Tartu Ülikool

Loodus- ja täppisteaduste valdkond

Ökoloogia ja maateaduste instituut

Botaanika osakond

Mari Tiitsu

Tumeda elurikkuse käsitlus putukakooslustes

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Bioloogia ja elustiku kaitse

Juhendaja: prof Meelis Pärtel

Tartu 2025

Infoleht

Tumeda elurikkuse käsitlus putukakooslustes

Käesoleva bakalaureusetöö eesmärgiks on anda ülevaade tumeda elurikkuse käsitluse kasutamise võimalustest ja piirangutest putukakooslustes. Töö teoreetilises osas antakse kirjanduse põhjal ülevaade putukate elurikkusest ning tumeda elurikkuse käsitlusest. Töö uurimuslikus osas analüüsitakse, millised tunnused võivad Lõuna-Eesti metsades elavate jooksiklaste tumedat elurikkust mõjutada.

Märksõnad: putukakooslused, jooksiklased, tume elurikkus

CERCS teaduseriala kood: B250 Entomoloogia, taimede parasitoloogia; B280 Loomaökoloogia

Dark diversity concept in insect communities

The aim of this bachelor thesis is to provide an overview of the applications and limitations of the dark diversity concept in insect communities. The theoretical part gives an overview of insect biodiversity and the dark diversity concept based on existing literature. In the research part of the thesis, the study analyses which traits may influence the dark diversity of ground beetles living in the forests of Southern Estonia.

Keywords: insect communities, ground beetles, dark diversity

CERCS research field code: B250 Entomology, plant parasitology, B280 Animal ecology

Sisukord

Sissejuhatus **4**

1. Putukate elurikkus **7**

1.1. Putukate liigirikkus 7

1.2. Putukaandmete kogumine 8

2. Tumeda elurikkuse käsitlus **10**

2.1. Tumeda elurikkuse käsitluse seosed teiste teooriatega 10

2.2. Tumeda elurikkuse leidmise meetodid 11

2.3. Tumeda elurikkuse abil saadud uued teadmised 12

3. Tumeda elurikkuse uuringute eripärad putukakooslustes **15**

3.1. Lokaalse ja regionaalse taseme defineerimine 15

3.2. Elupaigaeelistuse leidmine 15

3.3. Tunnuste põhjal eeldatavad seosed vaadeldud ja tumeda elurikkusega 16

4. Lõuna-Eesti metsade jooksiklaste tume elurikkus **18**

4.1. Küsimuse püstitus 18

4.2. Andmete päritolu ja metoodika 18

4.3. Tulemused 20

5. Arutelu **24**

5.1. Lõuna-Eesti metsade jooksiklaste tumeda elurikkuse tulemuste arutelu 24

5.2. Tumeda elurikkuse käsitluse võimalused entomoloogias 26

Kokkuvõte **27**

Summary **28**

Tänuavaldused **29**

Kirjanduse loetelu **30**

Lisad **39**

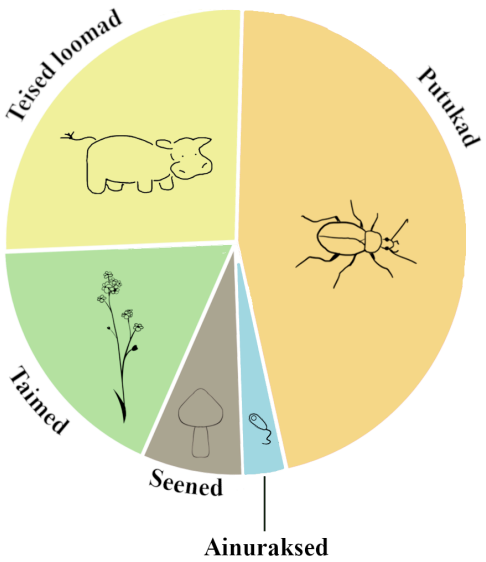
Sissejuhatus

Elurikkus ehk bioloogiline mitmekesisus on erinevate elusorganismide rohkus ökosüsteemis (Sõnaveeb, 2019). Sellele mõistele saab läheneda mitutpidi. Näiteks võib seda vaadelda nii läbi geneetilise, liigilise või koosluste taseme kui ka läbi liigilise, fülogeneetilise või funktsionaalsete tunnuste perspektiivi (Díaz & Malhi, 2022).

Elurikkusel on oluline roll ökosüsteemide toimimisel, kuna see toetab otseselt looduse poolt pakutavaid hüvesid (Cardinale *et al.*, 2012; Tilman *et al.*, 2014). Suurem taimede mitmekesisus suurendab mulla orgaanika sisaldust ja toitainete mineraliseerumist (Cardinale *et al.*, 2012), tänu millele on mullad viljakamad. Samuti seostub suurema taimede mitmekesisusega suurem mulla mikroorganismide rohkus (Hiiesalu *et al.*, 2014). Elurikkamad mullad mängivad omakorda jällegi olulist rolli stabiilse ja toitainerikkama saagi tootmisel (Wall *et al.*, 2015). Elurikkamas keskkonnas on ka inimesed tervemad. Mitmekesisemas keskkonnas üleskasvanud lastel esineb vähem allergiaid ja astmat (Aerts *et al.*, 2018; Voor *et al.*, 2023) ning täiskasvanutel on mitmekesisemas keskkonnas viibides vaimne heaolu kõrgem (Aerts *et al.*, 2018).

Mitmekesisemad kooslused on kliimamuutuste suhtes stabiilsemad (Isbell *et al.*, 2015). Samuti on elurikkas koosluses suurenenud vastupanuvõime võõrliikidele (Cardinale *et al.*, 2012) ning vähenenud kahjurite arvukus (Pérez Roig *et al.*, 2023). Lisaks on mitmekesisemates kooslustes haiguste esinemissagedus enamasti madalam (Cardinale *et al.*, 2012; Keesing & Ostfeld, 2015).

Maailmas on kirjeldatud eukarüootseid liike hinnanguliselt 2 miljoni kandis, millest putukaliigid moodustavad ligikaudu poole (Joonis 1; Díaz & Malhi, 2022), seetõttu on putukad üks suuremaid ja mitmekesisemaid loomarühmi (Solascasas *et al.*, 2022). Nii on oma suure liigirikkuse tõttu putukatel väga oluline roll mitmete erinevate ökosüsteemiteenuste tagamises; näiteks tolmeldamisel, orgaanilise aine lagundamisel ja toiduahelas paiknemisel (Kunin, 2019; Menta & Remelli, 2020; Samways, 2015). Seega on tähtis teada, mismoodi nende arvukust ja mitmekesisust hoida või tõsta. Lisaks on putukate uurimine oluline põllumajanduses ja metsanduses, hindamaks, millised keskkonnaomadused kahjurite arvukust piiravad või nende looduslike vaenlaste eluolu soodustavad (Pérez Roig *et al.*, 2023; Torma & Császár, 2013; Wang *et al.*, 2021).



