

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL

Romi Neerot

**Aastaajaline polüfenism liblikalistel (*Lepidoptera*):
põlvkondadevahelised erinevused elukäigutunnustes**

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Bioloogia ja elustiku kaitse

Juhendaja: Toomas Esperk

Tartu 2023

Infoleht

Aastaajaline polüfenism liblikalistel (*Lepidoptera*): põlvkondadevahelised erinevused elukäigutunnustes

Aastaajaline polüfenism on putukate uurimisel populaarne teema ja põhjalikumalt on seda uuritud liblikaliste (*Lepidoptera*) seltsi esindajatel. Liblikalistel on visuaalselt pilkupüüdev erinevus aastaajaliste põlvkondade vahel tiivavärvis ja -kirjas, tehes neist põnevad uurimisobjektid. Põlvkondadevahelised erinevused esinevad liblikalistel veel käitumises, morfoloogias ja elukäigutunnustes nagu kehasuurus, kasvukiirus, elumus ja paljunemine. Aastaajalise polüfenismi tõttu erinevad organismidel ühe genotüübi alusel kaks või enam omalaadset fenotüüpi, mis avalduvad vastavatel aastaagadel. On levinud arvamused, et aastaajaline polüfenism on kohastumuslik, kuid selgeid kinnitusi selle kohta on leitud vähe ja vaid mõnel liigil. Bakalaureusetöö keskendub liblikaliste aastaajalisele polüfenismile ja põlvkondadevahelistele elukäigutunnuste erinevustele, polüfenisme põhjustavatele ja käivitavatele keskkonnateguritele ja võimalikele polüfeensete tunnuste adaptiivsele olemusele. Bakalaureusetöö tulemuste alusel saab väita, et aastaajaline polüfenism ja elukäigutunnuste erinevused on suure tõenäosusega enamasti kohastumuslikud, tõstes liblikaliste kohasust vastaval aastaajal. Täpsemalt on polüfenismid seotud röövlusriski vähendamise, termoregulatsiooni, talve üleelamise ja kaitsega patogeenide eest. Samas mõnede uuringute tulemuste alusel võib arvata, et vähemalt osadel juhtudel põhjustab polüfeensete tunnuste põlvkondadevahelist erinevust otsene keskkonnamõju. Lisaks on tõestused polüfenismide kohastumuslikkuse kohta enamasti kaudsed ja need põhinevad väheste mudelliikide uurimisel ning tihti pole selge, milliste teguritega kohastumisega on tegu. Edaspidised uuringud erinevatel liikidel on seega vältimatult vajalikud polüfenismide kohastumusliku tausta üldprintsipiide väljaselgitamiseks.

Märksõnad: aastaajaline polüfenism, elukäigutunnused, kohastumine, putukad, liblikalised

CERCS: B250 Entomoloogia, taimede parasitoloogia

Abstract

Seasonal polyphenism in butterflies (*Lepidoptera*): intergenerational differences in life history traits

Seasonal polyphenism is a popular research topic in the study of insects, and it has been most thoroughly studied in species from the order of *Lepidoptera*. Butterflies and moths have visually eye-catching differences between generations, especially in wing colour and pattern, that make them interesting research objects. Differences also occur in behaviour, morphology and life history traits such as body size, growth rate, survival and reproduction. In seasonally polyphenic species one genotype develops into different generational phenotypes in different times of the year. Seasonal polyphenism is suggested to be adaptive, but clear evidence for this has been found only in a few model species. The bachelor's thesis focuses on the seasonal polyphenism in lepidopterans and intergenerational differences in life history traits, the environmental factors that cause or trigger polyphenisms and the possible adaptive nature of seasonal polyphenisms. The results of the thesis suggest that seasonal polyphenism and the difference in life history traits between the generations are most likely adaptive, increasing the fitness of butterflies and moths in different times of the year. The main adaptive nature of those polyphenisms was found to be the reduced risk of predation, more effective thermoregulation, higher survival during the winter and protection against pathogens. However, there is also evidence that in some cases intergenerational differences in polyphenic traits are caused by direct environmental influences. In addition, the evidence for the adaptive nature of polyphenisms is still sparse, mostly indirect and is based on few model organisms. Moreover, it is often not clear in response to which selective factors the adaptations occur for. Further studies in different species are necessary to postulate the general principles of the adaptive background of polyphenisms.

Keywords: seasonal polyphenism, life history traits, adaptation, insects, butterflies

CERCS: B250 Entomology, plant parasitology

Sisukord

1. Sissejuhatus	6
2. Fenotüübiline plastilisus ja polüfenismid	10
3. Aastajaline polüfenism liblikalistel	14
4. Polüfenismide adaptiivsus	18
5. Liblikaliste aastajaliste vormide elukäigutunnuste erinevuse adaptiivsus	21
5.1 Adaptiivsuse hindamine	21
5.2 Tulemused liblikaliste elukäigutunnuste erinevuste adaptiivsuse kohta	22
Kokkuvõte	26
Summary	27
Tänuavaldused	29
Kasutatud kirjandus	30
Lisad	38

1. Sissejuhatus

Polüfenism on mitmesugustel organismidel (taimedel, loomadel ja ka protistidel) esinev nähtus, kus keskkonnatingimuste otsesel või kaudsel mõjul paneb üks genotüüp aluse kahele või rohkemale selgelt eristuvale fenotüübile (Fordyce 2006; Whitman & Agrawal 2009; Long & Zufall 2010; Simpson jt 2011; Yang & Andrew Pospisilik 2019; Richard jt 2021). Polüfenism on üks fenotüübilise plastilisuse vorme, mis võimaldab organismide adaptiivseid muutusi ja tõstab fenotüübilist mitmekesisust, suurendades nii organismide vastupidavust keskkonnamuutustele kui ka edukust uutes keskkondades (Yang & Andrew Pospisilik 2019; Fordyce 2006). Polüfenismide abil on võimalik lõimida geneetika, füsioloogia, käitumine ja ökoloogia (Shapiro 1976).

Polüfenism võib väljenduda väga mitmesugustes tunnustes nagu värv, muster, käitumine, kehasuurus ja arenguaeg (Simpson jt 2011), aga ka näiteks soo määramine, mis osade roomajate ja kalade puhul on mõjutatud temperatuurist (Janzen & Phillips 2006; Yang & Andrew Pospisilik 2019). Taimedel, nagu loomadelgi, aitab polüfenism tulla toime keskkonnategurite muutustega, näiteks iilekstammel (*Quercus ilex*) tõuseb uutes tingimustes morfoloogiliste ja füsioloogiliste tunnuste fenotüübiline plastilisus, kuid kehvemates keskkonnatingimustes, nagu külma- ja põuastress, suureneb hoopis taime stressitaluvus (Gratani 2014).

Muutuvates keskkondades on võimalik vähendada röövluse riski fenotüübiliselt plastiliste kaitsemehhanismiga (Laforsch & Tollrian 2004). Nii arenevad järvekiivriku (*Daphnia cucullata*) isenditel röövloomarohkes keskkonnas massiivsed “kiivrid” ja tagakehaogad (Laforsch & Tollrian 2004; Booth & Biro 2008), mille mõõtmed jäävad röövloomade puudumisel tagasihoidlikumateks (Stearns & Hoekstra 2000; Choudhuri 2011). Kirevahvenlastel (*Cichlidae*) esinevad erinevatel asualadel erinevad kohastumused: Ida-Aafrika kirevahvenlastele on iseloomulik kiire morfoloogiline evolutsioon ja liigiteke, kuid Lääne-Aafrikas esineb polüfenism, mis väljendub kalade seedesüsteemi ja hammaste ehituste muutustes ebasoodsates tingimustes, mis võimaldab neil rasketes tingimustes toitu (teod, vetikad, kalad, lüljalgsed) hankida ja ellu jääda (Cabej 2019). Imetajatest esineb polüfenisme paljastuhnuril (*Heterocephalus glaber*) ja koduhiirel (*Mus musculus*) (Yang & Andrew Pospisilik 2019). Sotsiaalsetel paljastuhnuritel väljendub morfoloogiline plastilisus,

näiteks surnud kuninganna asemele asunud töölise mõõtmete olulises suurenemises (Yang & Andrew Pospisilik 2019).

Liblikalistel võib esineda polüfenisme igas eluetapis, neist kõige levinum on aastaajaline polüfenism. Aastaajaline polüfenism on perioodiliselt korduvad erinevused eri aastaegadel esinevate põlvkondade vahel (Shapiro 1976; Brakefield 1996; Brakefield & Frankino 2009). Aastaajaline polüfenism võib avalduda päevapikkuse, temperatuuri, niiskuse ja/või toidu mõjul mitmetes liblikaliste tunnustes nagu tiivakiri, suurus ja kuju, krüpsis ning mitmesugused füsioloogilia ja käitumisega seotud tunnustes (Brakefield & Larsen 1984; Koi & Daniels 2017). Enamasti arvatakse, et aastaajalised polüfenismid on adaptiivse taustaga ja isenditele kasulikud (Brakefield & French 1999), kuigi seda selgelt näitavaid uuringuid on vähe. Alternatiivina võivad vähemalt osad aastaajaliste vormide vahel esinevad erinevused olla tingitud aastal süstemaatiliselt varieeruvate keskkonnategurite (näiteks toidu kvaliteet ja temperatuur) otsesest mõjust. Liblikate aastaajalist polüfenismi on enim uuritud *Bicyclus* perekonna silmikutel ja nõgeseliblikal (*Araschnia levana*) (Brakefield jt 2007; Freitag jt 2019; Esperk & Tammaru 2021).

Aastaajalise polüfenismide eri vormide kujunemine toimub siis, kui organism on otseselt mõjutatud või tajunud kindlaid keskkonnateguri väärtusi, näiteks päevapikkuse, niiskuse või temperatuuri teatud väärtusi, ning peale signaali edastamist mööda neuroendokriinseid radasid lõppkudesse on tulemuseks vastav diskreetne fenotüüp (Brakefield 1996; Richard jt 2021). Aastaajalise polüfenismi puhul vahendab signaale näiteks hormoon 20-hüdroksüekdüsoon (ingl *20-hydroxyecdysone* (20-E)) (Brakefield & French 1999; Richard jt 2021). Seega hormoon on vahetu ehk proksimaalne polüfenismi põhjustaja nagu Tong jt (2021) liblikaliste munade värvust uurides täheldasid.

