



Lindude väljaheidete jäljendamine liblikate poolt

Kirke Lõõndre*

Zoologia osakond, Ökoloogia ja Maateaduste instituut, Tartu Ülikool, Vanemuise 46, 51014

Kokkuvõte

Liblikate värvuse täpsed funktsioonid on suurelt jaolt veel teadmata. Eriti vähe on uuritud just maskeerumist ning needki tööd on peamiselt keskendunud röövikutele. Vaksiklased (*Geometridae*) on grupp liblikaid, kelle tiivamustrite suur varieeruvus on olnud mudeliks krüptilisuse evolutsiooni uurimisel, kuid nende valge ja mustvalge tiivavärvuse kohta uurimused senini puuduvad. Käesoleva töö eesmärk on uurida, kas valge ja mustvalge tiivavärvus on kohastumus vaksiklastel röövlooma eest märkamatuks jääda, jäljendades lindude väljaheiteid.

Lindudel on tähtis roll liblikate tiivavärvuse kujundajana ja sellest tulenevalt on liblika tiivavärvuse funktsioonideks teiste seas röövlooma ehmatamine ja hälvitamine ning tema eest varjumine. Röövlooma saagiks langemise eest aitab pääseda ka maskeerumine, mispuhul liblikas võib jäljendada oksa, kuivanud lehti ja väljaheiteid. Tiivavärvuse funktsioonid võivad erineda ka liblika samasuviste põlvkondade vahel ja seal võib oluline roll olla ümbritseva keskkonna temperatuuril.

Käesolevas töös viidi läbi kolm uurimust. Esimese uurimuse käigus loendati metsas lindude väljaheiteid ja paigutati transektidele erineva kontrastsusega tiivamudeleid ning vaadeldi, kuidas kisklus nendele muutub läbi suve. Teises uurimuses jagati vaksiklaste liigid kategooriatesse väljaheitega sarnanemise alusel. Seejärel võrreldi kategooriate lennuaegade lähedust linnuväljaheidete eeldatavale tippooajale. Lisaks hinnati viimati nimetatud tunnuse seost valge värvuse osakaaluga tiivavärvuses, eeldades, et suurema valge osakaaluga liigid lendavad väljaheidete tippooajale lähemal. Kolmandas uurimused võrreldi omavahel erinevaid põlvkondi oletades, et suve esimese põlvkonna puhul ilmneb tugevamini linnuväljaheite maskeerimine. Selleks viidi läbi küsitlus, kus inimestel paluti võrrelda kahe põlvkonna isendite tiivavärvust kolme parameetri alusel, milleks oli kontrastsus, valge ala suhteline pindala ja valge ala heledus.

Väljaheidete hulga muutus suve jooksul statistilist kinnitust ei leidnud. Samuti ei muutunud suve jooksul kisklusindeks ehk erineva kontrastsusega tiivamudelite

* E-post: kirke.loondre@gmail.com

kiskluse erinevus. Lennuaegade ja tiivavärvuse võrdluses leiti, et väljaheite sarnasemate (st mustvalge ja valge värvusega) vaksikuliikide lennuaeg on lähemal väljaheidete eeldatavale tippajale ning nad lendavad tunduvalt kitsamal perioodi jooksul, kui teised värvuse kateegooriad. Erinevate liikide valge värvuse osakaalu ja lennuaja vahel oodatud seost ei leitud. Tiivavärvuste võrdlemisel põlvkondade vahel selgus, et esimene põlvkond on vaatlejate arvates kontrastsem kui teine põlvkond. Teisel põlvkonnal on aga valge värvuse suhteline pindala suurem ja valge värvus on valgem kui esimesel põlvkonnal.

Valgete ja mustvalgete vaksiklaste kitsam lennuaja periood viitab tõenäoliselt kaitse olemasolule sel perioodil. Esimese põlvkonna liblikad võivad suurendada väljaheite jälgendamist läbi katkestava tiivakirja ent teise põlvkonna valgemad isendid võivad saada samuti kaitset läbi väljaheite jälgendamise, kuna väljaheidete vähesema hulga tõttu tekib linnul harvemini võrdlusmoment väljaheite ja liblika vahel. Kuigi väljaheidete hulga ja kisklusindeksi muutust suve jooksul ei tuvastatud ei pruugi see kindlalt tähendada, et seost pole, vaid suureks mõjutajaks võis siin olla tavapärasest vihmase suvi. Väljaheidete jälgimine liblikate poolt vajab täiendavaid uurimusi väljaheidete dünaamika ja eripõlvkonna liblikate tiivavärvuse täpsemate parameetrite (nt UV-kiirguse peegeldamise) võrdlemise näol.

Sissejuhatus

Liblikate tiivavärvusel on liikide vahel väga suur varieeruvus ja kõik need värvused täidavad liblika jaoks erinevaid funktsioone. Sinna alla kuuluvad näiteks röövlooma ehmatamine, varjumine, suhtlus liigikaaslasega ja termoregulatsioon. Suhteliselt palju on uuritud erksavärvilise tiivakirja evolutsioonilisi põhjuseid, kuid märkamatuid liblikaid on ilmselt vähem uuritud. Samas vaksiklaste (*Geometridae*) puhul on rohkem tehtud uurimusi just krüptilisuse kohta ja eriti just kase-kedrikvaksiku (*Biston betularia*) kohta, kes on väga heaks näiteks evolutsiooni jälgimisest käigu pealt (Cook 2003). Siiski on vähe uuritud vaksiklastel muid tiivavärvuse funktsioone. Vaksiklaste uurimine on oluline looduskaitselises mõttes ja kuna nende seas leidub kahjureid on neil oluline roll ka majanduses.

Paljude loomaliikide puhul esineb maskeerumist röövloomale ebahuvitavaks objektiks. Liblikate puhul on näiteks röövikutel kirjeldatud oksaks (Skelhorn *et al.* 2010a) ja väljaheiteks maskeerumist (Nentwig 1985; Valkonen *et al.* 2014) ning mõned täiskasvanud liblikad meenutavad kuivanud lehti (Stoddard 2012). Siiski on liblikatel maskeerumist vähe uuritud ja enamasti on piirdutud ainult kirjeldamisega. Näiteks on tehtud katseid oksa meenutavate röövikutega ning näidatud sellise maskeerumise olulist efektiivsust (Skelhorn *et al.* 2010b). Veel on näidatud lehte jäljendava liblika värvusespektri sarnanemist taime lehega (Stoddard 2012), kuid üldiselt sellega asi piirdubki ja tiivavärvuse puhul on maskeerumise funktsiooni vähe uuritud.

Liblikate tiivavärvuse puhul esineb mõnedel liikidel polüfenism, kus sama

liigi isendite välimus erineb põlvkondade vahel. Polüfenismi on hakatud järjest enam uurima, näiteks on mitmeid uurimusi liblikate kohta, kelle niiske aastaja vorm on silmalaikudega ja kuiva aastaja vorm krüptiline (Brakefield & Larsen 1984; Oostra *et al.* 2011). Siiski paljudel juhtudel on polüfenismi evolutsioonilised põhjused teadmata (Ihalainen & Lindstedt 2012).

Vaksiklaste seas leidub mitmeid mustvalge või valge tiivavärvusega liike ja selline värvus võiks lindudele olla pigem silmatorkav, kuid siiski pole selle funktsioon teada. Mustvalgete vaksikute puhul tunduvad esimese põlvkonna isendid olevat kontrastsemad kui teise põlvkonna isendid (Toomas Tammaru, suuline teade) ja sellist erinevust pole vaksiklaste puhul samuti uuritud. Kuna varasuvel on lindude pesitsushooaeg siis võiks eeldada, et näiteks suve alguses leidub rohkem lindude väljaheiteid kui suve lõpu poole. Sellest tulenevalt võiks oletada, et mustvalged ja valged vaksiklased saavad lindude saagiks langemise eest kaitset tänu lindude väljaheidete rohkusele kuna sarnanevad väljaheiteaegadega.

Putuktoiduliste lindude pojad kooruvad üldiselt mai lõpus ja juuni alguses. Näiteks must-kärbsenäpil (*Ficedula hypoleuca*) jääb pesitsushooaeg vahemikku juuni algusest, kui kooruvad esimesed pojad, kuni juuni lõpuni, kui pesast lendab viimane poeg (Sisask *et al.* 2010). Üldiselt on putuktoiduliste metsalindude fenoloogia sarnane (Rootsmäe & Veroman 1974) ja võiks järeldada, et kui pojad hoogsalt kasvavad leidub metsas rohkem lindude väljaheiteid. Samas mõnedel

liikidel, näiteks rasvatihasel (*Parus major*) on soodsatel aastatel kaks pesakonda ja teine pesakond koorub juuli alguse paiku (Mägi *et al.* 2009). See võib samuti ilmselt mingil määral mõjutada väljaheidete hulka.

Käesoleva töö eesmärk ongi uurida, kas vaksiklaste valge ja mustvalge tiivavärvus on kohastumus selleks, et pääseda röövloomade saagiks langemise eest kuna meenuvad väljaheiteid. Kõigepealt on antud põgus ülevaade lindude nägemisest ja tähtsusest liblikate suremuses. Seejärel on kirjeldatud lühidalt liblika tiivavärvuse funktsioone rõhuasetusega maskeerumisel ning toodud ka ülevaade, mida on liblikate tiivavärvuse sesoonse polüfenismi kohta teada. Hüpoteesi testimiseks sai viidud läbi kolm uurimust. Kõigepealt uuriti, milline on lindude väljaheidete hulga dünaamika suvel: kas mingil perioodil on väljaheidete hulk suurem. Selleks, et selgitada, kas väljaheitesarnasemad liblikad langevad väljaheiterohkel perioodil suhteliselt vähem lindude saagiks, sai viidud paralleelselt läbi katse erineva kontrastsusega tiivamudelitega. Teiseks uuriti, kas väljaheitega sarnanevate vaksikuliikide lennuaeg erineb mittesarnanevate liikide lennuajast: kas väljaheitesarnasemad liigid lendavad suhteliselt rohkem ajal, mil võiks eeldada suurt väljaheiteaegade hulka metsas. Kolmandaks tehti mitme vaksikuliigi põlvkondade võrdlus, kus uuriti, kas väljaheitesarnase ja suve jooksul kahe põlvkonnana lendava esimese põlvkonna isendid on rohkem väljaheite sarnased kui teise põlvkonna isendid. Töös eeldati, et väljaheitega sarnanevatel liikidel on tiivavärvus kontrastsem, valge värvuse osakaal tiival on suurem ja valge värvus on heledam.

Kirjanduse ülevaade

Lindude nägemine

Lindude ja inimese silmaehitus on suurelt jaolt sarnane, kuid siiski ka piisavalt erinevad, et linnud võivad näha tunduvalt rohkem värve kui inimene (Cuthill 2006). Esiteks on põhjus selles, et lindudel on nelja tüüpi kolvikesi, kuid inimesel on ainult kolme tüüpi. Lindudel on kolvikesi ka kordades rohkem ja nendes leidub õlitilgakesi, mis aitavad linnul silma lahtetusvõimet suurendada. Lindude nägemisspekter on tunduvalt suurem kui inimesel ja see jääb vahemikku 300 kuni 700 nm. Sellest tulenevalt on linnud võimelised nägema ka ultravioletset valgust, mida inimesed ei näe. Liblikate puhul omab see suurt tähtsust, sest osade liblikate tiivad peegeldavad UV-valgust ning see võib suurendada nende silmatorkavust. Suurt rolli võib see omada ka tiivavärvuse uurimisel inimese poolt, sest inimene ja lind võivad liblika tiivavärvust tajuda väga erinevalt.

Hoolimata inimese ja linnu silmanägemise erinevusest võivad osad inimese tajutatavat maskeerumise strateegiat kasutavad liblikaliigid näida samamoodi maskeeruvana ka linnu silmale (Higginson *et al.* 2012). Stoddard (2012) uuris kuidas võivad linnu silmale näida koerlibliklased *Kallima* spp., kes meenutavad inimsilmale välimuselt kuivanud puulehti. Ta võrdles omavahel liblikate ja kuivanud puulehtede valguse peegeldumisspektrit ja leidis, et need langevad samasse vahemikku. Sellest ta järeldas, et linnu silmale näivad lehed ja need liblikad sarnaselt, kuid ta tõi välja, et tähtis roll võib ka olla tiiva ja lehe

struktuuride sarnasusel, liblika käitumisel (näiteks võib liblikas võbeleda tuule käes sama moodi kui puuleht) ning ka linnu kognitiivsetel omadustel. Kognitiivsed omadused, mille alla kuulub näiteks ära tundmine, võivad olla isegi tähtsamad kui sensoorsed omadused (Schaefer & Stobbe 2006; Skelhorn *et al.* 2010b).

Lindude roll liblikate suremuses

Linnud on tõenäoliselt põhilised liblikatest toitujad (Brakefield & Shreeve 1992) ning on leitud positiivne seos lindude tiheduse ja kiskluse surve vahel liblikatele, ning sealjuures kisklus võib erineda liblika sugukondade vahel (Ota *et al.* 2014). Näiteks on näidatud, et ratsulibliklaste (*Papilionidae*) ja koerlibliklaste (*Nymphalidae*) seas kaldub olema rohkem isendeid, kelle tiibadel on rohkem lindude nokajälgi võrreldes sini-libliklastega (*Lycaenidae*), põualibliklastega (*Pieridae*) ja punnepealastega (*Hesperiidae*) (Ota *et al.* 2014). Siin võib mängida rolli suuruste erinevus sugukondade vahel ja ka see, et nokajäljed ei pruugi peegeldada suremust vaid hoopis liblikate suuremat osavust linnu käest eluga pääseda (Ota *et al.* 2014).