Joonis 1. *Kirjeldatud eukarüootsete liikide jaotus riikide järgi. Rõhutamaks putuka klassi suurt liigirikkust, on see loomade riigis tumedama kollase tooniga eraldi välja toodud. Sektori suurused on arvutatud Catalogue of Life'ist (Bánki, 2025) pärinevate andmete põhjal.*

Kuna putukad reageerivad keskkonnamuutustele kiiresti, on otstarbekas uurida, kuidas nad kohanevad ja oma nišše muudavad (Diniz-Filho *et al.*, 2010). Samuti on nad väärt bioindikaatorid ümbritseva keskkonna uurimiseks. Nii kasutatakse mardikalisi (*Coleoptera*), sipelglasi (*Formicidae*) ja sihktiivalisi (*Orthoptera*) rohtlate seisundi hindamiseks (Solascasas *et al.*, 2022) ning kiililisi (*Odonata*), ühepäevikulisi (*Ephemeroptera*), kevikulisi (*Plecoptera*) jm vee-elulisi putukaid vee kvaliteedi hindamiseks (Zaghloul *et al.*, 2020). Samuti saab neid kasutada potentsiaalsete keskkonnamürkide tuvastamiseks, nagu tehakse näiteks erinevate liblikaliste *(Lepidoptera)* ja surusääsklaste (*Chironomidae*) vastsetega ning meemesilastega (*Apis mellifera*; Zaghloul *et al.*, 2020).

Putukakooslust on EKI ühendsõnastiku (2024) järgi defineeritud kui "ühesugustes keskkonnatingimustes koos elavate putukate kogum". Tihti peetakse koosluste määratlemisel oluliseks veel ka liikidevahelist vastastikmõju (Parker, 2004). Samas töös rõhutatakse ka, et kuna liikidevaheline vastastikmõju toimub eri liikide vahel erineval määral, moodustub kokku üks suur ja keeruline võrgustik. See muudab aga uurimise töömahukaks, aeganõudvaks ja kulukaks (Voigt et al., 2007). Lihtsuse mõttes lisatakse putukakoosluse määratlemiseks lisapiiranguid vastavalt uurimisküsimusele. Näiteks vaadeldakse vaid kindlas seltsis või sugukonnas (nt da Silva et al., 2024; Miličić et al., 2020; Pereira-Moura *et al.*, 2024), eluviisiga (nt Hallmann *et al.*, 2017; Zinchenko *et al.*, 2023) või ökoloogilise rolliga (nt Pérez Roig *et al.*, 2023; Wang *et al.*, 2021) liike.

Viimasel ajal on lisaks uurimisalalt leitud elurikkusele hakatud ka juurdlema, milline osa sealsest elurikkusest võiks olla veel puudu. Tume elurikkus on hulk liike, mis mingis uurimisalas võiksid elada, kuid miskipärast seda ei tee, kuigi on teada, et nad oleksid võimelised sinna levima ning seal ellu jääma (Pärtel *et al.*, 2011). Lihtsustatumalt võttes keskendub see käsitlus olemasolevate taksonite asemel puuduolevatele – nii on ka selle nimetus inspireeritud astrofüüsikas kasutusel olevast tumeaine mõistest (Pärtel, 2014).

Tumeda elurikkuse kontseptsioon on oluline mitmes vallas. Esiteks aitab see mõista kuidas kooslused moodustuvad ja käituvad (Pärtel, 2014). Teiseks võimaldab see erinevaid kooslusi omavahel adekvaatsemalt võrrelda (Pärtel *et al.*, 2011). Näiteks võib parasiitide ja kahjurite tumeda elurikkuse leidmine ning nende võrdlemine peremeesliikide või elupaikade vahel aidata paremini prognoosida ja ennetada nende puhanguid (Krasnov *et al.*, 2022; Wang *et al.*, 2021). Kui arvutada välja koosluse täielikkuse indeks, mis on logaritm vaadeldud ja tumeda elurikkuse suhtest, on võimalik teha ka paremaid looduskaitselisi otsuseid (Pärtel *et al.*, 2013). Kõrge koosluse täielikkuse indeksiga aladel võiks kaaluda ala kaitse alla võtmist ning madala indeksiga aladel kaaluda taastamist (Trindade *et al.*, 2021).

Käesoleva bakalaureusetöö eesmärk on anda ülevaade, kas ja kui hästi töötaks tumeda elurikkuse käsitlus putukakoosluste puhul. Töö käigus antakse teadusartiklitel põhinev ülevaade putukate elurikkusest ning tumeda elurikkuse käsitlusest. Samuti, kasutades kolleegide kogutud andmestikku, analüüsitakse, millised tunnused võivad mõjutada Lõuna-Eesti metsades elavate jooksiklaste (*Carabidae*) kuulumist tumedasse elurikkusesse.

1. Putukate elurikkus

1.1. Putukate liigirikkus

Maailmas on kirjeldatud putukaliike ligikaudu 1 miljon ning Storki (2018) väidetel võiks see number koos kirjeldamata liikidega olla hinnanguliselt 5,5 miljoni juures. Samas rõhutas ta, et liike võib olla ka arvestatust rohkem, kuna võttes ulatuslikumalt proove kohtadest, mis varem on tähelepanuta jäänud või kasutades uuemaid DNA analüüside meetodeid, võib leida uusi peidetud liike (ingl *cryptic species*) veel juurde. Suur liigirikkus on ka üks põhjustest, miks putukate klass on ja tõenäoliselt ka jääb suuremas osas alauurituks (Troudet *et al.*, 2017). Samade autorite poolt läbiviidud GBIF andmebaasianalüüsist on selgunud, et võrreldes teiste elusolenditega on putukate klass üks kõige alaesindatumatest: kõikidest kirjeldatud liikidest on vaid 35% puhul tehtud vähemalt üks sissekanne. Seega, võrreldes teiste looma- ja taimerühmadega, ei ole palju andmeid, kuidas putukate kirjeldatud liigirikkus maailmas on jaotunud.

Peamine maismaal elavate putukate arvukust ja mitmekesisust mõjutav tegur on taimkatte koosseis ning selle mitmekesisus (Pérez Roig *et al.*, 2023; Staab *et al.*, 2023; Torma & Császár, 2013). Herbivoorsete putukate puhul on see iseenesest mõistetav: taimtoidulised putukad sõltuvadki otseselt taimede olemasolust. Taimestik on oluline ka röövtoidulistele putukatele nii saakloomade asukoha kui ka varje- ja elupaigana (Pérez Roig *et al.*, 2023). Siinjuures on täheldatud, et näiteks röövlutikatel mõjutab taimestik generaliste rohkem kui spetsialiste (Torma & Császár, 2013).

Üldlevinud arvamuseks on, et putukate elurikkus väheneb (Montgomery *et al.*, 2020; Sánchez-Bayo & Wyckhuys, 2019; Wagner, 2020). Enim on putukate kadu dokumenteeritud Põhja- ja Lääne-Euroopas, kuna sealne entomoloogiliste uuringute ajalugu küündib sajandite pikkuseni (Wagner, 2020). Näiteks on Suurbritannias kohalikke liblikaliike, kelle levila, arvukus või mõlemad korraga, on 40 aasta jooksul vähenenud kaks korda rohkem kui neid, kellel on see tõusnud (vastavalt 61% ja 32%; Fox *et al.*, 2023). Samuti on ka Saksamaa kaitstavatel aladel 27 aasta jooksul täheldatud lendavate putukate biomassi vähenemist 76% võrra (Hallmann *et al.*, 2017). Samas rõhutavad töö autorid veel, et vähenemine hõlmab tervet kooslust, mitte ainult haavatavaid liike. Ökoloogiliselt aga omab just arvukamate liikide vähenemine suuremat mõju kui haruldaste liikide arvukuse langus (Wagner, 2020).

