentes-Montemayor, E., Goulson, D., Cavin, L., Wallace, J.M., Park, K.J., 2012. Factors influencing moth assemblages in woodland fragments on farmland: Implications for woodland management and creation schemes. *Biol. Conserv.* 153, 265–275. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.04.019>.
- Haddad, N.M., Crutsinger, G.M., Gross, K., Haarstad, J., Knops, J.M.H., Tilman, D., 2009. Plant species loss decreases arthropod diversity and shifts trophic structure. *Ecol. Lett.* 12, 1029–1039. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01356.x>.
- Hawkins B.A., Porter, E.E., 2003. Does herbivore diversity depend on plant diversity? The case of California butterflies. *Am. Nat.* 161, 40–49. <https://doi.org/10.1086/345479>.
- Highland, S.A., Miller, J.C., Jones, J.A., 2013. Determinants of moth diversity and community in a temperate mountain landscape: vegetation, topography, and seasonality. *Ecosphere* 4, 1–22. <https://doi.org/10.1890/ES12-00384.1>.

- Hill, J.K., Gray, M.A., Khen, C.V., Benedick, S., Tawatao, N., Hamer, K.C., 2011. Ecological impacts of tropical forest fragmentation: how consistent are patterns in species richness and nestedness? *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 366, 3265–3276. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0050>.
- Kemp, J.E., Ellis, A.G., 2017. Significant local-scale plant-insect species richness relationship independent of abiotic effects in the temperate Cape Floristic Region biodiversity hotspot. *PLoS ONE* 12, e0168033. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168033>
- Kitching, R.L., Orr, A.G., Thalib, L., Mitchell, H., Hopkins, M.S., Graham, A.W., 2000. Moth assemblages as indicators of environmental quality in remnants of upland Australian rain forest. *J. Appl. Ecol.* 37, 284–297. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2000.00490.x>.
- Kruess, A. ja Tschardtke, T., 2000. Species richness and parasitism in a fragmented landscape: experiments and field studies with insects on *Vicia sepium*. *Oecologia* 122, 129–137. <https://doi.org/10.1007/PL00008829>
- Lawton, J.H., MacGarvin, M., Heads, P.A., 1987. Effects of Altitude on the Abundance and Species Richness of Insect Herbivores on Bracken. *J. Anim. Ecol.* 56, 147–160. <https://doi.org/10.2307/4805>.
- Leibold, M.A., McPeck, M.A., 2006. Coexistence of the niche and neutral perspectives in community ecology. *Ecology* 87, 1399–1410. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1399:COTNAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1399:COTNAN]2.0.CO;2)
- Levine J., HilleRisLambers J., 2009. The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature* 461, 254–257. <https://doi.org/10.1038/nature08251>.
- Lomolino, M.V., 2000. Ecology's most general, yet protean pattern: The species-area relationship. *J. Biogeogr.* 27, 17–26. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00377.x>.
- Luque, C., Gers, C., Lauga, J., Mariano, N., Wink, M., Legal, L., 2007. Analysis of forestry impacts and biodiversity in two Pyrenean forests through a comparison of moth communities (Lepidoptera, Heterocera). *Insect Sci.* 14, 323–338. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7917.2007.00159.x>.
- Merckx, T., Feber, R.E., Hoare, D.J., Parsons, M.S., Kelly, C.J., Bourn, N.A.D., Macdonald, D.W., 2012. Conserving threatened Lepidoptera: Towards an effective woodland management policy in landscapes under intense human land-use. *Biol. Conserv.* 149, 32–39. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.02.005>.