Polüfenisme on palju kirjeldatud, aga nende evolutsioonilist tausta on vähe uuritud (Brakefield & Larsen 1984; Nijhout 2003; West-Eberhard 2003). Tõenäoliselt on see nii sellepärast, et kõige tuntumad polüfenismid on aastaajaliste vormide (kaitse-)värvuse erinevused (Brakefield & French 1999), vesikirpude jätkete pikkuste erinevused erineva röövlusriskiga keskkondades (Laforsch & Tollrian 2004; Booth & Biro 2008) ja nende polüfenismide adaptiivsus on uurijatele tundunud ilmne (Brakefield & Larsen 1984). Samas ei ole lähemal vaatlusel isegi sellistel juhtudel adaptiivsust alati õnnestunud näidata. Näiteks on teadmata nõgeseliblika (*Araschnia levana*) talvituva ja otseareneva vormi valmikute värvuse ja tiivakirja erinevuse põhjus (Ihalainen & Lindstedt 2012). Kuna tihti väljendub polüfenism

mitmes tunnuses korraga, on raske mõista kas adaptiivne on ainult üks või mitmed polüfeensed tunnused (Nijhout 2003; Nylin 2013). Teadmised liblikaliste aastaajaliste polüfenismide põhjuste kohta on lünklikud (Gotthard & Nylin 1995; Nylin 2013). Näiteks on kinnitatud, et *Bicylus* perekonna liblikaliikide polüfenismid on keskkonnateguritest tingitud, kuid kas põhjuseks on keskkonna otsene mõju, adaptiivne vastus või nende kahe kombinatsioon, on teadmata (Brakefield & Frankino 2009; Nylin 2013). Polüfenismide evolutsioonilised (ultimatiivsed) põhjused ei ole alati hästi teada isegi palju uuritud liikidel, näiteks nõgeseliblika aastaajaliste vormide tiivakirja puhul Ihalainen & Lindstedt 2012).

Adaptiivse plastilisuse mõistmiseks on vaja arvesse võtta kohastumise kasu ja hinna suhet erinevates keskkondades (Whitman & Agrawal 2009). Polüfenismid arvatakse tihti olevat organismidele kasulikud ja suhteliselt lihtsalt evolutsioneeruvad ning võimaldavad tõsta kohasust muutuvates keskkonnatingimustes (Lyytinen jt 2004; Esperk & Tammaru 2021; Brakefield & Reitsma 1991; Brakefield 1996; Brakefield jt 2007), kuid polüfenismidel on ka hind (Fordyce 2006; Brakefield & Frankino 2009). Näiteks kiivrikute “kiivrid” tagavad isenditele röövloomarohkes keskkonnas suurema elumuse (Laforsch & Tollrian 2004; Booth & Biro 2008; Yang & Andrew Pospisilik, 2019), seevastu nende migratsiooni, viljakuse ja paljunemise näitajad langevad kaitsemehhanismi arvelt (Laforsch & Tollrian 2004).

Bakalaureusetöö koondab esmalt polüfenisme uurivad üksikuurimused üldisemalt ja keskendub seejärel liblikaliste aastaajalistele polüfenismidele. Siis hinnatakse, kas liblikaliste elukäigutunnuste erinevused aastaajaliste vormide vahel on adaptiivsed ja/või aastas süstemaatiliselt varieeruva keskkonna otsese mõju tulemus. Täpsemalt otsitakse bakalaureusetöös vastuseid järgnevatele küsimustele.

- Mis on polüfenismid ja milliste tegurite toime need avalduvad?
- Mis on aastaajaline polüfenism ja millised on erinevate põlvkondade vahelised erinevused liblikalistel ning kuidas need väljenduvad?
- Kas ja kuidas on (aastaajalised) polüfenismid adaptiivsed ning juhul kui tegemist on kohastumusega, siis mis on nende kohastumuste olemus (millisele tegurile/oludele kohastumusega on tegemist)?
- Millised on polüfenismi adaptiivsusele viitavad kriteeriumid?

Uurimisteema olulisus on anda ülevaade polüfenismidest, mis esinevad nii mitmetel liblikalistel kui ka teistel putukatel ja mis kirjeldaks põlvkondade vahel esinevaid süstemaatilisi erinevusi elukäigutunnustes (Brakefield & Frankino 2009). Sellised erinevused

on heaks mudelsüsteemiks mõistmaks, mil määral on liigisisese elukäiguomaduste erinevused kohastumuslikud ja mil määral keskkonnamõjudest tingitud ning selgitamaks putukate elukäikude evolutsioonile rakenduvaid piiranguid. Samuti on uurimisteema oluline rakenduslikust aspektist, sest elukäigutunnuste ja nende erinevuste teadmine põlvkondade vahel aitab edendada biotõrjet (Bean jt 2014) ja efektiivsemat kahjuritõrjet ning võimaldab söögiks ja söödaks kasutatavate putukate kasvatamise optimeerimist (Whitman & Agrawal 2009).

2. Fenotüübiline plastilisus ja polüfenismid

Plastilisus võimaldab uudsetel fenotüüpidel avalduda keskkonna muutudes (Pigliucci jt 2006). Plastilisus on keskkonnatingimustest põhjustatud morfoloogiliste, füsioloogiliste, käitumuslike ja muude tunnuste varieerumine (West-Eberhard 2003) ning plastilisuse ja keskkonna vahelisi seoseid on võimalik kirjeldada reaktsiooninormidega ehk fenotüüpide kogumiga, mida väljendab üks genotüüp erinevates keskkonnatingimustes (Pigliucci 2001; Roff 2002; Gotthard & Nylin 2004). Reaktsiooninorm aitab selgitada, kuidas genotüüp, mis reageerib keskkonnale, toodab erinevaid fenotüüpe (Stearns & Hoekstra 2000; Nijhout 2003). Mitmetel putukatel on vastseperioodi lõpus kindel kriitiline periood, millal signaal mõjutab nende fenotüübi valikut, näiteks otsust, millal alustada ja/või lõpetada diapaus (Tauber jt 1986; Nijhout 2003). Sellised fenotüübi valikud kajastavad putukate reaktsiooninormide ulatust, mis kirjeldavad nende genotüübi võimekust toota erinevaid fenotüüpe vastavalt erinevatele keskkonnatingimustele (Nijhout 2003).

Fenotüübiline plastilisus avaldub, kui esineb geneetiliselt reguleeritud vastus keskkonnale (Pigliucci 2001). Fenotüübilisel plastilisusel on potentsiaal tõsta organismi kohasust muutuv keskkonnas, sest see võimaldab isenditel muuta oma fenotüüpi, et tõsta ellujäämistõenäosust ja järglaste arvu uues keskkonnas (Pigliucci 2001; Nijhout 2003; Fordyce 2006; Whitman & Agrawal 2009). Fenotüübiline plastilisus võib põhjustada nii populatsioonisiseseid kui populatsioonidevahelisi erinevusi ning fenotüübilise varieeruvuse ulatus sõltub muuhulgas koosluses osalevate organismide tihedusest ja omadustest, mõjutades lõpuks nende koostoimete evolutsioonilisi tulemusi (Fordyce 2006). Fenotüübiline plastilisus mängib rolli loodusliku valiku tugevuse ja suuna kujundamisel ning on seotud ökoloogiliste vastasmõjude ja nende evolutsiooniliste tagajärgede vahendamisega looduses (West-Eberhard 1989; Price jt 2003; Fordyce 2006). Kui mitmed isendid populatsioonis reageerivad keskkonnale sarnaselt, siis võib muutuda populatsiooni valdav fenotüüp (Fordyce 2006). Fenotüübiline plastilisus võib muuta organismi elukäigutunnuseid, kui esineb interaktsioon teiste organismidega, näiteks röövluse oht mõjutab nii populatsiooni morfoloogiat kui ka käitumist (Fordyce 2006). Seda on võimalik näha lehetäide puhul, kellele hajutuspolüfenismi (ingl *dispersal polyphenism*) ja tiiva morfoloogia muutuste üheks põhjuseks on röövluse riski vähendamiseks asukoha muutmine (Braendle jt 2006; Ogawa & Miura 2014).

Fenotüübiline plastilisus arvatakse tõstvat kohasust pigem muutuvast ehk heterogeenses keskkonnas kui stabiilses, homogeenes keskkonnas (Agrawal 2001). Fenotüübilise plastilisuse evolutsiooni piiravad plastilisuse hinnad, mis arvatakse olevat oluliste ökoloogiliste ja evolutsiooniliste tagajärgedega (DeWitt jt 1998; Agrawal 2001). Eeldatavad fenotüübilise plastilisuse hinnad ja piirangud on näiteks energeetilised kulud, et luua sensoorseid ja reguleerivaid plastilisuse mehhanisme, plastilisuse kujunemise kulud, info kogumise kulud ja geneetilised kulud (Gotthard & Nylin, 1995; DeWitt jt 1998; Price jt 2003). Kui fenotüüp ja keskkond ei sobi kokku, siis organismil on madal kohasus ja organismil esinevad seetõttu ökoloogilised kulud (Agrawal 2001). Fenotüübilise plastilisuse kulud võivad olla seotud ka lõivusuhetega, kus ühe tunnuse kohastumise tõusul teiste tunnuste edukus ja kasulikkus langeb (Agrawal 2001). Nii ökoloogilised kui ka geneetilised piirangud võivad looduslikul valiku suunda muuta (Agrawal 2001).

Kui fenotüübiline plastilisus viib diskreetsete vormide tekkeni on tegemist polüfenismiga (West-Eberhard 2003). Polüfenismide puhul võib üks genotüüp keskkonnatingimustest lähtuvalt aluse panna kahele või rohkemale erinevale fenotüübile (West-Eberhard 1989; Nijhout 2003; Choudhuri 2011; Richard jt 2021). Polüfenseid tunnuseid on mitmeid, näiteks värvus, morfoloogia, füsioloogia, käitumine ja erinevused mitmetes elukäigutunnustes (Karlsson & Johansson 2008; Nylin 2013; Freitak jt 2019; Esperk & Tammaru 2021). Keskkonnasignaalid nagu temperatuur, fotoperiood, niiskus ja toidu kvaliteet mõjutavad geeniekspressiooni, hormoonsignaale ja arengurada, mis viib erinevate fenotüüpide tekkeni (Nijhout 2003; West-Eberhard 2003; Richard jt 2021). Samas on neil teguritel mitmetele tunnustele ka otsene mõju, eeldusel, et erinevad vormid on eksponeeritud erinevatele keskkonnatingimustele, mis võib samuti viia vormidevaheliste tunnuste erinevuseni (Esperk jt 2013; Freitak jt 2019; Esperk & Tammaru 2021). Arvatakse, et üldiselt aitavad polüfenismid siiski organismidel kohastuda erinevate keskkondadega ja tõsta kohasust, seetõttu loetakse polüfenismid enamasti adaptiivseteks (Shapiro 1976; Brakefield 1996; Brakefield & Frankino 2009).

Putukate evolutsiooniline edukus on ilmselt vähemalt osaliselt tingitud polüfenismidest, kuna need on putukatel laialt levinud ja võimaldavad areneda erinevates keskkondades erinevateks fenotüüpideks (Fordyce 2006; Simpson jt 2011). Putukatel on enam täheldatud hajutus- (ingl *dispersal polyphenisms*), kasti- (ingl *caste polyphenisms*), faasi- (ingl *phase polyphenisms*) ja

aastaajalisi polüfenisme (ingl *seasonal polyphenisms*) (Fordyce 2006; Simpson jt 2011; Richard jt 2021).