Kuigi putukate arvukuse vähenemise kohta on rohkelt teavet, on ka leitud, et mõnede taimtoiduliste putukate arvukus on veidi suurenenud (Pérez Roig *et al.*, 2023; Staab *et al.*, 2023). Üheks võimalikuks põhjuseks võib olla nii kliima soojenemisest tingitud taimede kaitsevõime vähenemine kui ka sobivate toidutaimede rohkus (Staab *et al.*, 2023). Samuti võib rolli mängida kiskjate ja parasitoidide vähesus, mis taimtoiduliste putukate arvukust kontrolli all hoiaks (Pérez Roig *et al.*, 2023; Wang *et al.*, 2021). Mõningast arvukuse, liigirikkuse või mõlema tõusu on ka täheldatud mõnedes magevee-elulistes putukakooslustes (Haubrock *et al.*, 2023; van Klink *et al.*, 2020). Võimalik, et see on toimunud tänu vee kvaliteedi paranemisele (van Klink *et al.*, 2020) ning kliimamuutustest põhjustatud sademete ja temperatuuri tõusule (Haubrock *et al.*, 2023). Seejuures aga juhivad sama töö autorid tähelepanu sellele, et putukate reaktsioon kliimatingimustele on ühetipuline – jõudes murdepunkti võib nende arvukus ja liigirikkus hakata järsult langema.

1.2. Putukaandmete kogumine

Putukakoosluste kohta järelduste tegemiseks on vaja eelnevalt algandmeid koguda. Traditsiooniliselt kogutakse andmeid uurimisalalt isendeid füüsiliselt püüdes. Püüdmisviis sõltub sellest, millise eluviisiga putukaid püütakse – ühte universaalset püünist, mis kõikidele putukagruppidele sobiks, ei leidu (Chua *et al.*, 2023). Näiteks, kui tegemist on peamiselt mööda maad liikuvate isenditega, kasutatakse kaevpüüniseid (ingl *pitfall traps*; Petrakis *et al.*, 2023; Riibak *et al.*, 2024). Kile- ja kahetiivaliste putukate püüdmiseks kasutatakse tavaliselt Malaise püünist (Hallmann *et al.*, 2017). See on telgilaadne püünis, mis suunab putukad telgi tippu paigutatud kogumisanumasse. Lendavate ning taimestikus elutsevate putukate püüdmiseks kasutatakse lisaks veel kahapüüki (Pereira-Moura *et al.*, 2024; Petrakis *et al.*, 2023; Torma & Császár, 2013). Öösel või hämaras tegutsevate isendite kätte saamiseks kasutatakse valguspüüniseid (Roy *et al.*, 2024). Need on vaid mõned näited putukate püüdmisviisidest.

Üsna hiljuti on hakatud putukate seireks kasutama ka elusäästvamaid meetodeid. Van Klink *et al.* (2022) tõid oma ülevaateartiklis välja neli tänapäevast meetodit, mida saaks traditsiooniliste püüniste asemel kasutada. Esimene neist põhineb kaameratel ja masinõppel toimuval liigituvastusel. Süsteem koosneb putukaid pildistavast kaamerast, kaamera tööd juhtivast arvutist, salvestusseadmest ning energiaallikast, mis kogu süsteemi töös hoiab (Bjerge *et al.*, 2023). Kui tegemist on öösel tegutsevate isenditega, lisanduvad juurde ka valgusallikad (Roy *et al.*, 2024). Lihtsustatult võttes teeb kaamera pilte kas kindla

ajaintervalliga või liikumise tuvastamisel, mille järel masinõppe mudelid analüüsivad kujutisi ja määravad putukad vastavalt oma suutlikkusele (Bjerge *et al.*, 2023; Roy *et al.*, 2024). Teiseks sarnaseks meetodiks putukate tuvastamisel on helisalvestusseadmete kasutamine (van Klink *et al.*, 2022). Piltide asemel salvestatakse mikrofoni ja helisalvestusseadmega keskkonnahelisid, millest tarkvara tuvastab putukate tekitatud helimustreid (Caouette *et al.*, 2024). Mõlemad meetodid vajavad varasemat andmekogu, mille põhjal saaks tarkvaramudelit võimalikult täpselt õpetada putukaid ära tundma (Chua *et al.*, 2023; van Klink *et al.*, 2022).

Kolmandaks meetodiks on radari kasutamine, mille raadiolained aitavad tuvastada lendavate putukate suurust, kuju ning lennustiili (van Klink *et al.*, 2022). Kui esimesed katsetused radari kasutamiseks putukate seirel toimusid juba 1970. aastatel, siis kaasajal on hakatud kasutama ka lidarit (Jansson *et al.*, 2023). Lidar saadab raadiolainete asemel välja laserkiirgust, mistõttu võimaldab see tuvastada putukaid maapinnale lähemalt ning anda mõningal määral aimu ka nende värvusest (Jansson *et al.*, 2023; van Klink *et al.*, 2022).

Neljandaks meetodiks tõid van Klink *et al.* (2022) välja molekulaarsete meetodite kasutamise, mida on neist neljast välja toodud meetoditest ka kõige rohkem kasutatud. Kui varasemalt saadi DNA proovid kätte püünistesse jäänud putukatest, siis nüüd on hakatud keskenduma DNA metatriipkoodistamisele (ingl *DNA metabarcoding*) keskkonnast võetud DNA proovide (eDNA) põhjal (Chua *et al.*, 2023). Peamiselt on seda rakendatud veekeskkondades, kuid üha rohkem on hakatud seda kasutama ka maismaakooslustes (Chua *et al.*, 2023; van Klink *et al.*, 2022).

Parima ja ülevaatlikuma tulemuse saaks mitmeid meetodeid koos rakendades (Chua *et al.*, 2023; Roy *et al.*, 2024; van Klink *et al.*, 2022). Nii on näiteks kombineeritud valguspüünised, kaamera ja tehisintellektil põhinev määramine ööliblikate uurimiseks (Bjerge *et al.*, 2021; Roy *et al.*, 2024). Võrreldavate putukakoosluste andmete saamiseks on aga oluline, et andmete kogumise viis ja aeg oleks igas uuritavas alas võimalikult ühesugune.

2. Tumeda elurikkuse käsitlus

2.1. Tumeda elurikkuse käsitluse seosed teiste teooriatega

Tume elurikkus on suuremal või väiksemal määral seotud mitme ökoloogilise käsitlusega, mis vaatlevad elurikkust erinevates ruumiskaalades ning arvestavad liikide elupaiga nõudlustega. Tumeda elurikkuse käsitluses on kokku pandud teoreetilised lähenemised ökoloogiliselt sobivate liikide olemasolust ümbruskonnas ning metoodilised lahendused (Pärtel *et al.*, 2011).

Tumeda elurikkuse käsitlus on osa laiemast liigifondi teooriast. Liigifond on liikide hulk, mis ühte uurimisala potentsiaalselt asustada saaks (Cornell & Harrison, 2014; Zobel, 2016). Tume elurikkus on puuduolev liigifondi osa – võimalike aga puuduvate taksonite hulk (Pärtel *et al.*, 2011; Zobel, 2016). Liigifond teooriana hakkas levima 1990. aastatel (Zobel, 2016), enne seda arvati üldiselt, et koosluse tekkimist ja koosseisu määrab peamiselt liikidevaheline konkurents (Pärtel, 2024). Ajaga on liigifondi mõiste hägusemaks muutunud: tihti mõistetakse liigifondi all kogu piirkonna elustikku, sõltumata liikide keskkonnanõudlusest, mistõttu oleks täpsem seda eelnevalt defineerida kui asukohapõhine liigifond (Pärtel, 2024; Zobel, 2016).