Lindudel on ka tõenäoliselt tähtis roll liblikate tiivavärvuse evolutsioonilise kujundajana. Mosaiikliblika (*Euphydryas chalcedon*) puhul on näidatud, et linnud ründavad rohkem isendeid, kelle tiibadel leidub vähem punast värvust või punane värvus on heledam (Bowers, Brown & Wheye 1985). Sellest võib järeldada, et punasemad isendid võivad olla näiteks aposemaatilised, kuid siin võivad rolli mängida ka muud tegurid (Bowers, Brown & Wheye 1985). Kõige tuntumaks näiteks

lindude tähtsusest tiivavärvuse kujundajana on kase-kedrikvaksiku (*Biston betularia*) erivärvi vormide osakaalu muutumine Suurbritannias. Kui keskkond oli 20. sajandi alguses saastunud ja puud olid tumedad, siis muutus liblika tume vorm valdavaks, kui aga saastatus vähenes ja puudel hakkasid jälle samblikud kasvama siis muutus liblikatel arvukamaks hele vorm (Cook 2003). Sellise muutuse põhjuseks on arvatavasti kiskluse surve lindude poolt. Tumedad ja heledad liblika vormid olid krüptilised vastavalt saastunud ja vähem saastunud keskkonnas ning need liblikad, kes antud keskkonnas polnud krüptilised, langesid rohkem lindude saagiks (Cook 2003).

Lindude tähtsust liblikate suremuses suurendab see, et putuktoidualised linnud üritavad ajastada pesitsemist nii, et pojad kooruksid sellel ajal, kui toitu on kõige rohkem (van Noordwijk, McCleery & Perrins 1995). Kuna Eestis lindude pojad kooruvad valdavalt juunis, siis on röövikute puhul näidatud, et nende suremus on kõige suurem juuni keskel seoses kiskluse suurenemisega (Remmel, Tammaru & Mägi 2009). Samuti langeb täiskasvanud vaksiklaste kõige suure arvukus juuni viimasele ja juuli esimestele nädalatele (Viidalepp & Remm 1996).

Liblikate tiivavärvus

Tiivavärvuse funktsioonid

Liblikatel on röövloomade vältimiseks kujunenud mitmesugused kohastumused ja üheks strateegiaks on silmatorkavus. Mõned liblikad signaliseerivad erksa tiivavärvusega oma mürgisust või ebameeldivat

maitset ja sellisel juhul on tegu hoiatusvärvusega. Kodukanade puhul on näidatud, et hoiatusvärvuse õppimisel on tähtsam roll erksal värvusel kui tiivakirjal (Aronsson & Gamberale-Stille 2008). Liblikad saavad silmatorkavust ära kasutada ka röövloomade ehmatamiseks. Siia alla kuuluvad näiteks suured silmalaigud, mis võivad meenutada mõne selgroogse looma silmi. Osadel liikidel suurendab "usutavust" valge laiguke silmalaigu pupillis, mis meenutab selgroogse looma silma valguse peegeldumist (Blut *et al.* 2012). Stevens, Hardman ja Stubbins (2008) leidsid aga oma katses, et linde ehmatab silmalaikude juures just silmatorkavus. Kuigi ümar kuju võiks viidata silma imiteerimisele siis põhjus silmalaigu sellisele välimusele peitub selles, et ümara kujuga laiku on tiiva arengus lihtsam toota (Stevens, Hardman & Stubbins 2008). Silmalaigu ehmatav mõju võib tuleneda ka liblikate tiibade välgutamise käitumisest, kuid siiski võib olla piisav lihtsalt silmalaigu olemasolust (Kodandaramaiah, Vallin & Wiklund 2009).

Mürgiste liikide hoiatusvärvust saavad ära kasutada ka mittemürgised liigid ja sellist nähtust nimetatakse Batesi mimikriks. Sellise strateegia puhul tekib oht, et kui söödav mimikeeriv liik muutub liiga arvukaks siis lind ei väldi enam seda silmatorkavat tiivakirja, ja suremus kasvab nii mimikeeritaval kui ka jäljendajal liigil. Teine mimikri strateegia on Mülleri mimikri, kus kaks söödamatut liiki evolutsioneeruvad üksteisega sarnaseks, kuna nii saavad nad rohkem kaitset röövloomade eest. Esineb ka Batesi-taoline (*quasi-Batesian*) mimikri, mis puhul nii mimikeeriv kui ka jäljendatav liik on

söödamatu, kuid mimikeeriva liigi söödamatuse tase on väiksem kui jälgendataval (Rowland *et al.* 2010).

Röövlooma saagiks langemise tõenäosust aitab vähendada ka krüptilisus, mis puhul liblika tiivakiri sarnaneb ümbritseva keskkonnaga ja liblikas jääb seeläbi röövloomale märkamatuks. Samuti jääb katkestava värvusega tiivakiri röövloomale märkamatuks kuna varjab liblika tegelikku kehakuju. Nende kahe strateegial on mõnikord raske vahet teha (Merilaita & Lind 2005) ja heterogeenses keskkonnas võib katkestav värvus olla isegi efektiivsem kui krüptilisus (Schaefer & Stobbe 2006). Üheks strateegiaks on ka hälvitamine (*deflection*), millega tõmbavad tiiva marginaalsed väikesed laigud röövloomatahelepanu liblika kehast eemale. Selleks, et liblikas saaks ka pärast röövloomata rünnakut minema lennata, võivad väikeste laikudega tiiva osad kergemini rebeneda (Hill & Vaca 2004).

Tiivavärvuse funktsiooniks on ka suhtlus liigikaaslasega ja liblikad saavad oma erksavärvilise tiivakirjaga näidata oma kvaliteeti. Näiteks emased liblikad eelistavad isaseid, kelle tiivad peegeldavad rohkem UV-valgust, mis on märk sellest, et isane on noorem (Kemp & Macedonia 2006) ja kvaliteetsema spermaga (Kemp 2007). Tiivavärvusel on tähtis roll ka liigikaaslase tuvastamisel. Kuigi liblikad saavad liigikaaslast tuvastada feromoonide abil, võivad mõned isased siiski kasutada oma liigi emase tuvastamiseks ainult visuaalseid signaale või feromoonide ja tiivakirja kombinatsiooni (Estrada & Jiggins 2008). Tiivamuustril on roll ka isaste vahelises konkurentsisis. Mõne

liigi isased on territoriaalsed ja võivad oma erksaid tiivalaike demonstreerides teisi isaseid eemale peletada (Kemp & Wiklund 2001).

Kuna liblikad saavad elutegevuseks vajaliku soojuse keskkonnast ja päikesest siis tumedad melaniini sisaldavad tiivad soodustavad päikeselt tuleva soojuskiirguse neeldumist (Watt 1968). Sellest tulevalt on jahedates piirkondades levinud tumedama tiivavärvusega liblikad (Watt 1968) ja lõunast põhja suunas tiibade tumenemist võib esineda ka liigisiseseelt (Tuomaala, Kaitala & Rutowski 2012). Termoregulatsioon tiivavärvuse abil võib toimuda läbi kahe strateegia, milleks on soojuse ülekandumine mööda tiiba ja päikesekiirguse peegeldumine tiivalt kehale (Kingsolver 1987). Kuna liblika tiib on kehv soojusjuht, siis saab soojuse ülekandumine toimuda ainult mõne millimeetri kauguselt kehast. Sellest tulevalt on liblikale termoregulatsiooni suhtes kasulikum, kui kehalähedased osad on tumedamad (Kingsolver 1987). Päikesekiirgus saab ka tiiva distaalsetelt aladelt peegelduda liblika kehale ja mida heledam on see tiivaosa seda rohkem kiirgust saab kehale peegelduda ning liblikat soojendada (Kingsolver 1987).

Tiivavärvus võib olla ka seotud liblika immuunsüsteemiga. Liblika üks tiivapigment melaniin, mis määrab tiiva musta ja pruuni värvuse, osaleb kapseldamises, mis on liblika immuunvastuseks, kui tema kehasse siseneb võõrkeha. Kuna tiivavärvuse ja immuunsüsteemi jaoks melaniini sünteesimine võib olla kontrollitud samade geenide poolt, siis tumedamatel liblikatel on kehas rohkem

melaniini, mis osaleb ka kapseldamises (Mikkola & Rantala 2010). Üheks tiivavärvuse strateegiaks on ka maskeerumine, millest tuleb juttu järgmises peatükis.

Maskeerumine

Kui organism meenutab röövloomale ebahuvitavat objekti, siis nimetatakse seda maskeerumiseks. Skelhorn, Rowland ja Ruxton (2010) defineerivad mõistet nii, et maskeeruvad liigid on need, kelle välimuse tõttu määravad röövloomad nad valesti mingiks kindlaks objektiks, mida leidub keskkonnas. See aga muudab nägija käitumist nii, et see suurendab maskeeruja ellujäämist. Objektid, mida jälgendatakse võivad olla näiteks oksad, kivid, lehed või väljaheidet (Skelhorn, Rowland & Ruxton 2010). Maskeering võib organismi kaitsta ärasöömise eest või aitab röövloomal saagile paremini ligi pääseda ning võib esineda ka nende kahe kombinatsioon, näiteks oksakest meenutav röövik saab kaitset röövloomade eest, kuid samal ajal on tal ohutum taimetest toituda (Skelhorn, Rowland & Ruxton 2010).

Maskeerumine on sarnane krüptilisusega, kuid maskeerumine ei taotle niivõrd märkamatuks jäämist vaid äratundmise raskendamist (Stevens & Merilaita 2009; Stevens & Merilaita 2011). Maskeerumise efektiivsus võib tuleneda sellest, et röövloom pole teadlik söödava saaklooma esinemisest antud keskkonnas või ka sellest, et maskeeruva liigi eristamine pole kasulik, kuna võib näiteks suurenedu toiduobjekti otsimise aeg (Skelhorn, Rowland & Ruxton 2010). Siiski mõningatel juhtudel on maskeering ja krüptilisus kombineeritud, näiteks oksa

meenutatavat röövikut on raske ära tunda ja ühtlasi on ta teiste okste taustal krüptiline (Skelhorn, Rowland & Ruxton 2010).

Seoseid võib tuua ka maskeerumise ja Batesi mimikri vahel, kuid maskeerumine ei nõua, et jälgendatav oleks toksiline, vaid jälgendatav oleks röövloomale lihtsalt ebahuvitav (Skelhorn, Rowland & Ruxton 2010; Stevens & Merilaita 2011). Endler (1981) eristas Batesi mimikri ja maskeerumise selleläbi, kuidas kumbki strateegia mõjutab jälgendatava populatsiooni või evolutsiooni dünaamikat. Batesi mimikri puhul võib mõjuda jälgendaja liigne arvukus negatiivselt mõlemale mimikri osapoolele, kuid maskeeringu puhul jälgendaja suur arvukus ei avalda erilist mõju jälgendatavale, näiteks isegi siis kui röövloomad hakkavad kivile sarnaneva putuka suure arvukuse tõttu rohkem kive ründama, siis on vähe tõenäoline, et kivide hulk antud keskkonnas muutuks (Skelhorn, Rowland & Ruxton 2010). Kuna osad maskeerujad võivad osutada kahju näiteks taimele, millel nad toituvad, siis (Skelhorn, Rowland & Ruxton 2010) täiendasid definitsiooni selle läbi, et Batesi mimikri mõjutab jälgendatava populatsiooni läbi kolmanda osapoole, milleks on röövloomad, kuid kui maskeerumine avaldab mingit mõju jälgendatavale populatsioonile, siis toimub see otseselt näiteks jälgendatavat taime kahjustades.

Maskeerumist on liblikate puhul peamiselt uuritud oksa meenutataval röövikutel. Skelhorn ja Ruxton (2010) näitasid, et maskeerumine on efektiivsem, kui jälgendatavat objekti on vähem keskkonnas, sest linnul on lihtsam teha vahet röövikul ja päris puuoksal kui nad on lähestikku. Siiski võib

maskeering olla piisavalt efektiivne ka jäljendatava objekti läheduses. Selleks, et maskeering toimiks ei pea maskeerumine olema täiuslik ja tänu sellele on võimalik jäljendada objekti, mille välimus keskkonnas varieerub (Skelhorn *et al.* 2010a). Näiteks oksa sarnane röövik saab maskeerumisega kaitset ka siis kui tema suurus on erinev isendite vahel, kuid siiski võib objektiga samas suuruses olemine olla efektiivsem võrreldes väiksem või suurem olemisega (Skelhorn *et al.* 2010a). Maskeeringu uurimisel on probleemiks see, et on raske näidata, et röövloom nägi maskeeruvat organismi ja ei tundnud ära selle asemel, et röövloom lihtsalt ei näinud organismi, sest ta on taustaga sarnane (Stevens & Merilaita 2011). Väljaheitiks maskeerumise kohta tuleb juttu järgmises peatükis.