Hajutuspolüfenism mõjutab organismi levikut, mistõttu tekivad erinevad levimisvõimega fenotüübid, mille tulemusena erinevad tiibade morfoloogia ja/või lennulihased (Harrison 1980; Simpson jt 2011; Yang & Andrew Pospisilik 2019). Hajutuspolüfenism esineb mitmetel sarnas- ja sihktiivalistel putukatel ning tavaliselt on hajutuspolüfenismi korral erinevus putukate tiibades: nende pikkuses, kujus ja/või lennulihasete massis (Harrison 1980; Zera & Denno 1997; Simpson jt 2011). Hajutuspolüfenism tuleb esile muutuvates keskkondades, kus efektiivsem levimisviis tõstab isendite kohasust ka uutes ning muutuvates keskkondades (Yang & Andrew Pospisilik 2019). Lehetäide (*Acyrtosiphon pisum*) hajutus- ja tiivapolüfenism kujutab endast seda, et tiibadega isendid on kohastunud uude kohta migreeruma ja seal paljunema, mittehajuvatel ehk tiibadeta isenditel esinevad aga kohastumused, mis tõstavad nende paljunemisedukust stabiilsetes keskkonna kandevõimega mittejõudnud oludes (Braendle jt 2006). Tiibade polüfenism esineb lehetäidel keskkonnategurite mõjul, milleks on asustustihedus, peremeestaimede ja toidu kvaliteet, temperatuur ja päevapikkus (Brakefield 1996; Braendle jt 2006; Brisson jt 2007; Yang & Andrew Pospisilik, 2019). Lehetäidel on hajutuspolüfenismiks mitu põhjust: levimisvõime suurendamine ja uute elupaikade leidmine, muutuvate keskkonnatingimuste ja ressursidega kohanemine, röövlomade ja parasiitide vältimine (Braendle jt 2006; Ogawa & Miura 2014). Lisaks nendele põhjustele aitab suurest populatsioonist lahkumine ja väiksema asustustihedusega koloonia loomine vähendada suures populatsioonis erinevaid negatiivseid mõjusid nagu ressurside ammendumine, suurenenud konkurents ja jääkainete kuhjumine (Braendle jt 2006; Ogawa & Miura 201).

Kastipolüfenism esineb peamiselt sotsiaalsetel kiletiivalistel, kuhu kuuluvad sipelgad, mesilased, herilased ja termiidid (Simpson jt 2011). Kastipolüfenismide puhul esinevad morfoloogilised, füsioloogilised ja käitumuslikud erinevused organismide vahel, mis võimaldavad erinevatesse kastidesse kuuluvatel isenditel efektiivsemalt läbi viia erinevaid toiminguid (toidu otsimine, koloonia kaitsmine, poegade eest hoolitsemine või paljunemine) ja suurendavad nii kogu koloonia toimimise tõhusust (Oster & Wilson 1978). Kastipolüfenismi võivad mõjutada toitumine, temperatuur ja feromoonid (Oster & Wilson 1978; Wheeler 1986). Näiteks meemesilaste (*Apis mellifera*) kastipolüfenism tuleneb neile

vastseperioodil tööliste poolt antud toidust, mis määrab, kas neist areneb tööline või kuninganna (Shuel & Dixon 1960; Yang & Andrew Pospisilik 2019).

Faasipolüfenism (ingl *phase polyphenism*) on polüfenismi ekstreemne vorm, sest see hõlmab korraga mitmeid suuri muutusi fenotüübis, käitumises ja füsioloogias populatsiooni erinevate vormide (nn faaside) vahel (Simpson jt 1999; Simpson jt 2011). Faasipolüfenism on sõltuv asustustihedusest ning vastavalt sellele arenevad kas solitaarse (madala asustustiheduse korral) või gregaarse (kõrge asustustiheduse korral) faasi esindajad (Applebaum & Heifetz 1999; Simpson jt 1999; Song & Wenzel 2008; Simpson jt 2011). Gregaarse ja solitaare faasi esindajad erinevad üksteistest värvuse, morfoloogia, arengukiiruse, viljakuse, metabolismi ja käitumise poolest (Applebaum & Heifetz 1999; Simpson & Sword 2009). Käitumuslike muutuste kiirus sõltub sellest, millises suunas vormide muutus toimub: solitaarse faasi esindajal gregaarsele vormile iseloomuliku käitumise kujunemiseks kulub pool tundi kuni neli tundi, vastupidine protsess on aga pikaajalisem, muud tunnused nagu morfoloogia ja värv ei muutu peale algse faasi väljakujunemist (Applebaum & Heifetz 1999; Simpson & Sword 2009). Polüfenism toimub üksikindiviidil, kuid selle mõju võib ulatub rühmade ja populatsioonide käitumiseni (Simpson jt 2011). Faasipolüfenismi kõige tuntumad näited esinevad sihktiivalistel (*Orthoptera*) ehk rohutirtsudel, rändtirtsudel ja ritsikatel (Song & Wenzel 2008; Simpson jt 2011). Rändtirtsul (*Locusta migratoria*) on solitaarne vorm rohelist värvi, aeglase liikumisega, viljakam ja üksildase eluviisiga, gregaarne vorm on kollakaspruuni värvi, vähemviljakas, liikuvam ja elab suuremates populatsioonides (Simpson & Sword 2009; Sword jt 2010).

3. Aastaajaline polüfenism liblikalistel

Aastaajaline polüfenism on fenotüübilise plastilisuse vorm, mis on putukate seas laialt levinud ja kus lühiealiste organismide põlvkonnad esinevad erineval ajal ning erinevad morfoloogiliste, füsioloogiliste, käitumuslike või muude tunnuste poolest (Shapiro 1976; Simpson jt 2011; Yang & Andrew Pospisilik, 2019). Aastaaegade vahetumisega kaasnevad paljudel liblikalistel muutused tiibade värvuses ja kirjas, silmalaikudes, kehamassis ja -proportsioonides ning arengus (Brakefield & Larsen 1984; Tauber jt 1986; van der Burg & Reed 2021). Lisaks nendele tunnustele on täheldatud ka erinevusi liblikaliste röövikute ja nukkude värvuses, mitmetes elukäigutunnustes ja migratsioonis (Friberg & Karlsson 2010; Oostra jt 2011; Tong jt 2021; van der Burg & Reed 2021). Parasvöötme paiksetel putukatel esineb tihti aastaajaline polüfenism, et keskkonnatingimuste muutustega toime tulla (Brakefield & Reitsma 1991) ning liblikad on ühed enim uuritud organismid aastaajaliste polüfenismide puhul, kuna nende eluaeg on lühike ja seetõttu on võimalik uurida mitmeid põlvkondi (Shapiro 1976; Freitag jt 2019).

Aastaajalisi polüfenisme esile kutsuvad tegurid/signaalid on keskkonnamuutused, seega on tegemist fenotüübilise plastilisuse ühe vormiga (Brakefield 1996) ning juba üks keskkonnateguri muutus võib mõjutada mitmete populatsioonide fenotüüpi (Whitman & Agrawal 2009). Põhilised signaaltunnused, mida organism tajub ja mis käivitavad indiviidi arengu saabuval aastaajal esinevaks vormiks, on päevapikkus (fotoperiood) ja temperatuur ning nende koosmõju, aga nendeks võivad olla ka niiskus, toidu kvaliteet, asustustihedus ja röövlus (Gotthard 2008; Tauber jt 1986). Keskkonnategurid nagu päevapikkus, temperatuur ja toidu kvaliteet kas tõlgendatakse putuka poolt signaaliks, mis käivitab vastuse eesootavate keskkonnatingimuste osas (ennetav plastilisus ehk ingl *anticipatory plasticity*), või võivad erinevused keskkonnatingimustes mõjutada põlvkondi otseselt (otsene keskkonnamõju, ingl *responsive plasticity*) (West-Eberhard 2003; Richard jt 2021; van der Burg & Reed 2021).

Päevapikkus on kõrgetel laiuskraadidel usaldusväärne fenoloogia mõõt, mis kirjeldab aastaaegade muutust, pikkust ja teisi parameetreid, kuna selle näitajad ei varieeru lühiajaliselt nagu temperatuuril ja niiskusel (Solensky & Larkin 2003; Bradshaw & Holzapfel 2008). Seetõttu mitmed (parasvöötme) liblikalised sobitavad kasvu ja arengut päevapikkusega (Tauber jt 1986; Bradshaw & Holzapfel 2008). Päevavalguse kestvuse ja intensiivsuse tõttu võivad tekkida polüfenismid tiibade värvuses, kehasuuruses ja arengukiiruses (Tauber jt 1986). Näiteks kui päikesevalgust on vähem, siis enamasti liblikaliikidel arenguaeg lüheneb

(Brakefield & French 1999; Roff 2002; Gotthard 2004; Gotthard 2008, aga vt vastupidiseid näideid Nylin jt 1989; Esperk & Tammaru 2021), seega lühem päevapikkus kiirendab putukate arengut, et nad saaks valmistuda talveks ja diapausiks (Nylin & Gotthard 1998; Gotthard 2004; Bradshaw & Holzapfel 2008; Gotthard 2008).

Tavaliselt on polüfenismide päästikuks päevapikkuse ja temperatuuri koosmõju (Shapiro 1976; Tauber jt 1986, Nijhout 2003; Brakefield & Frankino 2009). Seega on temperatuur teine oluline arengutee mõjutegur, mis ka liblikaliste liikidel mõjutab arenguetapi fenotüübiliste tunnuste avaldumist nagu vastsete arengut, nukkumist ja valmiku nukust väljumise aega (Sybil & Atkinson 1994; Gotthard 2008; Leimar 2009). Lisaks võib temperatuur mõjutada pigmentatsiooni, tiivakirja ja kehasuurust (Sybil & Atkinson 1994). Temperatuuri mõju on liigiti erinev, kuid tihti käivitab temperatuur hormonaalseid ja geneetilisi vastuseid, mis viib erinevate fenotüüpide väljakujunemiseni erinevatel põlvkondel või vormidel, mis võivad anda kohasuse ja/või adaptiivseid eeliseid, nagu parem kamuflaaž, termoregulatsioon või suurem viljakus (Sybil & Atkinson 1994; Leimar 2009). Vastsete areng on temperatuurist otseselt mõjutatud, kuna kõrgemad temperatuurid enamasti lühendavad arenguaega ja viivad väiksemate lõppmõõtmeteni, madalamad temperatuurid pikendavad arenguaega ja suurendavad lõppsuurust (Angilletta & Dunham 2003; Walters & Hassall 2006; Leimar 2009).