Esimest korda mainiti liigifondi mõistet Robert H. MacArthuri ja Edward O. Wilsoni poolt 1963. aastal saare elurikkuse tasakaalu teoorias (Pärtel, 2014; Pärtel, 2024), kus liigifondiks peeti kõik liigid, kes mandrilt saarele võiksid immigreeruda ning seal ellu jääda (MacArthur & Wilson, 1963). Saare elurikkuse tasakaalu teooria ise kirjeldab tasakaalupunkti, mis liikide sisserände ning väljasuremise vahel tekib: kui liikide arv ületab tasakaalupunkti, on liikide väljasuremine saarel suurem kui sisseränne, ning kui liikide arv jääb punktist allapoole, on vastupidi. Tasakaalupunkti asukoht sõltub saare suurusest ning kaugusest mandrist: mida suurem ja lähemal mandrile on saar, seda kõrgem on võimalik saarel elavate liikide arv (MacArthur & Wilson, 1963). Siinses teoorias jäävad tumedasse elurikkusesse need liigid, kes on liigifondis, aga vaadeldaval hetkel saarelt puuduvad (Pärtel, 2024).

Liigifondi kontseptsioon on oma olemuselt seotud ka metakoosluse ning alfa-, beeta- ja gamma-mitmekesisuse teooriatega (Zobel, 2016). Metakoosluseks peetakse koosluste kogumit, mis on omavahel levimisega ühenduses (Leibold *et al.*, 2004). See käsitlus keskendub protsessidele, mis seovad kohalike populatsioonide dünaamika

maastikumustritega, tume elurikkus aga ühendab teadmised piirkonnas olevate liikide kohta nende ökoloogiliste nõudlustega (Lewis *et al.*, 2017). Samuti erinevalt liigifondi teooriast, eeldavad paljud metakoosluse mudelid, et regionaalsed ja lokaalsed protsessid toimuvad samal ajaskaalal (Cornell & Harrison, 2014).

Alfa-, beeta- ja gamma-mitmekesisus on näiliselt väga sarnane liigifondi ja tumeda elurikkuse käsitlusega, kuid tegelikult on neil oluline sisuline erinevus (Pärtel, 2024; Pärtel *et al.*, 2011). Alfa-mitmekesisus on tavaliselt vaadeldud kohalik mitmekesisus ning gamma-mitmekesisus piirkondlik mitmekesisus (Whittaker, 1960). Kui liigifondi kuuluvad vaid sealset asukohta asustada suutvad liigid, siis gamma-mitmekesisusse kuuluvad kõik liigid, mis regioonis parasjagu paiknevad (Pärtel, 2024). Seega on liigifondi määramiseks vaja eelnevalt hinnata liikide elupaiga sobivust. Beeta-mitmekesisus klassikaliselt on gamma- ja alfa-mitmekesisuse suhe, mis ei ole otseselt liikide arvuga mõõdetav (Whittaker, 1960). Kuid nii nagu liigifondi puhul, on ka beeta-mitmekesisuse mõiste ajaga hägusemaks läinud (Pärtel, 2024).

2.2. Tumeda elurikkuse leidmise meetodid

Suures plaanis jagunevad tumeda elurikkuse leidmise meetodid kolmeks: a) põhinedes eksperdi hinnangule ja eelnevatele inventuuridele, b) kasutades liikide keskkonnaeelistuste mudeleid või andmebaase ning c) analüüsides liikide koosesinemisi (Pärtel, 2024). Teoreetiliselt on võimalik tumedat elurikkust määrata ka eksperimentaalselt, kuid praktikas on seda võrreldes teiste meetoditega keerulisem teostada (Pärtel *et al.*, 2013) ning seetõttu seda käesolevas töös täpsemalt ei käsitleta.

Eksperdi hinnangu puhul vaatleb teadlane või rühm eksperte uurimisala ning seejärel määratakse eelnevate teadmiste põhjal puuduolevad liigid. Siia alla võib liigitada ka kirjanduse või ekspertarvamuse järgi tehtud andmebaaside kasutamise sobilike liikide leidmiseks uurimistöös (de Bello *et al.*, 2016). Keskkonnaeelistuste statistiliste mudelitega ennustatakse liikide olemasolu alas, kasutades andmeid uurimisala keskkonnatingimuste kohta ning võrreldes neid liikide elupaiga eelistustega (de Bello *et al.*, 2016; Paganeli *et al.*, 2024). Liikide koosesinemise analüüsis lähtutakse sellest, et liigid, mis sageli koos esinevad, eelistavad ka sarnaseid elupaigatingimusi (Carmona & Pärtel, 2021; Pärtel, 2024).

Sobilik tumeda elurikkuse meetodi valik sõltub sellest, mida ja kuidas täpsemalt uuritakse (Paganeli *et al.*, 2024). Kuna looduses tavaliselt konkreetseid kooslusetüüpe ei esine, on eksperdi poolt täpse hinnangu andmine keerulisem (Pärtel, 2024). Samuti on see töömahukas

ning nii andmeid kui ka eksperte leidub ebaühtlaselt, mistõttu sobib see pigem väikesemahulisteks uuringuteks (de Bello *et al.*, 2016; Pärtel, 2024). Mõistlikum on kasutada seda teiste meetodite testimiseks (Pärtel, 2024). Keskkonnaeelistuste mudeleid kasutatakse peamiselt suureskaalalistes uuringutes ning see eeldab keskkonnaandmetega kaardikihtide olemasolu (Paganeli *et al.*, 2024). Samuti tuleb valida hoolikamalt analüüsis kasutatavaid keskkonnaparameetreid, et ennustused oleksid võimalikult täpsed (de Bello *et al.*, 2016). Kuna koosesinemiste analüüsimeetod keskendub ainult liikide esinemisele, läheb arvutusteks vaja vaid uurimisalade põhjal koostatud liiginimekirja (Paganeli *et al.*, 2024). Varasemalt on arvatud, et selline meetod sobib samuti pigem suureskaalalistele uuringutele, kuna väiksemate uuringute puhul on andmeid vähem, mistõttu on ka täpsus madalam (de Bello *et al.*, 2016). Hiljuti on aga selgunud, et koosesinemiste analüüsimeetodi kasutamisel võib suuremast valimist ka kaks korda väiksem uuringualade arv anda samaväärseid tulemusi (Pärtel *et al.*, 2025).

2.3. Tumeda elurikkuse abil saadud uued teadmised

Üle kõikide organismirühmade on leitud, et tumedasse elurikkusesse kuuluvad pigem need isendid, kelle levimisvõime on võrreldes teistega kehvem. Taimedel võib see väljenduda näiteks seemnete massis ja rohkuses. Reeglina, mida raskemad on seemned, seda vähem neid on, mistõttu on taime levimisvõime piiratum (Belinchón *et al.*, 2020; Moeslund *et al.*, 2017; Riibak *et al.*, 2015). Loomadel võib levimisvõime edukus avalduda kehaehituses. Näiteks kiilide seas võivad väiksemale levimisvõimele viidata kitsamad tiivad ja lühem tagakeha (Pereira-Moura *et al.*, 2024), sirelastel (*Syrphidae*) aga jässakam kehaehitus (Miličić *et al.*, 2020). Amazonase ojades elavatel kaladel seostatakse madalamat levimisvõimet madalama kehakõrgusega (Cantanhêde *et al.*, 2023). Lisaks kehaehitusele võib levimisedukus väljenduda ka kindlale eluviisile spetsialiseerumise kaudu. Näiteks leidsid Krasnov *et al.* (2022), et kirbud, kes elavad pisiimetajate karvkattes, levivad paremini kui need, kes elavad nende pesades, mistõttu on esimesed harvemini tumedas elurikkuses. Samuti on kiilid, kes on rohkem territoriaalsed, sagedamini tumedas elurikkuses (Pereira-Moura *et al.*, 2024), kuna need liigid jäävad tõenäolisemalt ühele territooriumile paigale.