Väljaheite jälgendamine

Linnu väljaheite jälgendamist on kirjeldatud mitmetel liblikaröövikutel (Nentwig 1985; Valkonen *et al.* 2014). Üheks näiteks on paabusilmlane *Oxytenis naemia*, kes varajastes röövikustaadiumites on musta värvusega ja puhkeasendis moodustab J-tähe kuju, mistõttu meenutab röövik välimuselt linnu väljaheidet (Nentwig 1985). Hilisemas staadiumis omandab röövik heledama pruunika värvuse ja meenutab mõne suurema linnu väljaheidet ning viimases staadiumis röövik muudab oma strateegiat ja meenutab pigem rullunud lehte ning värvuselt võib ta olla pruunikas või roheline ja kui teda häirida, siis moodustab ta J-tähe kuju ja imiteerib väiksema mao pead (Nentwig 1985). Samuti meenutab varjases röövikustaadiumis öölane *Acronicta alni* linnu väljaheidet, kuid hilisemas staadiumi omandab hoiatusvärvuse, sest enne

nukkumist muutub röövik liikuvaks ja ei saa enam jäljendada liikumatut objekti (Valkonen *et al.* 2014).

Polüfenism

Polüfenism tähendab seda, et sama genotüübiga isenditest võib areneda olenevalt keskkonna tingimustest erineva fenotüübiga isendid. Näiteks nõgeseliblika (*Araschnia levana*) kevadel lendav vorm on oranži- ja mustakirju ning suvel lendav vorm on musta- ja valgekirju, kuid tema puhul on sellise värvierinevuse põhjus teadmata (Ihalainen & Lindstedt 2012). Koerlibliklastel *Melanitis leda*, *Orsotrioena medus* ja *Junonia almana* on kirjeldatud kuiva aastaaja vorm ja niiske aastaaja vorm (Brakefield & Larsen 1984). Kuiva aastaaja vorm on krüptiline ja lennuaktiivsus on väike ning niiske aastaaja vorm on tunduvalt aktiivsem ja tema tiibadel on suured tumedad silmalaigud, mis kuiva aastaaja vormil on vaevumärgatavad või puuduvad täielikult. Tumede silmalaikude funktsiooniks on arvatavasti hälvitamine, mis toob aktiivsemale vormile rohkem kasu kuna ta saab röövlooma rünnaku korral kiiresti ära lennata (Brakefield & Larsen 1984).

Ühtlasi esineb silmalaikudega soojema ja niiske aastaaja vorm ning krüptiline jahedama ja kuiva aastaaja vorm silmiklasel *Bicyclus anynana*, kelle puhul näitasid Oostra *et al.* (2011), et polüfenismi mõjutab rööviku staadiumis olnud temperatuur. Soojema temperatuuriga kasvanud liblikatel arenesid silmalaikudega tiivad ja madalamal temperatuuril kasvanud liblikatel arenesid krüptilised tiivad. Vahendaja rollis oli siin ilmselt ekdüsteroidid (*ecdysteroid*) hormoon, mis saavutas

nukku staadiumis soojemal temperatuuril kasvanud liblikatel suurima kontsentratsiooni taseme tipu ajalisel varem kui jahe-
damal temperatuuril kasvanud liblikatel.

Polüfenism võib olla seotud ka termoregulatsiooniga, näiteks mõnede kapsaliblika (*Pieris* spp.) liikide külmemal aastaajal lendavatel vormidel on tumedamad tiivad kui soojema aastaaja vormil, kuigi mõned tiivamustri elementide erinevused vormide vahel pole seletatav termoregulatsiooniga (Kingsolver & Wiernasz 1991; Stoehr & Goux 2008). Monarhliblikate (*Danaus plexippus*) puhul on näidatud, et sügisel rändavad isendid on tumedama oranži värvusega võrreldes isenditega, kes talvituma jäävad või kes suvel sigivad (Davis 2009) ja ka nende puhul on põlvkondade vaheline erinevus esile kutsutud rööviku arengujärgus temperatuuri poolt (Davis, Farrey & Altizer 2005). Monarhliblikate tumedamad isendid lendavad pikemaid vahemaid kui heledamad isendid, mis arvatavasti on tingitud sellest, et rändavatel isenditel peavad lennulihased kiiremini soojenema, mistõttu on neil kasulikum olla tumedama tiivavärvusega, et soodustada päikesekiirguse neeldumist (Davis *et al.* 2012).

Materjal ja meetodid

Esimene uurimus

Linnuväljaheidete hulga ja kisklusindeksi muutused suve jooksul

Välitööde üldkirjeldus

Uurimaks, kas suve mingil perioodil on lindude väljaheidete hulk suurem kui muul

ajal, viidi läbi nende väljaheidete loendus. Lisaks uurimaks, kuidas muutub suve jooksul kiskluse surve erineva kontrastsusega tiivavärvusele, tehti katse tiivamudelitega. Linnuväljaheidete loendamiseks ja kiskluse mõõtmiseks valiti Tartu linna lähedal Tähtvere metsast (58,39N, 26,66E) neli umbes 100 meetri pikkust transekti. Transektide valimisel üritati hõlmata erinevaid biotoope. Esimene transekt paiknes metsa ääres ja tegemist oli jänesekapsa kasvukoha tüübiga ja peamised puuliigid olid mänd ning haab. Teine transekt paiknes mustika kasvukohatüübis, kus peamisteks puuliikideks olid mänd ja haab ning alusmetsas oli palju pihlakaid ning alustaimestik oli valdavalt mustikad ja sõnajalad. Kolmas transekt paiknes jänesekapsa-mustika kasvukohatüübis ja seal oli puudest valdavalt mänd ja kask. Neljas transekt oli samuti jänesekapsa-mustika kasvukohatüübis ja puudest esines seal mänd, kask ning haab ning see paiknes teistest transektidest teisel pool maanteed ning vahetus läheduses oli siirdesoo.

Välitööd viidi läbi 2014. aastal juunist septembrini. Metsas käidi ligikaudu ühenädalaste vahedega olenevalt ilmast. Katseaegadeks üritati valida kuivema ja päiksulisema ilmaga päevi aga kuna katseaeg sattus väga sademeterohkele suvele siis oli see suuresti raskendatud ning väljaheidete lugemise ja tiivamudelite paigutamise ajal tuli mitmel korral paduvihma. Üks katsekord kestis kolm järjestikku päeva. Esimesel päeval loendati väljaheidet läbides transekti aeglaselt kõndimistempos otsejoones ja märkides üles kõik lindude väljaheitelaigud mõlemal pool vaatlejat ning seejärel paigutati

tiivamudelid transektidele. Teisel päeval kontrolliti mudeleid, märkisin üles ja eemaldas rikutud ning söödud mudelid ning loendasin veel kord väljaheideteid, et vähendada vihma mõju väljaheidete loetud hulga ja märgatavusele, sest katsele eelneval ööl olnud vihma tõttu võis metsa alustaimestik läikida vihmast. Kolmandal päeval kontrollisin veel kord tiivamudeleid ja eemaldas need transektidelt.

Kõige esimesel väljaheidete loendusel 4. juunil toimus loendamine ainult ühel päeval mitte kahel järjestikusel päeval ja siis viidi ka tiivamudeleid metsa, kuid need osutusid ebasobivateks trükkimiskvaliteedi tõttu ja need asendati järgmistel katsekordadel parema kvaliteediga mudelitega. Hilisemas analüüsis neid esimesi mudeleid ei kaasatud ja väljaheidete puhul tehti kaks eraldi analüüsi, millest tuleb lähemalt juttu andmeanalüüside peatükis.



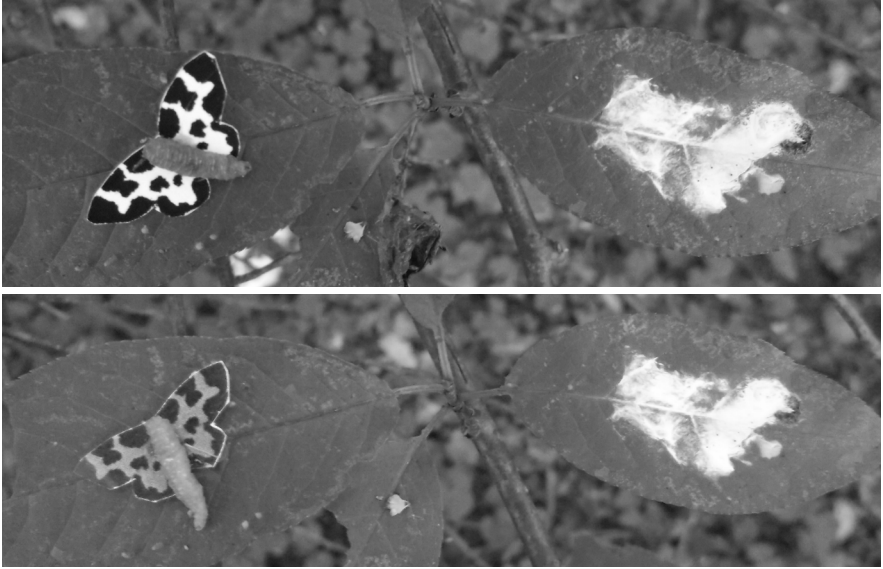
Joonis 1. Eksperimentides kasutatud mustvalge (A) ja hall (B) hariliku laikvaksiku (*Lomaspilis marginata*) tiivamudel.

Figure 1. Black-white (A) and gray (B) clouded border's (*Lomaspilis marginata*) wing models used in the experiments.

Liblikamudelite valmistamisel võeti eeskujuks harilik laikvaksik (*Lomaspilis marginata*), sest tema mustvalge tiivakiri on just selline, mis võiks sarnaneda linnu väljaheidetele. Valmistati kahesuguseid tiivamudeleid: mustvalge värvusega (laikvaksiku tegeliku värvuse sarnane) ja halli värvusega (joonis 1). Pilditöötlusprogrammiga lõigati laikvaksiku pildist ühe külje ees ja tagatiib, mille värvust töödeldi nii, et tehti üks täielikult mustvalge tiivapaar ja teine tiivapaar, kus kontrasti ja heledust võeti vähemaks, mille tulemusena saadigi hallikirjud tiivad. Tiivapaarid kopeeriti, keerati ümber ja kaks ühesugust tiivapaari kleebiti arvutis kokku. Tiivapaari laiuks võeti 28 mm, mis vastab hariliku laikvaksiku looduslikule suurusele. Tiivad trükiti välja 120 g/m² paberile. Söödaks kasutati loomapoest ostetud, sügavkülmas surmatud porikärbe (*Calliphora vomitoria*) vastseid, mis liimiti PVA liimiga paberist tiibade peale tiivamudeli „kehaks“ (vt joonis S1, elektrooniline lisamaterjal). Igaks katsekorraks valmistati 40 mustvalget ja 40 hallikirjut liblikamudelit.

Mudelite paigutamine ja otsimine

Igale transektile paigutati 10 mustvalget ja 10 halli tiivamudelit, viiemeetriste vahedega, mustvalge ja hall vaheldumisi. Tiivamudelid kleebiti PVA liimiga paarikaupa sarnastele objektidele, mis tähendab seda, et kui mustvalge tiivamudel kleebiti lehe peale siis viis meetrit eemal kinnitati ka hall tiivamudel lehe peale ja kui mustvalge kinnitati oksale siis sama tehti ka järgmise kleebitava halli mudeliga. Mudeleid paigutati madalatele taimedele, puuokstele, puulehtedele, puutüvedele ja langenud tüvedele



Joonis 2. Must-valge (A) ja hall (B) tiivamudel pildistatud võrdlevalt linnu väljaheite kõrval.
Figure 2. Black-white (A) and gray (B) wing model photographed next to avian excrements.

juhuslikult, ent paigutuskohti üritati siiski varieerida (joonis 2).

Tiivamudeleid käidi kontrollimas järgmisel päeval. Kui tiivalt oli kärbsevastne kadunud, tiivad ise olid alles ja tiivakiri polnud vihma või mõne selgrootu poolt kahjustatud, siis loeti mudel linnu poolt sööduks. Kui mudel oli vihma tõttu kahjustatud, siis mudel eemaldati ja märgiti eraldi üles. Kui kärbsevastne oli kaetud sipelgatega siis märgiti see eraldi üles ja kahjustatud tiivamudel eemaldati. Enamasti ei suutnud sipelgad kärbsevastset ühe ööpäevaga täielikult ära süüa, nii et neid polnud võimalik linnu poolt söödud mudeliga segi ajada. Erandiks on siin neljandal transektil liikuvad kuklased, kes on piisavalt tugevad, et kärbsevastset paberist tiiva küljest lahti kiskuda ja ära viia. Selle tõttu märgiti

neljandas transektis ilma kärbsevastseta tiivad sipelgate poolt sööduks ka siis kui mõni kuklane tiivamudeli vahetus läheduses lehe või oksa peal liikus. Ka poolikult või osaliselt söödud „kehaga“ mudelid märgiti putukate pool hävita tuks, sest enamasti olid sellised vastsed seest tühjad või oli näha, et mõni putukas on sealt uuristanud. Mitmeid mudeleid hävitasid ka teod, keda oli eriti märgata pärast vihmasadu, ja nad jätsid paberile iseloomuliku jälje, mida oli võimalik teo omaks tunnistada ka siis kui tigu ise oli lahkunud ja need märgiti eraldi üles. Kui tiivad oli täielikult kadunud siis märgiti see eraldi üles, sest ei saanud kindlalt väita, et mudeli viis minema lind mitte ei olnud mingil muul põhjusel kadunud. Selliseid juhtumeid, kus terve mudel oli kadunud esines väga üksikult.