Liblikaliste aastaajalist polüfenismi ehk liblikatiibade mitmekesised värvimustrid arvatakse tihti olevat vastus rõõvlusele, et saaklooma märkamist vältida ja/või looduslikke vaenlasi petta ehk rõõvlus võib soodustada spetsiifiliste tiibade väljakujunemist, suurendades teatud värvuse ja tiivakirjaga isendite kohasust (Brakefield & French 1999; Joiris jt 2010). Polüfeensete liblikate talvituva vormi pikem eluiga võib olla seotud immuunsüsteemi aktiivsuse suurenemisega, mis viitab sellele, et looduslike vaenlaste (patogeenide) risk võib luua valikusurve investeerimaks rohkem immuunkaitse (Freitak jt 2019). Seega looduslike vaenlaste surve ei mõjuta ainult liblikaliste morfoloogilisi tunnuseid, vaid ka füsioloogilisi reaktsioone (Gotthard 2000).

Populaarseteks aastaajalise polüfenismide uurimise mudelorganismideks on kujunenud Lõuna- ja Kesk-Aafrikas elavad *Bicyclus* perekonda kuuluvad liblikaliigid (Brakefield & French 1999; Brakefield jt 2007) ja nõgeseliblikas (*Araschnia levana*) (Freitak jt 2019; Baudach & Vilcinskas 2021; Esperk & Tammaru 2021). Järgnevalt tutvustatakse nende liblikate polüfenismiuuringuid lähemalt.

Putukate värvusel on mitu funktsiooni nagu kaitsevärvus, suguline dimorfism, ultraviolettkiirguse ehk UV-vastane kaitse, termoregulatsioon ja immuunvastus, seetõttu on raske täpsustada, milline funktsioon neist mitmest mõjutab ühte kindlat tiivakirjajelementi (Gotthard 2008; Ihalainen & Lindstedt 2012; Tong jt 2021; Medina jt 2020). *Bicyclus anynana* aastaajalised vormid on seotud temperatuuri erinevustega vihma- ja kuivaperioodil (Brakefield & Larsen 1984; Brakefield & Reitsma 1991; Brakefield 1996). *B. anynana* polüfenismide erinevus avaldub vihma- ja kuivaperioodi vahetusel, mil temperatuur langeb ning keskkond muutub kuivemaks ja lehed, millel *Bicyclus* liblikad puhkavad, muutuvad rohelisest tumedamaks ja pruunikamaks, mistõttu ka liblikate välimus muutub vastavalt (Brakefield & Reitsma 1991; Brakefield & Frankino 2009; Simpson jt 2011).

Erinevate fenotüüpideni viivad arengurajad käivitab *Bicyclus* perekonna liblikatel vastsete viimase kasvujärgu ajal kogetav temperatuur: temperatuuril 27 °C areneb vastset vihmaperioodi vorm ning 20 °C juures kuiva aastaaja vorm (Oostra jt 2011; Simpson jt 2011). Brakefield jt (2007) läbiviidud eksperiment kinnitas, et silmalaikude fenotüübiliste erinevuste kujunemine on suurel osal iseseisev muudest visuaalsetest tunnustest nagu tiivamustri ja kehastruktuuride areng ning silmalaikude asukoht, arv, suurus ja areng määratakse vähehaaval arengu käigus (Brakefield jt 2007). Liblikaliste tiibadel on pisikesed soomused ning nende asetus erineb liigiti ja võib olla väga varieeruv dorsaalsetel ja ventraalsetel tiivapooltel (Brakefield & French 1999). On leitud, et liblikaliste tiibade mustreid ja värve kontrollib spetsiaalne ala tiival, fookus (ingl *foci*), mis sisaldab endas informatsiooni, kus liigispetsiifilised mustrid tekkima peavad, ning need fookused stimuleerivad ümbritsevaid epidermirakke, et need pigmenti sünteesima hakkaksid ja moodustuks silmalaik (Nijhout 1980; French & Brakefield 1995; Brakefield jt 2007; Oostra jt 2011). Fookused tekivad liblikalistel nukustaadiumis (Nijhout 1980; French & Brakefield 1995). Silmalaike on palju uuritud nii *Bicyclus* perekonna liikidel kui teistel liblikalistel ning neil on leitud oluline roll röövluse vähendamises (Brakefield & Reitsma 1992; Brunetti jt 2001; Lyytinen jt 2004).

Nõgeseliblikal (*Araschnia levana*) esineb kaks põlvkonda aastas: diapauseeruv ehk talvituv *levana* vorm, mille valmikud lendavad kevadel ja mille tiivad on oranžid mustade laikudega ning otsearenev ja suvel lendav tumedam, must-valge mustriga *prorsa* vorm (Freitag jt 2019; Baudach & Vilcinskas 2021). Nõgeseliblika aastaajalistel vormidel on erinevus lisaks tiivavärvile ja -mustrile kehasuuruses ja -massis: nõgeseliblika talvituv vorm on mõõtmetelt väiksem kui otsearenev vorm (Fric & Konvicka 2002; Esperk & Tammaru 2021). Suuremad

mõõtmelised ja võimsamad lennulihased annavad otseareneva vormi suvel lendavatele valmikutele eelise, tehes neist paremad levijad kui kevadel lendava talvituva vormi esindajad, kes on paiksemad (Fric & Konvicka 2002; Friberg & Karlsson 2010).

Harva esineb aastaajalisi polüfenisme röövikutel, kuid *Nemoria* perekonna vaksiklased on tuntud erand, kus erinevate põlvkondade röövikud mimikeerivad peremeestaimede erinevaid osi (Green 1989; Simpson jt 2011). *Nemoria arizonaria* on spetsialiseerunud mitmele tammeliigile (peamiselt *Quercus arizonica* ja *Quercus emoryi*) ning selle liigi röövikud mimikeerivad kevadel tammeurbasid ja suvel puuoksi (Green 1989; Green 1996; Simpson jt 2011). Polüfenismi päästikuks on siin puulehtede toitainesisalduse muutumine – kevade kõrgema toitainetesisaldusega lehed viivad urbasid meenutava vormi kujunemiseni, madalama kvaliteediga toit suvel paneb aluse oksa mimikeerivale vormile (Green 1989).

4. Polüfenismide adaptiivsus

Kohastumus (ingl *adaptation*), samuti tuntud kui adaptiivsus, on muutus fenotüübis, mis tekib stabiilses keskkonnas kauakestva evolutsiooni ja loodusliku valiku tulemusena ning on organismile kasulik, tõstes kohasust (Stearns 1992; Gotthard & Nylin 2004; Fordyce 2006; Bradshaw & Holzapfel 2008). Kohastumine aitab organismil ümbritsevas keskkonnatingimustega toime tulla ja edukalt paljuneda (Gotthard & Nylin, 1995; Nylin 2013). Looduslik valik eelistab erinevates keskkondades erinevaid omadusi, mis viib kohastumuslike variatsioonideni liikide, populatsioonide ja sugude vahel (Gotthard 2008). Muutuseid putukate käitumises, füsioloogias ja morfoloogias aastaegade muutumisel ehk aastaajalisi polüfenisme peetakse üldiselt adaptiivseks vastusteks, kuid selgeid kinnitusi selle kohta on vähe (Nijhout 1999; Gotthard & Nylin 1995; Nylin 2013; Freitag jt 2019; Esperk & Tammaru 2021). See on põhjustatud asjaolust, et plastilised vastused võivad olla nii adaptiivsed kui ka mitteadaptiivsed ja bioloogiliste, keemiliste või füüsikaliste protsesside tagajärjed (Stearns & Hoekstra 2000). Tihti on adaptiivsete ja mitteadaptiivsete mõjude eristamine aga keeruline (Nylin 1991).

Keskkonnategurid, nagu temperatuur, toidu kättesaadavus, asustustihedus ja rõõvlus, on indiviidi kohasuse seisukohalt keske tähtsusega (Gotthard 2008; Tauber jt 1986). Enamus organisme, putukad sealhulgas, on evolutsioneerunud neid signaale tajuma ja läbima füsioloogilisi, morfoloogilisi ja käitumuslikke muutusi, mis konkreetsetes oludes tagavad kõrgema kohasuses (Tauber jt 1986; Leimar 2009). Määramine, kas tegemist on adaptiivse või mitteadaptiivse tunnusega on keeruline, kuna keskkonna mehhanismid, mis põhjustavad fenotüübilise variatsiooni on väga sarnased geneetiliste variatsioonidega ja seetõttu pole keskkonnast põhjustatud variante sageli lihtne eristada geneetiliselt indutseeritud variantidest (Gotthard & Nylin 1995; Nylin 1999). Samuti on raske vahet teha keskkonnategurite otsese mõju (mis ei pruugi olla adaptiivne) ja nende signaaltunnuse kasutamise (ennetav plastilisus, mis on enamasti adaptiivne) vahel (Simpson & Sword 2009; Esperk jt 2013).

Plastilisuse tüübi alusel on võimalik hinnata, kas tunnus on tõenäoliselt adaptiivne või mitte (Whitman & Agrawal 2009; Esperk & Tammaru 2021). Plastilisus jagatakse peamiselt kaheks: ennetav plastilisus (ingl *anticipatory plasticity*), kus polüfenism on ajendatud otsusest enne vastavate keskkonnatingimuste saabumist, näiteks talvitava vormi arenguraja käivitamine enne talve ja põlvkondadevahelised erinevused, mis tulenevad hooajaliselt varieeruva keskkonna otsesest mõjust (ingl *responsive plasticity*) (Whitman & Agrawal 2009).

Ennetav plastilisus on arvatavasti alati või peaaegu alati ka adaptiivne, otsene keskkonnamõju võib aga olla ka mitteadaptiivne (Whitman & Agrawal 2009). Adaptiivne fenotüübiline plastilisus võib tunduda kui ideaalne evolutsiooni valem, kuid organismid ei saa laiendada oma levikut igasse keskkonda, sest plastilisusel on omad ökoloogilised ja genotüübilised piirangud, mis takistavad kohasuse lõpmatut tõusu, samuti ei ole organismid võimelised järk-järgult aina kohasemat fenotüüpi tootma (DeWitt jt 1998; Agrawal 2001).

Esineb mitmeid vastandlikke arvamusi ja vastuolulisi tulemusi selles osas, kas polüfenismid on adaptiivsed või mitteadaptiivsed ning selle peamiseks põhjuseks on adaptiivsuse kinnituse vähesus. Gotthard ja Nylin (1995) uuring on üks näide, kus esineb tõendeid polüfenismi adaptiivse olemuse kohta: autorid väidavad, et adaptiivne plastilisus, sealhulgas polüfenism, võimaldab organismidel muutuvate keskkondadega toime tulla ja oma sobivust optimeerida ning toovad näiteid erinevatest taksonitest. West-Eberhard (2003) mainib, et teatud kontekstides võib olla polüfenism mittekohastumisvõimelised ning polüfenismi kohastumine sõltub konkreetsetest ökoloogilistest ja evolutsioonilistest teguritest.