Spetsialiseeritus ise võib samuti tumedasse elurikkusesse kuulumist mõjutada. Nii on leitud, et monofaagsed sirelaste vastsed võivad suurema tõenäosusega kuuluda tumedasse elurikkusesse, kui need, kes on toidu suhtes leplikumad (Miličić *et al.*, 2020). Ka avamaastike taimede seas kalduvad tugevamalt mükoriisaseentest sõltuvad taimed olema rohkem tumedas

elurikkuses (Moeslund *et al.*, 2017). On leitud, et arbuskulaarmükoriissete seente tume elurikkus on kõrgem suurema tüvemahu (ingl *wood volume*) juures, ektomükoriissete seente puhul on aga tume elurikkus madalam (Riibak *et al.*, 2024).

Kõrgem elukeskkonna heterogeensus ning liigirikkus on sageli seotud madalama tumeda elurikkusega. Näiteks on leitud, et liigirikas peremeeskooslus on negatiivselt seotud kirbukoosluse tumeda elurikkusega (Krasnov *et al.*, 2022). Samuti soosib suurem puuvõrade katvus veidi madalamat tumedat elurikkust kiilidel, kuna see muudab elupaiga kiilidele soodsamaks ning tekitab juurde mikroelupaiku (Pereira-Moura *et al.*, 2024). Ka kakandilistel vähendab kõrge mikroelupaikade olemasolu tumeda elurikkuse suurust (Fernandes *et al.*, 2019). Suurem taimede liigirikkus on seotud väiksema makroseente tumeda elurikkusega (Valdez *et al.*, 2021). Lisaks on leitud, et tihedamates ja kõrgekasvulisemates metsades (milleks tavaliselt on istandused) on kand- ja kottseente tume elurikkus kõrgem kui vanades ebaühtlastes metsades (Valdez *et al.*, 2021).

Kõrgem ökosüsteemi liigirikkus võib vahel ka tumeda elurikkuse osakaalu hoopis suurendada. Näiteks täheldasid Pärtel *et al.* (2017), et ektomükoriissete taimede arvu suurenemisega suurenes ka ektomükoriissete seente tumeda elurikkuse suurus eksponentsiaalselt. Selle põhjuseks pakuti välja võimalikku konkurentsi seente vahel. Konkurents ja stressitaluvus võivad sõltuvalt elutingimustest erinevat moodi organismide tumedasse elurikkusesse kuulumist mõjutada. Avamaastike taimede puhul on täheldatud, et kõrgema produktiivsuse juures on tumedas elurikkuses pigem liigid, kes on kõrgema stressitaluvusega ning kehvema konkurentsivõimega (Belinchón *et al.*, 2020; Moeslund *et al.*, 2017; Riibak *et al.*, 2015). Madalama produktiivsusega paikades, näiteks Eesti loopealsetel, on vastupidi: tumedas elurikkuses on liigid, kel on madalam stressitaluvus ja kõrgem konkurentsivõime (Riibak *et al.*, 2015).

Abiootilistest keskkonnateguritest mõjutavad eri organismirühmasid erineval määral näiteks mullastiku omadused ja sademete mõju. On leitud, et hooajaliselt kuivades troopilistes metsades olid viljakamad mullad positiivselt seotud puude, kuid negatiivselt liaanide tumeda elurikkusega (de Oliveira Gonçalves-Araújo *et al.*, 2024). Riibak *et al.* (2024) aga täheldasid Lõuna-Eesti metsades suurema mullaviljakusega aladel just väiksemat puude tumedat elurikkust. Kõrgema mullaviljakuse juures oli ka arbuskulaarmükoriissete ning patogeensete seente tume elurikkus väiksem, samas kui ektomükoriisaseente ning saprotroofsete seente puhul seost tumedasse elurikkusesse kuulumisega ei leitud (Riibak *et al.*, 2024).

Piirkondades, kus mullastik on happelisem või esineb rohkem sademeid, kalduvad taimed olema suurema tõenäosusega tumedas elurikkuses (Pärtel *et al.*, 2025). Kõrgema aastase sademete hulgaga paikades on lisaks taimedele leitud kõrgem tume elurikkus ka samblike seas, samas jooksiklaste ja saprotroofsete seente tume elurikkus on pigem madalam (Riibak *et al.*, 2024).

Ka inimmõjule on omistatud roll tumedasse elurikkusesse kuuluvuse määramisel. Killustunud elupaigad, mis pole omavahel ühenduses, omavad sageli suuremat tumeda elurikkuse osakaalu (Miličić *et al.*, 2020; Riibak *et al.*, 2024). Lisaks on leitud, et Taanis pesitsevate lindude tume elurikkus on kõrgem inimhäiringutega (nt sõidu- ja raudteede juures), homogeensete elupaikade ja intensiivse põllumajandusega kohtades (Andersen *et al.*, 2023). Amazonase ojades elutsevate kalakoosluste tume elurikkus oli samuti kõrgem kohtades, kus oli tuvastatud suurem inimmõju koos raiejärgsete metsadega (Cantanhêde *et al.*, 2023). Pärtel *et al.* (2025) täheldasid ülemaailmses uuringus, et suurema inimmõjuga alades oli vähem kui 20% sobilikest taimedeliikidest vaadeldud elurikkuses; minimaalse inimmõjuga piirkondades oli see keskmiselt 35%. Samuti leidsid nad, et oluline negatiivne mõju võis uurimisala mõjutada ka 300 km kauguselt.

Mitmed autorid on toonud välja, et peamiselt on tumeda elurikkuse käsitluses keskendutud eelkõige taimedele (Andersen *et al.*, 2023; Krasnov *et al.*, 2022; Pärtel *et al.*, 2017). Neile järgnevad loomad ja seened. Uurimistöid, mis käsitlevaid putukate tumedat elurikkust on antud töö autorile 2025. aasta aprillikuu seisuga teada seitse (da Silva *et al.*, 2024; Krasnov *et al.*, 2022; Miličić *et al.*, 2020; Pereira-Moura *et al.*, 2024; Riibak *et al.*, 2024; Zinchenko *et al.*, 2023; Wang *et al.*, 2021).

3. Tumeda elurikkuse uuringute eripärad putukakooslustes

3.1. Lokaalse ja regionaalse taseme defineerimine

Leidmaks, millised liigid kuuluvad liigifondi ning seeläbi ka tumedasse elurikkusesse, on vaja eelnevalt määratleda uuritavad tasemed: väiksem ala, kus liike on uuritud, ning suurem ala, kust puuduolevad liigid veel juurde saaks tulla (Pärtel *et al.*, 2011). Traditsiooniliselt nimetatakse neid lokaalseks ja regionaalseks tasemeks, eestipärasemalt võiks neid nimetada kohalikuks ja ümbruskonna tasemeks. Reeglina on sarnaste omadustega kooslus, kuhu uurimisala on paigutatud, kohalik, ning seda ümbritseb suurem ala ehk ümbruskonna tase, kust liigid oleksid veel võimelised mingi kindlaks määratud ajaga levima (Pärtel *et al.*, 2013).