- Müller, J., Stadler, J., Jarzabek-Müller, A., Hacker, H., ter Braak, C., Brandl, R., 2011. The predictability of phytophagous insect communities: Host specialists as habitat specialists. *PLOS ONE* 6, e25986. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025986>.
- Murray, B.D., Holland, J.D., Summerville, K.S., Dunning, J.B., Saunders, M.R., Jenkins, M.A., 2017. Functional diversity response to hardwood forest management varies across taxa and spatial scales. *Ecol. Appl.* 27, 1064–1081. <https://doi.org/10.1002/eap.1532>.
- Ober, H.K., Hayes, J.P., 2010. Determinants of nocturnal Lepidopteran diversity and community structure in a conifer-dominated forest. *Biodivers. Conserv.* 3, 761–774. <https://doi.org/10.1007/s10531-009-9732-1>
- Öckinger, E., Bergman, K.O., Franzén, M., Kadlec, T., Krauss, J., Kuussaari, M., Pöyry, H., Smith, H.G., Steffan-Dewenter, I., Riccardo Bommarco, R., 2012a. The landscape matrix modifies the effect of habitat fragmentation in grassland butterflies. *Lands. Ecol.* 27, 121–131. <https://doi.org/10.1007/s10980-011-9686-z>.
- Öckinger, E., Linborg, R., Sjödin, N., Bommarco, R., 2012b. Landscape matrix modifies richness of plants and insects in grassland fragments. *Ecography* 35: 259–267. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.06870.x>.
- Parrish C., Summerville K., 2015. Effects of logging and coarse woody debris harvest on lepidopteran communities in the eastern deciduous forest of North America. *Agric. For. Entomol.* 17, 317–324. <https://doi.org/10.1111/afe.12110>.
- Root, H.T., Verschuyf, J., Stokely, T., Hammond, P., Scherr, M.A., Betts, M.G., 2017. Plant diversity enhances moth diversity in an intensive forest management experiment. *Ecol. Appl.* 27, 134–142. <https://doi.org/10.1002/eap.1426>.
- Rosetti, M.R., Tschardtke, T., Aguilar, R., Batary, P., 2017. Responses of insect herbivores and herbivory to habitat fragmentation: a hierarchical meta-analysis. *Ecol. Lett.* 20, 264–272. <https://doi.org/10.1111/ele.12723>.
- Schmidt, B.C., Roland, J., 2006. Moth diversity in a fragmented habitat: Importance of functional groups and landscape scale in the boreal forest. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 99, 1110–1120. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2006\)99\[1110:MDIAFH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2006)99[1110:MDIAFH]2.0.CO;2).
- Shinorara, N., Yoshida, T., 2021. Why species richness of plants and herbivorous insects do or do not correlate. *Ecol. Res.* 36, 258–265. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12189>.
- Shmida, A., Wilson, M.V., 1985. Biological Determinants of Species Diversity. *J. Biogeogr.* 12, 1–20. <https://doi.org/10.2307/2845026>.

- Slade, E., Merckx, T., Riutta, T., Bebbler, D., Redhead, D., Riordan, P., Macdonald, D., 2013. Life-history traits and landscape characteristics predict macro-moth responses to forest fragmentation. *Ecology*. 94. 1519–1530. <https://doi.org/10.1890/12-1366.1>.
- Stireman, J.O., Devlin, H., Doyle, A.L., 2014. Habitat fragmentation, tree diversity, and plant invasion interact to structure forest caterpillar communities. *Oecologia* 176, 207–224. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3014-7>.
- Summerville, K.S., Crist, T.O., 2002. Effects of timber harvest on forest lepidoptera: Community, guild, and species responses. *Ecol. Appl.* 12, 820–835. <https://doi.org/10.2307/3060992>.
- Summerville, K.S., Crist, T.O., 2003. Determinants of Lepidopteran community composition and species diversity in eastern deciduous forests: Roles of season, eco-region and patch size. *Oikos* 100, 134–148. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.11992.x>.
- Summerville, K.S., Crist, T.O., 2004. Contrasting effects of habitat quantity and quality on moth communities in fragmented landscapes. *Ecography* 27: 3–12. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03664.x>.
- Summerville, K.S., Wilson, T.D., Veech, J.A., Crist, T.O., 2006. Do body size and diet breadth affect partitioning of species diversity? A test with forest Lepidoptera. *Divers. Distrib.* 12, 91–99. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00206.x>.
- Summerville, K.S., 2011. Managing the forest for more than the trees: effects of experimental timber harvest on forest Lepidoptera. *Ecol. Appl.* 21, 806–816. <https://doi.org/10.1890/10-0715.1>.
- Summerville, K.S., 2013. Forest lepidopteran communities are more resilient to shelterwood harvests compared to more intensive logging regimes. *Ecol. Appl.* 23, 1101–1112. <https://doi.org/10.1890/12-0639.1>.
- Summerville, K.S., 2014. Do seasonal temperatures, species traits and nearby timber harvest predict variation in moth species richness and abundance in unlogged deciduous forests? *Agric. For. Entomol.* 16, 80–86. <https://doi.org/10.1111/afe.12035>.
- Summerville, K.S., Marquis, R.J., 2017. Comparing the responses of larval and adult lepidopteran communities to timber harvest using long-term, landscape-scale studies in oak-hickory forests. *For. Ecol. Manag.* 387, 64–72. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.08.050>.