Elukäik (ingl *life history*) hõlmab kohasuse seisukohalt olulisi omadusi (elukäigutunnused) organismi elus (Nylin & Gotthard 1998; Kliman 2016). Elukäigutunnused on näiteks elumus, kehasuurus, vastseperioodi ja valmikuperioodi pikkus, suguküpsuse saavutamise aeg, järglaste arv ja kvaliteet, immuunvastuse tugevus ja veel mitmed teised olulised omadused, mille kombinatsioonidega on võimalik ennustada ja analüüsida organismi elukäigu optimaalsust (Stearns 1992; Kliman 2016). Elukäiguteooria alusel on elukäigutunnuste väärtused piiratud lõivusuhetega (ingl *trade-off*) elukäigutunnuste vahel (Roff 2002), millest tuntumad on lõivusuhe paljunemise ja ellujäämise vahel ning, järglaste arvu ja suuruse vahel (Stearns 1992). Lõivusuhe esineb siis, kui muutus ühes tunnuses tõstab kohasust, aga samaaegselt langetab teise tunnuse kohasust (Stearns & Hoekstra 2000). Lõivusuhe koosneb nii geneetilisest kui fenotüübilisest aspektist, mõjutades evolutsiooni ja need võivad varieeruda keskkonnamuutustega (Roff 2002).

Aastaajalised polüfenismid on heaks mudeliks uurimaks organismide elukäigutunnustega seotuid lõivusuhteid (Freitag jt 2019). Aastaajaliste polüfenismide puhul on tegemist diskreetsete fenotüüpidega (Brakefield 1996; West-Eberhard 2003; Richard jt 2021), kuid põlvkonadevahelised erinevused võivad ilmned ka pidevates tunnustes (näiteks kehasuurus, immuunvastuse tugevus) (Roff 2002). Kuna selliseid põlvkondadevahelisi erinevusi võivad

põhjustada nii otsesed keskkonnamõjud kui adaptiivne vastus, tuleks analüüsida põlvkondadevaheliste erinevustega elukäiguomadusi eraldi.

5. Liblikaliste aastaajaliste vormide elukäigutunnuste erinevuse adaptiivsus

5.1 Adaptiivsuse hindamine

Saamaks ülevaadet aastaajaliste polüfenismide kohta liblikalistel ja selgitamaks polüfeensete tunnuste adaptiivset tausta otsiti teemakohaseid teadusartikleid otsingumootorist Google Scholar. Esmalt kasutati otsingufraasi “*seasonal polyphenism**” *Lepidoptera*, kuid see piiras tulemuslike allikate leidmist, mis käsitleks teemasid nagu adaptiivsus ja ennetav plastilisus. Seejärel viidi läbi lisaotsingud märkfraasidega “*seasonal polyphenism**” *Lepidoptera adaptive* ja “*seasonal polyphenism**” *Lepidoptera adaptiveness* ning otsiti lisaallikaid leitud töödes viidatud uuringutest.

Polüfeensete tunnuste adaptiivsust on keeruline otseselt hinnata, kuid selleks, et otsustada, kas liblikate aastaajaliste vormide erinevad elukäigutunnused on adaptiivsed või keskkonnast tulenevad, saab siiski kasutada mitmeid kriteeriume. Esiteks autori(te) hinnang ehk tulemuste/vaatluste/uuringu alusel on väidetud, et tunnuse erinevus(ed) on kohastumusliku taustaga. Teiseks, annab ennetav plastilisus organismidele võime kohandada oma fenotüüpi prognoositavatele muutustele keskkonnas enne muutuste tegelikku toimumist, mis võib olla oluline strateegia, kui eksisteerivad etteaimatavad hooajalised või tsüklilised muutused (Gotthard & Nylin 1995; DeWitt jt 2001). Ennetavad reaktsioonid annavad eelise, võimaldades organismidel olla tulevasteks väljakutseteks paremini ette valmistatud (Gotthard & Nylin 1995; DeWitt jt 2001). Kolmandaks viitab adaptiivsusele ka see, kui laboris, kus menetlusrühmade keskkond erineb ainult signaaltunnuse (näiteks päevapikkuse) poolest, saadakse looduslikes tingimustes esinevate vormidega sarnased tulemused. Neljandaks saab adaptiivseks lugeda olukorda, kus elukäigutunnuste erinevus aastaajaliste vormide vahel ei ole keskkonnamõjuga seletatav, näiteks madalamast toidu kvaliteedist toitunud vormil on suuremad kehamõõtmed (Teder jt 2010). Viiendaks viitavad adaptiivsusele polüfenismi hind/kulu ja lõivsuhted, kus üks vorm/tunnus tuleb teise vormi/tunnuse arvelt (Stearns, 1992; Agrawal 2001). Näiteks Karlsson ja Johansson (2008) uuringus selgus, et naeriliblika (*Pieris napi*) puhul on lendamisvõime ja viljakus negatiivselt seotud (Tabel 1).

5.2 Tulemused liblikaliste elukäigutunnuste erinevuste adaptiivsuse kohta

Bakalaureusetöö otsingu tulemusena leiti 13 tööd 13 liigi kohta, mis käsitlesid liblikate aastaajalise polüfenismi adaptiivsust (Tabel 1). Leitud uurimustest ühes töös näidati veenvalt polüfeensete elukäigutunnuste adaptiivsust, üheksas töö tulemuste puhul saab kasutatud kriteeriumite alusel hinnata, et tõenäoliselt on tegemist adaptiivse erinevusega. Võimalik otsene keskkonnamõju leiti ühes töös ühe liigi (orasheinasilmik) puhul. Kolmes uuringus kolme liigi kohta oli vastuolulisi tulemusi, kus polüfeensed tunnused olid seletatavad nii otsese keskkonnamõjuga kui ka adaptiivsusega (Tabel 1).

Tunnus, mida enamus uuringud kajastasid, oli kehasuuruse ehk kehamõõtmete ja/või massi erinevused aastaajalistel põlvkondadel: neid uurimusi oli kokku 5 ja neis oli kajastatud 9 liigi info (Tabel 1). Teder jt (2010) uuring keskendus vastsete/röövikute kehamassi erinevustele põlvkondade vahel, uuringus kaheteistkümnest uuriti ainult nelja liik, nendeks on vaksiklaste (*Geometridae*) sugukonna liigid: tume-kuuvaksik (*Selenia tetralunaria*), harilik kuuvaksik (*Selenia dentaria*), harilik oblikavaksik (*Timandra comae*) ja niidu-kidaöölane (*Xestia c-nigrum*). Kuna nende liikide talvituv põlvkond oli vaatamata madalamale toidu kvaliteedile hilissuvel ja sügisel suurem suve omadest, saab sellist tulemust lugeda pigem adaptiivsele taustale viitavaks, sest elukäigutunnuste erinevus aastaajaliste vormide vahel ei ole keskkonnamõjuga seletatav. Esperk & Tammaru (2021) uuring nõgeseliblika nukumassist andis kahte laadi tulemusi, kus elukäigutunnuse erinevusi saaks kirjeldada nii keskkonna otsese mõjuga, kuna nõgeseliblika *prorsa* vormi suuremad mõõtmed *levana* vormist on ilmselt põhjustatud keskkonna otsesest mõjust (Esperk jt 2013). Samas saab tulemusi seletada ka adaptiivsusega, sest autorid mainivad, et nõgeseliblika põlvkondadevahelised erinevused suuruses ja kasvukiiruses põhinevad suuresti ennetaval plastilisusel ja seetõttu on ilmselt tegemist aastaajalise kohastumisega. Peamiseks kehasuuruse ja -mõõtmete erinevuste põhjuseks on ilmselt röövlusriski vähendamine, talve üleelamine või talvitumiseks valmistumine, kuid võib esineda ka lõivsuhe kehasuuruse ja eluea vahel. Orasheinasilmiku (*Pararge aegeria*) kehamõõtmete erinevused on ilmselt eeskätt tingitud otsesest keskkonnamõjust, kuna talvituva vormi isendite väiksemad mõõtmed ja mass ning otseareneva vormi suuremad mõõtmed on seletatavad temperatuuri ja toiduresursside aastaajaliste erinevustega (Nylin jt 1989).

Orasheinasilmikul uuriti arenguetappide kestvust ja vastse kasvukiirust: orasheinasilmiku talvitaval vormil on aeglasem kasvukiirus, pikem vastsestaadium ja pikem nukustaadium,

otseareneval vormil on kiirem kasvukiirus, lühem vastsestaadium ja lühem nukustaadium (Nylín jt 1989). Uuringus põlvkondadevaheliste arenguetappide kestvuse ja vastse kasvukiiruse erinevuse kohta adaptiivset tausta ei mainitud, kuid toodi välja, et erinevatel tunnustel esineb ennetav plastilisus ja liblikal on adaptiivne vastus päevapikkusele ja temperatuurile. Nende tulemuste alusel on orasheinasilmiku kasvukiiruse ning vastseperioodi ja nukuperioodi pikkuste põlvkondadevahelised erinevused tõenäoliselt kohastumuslikud, kuna talvitava vormi pikem vastsestaadium võimaldab juba enne talve saabumist talveks valmistuma hakata. Seega võivad sama liigi aastaajaliste vormide erinevused elukäiguomadustes olla kas otsese keskkonnamõju tulemus või adaptiivse taustaga. Samas vastseperioodi talvitava vormi aeglasem kasv ja pikem vastsestaadium võivad olla seletatavad ka otsesese keskkonnamõjuga, kuna neil on kehvem toidu kvaliteet, seega võib arenguetappidel ja kasvukiirustel esineda nii adaptiivne kui otsese keskkonnamõju seletus (Freitak jt 2019, Esperk & Tammaru 2021). Pääsusabal *Papilio xuthus* (Komata & Sota 2017) uuriti ka vastsete arenguperioodi erinevusi talvitava ja otseareneva vormi vahel ning selle liblika puhul on erinevus (kevadepõlvkondade kiirem vastse kasvukiirus, suvel aeglasem vastse kasvukiirus) samuti tõenäoliselt adaptiivne, aidates liblikal valmistuda talvitumiseks.

Tiivavärvi ja tiivakirja erinevus põlvkondade vahel ilmnis kahes uurimuses kahe liigi (nõgeseliblikas ja monarhliblikas) kohta, nende puhul on arvatavasti tegemist elukäigutunnuste adaptiivse erinevusega vormide vahel (Ihalainen & Lindstedt 2012; Solensky & Larkin 2003). Samas on mõlema liblika polüfenismil erisugune kohastumise olemus: monarhliblikad on tegu termoregulatsiooni ja/või röövluse riski vähendamise ja nõgeseliblika vormide värvi erinevuse adaptiivne olemus on veel välja selgitamata, kuid Ihalainen & Lindstedt (2012) ei leidnud seost põlvkondade värvi erinevuste ja röövluse vahel. Tiiva silmalaikude kohta leiti üks uuring, kus uuritavaks liigiks oli *Bicyclus anynana* ning autorid (Lyytinen jt 2004) järeldasid, et tunnus on suure tõenäosusega adaptiivne ja kohastumise olemus on kaitsta liblikat röövluse eest.