Andmeanalüüs

Tiivamudelite kiskluse katses uuriti, kas lindude poolt söödud mustvalgete ja hallide tiivamudelite hulkade erinevus muutub ajas. Teiseks uuriti lindude väljaheidete hulga sõltuvust ajast ja kolmandaks uuriti, kas tiivamudelite kisklus sõltub väljaheidete hulgast. Analüüsi kaasati ainult tiivamudelid, mida märgiti lindude poolt sööduks. Selleks, et leida mustvalgete ja hallide tiivamudelite vahelist erinevust arvatati iga mudelite kontrollimise päeva kohta eri transektidel välja kisklusindeks. Kisklusindeksi arvutamiseks lahutati söödud mustvalgete tiivamudelite hulgast söödud hallide hulk ja saadud vahe jagati nende summaga. Väljaheidete hulga muutuse analüüsis kasutati kahel järjestikusel päeval loetud väljaheidete hulga keskmist väärtust.

Analüüsis mõõdeti autokorrelatsiooni väljaheidete ja aja vahel, ning samuti kisklusindeksi ja aja vahel. Koostati ka korrelatsioon väljaheidete keskmise hulga ja kisklusindeksi vahel, eeldades, et suurema väljaheidete hulga korral kaitseb mustvalge maskeering mudeleid paremini, seega kisklusindeks on väiksem. Kõik nimetatud analüüsid tehti ka iga transekti kohta eraldi ning viidi läbi ka analüüs, kus ajalist autokorrelatsiooni ja transektide olemasolu ei arvestatud. Lisaks viidi läbi eraldi analüüs, kus kisklusindeksit kaaluti söömiste üldarvuga antud katsekorral ja antud transektil, ehk arvestati, et kisklusindeksi täpsus sõltus söömiste üldarvust. Kuna kõige esimene katsekord (4. juuni) erines ülejäänud katsekordades loenduse läbiviimise päevade arvu ja tiivamudelite

poolest, siis eelnevates analüüsides seda ei kaasatud, kuid kuna oli võimalus, et need välja jäänud andmed võivad tulemusi kvalitatiivselt mõjutada, siis viidi ka eraldi väljaheidete hulga analüüs läbi, kus esimese katsekorra loendusandmed olid kaasatud ja ülejäänud katsekordadest võeti esimese loenduse päeva andmed.

Käesolevas töös kasutati kõigi analüüsides puhul, kui pole teisiti märgitud, statistikaprogrammi R v3.0.2. (R Development Core Team 2013). Kisklusindeksi ja väljaheidete ajalise muutuse analüüsiks kasutati üldistatud vähimruutude (*gls*) mudelit, mida sobitati paketi *nlme* abil. Samal transektil mõõdetud sõltuva tunnuse väärtuste võimalik korreleeritus on mudelisse kaasatud mudeli jääkide pideva autoregressiivse struktuuri abil (*corCAR1*). Söömiste üldarvu järgi arvatati valimipunkti kaal dispersioonifunktsiooniga *varIdent*, mis arvestab jääkide hajuvuse heterogeensust. Kõigi analüüsides puhul kaasati binaarse abitunnusena ilm, mille puhul oli märgitud kas katse ajal sadas või ei sadanud.

Teine uurimus

Vaksiklaste tiivavärvuse ja lennuaja seos

Vaksiklaste tiivavärvuse hindamine

Eesmärk on uurida, kas linnuväljaheitele sarnasema tiivakirjaga vaksiklaste lennuae on keskmiselt lähemal väljaheite eeldatavale tippajale. Eri liiki vaksiklaste tiivavärvuse hindamiseks kasutati raamatut „Eesti liblikate määraja“ (Viidalepp & Remm 1996). Selleks vaadati eelnevalt lennuaeegu teadmata,

vaksikuliikide pilte ja anti hinnang nende tiivavärvuse sarnasusele linnu väljaheitega. Viimase põhjal jagati liigid kategooriatesse: „sarnaneb” — selgelt mustvalged või täiesti valged liblikad, „pigem sarnaneb” — enamjaolt mustvalged ja valged, kellel on mõni ilmne lisavärvus või varjund juures, „ei sarnane” — kõik ülejäänud liblikad, kellel puudus selge sarnasus väljaheitega. Viimane kategooria, „ei sarnane”, jaotati omakorda värvuse alusel kolme kategooriasse: (1) hallid ja pruunid, (2) rohelised, (3) kollakad ja oranžid. Viimast tehti, et selgitada nende värvuste dünaamikat suve jooksul ning võrrelda väljaheitega sarnanevate liblikate lennuaegu iga värvusrühmas.

Lisaks hinnati tunnuseks, mis võiks peegeldada liblika sarnasust väljaheitega linnu silmis, tiivakirjas valge värvuse osakaalu skaalal 0-10, kus 0 vastab valge värvuse puudumisele ja 10 on üleni valge liblikas.

Pärast tiivavärvuse hindamist pandi eelmainitud liblikate määrast kirja kõikide vaksiklaste lennuajad, kelle pilti hinnati. Hindamisest jäid välja ainult need liigid, keda oli Eestist leitud ainult mõni üksik isend ja sellest tulenevalt puudus ka pilt määrast. Kuna määrast oli lennuajad märgitud enamasti 1/3 kuu täpsusega (kuu algus, keskpaik, lõpp), siis loodi numbriline kood, kus iga number vastab mingi kuu perioodile alatest aprilli algusest, kui esimene lennuaeg algas ja lõpetades novembri algusega, kui viimane lennuaeg lõppes ning sealjuures eristas kood iga kuu puhul algust, keskpaika ja lõppu.

Kui määrast ei olnud täpsustatud lennuaja alguse puhul kuusisest perioodi, vaid oli märgitud üksnes kuu, siis pandi perioodina kirja kuu algus. Samamoodi, kui lennuaja lõppu ei olnud täpsustatud kuu siseselt, siis pandi perioodina kirja kuu lõpp. Mitmes põlvkonnas lendavate liblikate puhul pandi kirja esimese põlvkonna lennuaeg, eeldades, et esimene põlvkond on arvukam ja teine põlvkond on fakultatiivne, seega, esimesele põlvkonnale mõjub looduslik valik tugevalt. Erandiks olid juhud, kui raamatus oli konkreetselt välja toodud, et teine põlvkond on arvukam: sel juhul pandi kirja teise põlvkonna lennuaeg.

Andmeanalüüs

Lennuaegade ja väljaheidete ajalise kattuvuse mõõtmiseks fikseeriti eeldatav väljaheidete tippaeg, kus lindude väljaheidete hulk võiks kõige suurem olla. Aluseks võeti Rimmel *et al.* (2009) graafik, mille järgi suve jooksul kõige rohkemates rasvatihaste pesades olid koorunud pojad 2. juuni paiku. Selleks, et leida vaksiklaste lennuaja ajalist kaugust väljaheidete tippajast, teisendati lennuaegade kood konkreetseteks kuupäevadeks. Kuu algusele omistati 5. kuupäev, kuu keskpaigale 15. kuupäev ja kuu lõpule 25. kuupäev. Iga liigi lennuaja alguse ja lõpu järgi leiti seejärel lennuaja keskpunkti kuupäev ning seejärel leiti keskpunkti ja väljaheidete tippaja vahe absoluutväärtus. Seda absoluutväärtust kasutatigi analüüsis mõõtmaks liigi lennuaja lähedust väljaheidete tippajaga. Kuna kategooriate vahel on lennuaja keskpunktide dispersioonide erinevus väga suur, siis viidi kategooriate vahelise võrdluse analüüs läbi Kruskal-Wallis testiga,

Tabel 1 Pildistatud vaksikute nimekiri.**Table 1.** List of photographed geometrid moths.

Liik <i>Species</i>	Pildistatud isendite arv <i>No. of photographed individuals</i>	Kategooriad lennuaegade uurimuses <i>Category in flytime experiment</i>
<i>Xanthorhoe fluctuata</i>	6	pole sarnane
<i>Xanthorhoe spadicearia</i>	4	pole sarnane
<i>Epirrhoe alternata</i>	6	pole sarnane
<i>Euphyia unangulata</i>	6	pole sarnane
<i>Eupithecia centaureata</i>	2	pigem sarnane
<i>Calospilos sylvoatus</i>	4	pigem sarnane
<i>Lygdia adustata</i>	4	pigem sarnane
<i>Cabera pusaria</i>	2	sarnane
<i>Cabera exanthemata</i>	6	pigem sarnane
<i>Cyclophora albipunctata</i>	4	pigem sarnane
<i>Cyclophora annulata</i>	2	pole sarnane
<i>Lomaspilis marginata</i>	6	sarnane
<i>Lomaspilis opis</i>	2	sarnane
<i>Chiasmia clathrata</i>	6	pole sarnane
<i>Scopula ornata</i>	4	sarnane
<i>Epirrhoe pupillata</i>	4	pole sarnane
<i>Xanthorhoe birivolata*</i>	-	pole sarnane
<i>Epirrhoe rivata*</i>	-	**
<i>Discoloxia blomeri*</i>	-	pole sarnane

* Liigid, mis jäid pildistamata, sest liblikakogus polnud piisavalt isendeid

** Teisest uurimusest jäi välja kuna määrajas pilt puudus

kus sõltuvaks muutujaks oli liigi lennuaja kaugus väljaheidete tippajast ning sõltumatu muutuja liigi sarnasuskategooria väljaheitete ja värvuskategooria. *Post-hoc* analüüsideks kasutati Dunni testi. Valge värvuse osakaalu analüüsis oli samuti sõltumatuks muutujaks lennuaja kaugust eeldatavast väljaheidete tippajast. Analüüsis mõõdeti Spearmani astakkorrelatsiooni.

Vaksiklaste liikide lennuaegade puhul uuriti lisaks ka hajuvust ehk kui pika perioodi vältel mingi värvuse kategooria liigid lendavad. Hajuvuste võrdlemiseks loodi igale värvuse ja sarnasuse kategooriale bootstrap-jaotus. Selleks modelleeriti iga liigi kohta lennuaega normaaljaotusega,

mille keskväärtuseks oli lennuaegade alguse ja lõpu aritmeetiline keskmine. Standardhälve saadi lennuaja lõpu ja keskväärtuse vahe jagamisel kolmega. Seejärel võeti igast kategooriast juhuslikult kindel arv liike. Väljaheitele sarnanemise järgi jaotunud liblikate puhul oli selleks arvuks 10 (faktori tasemeid oli 3) ja värvuse järgi 9 (faktori tasemeid oli 5), kuna need oli väikseimad liikide arvud vastavates kategooriates. Selle tulemusel saadi iga kategooria kohta valim, mille kohta arvatuti standardhälve ja mis omakorda salvestati. Sama protsessi korralti kokku 10⁶ korda ja tulemuseks saadi standardhälvete *bootstrap*-jaotus. Jaotuste hajuvuse erinevust analüüsiti Levene testiga.

Kolmas uurimus

Põlvkondade võrdlus

Vaksiklaste pildistamine ja värvuse parameetrite võrdlemine

Kuna vaksikute esimene põlvkond lendab suve esimeses pooles, kui linnuväljaheite laike leidub eeldatavasti rohkem kui suve teises pooles teise põlvkonna ajal, siis uuriti, kas esimene põlvkond on sarnasem väljaheitele kui teine põlvkond. Selleks võrreldi põlvkondade vahel kolme parameetrit, milleks on kontrastsus, valge ala suhtelise pindala ja valge ala heledus. Põlvkondkondade võrdluseks valiti aastas kaks põlvkonda andvaid vaksiklasi, kes on väljaheite sarnased (Toomas Tammaru ja Erki Õunap, ekspertarvamus; tabel 1). Vaksiklasi pildistati Eesti Maatülikooli entomoloogilises kogus (IZBE) ja kokku pildistati 68 isendit 16 liigist. Pildistamiseks kasutati Fujifilm FinePix AX650 kaamerat. Pildistamine käis paaride kaupa, nii et igale pildile jäid kõrvuti sama liigi kaks erinevat põlvkonda. Iga liigi puhul üritati teha kolm pilti erinevate isenditega, kuid mõnede liikide puhul polnud piisavalt mõlema põlvkonna esindajaid ja selle tõttu oli mõnest liigist võimalik pildistada ainult 1 või 2 pilti. Kolm liiki jäi pildistamata, kuna liblikakogus oli ainult üks isend või teine põlvkond puudus täielikult. Eri põlvkondade isendite järjekorda pildil varieeriti nii, et osadel pildidel paiknes näiteks esimese põlvkonna isend vasakul pool ja osadel paremal pool.

Selleks, et võrrelda eri põlvkondade sarnasust väljaheitega, koostati internetis

küsitlus, kus olid kõik 34 pilti ja iga pildi kohta paluti ära märkida kumb liblikate paarist on kontrastsem, kummal on valge värvuse suhteline pindala suurem ja kumma valge värvus on valgem (joonis 3). Küsitlus saadeti 10-le inimesele, kes teadmata kumb liblikas millisesse põlvkonda kuulub, neid parameetreid hindasid.