- Thorn, S., Hacker, H.H., Seibold, S., Jehl, H., Bässler, C., Müller, J., 2015. Guild-specific responses of forest Lepidoptera highlight conservation-oriented forest management – Implications from conifer-dominated forests. *For. Ecol. Manag.* 337, 41–47. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.10.031>.
- Truxa, C., Fiedler, K., 2012. Down in the flood? How moth communities are shaped in temperate floodplain forests. *Insect Conserv. Divers.* 5, 389–397. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2011.00177.x>.
- Tyler, T., 2020. Relationship between moth (night active Lepidoptera) diversity and vegetation characteristics in southern Sweden. *J. Insect Conserv.* 24, 1005–1015. <https://doi.org/10.1007/s10841-020-00270-y>.
- Uhl, B., Wölfling, M., Fiedler, K., 2020. Understanding small-scale insect diversity patterns inside two nature reserves: the role of local and landscape factors. *Biodivers. Conserv.* 29, 2399–2418. <https://doi.org/10.1007/s10531-020-01981-z>.
- Usher, M.B., Keiller, S.W.J., 1998. The macrolepidoptera of farm woodlands: determinants of diversity and community structure. *Biodivers. Conserv.* 6, 725–748. <https://doi.org/10.1023/A:1008836302193>.
- Vaughan, N., 1997. The diets of British bats (Chiroptera). *Mammal Rev.* 27, 77–94. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2907.1997.tb00373.x>.
- Viljur, M-L., Teder, T., 2016. Butterflies take advantage of contemporary forestry: Clear-cuts as temporary grasslands. *For. Ecol. Manag.* 376, 118–125. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.06.002>.
- Viljur, M-L., Teder, T., 2018. Disperse or die: Colonisation of transient open habitats in production forests is only weakly dispersal-limited in butterflies. *Biol. Conserv.* 218, 32–40. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.12.006>.
- Viljur, M-L., Tiitsaar, A., Gimbutas, M., Kaasik, A., Valdma, D., Õunap, E., Tammaru, T., Teder, T., 2020. Conserving woodland butterflies in managed forests: Both local and landscape factors matter. *For. Ecol. Manag.* 462, 118002. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118002>.
- Whittaker, R., 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.* 30, 279–338. <https://doi.org/10.2307/1943563>.
- Wilson, J.D., Morris, A.J., Arroyo, B.E., Clark, S.C., Bradbury, R.B., 1999. A review of the abundance and diversity of invertebrate and plant foods of granivorous birds in northern Europe in relation to agricultural change. *Agric. Ecosyst. Environ.* 75, 13–30. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00064-X](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00064-X).

Yela, J.L., Holyoak, M., 1997. Effects of moonlight and meteorological factors on light and bait trap catches of noctuid moths (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.* 26, 1283-129. <https://doi.org/10.1093/ee/26.6.1283>.