Aastaajaliste põlvkondade immunoloogilise erinevuse kohta oli tehtud üks uuring, mis järeldas, et immuuntulemuste erinevused võivad tuleneda (talvituvate) isendite eeldatavast pikaajalisusest ja tegu on ennetava plastilisuse (ehk adaptiivse olemusega) vastusega patogeenide ajaliste kõikumistele keskkonnas. Täpsemalt uurisid Freitak jt (2019), kuidas muutub nõgeseliblika talvitava *levana* ja otseareneva *prorsa* vormi lüütiline aktiivsus ja ensüümi fenoloksidaasi (ingl *phenoloxidase* (PO)) aktiivsus ning eri vormide isendite mass.

Fenooloksüdaasi ensüümiga saavad selgrootud end kaitsta vigastuste ja patogeenide eest (González-Santoyo & Córdoba-Aguila 2012), kuid see on kulukas ja seetõttu tekib negatiivne seos immuunsusnäitajate ja nuku massi vahel (Freitag jt 2019). Seega *levana* vormi väiksemad mõõtmed ja pikenenud eluiga võivad olla seotud suurenenud immuunkaitsega, kuna talvituva vormi esindajad puutuvad pikema eluea tõttu rohkem patogeenidega kokku ja kõrgema immuunsus saavutamine annab *levana* vormile suvel kohastumusliku eelise patogeenide vastases kaitses.

Ainuke uuring vormi/fenotüübi valiku kohta eri aastaegadel oli *Nemoria arizonaria* röövikutel. Kevadel meenutab röövik toidutaime urba ja suvel on röövikud okstega sarnased. Green (1989) leidis, et polüfenimisi signaaliks pole fotoperiood ja/või temperatuur, seega hilisemas uuringus (1996) kontrollis ja leidis ta kinnituse hüpoteesile, et morfoloogilisi erinevusi käivitavaks signaaliks on sel liigil aastaajaliselt varieeruv toitumine. Toitumisel on sel liigil ilmselt signaali, mitte otsese mõju roll, andes vastsele märku, missuguse fenotüübi omandamine tagab suurima kohasuse vastaval aastaajal. Aastajaliste vormide morfoloogilised erinevused on sel liigil adaptiivsed, kuna vormid on krüptilised erinevatel aastaegadel, mistõttu sulanduvad röövikud ümbritsevasse keskkonda ja ei paista röövloomadele nii hästi silma.

Lennuvõimet ja levikut kajastasid kaks uuringut kahe liigi, naeriliblika (*Pieris napi*) ja nõgeseliblika kohta. Nõgeseliblika otseareneval vormil on pikema kestvusega lennud, kui talvitaval vormil, välja arvatud kõige kõrgemal temperatuuril (25 °C), seal olid tulemused vastupidised. Friberg & Karlsson (2008) arvavad, et lennudevõime erinevused *Araschnia levana* aastajaliste vormide vahel on adaptiivse olemusega, mis aitavad talvituvatel liblikatel paremini talve üle elada, kuid seda lennuliha massi ja lennudevõime vähenemise hinnaga. Naeriliblika esineb samasugune nähtus: talvituv vorm on lühema lennukestvusega ja suve vorm pikemaga, uurimuse autorid (Karlsson & Johansson 2008) eeldavad, et tegemist on lõivsuhtega lendamisvõime ja viljakuse vahel ning et see polüfeenne tunnus on adaptiivne.

Naeriliblikal uuriti munatoodangu erinevust põlvkondade vahel ning leiti, et talvituva põlvkonna isendite viljakus (munetud munade arv) oli suurem kui otseareneval põlvkonna isenditel. Selline tulemus viitab sellele, et lennudevõime ja munade munemise vahel esineb lõivsuhe, kus talvituv põlvkond, millel on vähenenud lennudevõime, investeerib rohkem ressursse munatoodangusse ja paljunemisse kui lennudevõimekusse. Viljakust uuriti ka väike-kärbtiival (*Polygonia c-album*), kuid nendel liblikatel oli kevadel madalam

munatoodang. Seega viljakuse ja munade arvu kohta oli kaks uuringut, millest üks (naeriliblikas) on tõenäolise adaptiivse olemusega, kuna esineb negatiivne seos viljakuse ja mingi muu elukäigutunnuse vahel ja teine uuring (väike-kärbtiib), kus kevade madalam munatoodang võib tuleneda lõivsuhtest viljakuse ja eluea vahel, kuid ka talvitumise otsest (negatiivsest) keskkonnamõjust.

Bakalaureusetöös leitud tulemused kinnitavad arvamust, et aastaajaliste vormide vahelised erinevused elukäigutunnustes on valdavalt adaptiivsed (9 uurimuse tulemustes 13st leiti sellele vähemalt kaudset kinnitust). Samas on aastaajaliste vormide erinevusi ja elukäigutunnustes uuritud veel vähestel liikidel ning uuringud on peamiselt keskendunud mudelliikidele, näiteks *Bicyclus anynana* ja nõgeseliblikas. Polüfenismide seas esineb ka otsest keskkonnamõju ja adaptiivsuse hinnang põhineb kaudse(te)l tõendi(te)l ning adaptiivsuse olemus on harva lõpuni selge. Seega, teemakohased edaspidised uuringud on kindlasti vajalikud.

Kokkuvõte

Polüfenism on nähtus, mis esineb paljudel organismidel, kus üks genotüüp paneb aluse kahele või enamale fenotüübile. Aastaajaline polüfenism on fenotüübilise plastilisuse vorm, kus fenotüübide erinevus on vastavuses aastaegade muutusega. Aastaajaline polüfenism väljendub liblikalistel tiivavärvil ja -kirjas, silmalaikudes, kehamassis ja -proportsioonides, aga ka mitmetes muudes elukäigutunnustes. Aastaajaliselt polüfeensete liblikate põlvkonnad erinevad kehasuuruse, arenguperioodi kestuse, kasvukiiruse, viljakuse ja immuunvastuse tugevuse poolest. Aastaajalisi polüfenisme põhjustavad peamiselt erinevused keskkonnasignaalides nagu päevapikkus ja temperatuur, harvem toidu kvaliteet ja niiskus/sademed. Liblikate aastaajalisi polüfenisme on pikalt peetud kohastumuslikeks ehk adaptiivseteks. Polüfenismi adaptiivsust viitavad kinnitused on näiteks ennetav plastilisus, polüfenismi hind ja kulu, kui elukäigutunnuste erinevus aastaajaliste vormide vahel ei ole keskkonnamõjuga seletatav. Samas on polüfenismide adaptiivsust demonstreerivaid uuringuid vähe ja puuduvad üksikuurimuste tulemusi sünteesivad tööd.

Bakalaureusetöö eesmärgiks oli anda esmalt ülevaade polüfenismidest keskendudes eelkõige liblikate aastaajalistele polüfenismidele, rakendades mitmeid kriteeriume, mille alusel polüfenismide adaptiivsust hinnata. Seejärel selgitati, kas üksikuurimustes kajastatud erinevad elukäigutunnused põlvkondadevahel olid adaptiivsed või pigem otsese keskkonnamõju tulemus.

Enamasti viitasid uuringute tulemused liblikate aastaajaliste polüfenismide adaptiivsusele, kuid mõnedel juhtudel leiti ka otsest keskkonnamõju. Juhul kui polüfenismid osutusid adaptiivseteks, oli kohastumuse põhjuseks eeskätt röövlusriski vältimine ja vähendamine ning termoregulatsioon, kuid ka talve üleelamine ja pikema elueaga kaasnev tugevam immuunvastus.

Kuna uuringud on läbi viidud vähestel liikidel, siis adaptiivsuse hinnang põhineb kaudse(te)l tõendi(te)l ning adaptiivsuse olemus on harva lõpuni selge, on kahtlemata vajalik liblikaliste polüfenisme edasi uurida, et mõista liblikaliste aastaajalise polüfenismide ja põlvkondadevaheliste elukäigutingimuste olemust.

Summary

Seasonal polyphenism in butterflies (Lepidoptera): intergenerational differences in life history

Polyphenism is a phenomenon that occurs in many organisms, where based on one genotype two or more phenotypes are produced. Seasonal polyphenism is a form of phenotypic plasticity, where the difference in phenotypes corresponds to the changes of seasons. Seasonal polyphenism is expressed in the wing colour and pattern of butterflies and moths, the presence and size of eye spots, body mass and in several other life history traits. Generations of seasonally polyphenic lepidopterans are shown to differ in body size, duration of developmental period, growth rate, fecundity and the strength of immune response. Photoperiod and temperature are the main environmental factors causing the polyphenisms, but food quality and humidity/precipitation also sometimes play a leading role. Seasonal polyphenism is generally considered to be adaptive in lepidopterans. Confirmations indicating the adaptability of polyphenism are, for example, anticipatory plasticity, the price and cost of polyphenism and if the difference in life cycle characteristics between seasonal forms cannot be explained by environmental influence. However, case studies explicitly demonstrating the adaptive nature of seasonal polyphenism are rare and there are no recent attempts to synthesise the results of relevant case studies.

The aim of the bachelor's thesis is, firstly, to give a general overview about the seasonal polyphenisms and in particular seasonal polyphenisms of lepidopterans. Subsequently, by applying different criteria to evaluate the adaptivity of polyphenisms it is evaluated, whether the intergenerational differences in life history traits reported in case studies have adaptive background or if they are related to the direct influence of seasonally changing environment.

In most cases the results of case studies indicate the adaptive nature of the polyphenic traits, however, in some cases direct influence of seasonally varying environmental factors seems to be the cause of polyphenic traits.

When polyphenisms had an adaptive background, the seasonally polyphenic traits helped organisms to avoid and reduce the risk of predation, enhance thermoregulation, survive and prepare for winter and/or regulate the strength of immune response as a function of seasonally varying pathogen abundance and diversity.

However, as the studies of seasonal polyphenisms mainly focus on a few model species, the evaluation of adaptivity is based largely on indirect evidence and the nature of adaptations is rarely fully solved, further studies on seasonal polyphenisms are needed.

Tänuavaldused

Soovin tänada oma juhendajat, entomoloogia õppetooli kaasprofessorit Toomas Esperki abivalmiduse, lahkuse ja juhendavate kommentaaride eest, mis tegid bakalaureusetöö kirjutamise sujuvamaks. Sooviksin tänada pereleikmeid pideva toetuse ja julguste eest ning kaastudengit ja sõpra Anni Joametsa, kes hoidis tuju ka raskustes positiivsena.

Kasutatud kirjandus

Kasutatud kirjanduse vormistamisel kasutati eeskujuks ajakirja Functional Ecology.