Andmeanalüüs

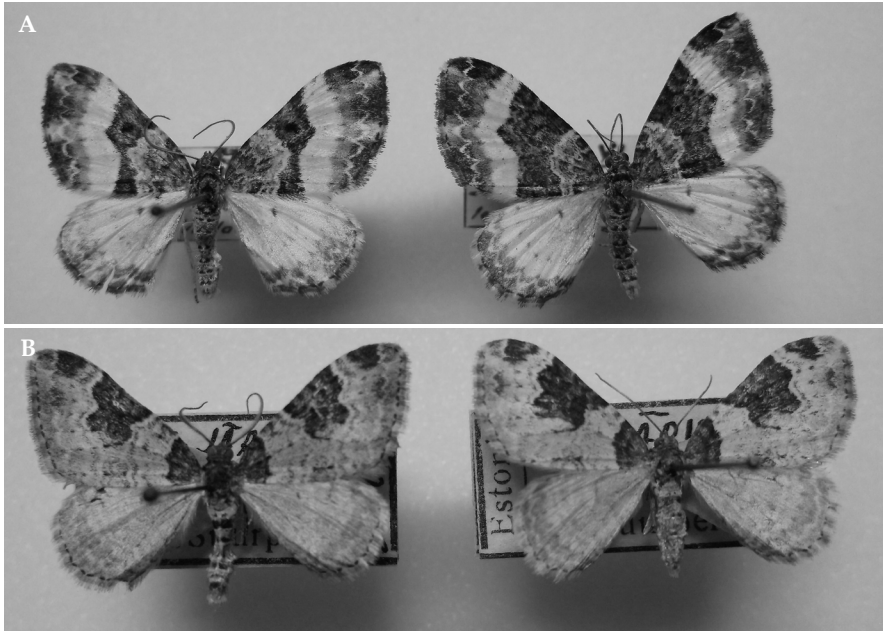
Küsitluse põhjal saadi iga parameetri kohta tabel, kus igal pildil oli kaks väärtust vastavalt esimese ja teise põlvkonna kohta. Põlvkondade erinevuse tuvastamiseks viidi läbi iga värvuse parameetri kohta logistiline regressioon, kus pilt ja liik olid juhuslikuks faktoriks. Analüüsi läbiviimiseks kasutati üldistatud lineaarset segamudelit (*glmer*) paketest *lme4*. Lisaks saamaks ülevaadet, millistel konkreetsetel liikidel erinevus esineb, liideti liigisiselt tulemused kokku ja iga liigi kohta eraldi viidi läbi binoomtest, mis mõõtis hindamistulemuste erinevust 1:1 suhtest.

Tulemused

Esimene uurimus

Linnuväljaheidete hulga ja kisklusindeksi muutused suve jooksul

Transektide andmeid koos uurides väljaheidete hulga muutus suve jooksul ei osutunud statistiliselt oluliseks ($t = 1,42$; $p = 0,16$; kovariaat (ilm): $t = 0,57$; $p = 0,57$; joonis 4). Transekte eraldi analüüsides tuli ainult kolmandal transektil väljaheidete hulga kahanemine statistiliselt oluliseks ($p = 0,045$; joonis 4). Kaasates kõige esimest



Joonis 3. Vaksiklane vesiheina-kirivaksik (*Euphyia unangulata*; A) – vasakul teise põlvkonna isend ja paremal esimese põlvkonna isend. Vaksiklane mustlaik-kirivaksik (*Xanthorhoe fluctuata*) – vasakul esimese põlvkonna isend ja paremal teise põlvkonna isend.

Figure 3. A geometrid sharp-angled carpet moth (*Euphyia unangulata*; A) a second-generation individual of a summer on the left and a first-generation individual of a summer on the right. A geometrid garden carpet moth (*Xanthorhoe fluctuata*; B) a second-generation individual of a summer on the right and a first-generation individual of a summer on the left.

loendust, mis eelmistest analüüsides välja jäi, ei osutunud aja mõju kõiki transekte koos uurides statistiliselt oluliseks, kuid igal transektil eraldi analüüsi läbi viies ilmnes kolmandal transektil aja mõju veelgi usaldusväärsemalt kui eelmises analüüsis ($p = 0,003$). Autokorrelatsiooni ja transektide arvessevõtmine ning lisaks ilma väljajätmine tulemust kvalitatiivselt ei muutnud.

Kisklusindeksi muutuse puhul suve jooksul oleks oodatav tulemus olnud selle kasv, mis oleks tähendanud, et suve lõpu-poolse kasvab kontrastsete tiivamudelite osakaal ärasöödud mudelite seas, kuid

kisklusindeksi sõltuvus ajast kõigi transektide peale kokku, statistiliselt oluliseks ei tulnud ($t = 0,65$; $p = 0,52$; kovariaat (ilm): $t = 0,58$; $p = 0,56$; joonis 5). Transekte eraldi analüüsides ei ilmnenu samuti kiskluse olulist muutust suve jooksul, ehkki graafikul (joonis 5) on näha kolmandal transektil kerge tõusu. Kisklusindeksi kaalumise söömiste üldarvuga tulemust statistiliselt oluliseks ei muutnud ning ilma mudelist välja jätmine kvalitatiivselt ei mõjutanud. Samuti autokorrelatsiooni ja transektide olemasolu mitte arvestamine tulemust kvalitatiivselt ei muutnud.

Tiivamudelite katses oli lindude poolt ärasöömine väga väike. Terve suve peale kokku 440-st metsa viidud mustvalgest tiivamudelitest söödi ära 77 mudelit ja 440-st hallist tiivamudelitest 58. Rohkem tiivamudeleid, 82 mustvalget ja 92 halle hävines vihma, sipelgate ja tigude tõttu, kadunuks jäi 5 mustvalget ja 10 halli tiivamudelit (joonis 6).

Väljaheidete hulga ja kisklusindeksi vaheline seos ei osutunud oluliseks ($t = 0,19$; $p = 0,85$; kovariaat (ilm): $t = 1,17$; $p = 0,25$). Transektidel eraldi analüüsi läbi viies ka seal olulist seost ei leitud (kõikidel juhtudel $p > 0,05$).

Teine uurimus

Vaksiklaste tiivavärvuse ja lennuaja seos

Vaksikuliikide lennuaja kaugus väljaheidete tippajast erines sarnasuse alusel jaotatud kolme kategooria vahel ($\chi^2 = 8,05$; $df = 2$; $p = 0,02$): väljaheitele sarnased vaksikuliigid lendavad keskmiselt lähemal väljaheidete tippajale kui teised kategooriad ("sarnane" vs "pigem sarnased" $p = 0,007$; "sarnane" vs "pole sarnane" $p = 0,02$; "pigem sarnane" vs "pole sarnane" $p = 0,07$; joonis 7). Sarnane oli muster, kui kategooriad olid jaotatud värvuse alusel viieks ($\chi^2 = 9,67$; $df = 4$; $p = 0,046$). Valge värvuse osakaalu ja keskmise lennuaja kauguse vahel korrelatsiooni ei leitud ($r_s = -0,09$; $n = 49$, $p = 0,12$).

Bootstrapi teel saadud standardhälvete jaotuste puhul osutus „sarnane” kategooria kõige kitsama hajuvusega ja „pole sarnane” kategooria kõige suurema hajuvusega ($F = 100442$; $p < 0,001$; tabel 2;

joonis 8). Kui „pole sarnane” kategooria jaotada kolmeks värvuse rühmaks, siis jääb ka nendega võrreldes „sarnane” kategooria kõige kitsamasse vahemikku. Siiski „roheline” kategooria hajuvus jääb samuti kitsasse vahemikku. (vt tabel S1, elektrooniline lisamaterjal).

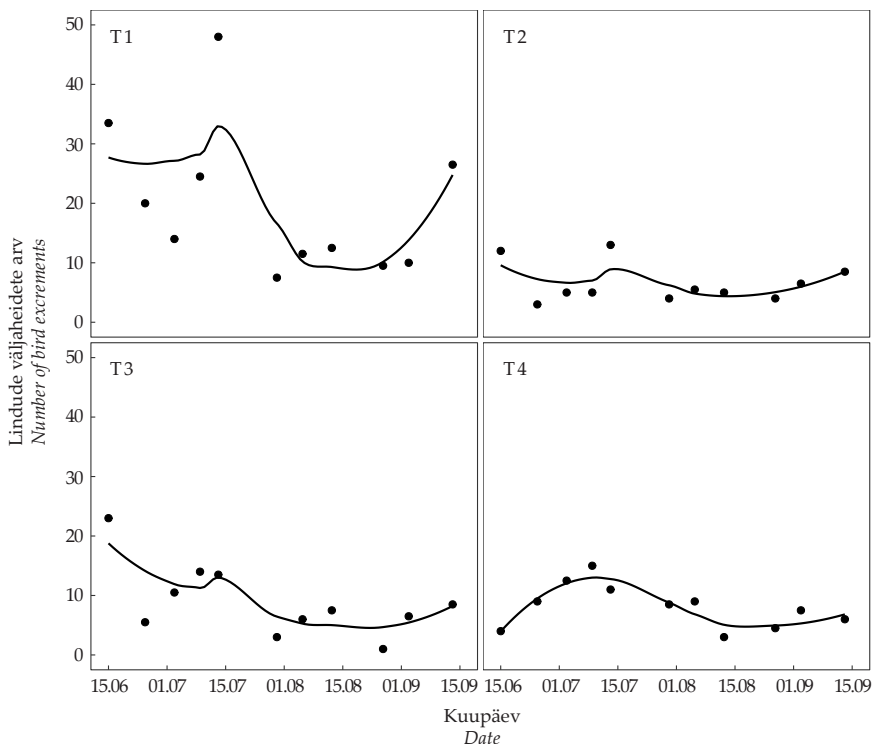
Lennuaegade keskmisi väärtusi võrreldes on näha, et väljaheitele sarnanevate vaksiklaste lennuajad on varem kui teistel kategooriatel. „Pigem sarnane” kategoorias olevate vaksiklaste lennuaegade keskmised väärtused jäävad hilisemasse aega, kui „pole sarnane” kategooria vaksikutel. Roheliste vaksiklaste keskmine lennuaja lõpp paikneb mustvalgete ja valgete keskmisele väga lähedale, kuid teised roheliste keskvväärtused erinevad suuremal määral mustvalgete ja valgete omast (tabel 3).

Kolmas uurimus

Põlvkondade võrdlus

Kontrastsemaks hinnati pigem esimene põlvkond ($Z = 2,6$; $df = 31$; $p = 0,009$). Valge ala hinnati suuremaks pigem teisel põlvkonnal ($Z = 491$; $df = 31$; $p < 0,0001$). Valge ala hinnati valgemaks pigem teisel põlvkonnal ($Z = 2,2$; $df = 31$; $p = 0,03$; tabel 4).

Esimene põlvkond hinnati kontrastsemaks 8 liikil 16-st ja teisel põlvkonnal hinnati kontrastsemaks ühel liigil. Valge ala hinnati suuremaks 7 liigi puhul teisel põlvkonnal ja ühe liigi puhul esimene põlvkond. Valge ala hinnati valgemaks samuti 7 liigil teisel põlvkonnal ja ühel liigil esimesel põlvkonnal. (vt tabel S2, elektrooniline lisamaterjal).



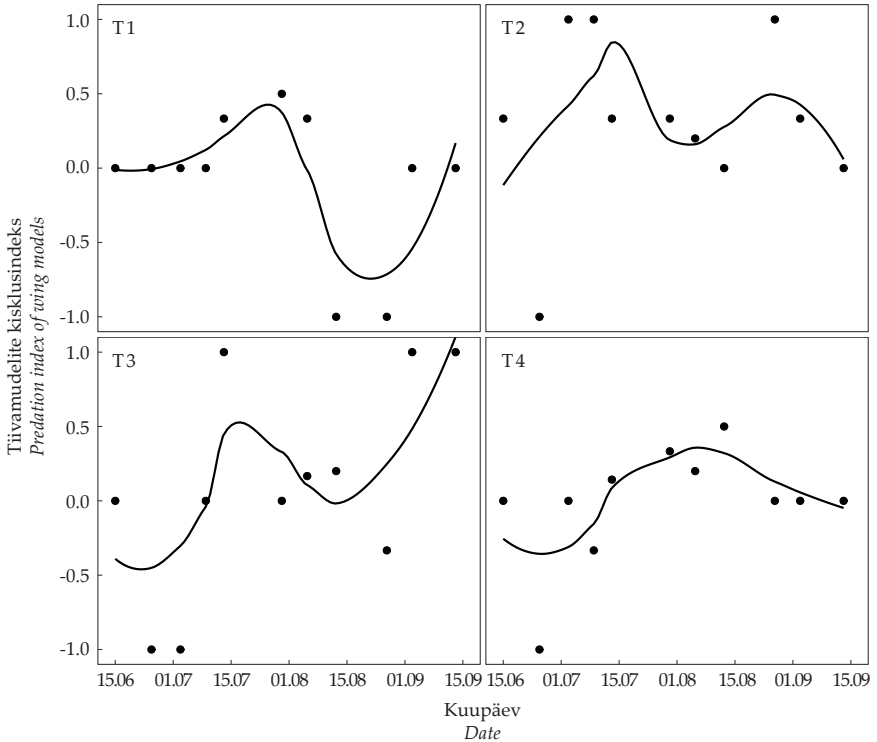
Joonis 4. Lindude väljaheidete hulga muutus uurimisperioodi jooksul neljal transektil. Üks sõltumatu andmepunkt on üks katsekord ($n = 11$). Jooned tähistavad loess-tüüpi regressiooni kõverat. T1 - T4 tähistavad transekte üks kuni neli.

Figure 4. Abundance of avian excrement during the study period in the four transects. An independent data point is one experimental trial ($n = 11$). Lines denote loess regression fit. T1 - T4 denote transects one to four.