Lisa 1. Ülevaattetabel käsitletud uurimustest

Autor(id)	Asukoht	Uurimisküsimus	Püügimeetod	Mitmekesisuse mõõt	Mitmekesisuse determinandid
Chaundy-Smart et al. 2012	Kanada	Lageraie- ja põlengujärgsete ööliblikakoosluste võrdlus	Valguspüük	Liigirikkus Shannoni, Simpsoni, Fisheri indeksid	Taimestik
Fuentes-Montemayor et al. 2012	UK	Elupaiga ja ümbritseva maastiku parameetrite mõju	Valguspüük	Liigirikkus	Elupaigalaigu pindala ja kuju, metsaelupaigad lähieesmärges, puude liigirikkus, alustaimestik
Highland et al. 2013	USA	Taimekoosluste ja topograafia mõju	Valguspüük	Liigirikkus Simpsoni indeks	Kõrgus merepinnast
Luque et al. 2007	Prantsusmaa	Looduslähedase ja majandusmetsa liigirikkkuse erinevused	Valguspüük	Shannoni, Simpsoni, Fisheri, Renyi indeksid	Metsa struktuur, taimestiku liigirikkus
Merckx et al. 2012	UK	Metsamaastikus asuvate avatud elupaikade mõju ööliblikatele	Valguspüük	Liigirikkus	Metsa struktuur
Murray et al. 2017	USA	Eri tüüpi metsaraiete mõju	Valguspüük	Liigirikkus	Raie intensiivsus
Ober ja Hayes 2010	USA	Taimestiku parameetrite mõju	Valguspüük	Liigirikkus Shannoni ja Simpsoni indeksid	Kõrgus merepinnast, võrastiku liituvus
Parrish ja Summerville	USA	Lageraie ning lagupuidu langilt eemaldamise mõju	Valguspüük	Liigirikkus	Lageraie
Root et al. 2017	USA	Herbitsiidide otsene või kaudne mõju	Valguspüük	Liigirikkus	Kõrgus merepinnast, taimestik
Schmidt ja Roland 2006	Kanada	Metsa fragmenteerumise mõju	Valguspüük	Liigirikkus	Metsaelupaikade osakaal lähieesmärges
Slade et al. 2013	UK	Fragmenteerumise mõju ööliblikatele sõltuvalt maastikust ja elukäigutunnustest	Valguspüük	-	- Metsaspetsialistid on paiksemad kui elupaigageneralistid
Stireman et al. 2014	USA	Elupaiga parameetrite ja fragmenteerumise mõju	Röövikute loendus	Liigirikkus	Puittaimede mitmekesisus, elupaiga pindala, isoleeritus
Summerville 2011	USA	Eri tüüpi metsaraiete mõju	Valguspüük	Liigirikkus Simpsoni indeks	Raie intensiivsus

Summerville 2013	USA	Eri tüüpi metsaraiete mõju säilendkusele	Valguspüük	Liigirikkus	Raie intensiivsus
Summerville 2014	USA	Lähimbruses toimunud raie, sesoonse ilmastikukõikumise ja liblikate elukäigutunnuste seosed liigirikusega	Valguspüük	Liigirikkus	Lähedal teostatud turberaie, madal talvine temperatuur
Summerville et al. 2006	USA	Mitmekesisuse seosed elukäigutunnustega	Valguspüük	Liigirikkus Simpsoni indeks	Toidutaimede levik (eelkõige spetsialistide mitmekesisuse determinant)
Summerville ja Crist 2002	USA	Raie intensiivsuse ning muutunud taimestiku pikaajaline mõju	Valguspüük	Liigirikkus	Raie intensiivsus
Summerville ja Crist 2003	USA	Elupaigalaigu pindala, aastaaja, biogeograafilise ajaloo seosed mitmekesisusega	Valguspüük	Liigirikkus	Elupaigalaigu pindala
Summerville ja Crist 2004	USA	Elupaiga kvaliteedi ja kvantiteedi roll	Valguspüük	Liigirikkus	Puude mitmekesisus, elupaigalaigu suurus, metsa osakaal maastikust
Summerville ja Marquis 2017	USA	Eri tüüpi metsaraiete mõju valmikutele ja röövikutele	Valguspüük Röövikute loendus	Liigirikkus	Raie intensiivsus Ilmastikutingimused
Thorn et al. 2014	Saksamaa	Metsa rindelisuse ning sumud puidu hulga mõju	Valguspüük	Liigirikkus	Kõrgus merepinnast
Truxa ja Fiedler 2012	Austria	Üleujutusrežiimi mõju	Valguspüük	Shannoni indeks	Piirkondadevahelised erinevused taimestikus, üleujutusrežiim
Tyler 2020	Rootsi	Elupaiga parameetrite mõju	Valguspüük	Liigirikkus	Puittaimede liigirikkus perekonna tasemel
Uhl et al. 2020	Itaalia	Elupaiga ja ümbritseva maastiku parameetrite mõju	Valguspüük	Shannoni indeks	Taimestiku mitmekesisus ja biomass, looduslikud elupaigad lähimbruses
Usher ja Keiller 1998	UK	Istutatud puistute taimestiku ja biogeograafiliste parameetrite mõju	Valguspüük	Liigirikkus	Taimede liigirikkus, puistu pindala (ainult vaksiklased), kuju (vaksiklased ja metsaliigid)

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Kadri Kauts,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose "Ööliblikate mitmekesisuse determinandid metsamaastikes", mille juhendaja on professor Toomas Tammaru, 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.

Kadri Kauts

27.05.2021