- Agrawal, Anurag A. "Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species." *Science* 294.5541 (2001): 321-326.
- Angilletta, Jr, M. J., & Dunham, A. E. (2003). The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *The American Naturalist*, 162, 332-342.
- Applebaum, S. W., & Heifetz, Y. (1999). Density-dependent physiological phase in insects. *Annual review of entomology*, 44, 317-341.
- Baudach, A., & Vilcinskas, A. (2021). The European Map Butterfly *Araschnia levana* as a Model to Study the Molecular Basis and Evolutionary Ecology of Seasonal Polyphenism. *Insects*, 12, 325.
- Bean, Daniel W., Tom L. Dudley, and Julie C. Keller. "Seasonal timing of diapause induction limits the effective range of *Diorhabda elongata deserticola* (Coleoptera: Chrysomelidae) as a biological control agent for tamarisk (*Tamarix* spp.)." *Environmental entomology* 36.1 (2014): 15-25.
- Booth, D. J., & Biro, P. (2008). Adaptation. In S. E. Jørgensen & B. D. Fath (Eds.), *Encyclopedia of Ecology* (pp. 43–47). Academic Press.
- Bradshaw, W. E., & Holzapfel, C. M. (2007). Evolution of animal photoperiodism. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38, 1-25.
- Braendle, C., Davis, G. K., Brisson, J. A., & Stern, D. L. (2006). Wing dimorphism in aphids. *Heredity*, 97, 192-199.
- Brakefield, P. M., & Larsen, T. B. (1984). The evolutionary significance of dry and wet season forms in some tropical butterflies. *Biological journal of the Linnean society*, 22, 1-12.
- Brakefield, P. M., & Reitsma, N. (1991). Phenotypic plasticity, seasonal climate and the population biology of *Bicyclus* butterflies (Satyridae) in Malawi. *Ecological Entomology*, 16, 291-303.

- Brakefield, P. M. (1996). Seasonal polyphenism in butterflies and natural selection. *Trends in Ecology & Evolution*, *11*, 275-277.
- Brakefield, P. M., & French, V. (1999). Butterfly wings: the evolution of development of colour patterns. *BioEssays*, *21*, 391-401.
- Brakefield, P. M., Pijpe, J. & Zwaan, B. J. (2007). Developmental plasticity and acclimation both contribute to adaptive responses to alternating seasons of plenty and of stress in *Bicyclus* butterflies. *Journal of Biosciences*, *32*, 465–475.
- Brakefield, P. M., & Frankino, W. A. (2009). Polyphenisms in Lepidoptera: multidisciplinary approaches to studies of evolution and development. *Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences*, 337-368.
- Brisson, J. A., Davis, G. K., & Stern, D. L. (2007). Common genome-wide patterns of transcript accumulation underlying the wing polyphenism and polymorphism in the pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*). *Evolution & development*, *9*, 338-346.
- Brunetti, C. R., Selegue, J. E., Monteiro, A., French, V., Brakefield, P. M., & Carroll, S. B. (2001). The generation and diversification of butterfly eyespot color patterns. *Current Biology*, *11*, 1578-1585.
- Cabej, N. R. (2019). *Epigenetic mechanisms of the cambrian explosion*. Academic Press.
- Choudhuri, S. (2011). Epigenetic regulation of gene and genome expression. In *Reproductive and Developmental Toxicology* (pp. 801-813). Academic Press.
- DeWitt, T. J., Sih, A., & Wilson, D. S. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in ecology & evolution*, *13*, 77-81.
- Esperk, T., Stefanescu, C., Teder, T., Wiklund, C., Kaasik, A., & Tammaru, T. (2013). Distinguishing between anticipatory and responsive plasticity in a seasonally polyphenic butterfly. *Evolutionary Ecology*, *27*, 315-332.
- Esperk, T., & Tammaru, T. (2021). Ontogenetic Basis of Among-Generation Differences in Size-Related Traits in a Polyphenic Butterfly. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *9*, 612330.

- Fordyce, J. A. (2006). The evolutionary consequences of ecological interactions mediated through phenotypic plasticity. *Journal of Experimental Biology*, 209, 2377-2383.
- Freitak, D., Tammaru, T., Sandre, S. L., Meister, H., & Esperk, T. (2019). Longer life span is associated with elevated immune activity in a seasonally polyphenic butterfly. *Journal of evolutionary biology*, 32, 653-665.
- French, V., & Brakefield, P. M. (1995). Eyespot development on butterfly wings: the focal signal. *Developmental biology*, 168, 112-123.
- Friberg, M., & Karlsson, B. (2010). Life-history polyphenism in the map butterfly (*Araschnia levana*): developmental constraints versus season-specific adaptations. *Evolutionary Ecology Research*, 12, 603-615.
- Fric, Z., & Konvicka, M. (2002). Generations of the polyphenic butterfly *Araschnia levana* differ in body design. *Evolutionary Ecology Research*, 4, 1017-1032.
- González-Santoyo, I., & Córdoba-Aguilar, A. (2012). Phenoloxidase: a key component of the insect immune system. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 142, 1-16.
- Gotthard, K., & Nylin, S. (1995). Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation: a selective review of plasticity in animal morphology and life history. *Oikos*, 3-17.
- Gotthard, K. (2000). Increased risk of predation as a cost of high growth rate: an experimental test in a butterfly. *Journal of Animal Ecology*, 69, 896-902.
- Gotthard, K. (2004). Growth strategies and optimal body size in temperate Pararginii butterflies. *Integrative and Comparative Biology*, 44, 471-479.
- Gotthard, K. (2008). Adaptive growth decisions in butterflies. *Bioscience*, 58, 222-230.
- Gratani, L. (2014). Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in botany*, 2014.
- Greene, E. (1989). A diet-induced developmental polymorphism in a caterpillar. *Science*, 243, 643-646.

- Greene, E. (1996). Effect of light quality and larval diet on morph induction in the polymorphic caterpillar *Nemoria arizonaria* (Lepidoptera: Geometridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 58, 277-285.
- Hanna, L., & Abouheif, E. (2021). The origin of wing polyphenism in ants: an eco-evo-devo perspective. In *Current Topics in Developmental Biology* (Vol. 141, pp. 279-336). Academic Press.
- Harrison, R. G. (1980). Dispersal polymorphisms in insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 95-118.
- Ihalainen, E., & Lindstedt, C. (2012). Do avian predators select for seasonal polyphenism in the European map butterfly *Araschnia levana* (Lepidoptera: Nymphalidae)? *Biological Journal of the Linnean Society*, 106, 737-748.
- Janzen, F. J., & Phillips, P. C. (2006). Exploring the evolution of environmental sex determination, especially in reptiles. *Journal of evolutionary biology*, 19, 1775-1784.
- Joiris, A., Korati, S., & Van Dyck, H. (2010). Differential bird predator attack rate on seasonal forms of the map butterfly (*Araschnia levana* L.): does the substrate matter?. *Ethology*, 116, 1020-1026.
- Karlsson, B., & Johansson, A. (2008). Seasonal polyphenism and developmental trade-offs between flight ability and egg laying in a pierid butterfly. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 2131-2136.
- Karlsson, B., Stjernholm, F. and Wiklund, C. 2008. Test of a developmental trade-off in a polyphenic butterfly: direct development favours reproductive output. *Funct. Ecol.*, 22: 121–126.
- Koi, S., & Daniels, J. (2017). Life history variations and seasonal polyphenism in *Eumaeus atala* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Florida Entomologist*, 100, 219-229.
- Komata, S., & Sota, T. (2017). Seasonal polyphenism in body size and juvenile development of the swallowtail butterfly *Papilio xuthus* (Lepidoptera: Papilionidae). *European Journal of Entomology*, 114.

- Laforsch, C., & Tollrian, R. (2004). Inducible defenses in multipredator environments: cyclomorphosis in *Daphnia cucullata*. *Ecology*, *85*, 2302-2311.
- Leimar, O. (2009). Environmental and genetic cues in the evolution of phenotypic polymorphism. *Evolutionary Ecology*, *23*, 125-135.
- Long, H., & Zufall, R. A. (2010). Diverse modes of reproduction in the marine free-living ciliate *Glauconema trihymene*. *BMC microbiology*, *10*, 1-11.
- Lyytinen, A., Brakefield, P. M., Lindström, L., & Mappes, J. (2004). Does predation maintain eyespot plasticity in *Bicyclus anynana*?. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *271*, 279-283.
- Medina, I., Vega-Trejo, R., Wallenius, T., Symonds, M. R., & Stuart-Fox, D. (2020). From cryptic to colorful: Evolutionary decoupling of larval and adult color in butterflies. *Evolution letters*, *4*, 34-43.
- Nijhout, H. F. (1980). Pattern formation on lepidopteran wings: determination of an eyespot. *Developmental biology*, *80*, 267-274.
- Nijhout, H. F. (1999). Control mechanisms of polyphenic development in insects: in polyphenic development, environmental factors alter some aspects of development in an orderly and predictable way. *Bioscience*, *49*, 181-192.
- Nijhout, H. F. (2003). Development and evolution of adaptive polyphenisms. *Evolution & development*, *5*, 9-18.
- Nylin, S., Wickman, P. O., & Wiklund, C. (1989). Seasonal plasticity in growth and development of the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria* (Satyrinae). *Biological Journal of the Linnean Society*, *38*, 155-171.
- Nylin, S., & Gotthard, K. (1998). Plasticity in life-history traits. *Annual review of entomology*, *43*, 63-83.
- Nylin, S. (2013). Induction of diapause and seasonal morphs in butterflies and other insects: knowns, unknowns and the challenge of integration. *Physiological Entomology*, *38*, 96-104.

- Ogawa, K., & Miura, T. (2014). Aphid polyphenisms: trans-generational developmental regulation through viviparity. *Frontiers in physiology*, 5, 1.
- Oostra, V., de Jong, M. A., Invergo, B. M., Kesbeke, F., Wende, F., Brakefield, P. M. & Zwaan, B. J. (2011). Translating environmental gradients into discontinuous reaction norms via hormone signaling in a polyphenic butterfly. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 789–797.
- Oster, G. F., & Wilson, E. O. (1978). *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press.
- Pigliucci, M. (2001). *Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture*. JHU Press.
- Pigliucci, M., Murren, C. J., & Schlichting, C. D. (2006). Phenotypic plasticity and evolution by genetic assimilation. *Journal of Experimental Biology*, 209, 2362-2367.
- Price, T. D., Qvarnström, A., & Irwin, D. E. (2003). The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270, 1433-1440.
- Richard, G., Jaquiéry, J., & Le Trionnaire, G. (2021). Contribution of epigenetic mechanisms in the regulation of environmentally-induced polyphenism in insects. *Insects*, 12, 649.
- Roff, D. A. (2002). *Life history evolution* (Vol. 7). Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Simpson, S. J., McCaffery, A. R., & Hägele, B. F. (1999). A behavioural analysis of phase change in the desert locust. *Biological reviews*, 74, 461-480.
- Simpson, S. J., & Sword, G. A. (2009). Phase polyphenism in locusts: mechanisms, population consequences, adaptive significance and evolution. *Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences*, 147-189.
- Simpson, S. J., Sword, G. A. & Lo, N. (2011). Polyphenism in insects. *Current Biology*, 21, R738–R749.
- Shapiro, A. M. (1976). Seasonal polyphenism. *Evolutionary Biology: Volume 9*, 259-333.
- Shuel, R. W., & Dixon, S. E. (1960). The early establishment of dimorphism in the female honeybee, *Apis mellifera* L. *Insectes sociaux*, 7, 265-282.