Arutelu

Röövloomale ebahuvitava objekti jälgendamist on peamiselt uuritud röövikute peal (Skelhorn & Ruxton 2010; Skelhorn *et al.* 2010b, c) ning kirjeldatud lehtesarnaste liblikate peal (Stoddard 2012), kuid käesolev töö on üks esimesi, mis uurib liblika tiivavärvuse väljaheidete jälgendamise funktsiooni. Tulemused näitavad, et väljaheitele sarnanevad vaksikuliigid lendavad lähemal eeldatavale väljaheidete

tippajale ning nende lennuaeg jääb kitsamasse perioodi kui teistel vaksikuliikidel. Kuigi väljaheidete tippaeg oli võetud tinglikult pesitushooaja järgi, viitab mustvalgete ja valgete vaksiklaste lennuaegade ajaline kokkusurutus siiski mingi kaitse olemasolule röövloomade eest konkreetsel perioodil. Peale lindude väljaheidete metsa all rohkem valgeid jäljendatavaid objekte eriti ei leidu. Kohati esineb küll valgeõielisi taimi, kuid need paistavad üldiselt olevat



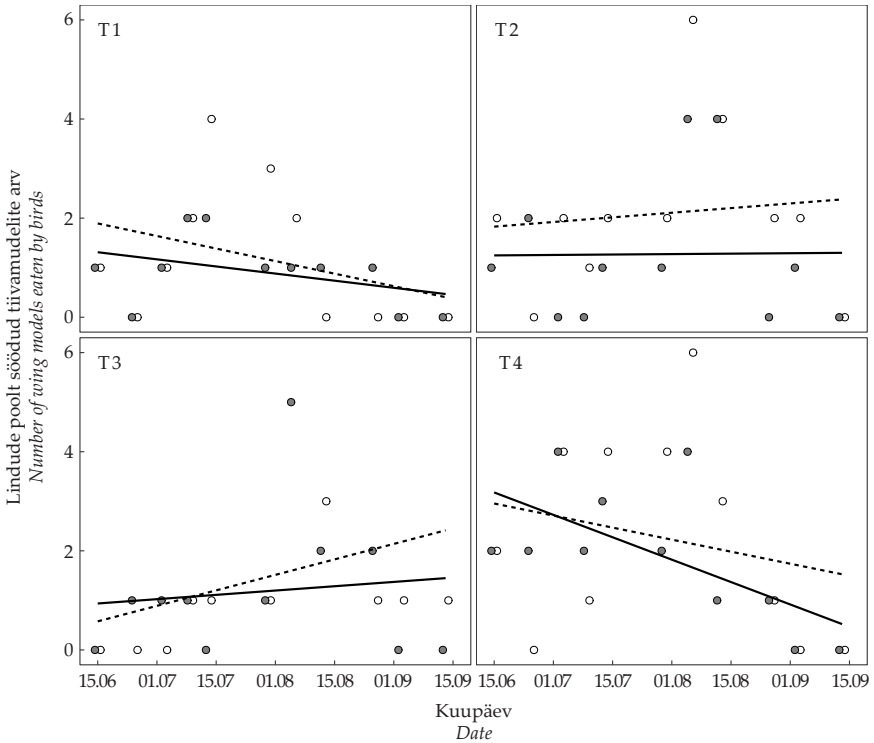
Joonis 5. Lindude poolt söödud tiivamudelite kisklusindeks uurimisperioodi jooksul neljal transektil. Üks sõltumatu andmepunkt on üks katsekord ($n = 11$). Jooned tähistavad loess-tüüpi regressiooni kõverat. T1 - T4 tähistavad transekte üks kuni neli.

Figure 5. Predation index of wing models eaten by birds during the study period in the four transects. An independent data point is one experimental trial ($n = 11$). Lines denote loess regression fit. T1 - T4 denote transects one to four.

väiksemate mõõtmetega ja teistsuguse kujuga kui vaksiklased, mistõttu on need ebatõenäolised jäljendatavad objektid. Mõnede valgete vaksiklaste puhul küll täheldasin suvel, et nad kippusid ennast lehtede alla peitma, kuid palju oli ka neid isendeid, kes puhkasid eksponeeritult lehtede peal.

Mustvalge ja valge tiivavärvuse funktsiooniks on tõenäolisemalt maskeerumine, kuna krüptiliseks ei saa neid

pidada, sest roheline lehestiku taustal võivad nad kaugelt silma paista. See aga toetaks teistes uurimustes välja toodud erinevusi maskeerumise ja krüptilisuse vahel (Stevens & Merilaita, 2009; Stevens & Merilaita 2011). Põualibliklaste puhul on pakutud valge värvuse funktsiooniks aposemaatilisust, kuid linnud siiski katsetingimustes valget värvust ei väldi (Lyytinen *et al.* 1999). Pealegi vaksiklaste puhul on ebatõenäoline, et nende seas söödamatuid liike esineks. Näiteks Eeva *et*



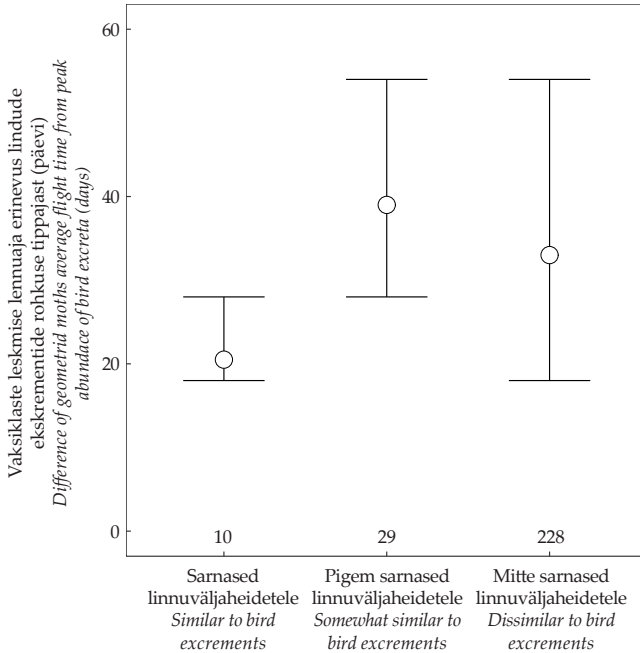
Joonis 6. Lindude poolt söödud mustvalgete (valged ringid) ja hallide (hallid ringid) tiivamudelite arvu muutus uurimisperioodi jooksul neljal transektil. Üks sõltumatu andmepunkt on üks katsekord ($n = 11$ mõlema tiivamudeli puhul). Jooned tähistavad lineaarse regressiooni sirget mustvalgete (katkendjoon) ja hallide (pidev joon) tiivamudelite puhul. T1 - T4 tähistavad transekte üks kuni neli.

Figure 6. Number of black-white (empty circles) and gray (gray circles) wing models eaten by birds during the study period in the four transects. An independent data point is one experimental trial ($n = 11$ per each wing model). Lines denote linear regression fit per black-white (dashed line), and gray (solid line) wing models. T1 - T4 denote transects one to four.

al. (2005) leidsid, et lindude poolt poegadele toodavas toidus täiskasvanud liblikatest moodustavad vaksiklaste ja öölaste sugukonna isendid 87%.

Maskeerumisel on oluline roll ka polüfenismis. Varasemalt on näidatud, kuidas väljaheite sarnane röövik muudab välimust arengu käigus, kuna enne nukkumist

muutub liikuvamaks ja seega poleks liikumatu objekti jäljendamine enam nii efektiivne (Valkonen *et al.* 2014). Käesolev töö aga näitab võimalust, et põlvkondade vahelises polüfenismis võib üks vorm olla väljaheitesarnane ja teine mitte. Seda toetab esimese põlvkonna suurem kontrastsus, mis peaks näitama suuremat sarnasust väljaheitele. Siiski

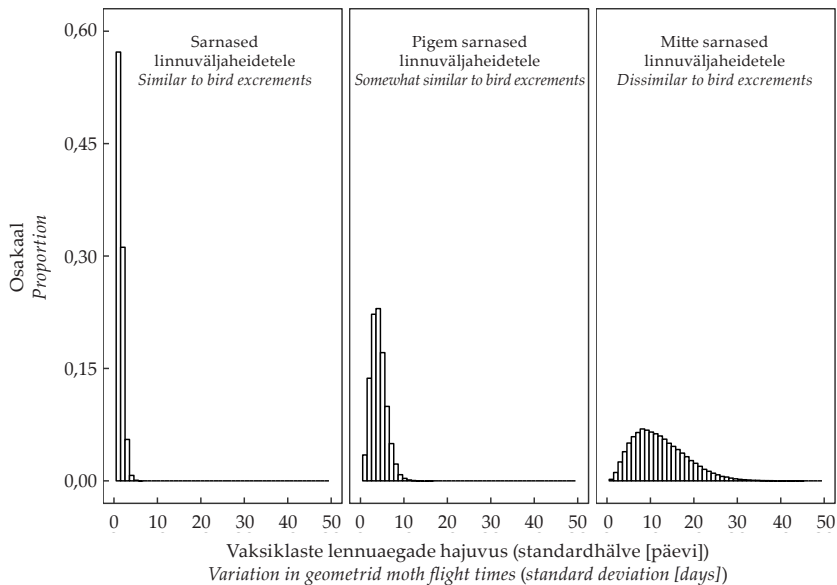


Joonis 7. Vaksiklaste keskmise lennuaja erinevus väljaheidete tippajast päevades väljaheidetele sarnanemise kategooriate kaupa. Suuremad väärtused näitavad hilisemat keskmist lennuaega võrreldes lindude väljaheidete tippajaga. Arvud x-teljel näitavad valimit (liikide arv) igas võrreldavas grupis. Ringid tähistavad gruppide mediaani ja vurrud vastavaid kvartiile.

Figure 7. Difference between average flight times of geometrid moths from peak abundance of avian excrement. Larger values indicate the amount of days that average flight time occurs after peak abundance of avian excrement. Values above the x-axis denote sample sizes (number of species) of the respective groups. Circles denote median values of groups and whiskers denote respective quartiles.

vastupidiselt oodatavale tulemusele on suurema valge värvuse suhtelise pindalaga tõenäolisemalt teine põlvkond. Samuti selgus, et esimese põlvkonna isendite valge värvus on pigem tuhmim ja mitte nii valge kui teisel põlvkonnal. Mõlemad valge värvuse parameetrid viitavad, et väljaheidetele sarnanemist esimese põlvkonna puhul ei esinegi, kuid siiski võib siin põhjus milleski muus seisneda. Skelhorn ja Ruxton (2010) näitasid katses oksasarnaste röövikutega,

et maskeerumine on efektiivsem siis kui keskkonnas on jäljendatava objekti hulk väiksem. Kuna teise põlvkonna lennuaeg peaks üldiselt jääma perioodi, kus väljaheidete hulk pole maksimaalne, siis tekib lindudel harvemini võrdlusmoment päris väljaheidete ja valge liblika vahel. See võib tähendada, et kontrastsusel polegi väljaheidete jäljendamisel mingit rolli, kuid siiski on võimalus, et väljaheidete tippajal suurendab maskeeruv liblikas usutavust just läbi kontrastsuse. Seda



Joonis 8. Vaksiklaste lennuaegade hajuvus (standardhälvete) lindude väljaheidetele sarnanemise kategooriates. Jaotused saadi bootstrap-meetodi teel.

Figure 8. Variability (standard deviation) in flight times of geometrid moths in categories based on their resemblance to avian excrement. Distributions were obtained using a bootstrapping method.

Table 2. Standardhälvete jaotuste kvantiilid värvuste kategooriates. Näitab standardhälbeid, millest väiksemaid väärtusi esineb antud tõenäosusega.

Table 2. Quantiles of standard deviation distribution in categories of resemblance to avian excrements. Values represent standard deviations, from which lower values occur with a given probability per every given quantile.

Kvantiil Quantile	Sarnased linnuväljaheidetele <i>Similar to bird excrements</i>	Pigem sarnased linnuväljaheidetele <i>Somewhat similar to bird excrements</i>	Mitte sarnased linnuväljaheidetele <i>Dissimilar to bird excrements</i>
0%	0,09	0,26	0,48
25%	0,97	2,92	7,55
50%	1,34	3,98	11,30
75%	1,81	5,20	15,98
100%	6,57	16,12	44,65

Tabel 3. Vaksiklaste lennuaegade algused, keskpaigad ja lõpud värvuskategooriate alusel. Iga kategooria kohta on esitatud on liikide keskmised väärtused.

Table 3. Flight time beginning dates, midpoint dates, and end dates of geomerid moths per resemblance to avian excrements. Values are given as the mean per species.