Täpsem tasemete defineerimine sõltub uurimisküsimusest ning putukarühma levikuvõimest. Nii võib näiteks väiksem alamjõgi olla määratletud kui üks kohalik tase, samas kui suuremaid jõgesid võib erinevate omaduste tõttu jagada väiksemateks osadeks (Zinchenko *et al.*, 2023). Ümbruskonna tasemena saab võtta poliitilise üksuse, näiteks Pará osariigi Brasiilias (da Silva *et al.*, 2024; Pereira-Moura *et al.*, 2024) või Lõuna-Eesti (Riibak *et al.*, 2024), või suurema geograafilise piirkonna, näiteks Balkani poolsaare (Miličić *et al.*, 2020). Parasiitide puhul saaks tasemeid defineerida peremeesliikide järgi. Üks peremeesliik on kohalik tase ning kõik erinevad peremeesliigid mingis kindlas väiksemas alas või üks peremeesliik kindlas piirkonnas on ümbruskonna tase (Krasnov *et al.*, 2022).

3.2. Elupaigaeelistuse leidmine

Peale uuritavate tasemete paika panemist on vaja hinnata seal paiknevate liikide elupaiga sobivust. Elupaiga sobivust on vaja hinnata, et leida, millised liigid konkreetses uurimisalas elavad ning seeläbi ka liigifondi kuuluvad (Pärtel *et al.*, 2011). Liikide elupaiga sobivust saab hinnata näiteks liigi kohta eraldi infot otsides kirjandusest või andmebaasidest, vaadates kuidas liigid geograafiliselt on levinud, otsides liikidevahelisi koosesinemise mustreid (Pärtel *et al.*, 2011) või tuginedes eksperdi hinnangule (Pärtel *et al.*, 2013).

Putukakoosluste puhul on võimalik uurida infot erinevatest andmebaasidest, kirjandusest ning küsida arvamust ekspertidelt (Miličić *et al.*, 2020). Seejuures tuleb aga arvestada, et sõltuvalt uurimisobjektist ei pruugi infot olla alati piisavalt, kuna putukaid on klassisiseselt väga ebaühtlaselt uuritud (Troudet *et al.*, 2017). Peamiselt kasutatakse elupaiga eelistuse

leidmiseks statistilisi meetodeid. Üheks võimaluseks on vaadata liigi esinemissagedust vaatlusaladel. Kui liigi esinemisarv on alla mingi kindlaks määratud arvu, võib teda pidada kas väga haruldaseks või külaliseks, ning analüüsist välja jätta (da Silva *et al.*, 2024). Teiseks võimaluseks, mida on ka käesoleva töö autorile ülejäänud teadaolevates putukakoosluste tumedat elurikkust käsitlenud töödes tehtud, on vaadata liikidevahelisi koosesinemise mustreid (Krasnov *et al.*, 2022; Pereira-Moura *et al.*, 2024; Riibak *et al.*, 2024; Zinchenko *et al.*, 2023; Wang *et al.*, 2021). Samas toovad Zinchenko *et al.* (2023) välja, et kui piirkonnas on koos väga erinevate omadustega keskkonnad ning liigid esinevad nendes üsna juhuslikult, ei pruugi koosesinemiste mustrite vaatamisest piisata, seega tuleks arvestada ka muude teguritega.

3.3. Tunnuste põhjal eeldatavad seosed vaadeldud ja tumeda elurikkusega

Tumedas elurikkuses on liigid kahel põhjusel: need pole kas suutnud oma sobivasse elupaika levida või on nende populatsioon ajutiselt sobivast elupaigast kadunud (Pärtel *et al.*, 2025; Riibak *et al.*, 2015). Liikide levimisvõimes ja populatsioonide püsimises mängivad olulist rolli funktsionaalsed tunnused (Trindade *et al.*, 2023). Üldisema selguse saamiseks selgrootute ökoloogilise käitumise osas rühmitatakse liigid tavaliselt näiteks füüsiliste tunnuste või elupaigaspetsiifika järgi (Brouwers & Newton, 2009).

Üldiselt on kehvema levimisvõimega liigid iseloomulikumad vanematele ja stabiilsematele elupaikadele, samas kui parema levimisvõimega liigid suurte häiringutega aladele (Brouwers & Newton, 2009). Seega võiksid näiteks Euroopas, kus on intensiivse põllumajanduse tõttu olnud suur looduslike elupaikade kadu (Torma & Császár, 2013), sagedamini tumedasse elurikkusesse kuuluda kehvema levimisvõimega isendid. Putuka keha ning tiibade suurus ja kuju on ühed peamised liigi levimisvõimet määravad tegurid. Nagu eespool juba mainitud, omavad näiteks madalamat levimisvõimet jässakama kehaga sirelased (Miličić *et al.*, 2020) ning lühenenud tagakeha ja kitsamate tiibadega kiilid (Pereira-Moura *et al.*, 2024). Võrreldes peamiselt mööda maad liikuvate jooksiklastega, on liblikaliikidel oluliselt parem levimisvõime oma lennuvõime tõttu (Brouwers & Newton, 2009). Siiski on liblikaliikide seas aga täheldatud, et suurema tiivaulatustega liikide levilad on kahanemas. Ehkki suuremakasvulised liigid on paremad levijad (Brouwers & Newton, 2009), kulub neil arenguks kauem aega ning nende generatsioonis on vähem järglasi võrreldes väiksemakasvuliste liikidega (Cizek *et al.*, 2006).

Tumedasse elurikkusesse võiksid sagedamini kuuluda lisaks ka elupaiga või toitumise suhtes spetsialiseerunud putukaliigid. Generalistid on tavaliselt kliimamuutustele ning häiringute suhtes vähem tundlikumad, mistõttu on spetsialistid sagedamini ohustatud populatsioonide vähenemise suhtes (Voigt *et al., 2007*). Mattila *et al.* (2011) täheldasid, et ökoloogiline spetsialiseeritus nii toitumise kui ka elupaiga juures on tugevalt seotud levila vähenemisega. Ohustatud liblikaliigid, kes olid tavaliselt spetsialistid ja kehva levimisvõimega, polnud võrreldes tavaliste liikidega praktiliselt üldse oma levilat muutnud (Mattilda *et al., 2011*). Miličić *et al.* (2020) märkisid samuti, et monofaagsed sirelaste vastsed olid sagedamini tumedas elurikkuses.

4. Lõuna-Eesti metsade jooksiklaste tume elurikkus

4.1. Küsimuse püstitus

Riibaku *et al.* (2024) töös uuriti, millised keskkonnategurid mõjutavad tumedat elurikkust Lõuna-Eesti metsades. Lisaks erinevatele taime- ja seenerühmadele oli kaasatud ka jooksiklased. Leiti, et jooksiklaste puhul oli tume elurikkus suurem kui metsasus oli suurem, sademeid oli vähem ning mulla viljakus suurem. Samuti leiti, et enamus püütud liikidest olid pigem elupaikade suhtes generalistid kui metsadele spetsialiseerunud liigid.

Käesolevas töös vaadeldi lähemalt, millised funktsionaalsed tunnused, mis iseloomustavad jooksiklaste kehaehitust, eluviisi ning elupaigaeelistust, eristavad tumeda elurikkuse jooksiklaste liike. Samuti uuriti, kas tunnused võiksid olla omavahel seotud. Saadud tulemused annavad täiendavat teavet, mis võiksid olla põhjused, miks sobivad liigid oma elupaikadest puuduvad.

4.2. Andmete päritolu ja metoodika

Riibaku *et al.* (2024) uurimisala hõlmas Lõuna-Eestis asuvaid looduskaitse all olevaid metsi, kuhu oli paigutatud 100 uurimisala. Jooksiklaste andmed olid kogutud 2017. aastal dr Norbertas Noreika poolt, kasutades igal alal kolme kaevpüünist. Püüniseid tühjendati aprillist oktoobrini viiel korral. Kuna ühel uurimisalal olid püünised täitnud sipelgad, polnud võimalik sealt adekvaatseid proove saada, mistõttu saab analüüsimiseks kasutada 99 alalt kogutud andmeid. Kogumise käigus püüti kokku 46 erinevat jooksiklase liiki (Lisa 1). Jooksiklaste määramiseks ja tunnuste kirjeldamiseks kasutas dr Noreika esialgu Lindrothi (1985, 1986) ning seejärel vajalike tunnuste puudumise korral ka Luffi (2007) määrajate abi.