- Solensky, M. J., & Larkin, E. (2003). Temperature-induced variation in larval coloration in *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Annals of the Entomological Society of America*, *96*, 211-216.
- Song, H., & Wenzel, J. W. (2008). Phylogeny of bird-grasshopper subfamily Cyrtacanthacridinae (Orthoptera: Acrididae) and the evolution of locust phase polyphenism. *Cladistics*, *24*, 515-542.
- Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories* (Vol. 249, p. xii). Oxford: Oxford university press.
- Stearns, S. C., & Hoekstra, R. F. (2000). *Evolution, an introduction*. Oxford University Press.
- Sword, G. A., Lecoq, M., & Simpson, S. J. (2010). Phase polyphenism and preventative locust management. *Journal of insect physiology*, *56*, 949-957.
- Tauber, M. J., Tauber, C. A., & Masaki, S. (1986). *Seasonal adaptations of insects*. Oxford University Press on Demand.
- Teder, T., Esperk, T., Rimmel, T., Sang, A., & Tammaru, T. (2010). Counterintuitive size patterns in bivoltine moths: late-season larvae grow larger despite lower food quality. *Oecologia*, *162*, 117-125.
- Tong, X., Qiao, L., Luo, J., Ding, X., & Wu, S. (2021). The evolution and genetics of lepidopteran egg and caterpillar coloration. *Current Opinion in Genetics & Development*, *69*, 140-146.
- van der Burg, K. R., & Reed, R. D. (2021). Seasonal plasticity: how do butterfly wing pattern traits evolve environmental responsiveness?. *Current Opinion in Genetics & Development*, *69*, 82-87.
- Walters, R. J., & Hassall, M. (2006). The temperature-size rule in ectotherms: may a general explanation exist after all?. *The American Naturalist*, *167*, 510-523.
- West-Eberhard, M. J. (1989). Phenotypic plasticity and the origins of diversity. *Annual review of Ecology and Systematics*, *20*, 249-278.
- West-Eberhard, M. J. (2003). *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press.

- Whitman, D. W. & Agrawal, A. A. (2009). What is phenotypic plasticity and why is it important. *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanisms and Consequences*, 1–63.
- Yang, C. H., & Andrew Pospisilik, J. (2019). Polyphenism—a window into gene-environment interactions and phenotypic plasticity. *Frontiers in genetics*, *10*, 132.
- Zera, A. J., & Denno, R. F. (1997). Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annual review of entomology*, *42*, 207-230.

Lisad

Tabel 1. Ülevaade elukäigutunnuste erinevusest liblikate aastaajaliste vormide vahel ja aastaajalisi polüfenisme põhjustavatest teguritest.

Sugukond	Liik	Vorm 1 (talvituv)	Vorm 2 (otsearenev)	Polüfenne tunnus	Signaal	Adaptiivne/ keskkonna- mõju	Otsustuskriteerium	Kohastumuse põhjus	Viite number
Geometridae	<i>Nemoria arizonaria</i>	meenutab urba, toitub urbadest	meenutab oksa, toitub lehtedest	rööviku vormi/ fenotüübi valik (oks või urb)	toitumine (urvad, lehed)	A?*	toitumine kui signaal*	röövlus?*	1
	tume-kuuvaksik (<i>Selenia tetralunaria</i>)	suurem	väiksem	kehasuurus (esitiibade pikkus)	päevapikkus, temperatuur	A?	autor, eksperiment, otsese eeldatava keskkonnamõjuga vastupidine tulemus	röövlus?	2
		suurem	väiksem	vastse kehasuurus (mass)	toidu kvaliteet	A?	eksperiment, otsese eeldatava keskkonnamõjuga vastupidine tulemus	röövlus?	
	harlik kuuvaksik (<i>Selenia dentaria</i>)	suurem	väiksem	vastse kehasuurus (mass)	–	A?	autor, otsese eeldatava keskkonnamõjuga vastupidine tulemus	röövlus?	

Sugukond	Liik	Vorm 1 (talvituv)	Vorm 2 (otsearenev)	Polüfenne tunnus	Signaal	Adaptiivne/ keskkonna- mõju	Otsustuskriteerium	Kohastumuse põhjus	Viite number
<i>Geometridae</i>	harilik oblikavaksik (<i>Timandra comae</i>)	suurem	väiksem	vastse kehasuurus (mass)	–	A?	autor, otsese eeldatava keskkonnamõjuga vastupidine tulemus	röövlus?	2
<i>Noctuidae</i>	niidu-kidaöölane (<i>Xestia c-nigrum</i>)	suurem	väiksem	vastse kehasuurus (mass)	–	A?	autor, otsese eeldatava keskkonnamõjuga vastupidine tulemus	röövlus?	
<i>Nymphalidae</i>	nõgeseliblikas (<i>Araschnia levana</i>)	väiksem	suurem	kehasuurus (mass) ja kehamõõtmed	päevapikkus	A?/KK?	ennetatav plastilisus, adaptiivne plastilisus, eksperiment, autor?	talve üleelamine, röövlus?	3
		oranž	tume	värvus	päevapikkus	A?	eksperiment	värvus pole adaptiivne vastus röövlusele	4
		kõrgem lüütiline ja PO aktiivsus	madalam lüütiline ja PO aktiivsus	immunoloogia	päevapikkus	A?	eksperiment, lõivsuhe, autor	patogeenide arvukus eri aastaaegadel ehk kaitsemehhanism?	5
		lühemad lennud, v.a kõige soojem temp	pikemad lennud, v.a kõige soojem temp	lennuvõime	päevapikkus, temperatuur	A?	eksperiment, lõivsuhe	talve üleelamine, viljakuse ja leviku lõivsuhe ehk ressursside jaotus?	6

Sugukond	Liik	Vorm 1 (talvituv)	Vorm 2 (otsearenev)	Polüfeenne tunnus	Signaal	Adaptiivne/ keskkonna- mõju	Otsustuskriteerium	Kohastumuse põhjus	Viite number
<i>Nymphalidae</i>	<i>Bicyclus anyana</i>	vihmaperiood: suuremad silmlaigud	kuivaperiood: väiksemad/puud uvad silmlaigud	silmlaigud	päevapikkus, temperatuur	A	eksperiment, autor	röövlus (krüpsis)	7
	monarhliblikas (<i>Danaus plexippus</i>)	madal temperatuur: tumedamad, rohkem melanisatsiooni, vähem valget ja kollast pigmenti	kõrge temperatuur: heledamad, vähem melanisatsiooni, rohkem valget ja kollast pigmenti	värvus	temperatuur, (päevapikkus)	A?	ektotermiline adaptsioon?	termoregulatsioon? , röövlus?	8
	orasheinasilmik (<i>Pararge aegeria</i>)	aeglasem kasvukiirus	kiirem kasvukiirus	vastse kasvukiirus	arenguetappide kestus	päevapikkus, temperatuur	A?*	adaptiivne vastus päevapikkusele ja temperatuurile	valmistumine talvitumiseks?*
		väiksem	suurem	valmiku kehasuurus ja -mass	päevapikkus, temperatuur	KK?*	eksperiment?	suurus sõltub temperatuurist ja toiduresurssidest	

Sugukond	Liik	Vorm 1 (talvituv)	Vorm 2 (otsearenev)	Polüfenne tunnus	Signaal	Adaptiivne/ keskkonna- mõju	Otsustuskriteerium	Kohastumuse põhjus	Viite number
<i>Nymphalidae</i>	väike-kärbtiib (<i>Polygonia c-album</i>)	madalam viljakus	kõrgem viljakus	viljakus	päevapikkus, temperatuur	A?*/KK?*	lõivsuhe viljakuse ja eluea vahel, talve (negatiivne) otsene mõju	talve üleelamine?*	10
<i>Papilionidae</i>	puriliblikas (<i>Iphiclides podalirius</i>)	väiksem	suurem	kehasuurus (mass)	päevapikkus	A?	eksperiment, ennetav plastilisus, adaptiivne plastilisus, keskkonnamõjuga polnud seletatav	talve üleelamine?*	11
	pääsusaba (<i>Papilo xuthus</i>)	väiksem kiirem	suurem aeglasem	kehasuurus (mass) vastse kasvukiirus	temperatuur, päevapikkus	A?*/KK?*	eksperiment, lõivsuhe kehasuuruse ja eluea vahel?*	valmistumine talvitumiseks?*	12
<i>Pieridae</i>	naeriliblikas (<i>Pieris napi</i>)	suurem munatoodang	väiksem munatoodang	munade arv		A?*			
		väiksem rindmik/rindkeha	suurem rindmik/rindkeha	kehamõõtmed	temperatuur, päevapikkus	A?*	lõivsuhe viljakuse ja lennuvõime vahel, eksperiment, fenotüüpiline plastilisus	–	13
		lühem lennukestvus, väiksem levimisvõime	pikem lennukestvus, suurem levimisvõime	lennuvõime, levik		A?*			

Tabelis on väljatoodud bakalaureusetöös kajastuvad uurimused liblikaliste kohta, mis käsitlevad kas aastaajalisi põulfesnime, elukäigutunnuste erinevust ja ka mingitel juhtudel nende kohastumisvõimet. Tabelis esinevate lühendite tähendused: A – adaptiivne, A? – võimalik adaptiivne olemus, KK – keskkonna otsene mõju, KK? – tõenäoliselt keskkonna otsene mõju, märk “–” tabelis tähendab, et seda informatsiooni ei mainitud allikas (ja/või bakalaureuse autoril puudub analüüs). Bakalaureusetöö autor omapoolne analüüs on tähistatud tärniga.

Viited: 1 – Greene 1996; 2 – Teder jt 2010; 3 – Esperk & Tammaru 2021; 4 – Ihalainen & Lindstedt 2012; 5 – Freitag jt 2019; 6 – Friberg & Karlsson 2010; 7 – Lyytinen jt 2004; 8– Solensky & Larkin 2003; 9 – Nylän jt 1989; 10– Karlsson jt 2008.; 11– Esperk jt 2013; 12– Komata & Sota 2017; 13 – Karlsson & Johansson 2008

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Romi Neerot,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose “Aastaajaline polüfenism liblikalistel (Lepidoptera): põlvkondadevahelised erinevused elukäigutunnustes”, mille juhendaja on Toomas Esperk, 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 4.0, 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.

Romi Neerot

23.05.23