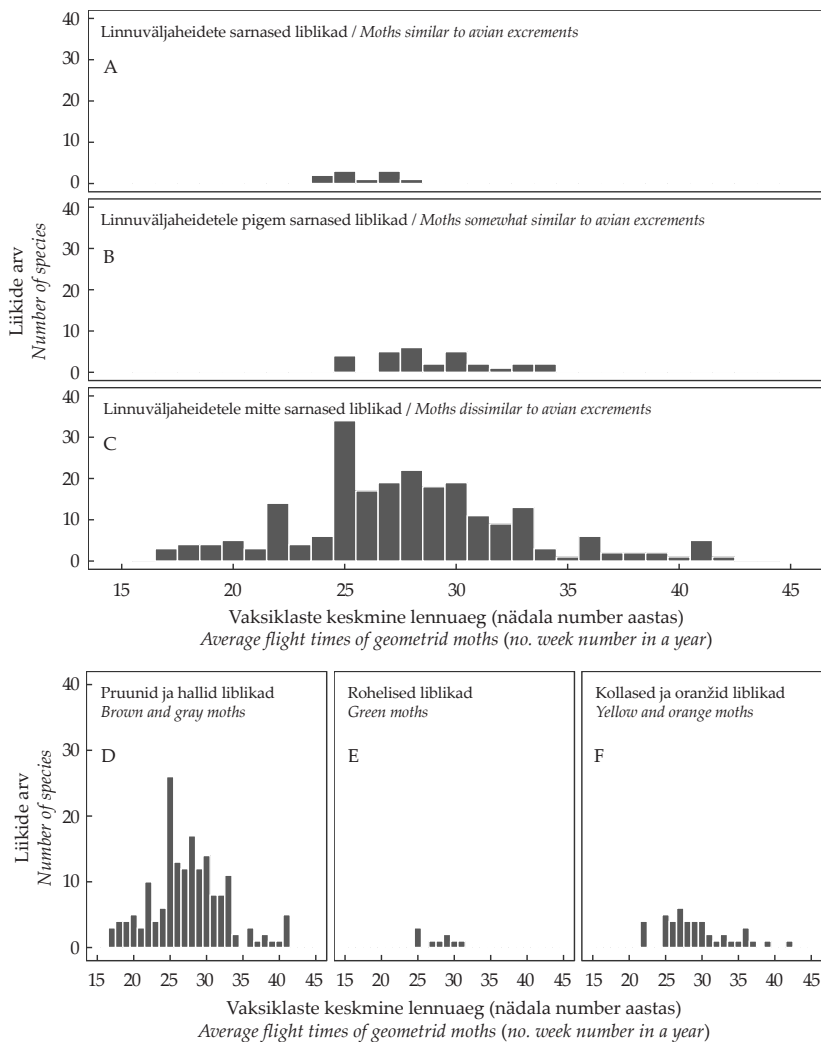
Värvus kategooria Colour category	Lennuaja algus Beginning of flight time	Lennuaja keskpaik Average flight time	Lennuaja lõpp End of flight time
Sarnane (mustvalge ja valge) <i>Similar (black-white or white)</i>	29.05	22.06	17.06
Pigem sarnane (mustvalge muu värvusega) <i>Somewhat similar (black-white and some other distinct colour)</i>	19.06	14.07	09.08
Pole sarnane (kõik ülejäänud) <i>Dissimilar (all others)</i>	16.06	07.07	28.07
Pruun ja hall <i>Brown and gray</i>	13.06	04.07	26.07
Roheline <i>Green</i>	21.06	06.07	20.07
Kollane ja oranž <i>Yellow and orange</i>	24.06	16.07	07.08

võib saavutada läbi katkestava värvuse, mis puhul liblikas varjab oma tegelikku kehakuju ja seega võib liblikas näida linnu silmis rohkem ebamääraste piirjoontega väljaheite sarnane. Katkestava mustri puhul on ka näidatud, et see on efektiivsem suurema kontrastsuse korral (Schaefer & Stobbe 2006). Üldise heledama värvusega teise põlvkonna liblikad võivad näida rohkem liblika kujulised ja on seega viletsama maskeeringuga hoolimata oma heledusest.

Valge värvuse parameetrite tulemust võis mõjutada see, et värvuste parameetrid hinnati inimsilmaga, mitte näiteks arvutiprogrammiga, mis oleks võinud olla mõnevõrra täpsem. Teiseks lindude silmanägemine on inimese omast erinev, kuna linnud näevad UV-valgust. Pole teada, kas põlvkondade võrdluses kasutatud liblikaliikide tiivad peegeldava UV-valgust või mitte, kuid on võimalik,

et kuigi esimese põlvkonna isendite tiibadel on vähem valget värvust võivad nad siiski peegeldada UV-valgust sarnasemalt väljaheitega kui teise põlvkonna liblikad ning suurendada seeläbi sarnasust väljaheitega. Tulemust võis mingil määral mõjutada ka see, et liblikakogu oli erinevate põlvkondade isendite puhul suhteliselt piiratud. Mõnede piltide puhul ei pruukinud isendite suurused klappida ning mõnede isendite tiivakiri oli mõnevõrra kulunud, kuid siiski suuruste erinevus ja kulunud isendeid esines suhteliselt vähe.

Väljaheidete hulga muutust suve jooksul käesolev uurimus ei näidanud. See aga ei pruugi tähendada, et sellist dünaamikat, et suve alguses on rohkem väljaheiteid, ei esine, sest katse läbiviimine sattus äärmiselt vihmasse suvele. Sellest tulenevalt võis suuresti mängida rolli väljaheidete mahapesemine vihma poolt,



Joonis 9. Erineva värvuse kategooriaga liblikaliikide (vaksiklased) keskmiste lennuaegade sagedusjaotus: sarnased lindude väljaheidetele (mustvalge ja valge; paneel A); pigem sarnased lindude väljaheidetele (mustvalge muu värvuse varjundiga; paneel B); pole sarnased lindude väljaheidetele (pruunid ja hallid, rohelised ning kollased ja oranžid; paneel C). Eraldi on väljatoodud pruunid ja hallid (paneel C), rohelised (paneel D) ning kollased ja oranžid liblikad (paneel F). Keskmised lennuajad (x-telg) varieeruvad vahemikus 20. aprill kuni 15. oktoober.

Figure 9. Histogram of average flight times of geometrid moths per different colour categories: similar to bird excrements (black and white; panel A); somewhat similar to bird excrements (black and white with some other colour; panel B); dissimilar to bird excrements (brown and grey, green, and yellow and orange; panel C). Histograms for brown and grey (panel D), green (panel E), and yellow and orange (panel F) moths are also presented. Average flight times (x-axis) varied between April 20th to October 15th.

millele viitab see, et suve kõige kuivemal perioodil, 15. juuli ja umbes kaks nädalat enne seda, muutus väljaheidete hulk tunduvalt suuremaks ning kahel transektil koguni kahekordistus. Ilm oli küll andmete analüüsis abitunnusena kaasatud ja mudel sademete mõju ei tuvastanud, kuid siiski oli ilm kaasatud ainult läbi selle, kas katsekorra ajal sadas või mitte. Ilma puhul omab tähtsust ka see kui palju ja kui pikalt eelnevatel päevadel sadas.

Väljaheidete dünaamika ei pruukinud välja tulla ka transektide erinevuse tõttu. Siiski nähti katse käigus valgeid ja must-valgeid vaksiklasi ning sealhulgas ka harilikku laikvaksikut igal transektil lendamas ja seega peaks väljaheidetele sarnanemine kõikides metsatüüpides piisavalt efektiivne olema. Kolmas põhjus, mille tõttu väljaheidete muutust katsest välja ei tulnud võis olla ka selles, et katse algas juuni keskel ja on võimalus, et kui katse oleks alanud varem, oleks võib-olla paremini väljaheidete muutus välja tulnud. Sellele viitab ka asjaolu, et kui kolmandale transektil lisati kõige esimese loenduskorra (4. juuni) andmed, mis teistes analüüsides välja jäid, siis aja mõju väljaheidete hulgalet muutus veidi usaldusväärsemaks. Samas kui vaadata väljaheidetele sarnanevate vaksiklaste keskmist lennuaja keskpunkti, siis see langes juuniku lõppu, mis jäi katse läbiviimise aega sisse.

Kisklusindeksi muutus suve jooksul ei leidnud samuti kinnitust, kuid ka seal võib olla mitmeid katset mõjutavaid tegureid. Esiteks võis taaskord olla suureks mõjutajaks vihm, mis mitmeid tiivamudeleid rikkus ja pole ka teada, kuidas

pidevalt sajune ilm võis lindude söömis-käitumist ja erivärvi mudelite märgatavust muuta. Teiseks võisid tiivamudelid olla lindude jaoks liiga ebaloomulikud ja lisaks rohkem tiivamudeleid sattus sipelgate ning muude selgrootute saagiks kui linnud neid sõid. Üheks teguriks võib olla ka see, et tiivamudelid oleksid võinud kauem metsas olla, kuid teisest küljest poleks saanud mitu päeva hiljem tuvastada, kas tiivamudeli pealt sõi kärbesvastse ära lind või hoopis sipelgad, eriti kui osa mudelid sai paigutatud lehtedele, mis puhul on palju keerulisem sipelgaid tõrjuvaid vahendeid kasutada.

Valge värvuse osakaalus eri vaksikliikidel oleks oodatav tulemus olnud, et eeldataval väljaheidete tippajal lendavatel vaksiklastel on suurem valge värvuse osakaal, kuid korrelatsiooni siiski ei esinenud. Põhjus võib seisneda teistes värvustes, mida lisaks valgele tiivakirjas leidub. Teised värvused mõjutavad

Tabel 4. Vaksiklaste põlvkondade erinevus kolme parameetri alusel (kõik küsitluse tulemused on kokku liidetud).

Table 4. Generation differences of geometrid moths based on three parameters (subtotals of all answers)

Kategooria <i>Category</i>	1. põlvkond <i>First generation</i>	2. põlvkond <i>Second generation</i>
Kontrastsus <i>Contrast</i>	231	109
Valge ala suurus <i>Size of a white area</i>	131	209
Valge ala valgesus <i>Brightness of a white area</i>	129	211

suuresti tiiva kontrastsust ja üleüldist väljanägemist, mis mitte sugugi ei pruugi meenutada väljaheidet isegi siis kui valget värvust leidub omajagu. Paljud suurema valge osakaaluga liblikad, kelle tiibadel oli lisaks mustvalgele mõni muu värvus või varjund liigitusid väljaheidetele pigem sarnanemise kategooriasse ja võrreldes puhtalt mustvalgetega jäid nende lennuaja keskmised kuupäevad pikema perioodi sisse. Samas võrreldes vaksiklastega, kes üldse ei meenutanud väljaheidet oli ka muu värvuse varjundiga vaksiklaste lennuaja keskmiste periood lühem. Siin võib oluline roll olla ka sellel, et vaksiklased, kelle tiibadel on vähesel määral valget värvust, võivad olla siiski näiteks krüptilised ja selliste liikide lennuajad võivad katta terve suve.

Siiski on võimalik ka, et väljaheidete jälgendamist liblikate poolt ei toimu. Pesitsushooajal toidavad putuktoidulised linnud oma poegi enamasti röövikutega (Perrins 1991) ja kuigi linnupesadest on leitud ka mingil määral täiskasvanuid liblikaid (Eeva *et al.* 2005; Mägi *et al.* 2009; Sisask *et al.* 2010), võib siiski olla võimalus, et tiivavärvusele varasuvel nii suurt kiskluse survet polegi ja suurem kontrastsus on hoopis sugulise valiku tulemus. Lisaks on võimalik, et väljaheidete hulk on suurelt jaolt ühtlane terve suve vältel, millele viitab siinse uuringu negatiivne tulemus väljaheidete ajalise dünaamika osas, ka ekspertide hinnangud selles osas lähevad lahku (Toomas Tammaru, Marko Mägi, otseinfo). Väljaheidete hulk võib olla suur ka siis kui pojad lendama hakkavad. Lisaks pesitsushooajal võib väljaheidete hulk olla väiksem selle tõttu, et mõned linnuliigid peidavad või isegi

söövad poegade väljaheideteid, et pesa asukohta varjata (Petit *et al.* 1989). Kui väljaheidete hulk ei muutu oluliselt suve jooksul, siis sellisel juhul võivad ühtemoodi nii esimese kui ka teise põlvkonna isendid saada kaitset röövloomade eest läbi väljaheidete jälgendamise, kuid see ei seleta, miks väljaheidetele sarnanevate vaksiklaste lennuaeg langeb enamasti kitsamale perioodile.

Isegi kui väljaheidete jälgendamist ei toimu esineb siiski osadel vaksikuliikidel polüfenism kontrastsuse, valge ala pindala ja heleduse näol. Varasemad uurimused on kõige enam seletanud polüfenismi läbi termoregulatsiooni (Kingsolver & Wiernasz 1991; Davis *et al.* 2005; Stoehr & Goux 2008) ja suurem kontrastsus viitab ilmselt tumedate alade tumedam olemisele, eriti kui valge ala hinnati valgemaks just teisel põlvkonnal, kellel kontrastus on väiksem. Kui lisaks arvestada valge ala väiksemat pindala esimese põlvkonna puhul, siis võiks eeldada, et mustvalgetel liblikatel on suurema kontrastsuse funktsiooniks termoregulatsioon. Samas kui vaadata vaksiklaste keskmist lennuaega, siis see jääb mustvalgete ja valgete vaksiklaste puhul üldiselt juunikuusse, mis on üldiselt soe periood. Kui arvestada võimalust, et vaksiklaste tihedus võib olla kõige suurem lennuaja alguses, algab mustvalgete ja valgete vaksiklaste lennuaeg siiski soojal perioodil. Teine võimalus oleks see, et kuna juunikuus on lindude pesitsusaeg ja poegade toidunõudlus suur, siis termoregulatsioon läbi tiivavärvuse võimaldab liblikal kiiremini lendu tõusta ja ära lennata. Näiteks mõnedel liikidel on polüfenism tingitud vormide

erinevast aktiivsuses (Brakefield & Larsen, 1984). Kuid uurimused, mis on näidanud termoregulatsiooni rolli polüfenismis, on välja toonud, et liblika tiivakirjas leidub elemente, mida termoregulatsiooniga ei saa seletada (Kingsolver & Wiernasz 1991; Stoehr & Goux 2008). Lisaks eeldab termoregulatsiooni toimumine pigem tiibade kehalähedase osa tumenemist, mitte terve tiivakirja elementide tumenemist (Kingsolver 1987).