Antud analüüsis vaadeldi seitset erinevat tunnust, milleks olid keskmine suurus, tiivatüüp, toitumistüüp, aktiivsusaeg, sigimisaeg, elupaigaeelistus ja niiskuseelistus (Lisa 1). Kehaehituse osas vaadeldi jooksiklaste keskmist suurust ning tiivatüüpe, kuna nende järgi saab teha oletusi nende levikuvõime kohta (Venn, 2016). Kehasuurus on tavaliselt positiivselt seotud levimisvõimega, kuna suuremat kasvu liikidel on kasvust tingitud suurem liikumisvõime ning ka suurem päevane toiduvajadus, mida tuleb katta (Brouwers & Newton, 2009). Tiivatüübi järgi olid jooksiklased jaotatud kolmeks: pikemate tagatiibadega (ingl *macropterous*), lühenenud tagatiibadega (ingl *brachypterous*) ning liigid, kellel esineb liigisiseselt nii pikkade kui ka lühenenud tagatiibade vorme (ingl *dimorphic*). Lühenenud

tagatiibadega liigid on enamasti lennuvõimetud, mistõttu on nende levimisvõime madalam kui pikkade tagatiibadega liikidel; seega on pikemate tagatiibadega või mõlema tiivatüübiga liigid omasemad rohkem sagedaste häiringutega ning lühenenud tagatiibadega isendid stabiilsematele elupaikadele (Ribera et al., 2001; Venn, 2016). Eluviisis vaadeldi toitumistüüpi ning aktiivsus- ja sigimisaega, uurimaks seost putukate ja ökoloogiliste keskkonnatingimuste vahel. Toitumistüübi järgi jagunesid jooksiklased kolmeks: röövtoidulised, taimtoidulised ning omnivoorid. Taimtoidulised jooksiklased eelistavad süüa taimede seemneid, mistõttu esineb neid rohkem põldudel ja rohumaadel kui metsades (Vanbergen et al., 2010), seega võiksid nad siinses uurimuses olla vähemesindatud. Aktiivsus- ja sigimisaja järgi jagunesid jooksiklased kaheks: vastavalt öise või päevase eluviisiga ning kevadel või sügisel sigivateks liikideks. Viimaks vaadati elupaigatüübi- ja niiskuseelistusi, et näha, milline seos tumedas ja vaadeldud elurikkuses leidub elupaigaeelistuste ja elupaiga endaga. Elupaigatüübi eelistuses jagunesid jooksiklased kolme rühma: metsa ja avamaastiku liigid ning generalistid. Niiskuseelistuse järgi jagunesid jooksiklaste liigid nelja rühma: ekstreemselt niiskuslembesed, mõõdukalt niiskuslembesed, mõõdukalt kuivalembesed ning ekstreemselt kuivalembesed. Ekstreemsemate (nii niiskete kui kuivade) niiskuseelistustega jooksiklasteliigid on Euroopas ohustatud ning neile tuleks kaitsel rohkem tähelepanu pöörata (Kotze et al., 2011), mistõttu võivad nad olla rohkem elupaigale spetsialiseerunud. Metsaelupaikadele spetsialiseerunud liigid on aga muutuste suhtes tundlikumad kui generalistid (Brouwers & Newton, 2009).

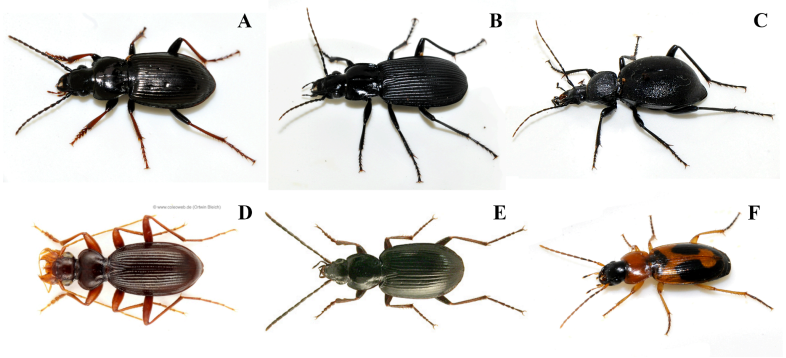
Kui tunnuses oli kolm rühma (nt tiivatüüp või toitumistüüp), toimus analüüs kahel tasandil. Esmalt võrreldi tumedasse ja vaadeldud elurikkusesse kuulumist generalistide ja spetsialistide vahel (nt mõlemad tiivatüübid *vs* ainult üks tiivatüüp või omnivoorid *vs* kiskjad ja herbivoorid) ning seejärel ainult spetsialistide vahel (pikad *vs* lühenenud tagatiivad või taimtoidulised *vs* röövtoidulised). Niiskuseelistustes võrreldi omavahel (nii ekstreemsemalt kui mõõdukalt) kuivalembeseid ja niiskuslembeseid liike ning seejärel ekstreemsemaid ja mõõdukaid niiskusolusid (nii kuiva kui niisket) eelistavaid liike. Keskmise suuruse võrdlusel kasutati osakaalude asemel keskmisi liigi suuruseid vaadeldud ja tumedas elurikkuses.

Tunnuste uurimisel on oluline teada ka tunnuste omavahelisi seoseid. Tunnustevaheliste seoste tugevuse ja suuna hindamiseks kasutati rakendustarkvara R-i (versioon 4.4.1; R Core Team, 2024) ning Pearsoni korrelatsioonikordajat. Binaarsed tunnused kodeeriti analüüsi jaoks numbriliseks (0 - puudub, 1 - olemas) ning korrelatsioonimaatriksi loomiseks kasutati paketti corrplot (Wei & Simko, 2024).

Tumeda elurikkuse leidmiseks kasutati paketti DarkDiv (Carmona & Pärtel, 2021). Koosesinemiste mustrite leidmiseks kasutati hüpergeomeetrilist meetodit, mis võimaldas lisada ka puuduolevate liikide tõenäosuse kuuluda tumedasse elurikkusesse lisaks igas alas leitud liikidele. Liik kuulus tumedasse elurikkusesse, kui tema tõenäosus sinna kuuluda oli üle 0,7. Piirmäära valik tulenes sellest, et nii saadi tumedasse elurikkusesse suure toetusega liigid, aga samas ei olnud tumeda elurikkuse suurus liiga piiratud. Sarnane piirväärtus on osutunud tumeda elurikkuse uurimisel sobivaks ka varem (de Oliveira Gonçalves-Araújo *et al.*, 2024). Seejärel võrreldi üle 99 ala, kas valitud tunnuse sees ühe või teise funktsionaalse rühma osakaal oli üldiselt suurem või jäi kehtima nullhüpotees: rühmade esinemistes erinevust tumedas ja vaadeldud elurikkuses ei leidu. Kuna tunnuste seas ei leidunud normaaljaotust, kasutati paariviisilist Wilcoxoni testi t-testi asemel.