Käesolev uurimus näitas, et vähemalt inimsilmale väljaheitega sarnanevad liblikad lendavad pigem kitsamal varasuvisel perioodil, kuid pole selge, kas põhjus on just selles, et siis leidub metsas rohkem väljaheiteid. Seega vajaks väljaheidete suvise dünaamika paremaks mõistmiseks loendust kuivemal suvel, kuid paraku on suve ilmastikuolud üldiselt etteennustamatud. Lisaks oleks vaja loendus läbi viia rohkematel transektidel. Põlvkondade erinevuse paremaks tuvastamiseks oleks vaja seda uurida rohkemate isendite peal ja kasutada tiivavärvuse võrdlemiseks arvutiprogrammi, mis mõõdab täpselt vajalikke parameetreid. Lisaks vajaks võrdlemist värvus konkreetsete väljaheitelaidude ja liblika tiiva vahel ning vaadata, kas väljaheitelt peegelduv valgusspekter on samasugune kui liblika tiival. Kuna mustvalgete ja valgete vaksiklaste tiivavärvust võib mõjutada ka fülogeneetiline pagas, siis oleks kindlasti vajadus täiendavate fülogeneetilistelt korrigeeritud uuringute järgi.

Tänuavaldused

Suured tänud Ants Kaasikule ja Juhan Javošile, kes abistasid statistilise analüüsi

juures ja töö käsikirja koostamisel. Suured tänud ka Toomas Tammarule, Erki Õunapile ja Marko Mägile ekspertarvamuste eest. Tänuõnand ka Triinu Remmelile, kes andis nõu tiivamudelite valmistamise osas. Tänu Olavi Kurinale Eesti Maaülikoolist, tänu kellele sain putukakollektsioonis liblikaid pildistada ja ka sealset laboranti, kes mind abistas.

Kasutatud kirjandus

- Aronsson, M. & Gamberale-Stille, G. (2008) Domestic chicks primarily attend to colour, not pattern, when learning an aposomatic coloration. *Animal Behaviour*, **75**, 417-423.
- Blut, C., Wilbrandt, J., Fels, D., Girgel, E. & Lunau, K. (2012) The 'sparkle' in fake eyes—the protective effect of mimic eyespots in Lepidoptera. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **143**, 231-244.
- Bowers, M.D., Brown, I.L. & Wheye, D. (1985) Bird predation as a selective agent in a butterfly population. *Evolution*, **39**, 93-103.
- Brakefield, P. & Shreeve, T. (1992) Avoidance, concealment, and defence. In: Dennis, R. L. H. (ed.) *The Ecology of Butterflies in Britain* (pp. 93-119). Oxford University Press, Oxford, Great Britain.
- 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.
- Cook, L.M. (2003) The rise and fall of the carbonaria form of the peppered moth. *The Quarterly Review of Biology*, **78**, 399-417.
- Cuthill, I.C. (2006) Color perception. In: Hill, G. & McGraw, K. (ed.) *Bird Coloration: Mechanisms and Measurements* (pp. 3-40). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.

- Davis, A.K. (2009) Wing color of monarch butterflies (*Danaus plexippus*) in eastern North America across life stages: migrants are “redder” than breeding and overwintering stages. *Psyche* **2009**, 1-5.
- Davis, A.K., Chi, J., Bradley, C. & Altizer, S. (2012) The redder the better: wing color predicts flight performance in monarch butterflies. *PLoS ONE*, **7**, e41323.
- Davis, A.K., Farrey, B.D. & Altizer, S. (2005) Variation in thermally induced melanism in monarch butterflies (Lepidoptera: *Nymphalidae*) from three North American populations. *Journal of Thermal Biology*, **30**, 410-421.
- Endler, J.A. (1981) An overview of the relationships between mimicry and crypsis. *Biological Journal of the Linnean Society*, **16**, 25-31.
- Estrada, C. & Jiggins, C. (2008) Interspecific sexual attraction because of convergence in warning colouration: is there a conflict between natural and sexual selection in mimetic species? *Journal of Evolutionary Biology*, **21**, 749-760.
- Higginson, A.D., De Wert, L., Rowland, H.M., Speed, M.P. & Ruxton, G.D. (2012) Masquerade is associated with polyphagy and larval overwintering in Lepidoptera. *Biological Journal of the Linnean Society*, **106**, 90-103.
- Hill, R.I. & Vaca, J.F. (2004) Differential wing strength in *Pierella* butterflies (*Nymphalidae*, *Satyrinae*) supports the deflection hypothesis. *Biotropica*, **36**, 362-370.
- 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.
- Kemp, D.J. (2007) Female mating biases for bright ultraviolet iridescence in the butterfly *Eurema hecabe* (*Pieridae*). *Behavioral Ecology*, **19**, 1-8.
- Kemp, D.J. & Macedonia, J.M. (2006) Structural ultraviolet ornamentation in the butterfly *Hypolimnas bolina* L. (*Nymphalidae*): visual, morphological and ecological properties. *Australian Journal of Zoology*, **54**, 235-244.
- Kemp, D.J. & Wiklund, C. (2001) Fighting without weaponry: a review of male-male contest competition in butterflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **49**, 429-442.
- Kingsolver, J.G. (1987) Evolution and coadaptation of thermoregulatory behavior and wing pigmentation pattern in pierid butterflies. *Evolution*, **41**, 472-490.
- Kingsolver, J.G. & Wiernasz, D.C. (1991) Seasonal polyphenism in wing-melanin pattern and thermoregulatory adaptation in *Pieris* butterflies. *The American Naturalist*, **137**, 816-830.
- Kodandaramaiah, U., Vallin, A. & Wiklund, C. (2009) Fixed eyespot display in a butterfly thwarts attacking birds. *Animal Behaviour*, **77**, 1415-1419.
- Merilaita, S. & Lind, J. (2005) Background-matching and disruptive coloration, and the evolution of cryptic coloration. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **272**, 665-670.
- Mikkola, K. & Rantala, M.J. (2010) Immune defence, a possible nonvisual selective factor behind the industrial melanism of moths (Lepidoptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, **99**, 831-838.
- Mägi, M., Mänd, R., Tamm, H., Sisask, E., Kilgas, P. & Tilgar, V. (2009) Low reproductive success of great tits in the preferred habitat: A role of food availability. *Ecoscience*, **16**, 145-157.

- Nentwig, W. (1985) A tropical caterpillar that mimics faeces, leaves and a snake (Lepidoptera: *Oxytenidae*: *Oxytenis naemia*). *Journal of Research on the Lepidoptera*, **24**, 136-141.
- 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 signalling in a polyphenic butterfly. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **278**, 789-797.
- Ota, M., Yuma, M., Mitsuo, Y. & Togo, Y. (2014) Beak marks on the wings of butterflies and predation pressure in the field. *Entomological Science*, **17**, 371-375.
- R Development Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rommel, T., Tammaru, T. & Mägi, M. (2009) Seasonal mortality trends in tree-feeding insects: A field experiment. *Ecological Entomology*, **34**, 98-106.
- Rootsmäe, L. & Veroman, H. (1974) *Eesti laululinnud*. Valgus, Eesti.
- Rowland, H.M., Mappes, J., Ruxton, G.D. & Speed, M.P. (2010) Mimicry between unequally defended prey can be parasitic: evidence for quasi-Batesian mimicry. *Ecology Letters*, **13**, 1494-1502.
- Schaefer, H.M. & Stobbe, N. (2006) Disruptive coloration provides camouflage independent of background matching. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **273**, 2427-2432.
- Sisask, E., Mänd, R., Mägi, M. & Tilgar, V. (2010) Parental provisioning behaviour in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* is well adjusted to local conditions in a mosaic of deciduous and coniferous habitat. *Bird Study*, **57**, 447-457.
- Skelhorn, J., Rowland, H.M. & Ruxton, G.D. (2010) The evolution and ecology of masquerade. *Biological Journal of the Linnean Society*, **99**, 1-8.
- Skelhorn, J., Rowland, H.M., Speed, M.P., De Wert, L., Quinn, L., Delf, J. & Ruxton, G.D. (2010a) Size-dependent misclassification of masquerading prey. *Behavioral Ecology*, **21**, 1344-1348.
- Skelhorn, J., Rowland, H.M., Speed, M.P. & Ruxton, G.D. (2010b) Masquerade: camouflage without crypsis. *Science*, **327**, 51-51.
- Skelhorn, J. & Ruxton, G.D. (2010) Predators are less likely to misclassify masquerading prey when their models are present. *Biology Letters*, **6**, 597-599.
- Stevens, M., Hardman, C.J. & Stubbins, C.L. (2008) Conspicuousness, not eye mimicry, makes "eyespot" effective antipredator signals. *Behavioral Ecology*, **19**, 525-531.
- Stevens, M. & Merilaita, S. (2009) Animal camouflage: current issues and new perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **364**, 423-427.
- Stevens, M. & Merilaita, S. (2011) *Animal camouflage: mechanisms and function*. Cambridge University Press, UK.
- Stoddard, M.C. (2012) Mimicry and masquerade from the avian visual perspective. *Current Zoology*, **58**, 630-648.
- Stoehr, A.M. & Goux, H. (2008) Seasonal phenotypic plasticity of wing melanisation in the cabbage white butterfly, *Pieris rapae* L. (Lepidoptera: Pieridae). *Ecological Entomology*, **33**, 137-143.
- Tuomaala, M., Kaitala, A. & Rutowski, R.L. (2012) Females show greater changes in wing colour with latitude than males in the green-veined white butterfly, *Pieris napi* (Lepidoptera: Pieridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **107**, 899-909.

- Valkonen, J.K., Nokelainen, O., Jokimäki, M., Kuusinen, E., Paloranta, M., Peura, M. & Mappes, J. (2014) From deception to frankness: Benefits of ontogenetic shift in the anti-predator strategy of alder moth *Acrionicta alni* larvae. *Current Zoology*, **60**, 114-122.
- van Noordwijk, A., McCleery, R. & Perrins, C. (1995) Selection for the timing of great tit breeding in relation to caterpillar growth and temperature. *Journal of Animal Ecology*, **64**, 451-458.
- Watt, W.B. (1968) Adaptive significance of pigment polymorphisms in *Colias* butterflies. I. Variation of melanin pigment in relation to thermoregulation. *Evolution*, **22**, 437-458.
- Viidalepp, J. & Remm, H. (1996) *Eesti liblikate määraja*. Valgus, Eesti.

Summary

The mimicking of bird excrement by moths

The exact functions of the colouration of moths is often not understood. Scant research has been done on masquerading, and then the focus has mainly been on caterpillars. Geometrids (*Geometridae*) are a group of moths whose broad variability in wing pattern has led to them being a leading example in evolutionary studies of crypsis. However, research on the functions of white or black and white colouration are essentially lacking. The main aim of this study was to test the hypothesis that the black and white wing colour of geometrid moths is an adaptation to prevent detection via the mimicking of bird excrement.

Birds are an important influence upon the evolution of moth wing colour. Accordingly, some functions of moth wing colour are aposematism, deflection, and crypsis. Masquerading may also help prevent detection. Butterflies can masquerade as twigs, leaves, and bird excrement. However, wing colour pattern and its functions can differ remarkably between different generations of moths over a summer and ambient temperature most likely affects this.

The current study consisted of three experiments. First, the number of bird excrements on plants were counted, and geometrid wing models of varying degrees of contrastivity placed along four transects. It was observed if predation intensity on these geometrid wing models changed during the study period. Second, geometrid species were assigned into categories according to their similarity to bird excrement.

Then it was analysed whether average flight time of the species from each of the named groups correlated with peak abundances of avian excrement. The percentage of white colour on the moths' wings was also estimated, and it was analysed if the flight time of geometrid species with more white on their wings was positively associated with the peak abundances of avian excrement. Third, between-generation differences in wing colour parameters were assessed in those geometrid species that resemble bird excrement and have two generations per summer. Numerous people were asked to estimate which of the two generations exhibited more contrast, wider white areas, and brighter white areas.

There was no significant change in the amount of bird excrement during the study period. Nor was there a significant change in the predation rate of the geometrid wing models. Geometrid moths similar in appearance to bird excrements flew during a shorter period of summer than other geometrid species. Their flight period was closer to the time (in days) when presumably the abundance of bird excrement is normally highest. Interestingly, there was no correlation between the flight period of geometrid moths with more white on their wings and peak abundances of avian excrement. First-generation moths of a summer were estimated to have more contrast in terms of wing colour than second-generation individuals, but the second-generation appeared to have a wider and brighter white area on their wings than the first-generation.

The narrower flight period of the black and white moths may have been due to increased concealment from predators during this specific period. The first- and second-generation moths resembled avian excrement to a different degree. Therefore, the evolutionary benefit gained by each of the generations from the protection arising from the resemblance to avian excrement is achieved in a different way. Although there were no significant changes in the dynamics of bird excrements, it may not reflect the common pattern in nature, because the experiment took place during an extremely rainy summer. Mimicking bird excrements among moths needs more research in terms of the dynamics of bird excrements during summer, such as analysing more specific between-generation traits (e.g. UV light reflectance).