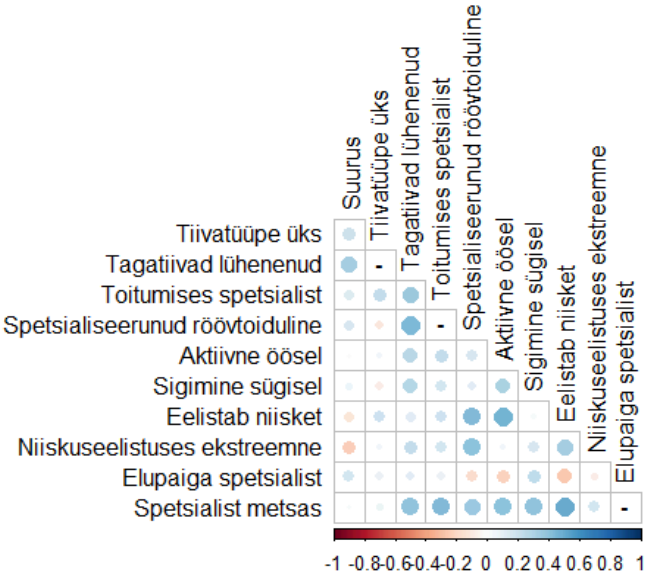
4.3. Tulemused

Vaadeldud elurikkuses enim esinenud liik, keda leidus 96 alal 99st, oli metsa-süsijooksik (*Pterostichus oblongopunctatus;* Joonis 2A). Temale järgnesid suur-süsijooksik (*Pterostichus niger;* Joonis 2B) ja teojooksik *(Cychrus caraboides;* Joonis 2C*)*, mõlemaid leidus vastavalt 92 ja 76 alal. Tumedas elurikkuses oli kõige sagedamini (63 alal) roostejooksik *Leistus piceus* (Joonis 2D), kellele järgnesid ketasjooksik *Agonum fuliginosum* (Joonis 2E) ja kollalaiklane *Badister bullatus* (Joonis 2F), mõlemad 53 alal. Joonisel 2 esitatud liigid eelistavad tegutseda öösiti ning on röövloomad (Lisa 1). Juhtumisi on ka kõik kolm vaadeldud elurikkuse liiki (Joonisel 2 A-C) keskmisest suuremat kasvu ning tumeda elurikkuse liigid (Joonisel 2 D-F) väiksemat kasvu (Lisa 1).



Joonis 2. *Kolm enim esinenud jooksiklast vaadeldud (A-C) ja tumedas (D-F) elurikkuses: A) metsa-süsijooksik (Pterostichus oblongopunctatus; pildi autor: Francisco Welter-Schultes, 2020). B) suur-süsijooksik (Pterostichus niger; pildi autor: Francisco Welter-Schultes, 2021). C) teojooksik (Cychrus caraboides; pildi autor: Francisco Welter-Schultes, 2022). D) Leistus piceus perekonnast roostejooksik (pildi autor: Ortwin Bleich, i.a). E) Agonum fuliginosum perekonnast ketasjooksik (pildi autor: Borowiec, i.a). F) Badister bullatus perekonnast kollalaiklane (pildi autor: Francisco Welter-Schultes, 2022).*

Korrelatsioonimaatriks näitas, et mõned tunnused on omavahel positiivselt seotud (Joonis 3). Ilmnes, et röövtoidulisus ning niiskete ja metsaelupaikade eelistamine on omavahel positiivselt seotud. Samuti on metsaelupaikade eelistamine positiivselt seotud ka öise aktiivsusega. Lühenenud tagatiivad on nõrgalt positiivselt seotud röövtoidulisuse ja kehasuurusega.



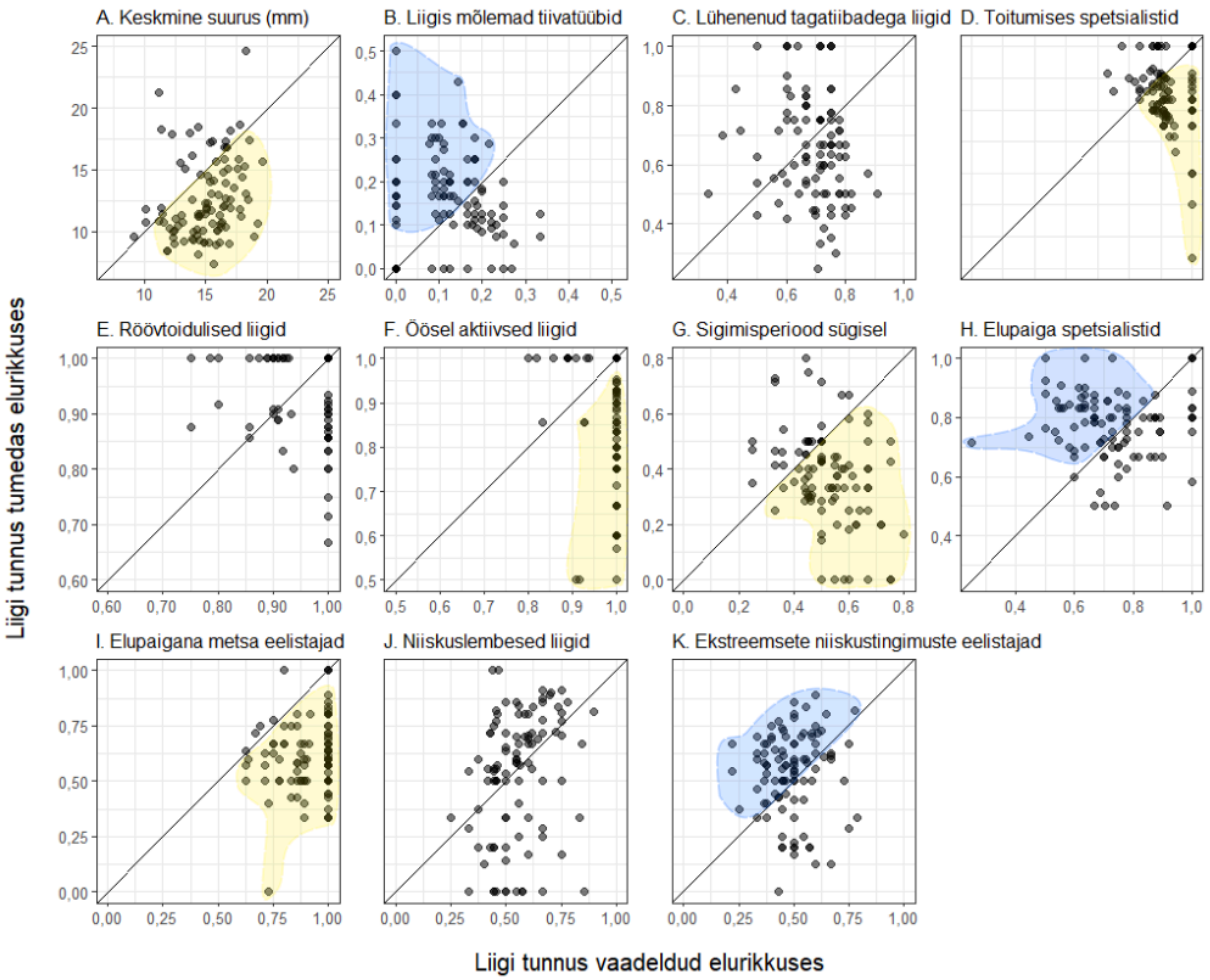
Joonis 3. *Funktsionaalsete tunnuste korrelatsioonimaatriks. Mida punasem on täpike, seda negatiivsem on tunnustevaheline seos ning mida sinisem, seda positiivsem.*

Tumedasse ja vaadeldud elurikkusesse kuuluvate liikide keskmiseid suuruseid võrreldes ilmnes suur statistiliselt oluline erinevus (V = 753; p < 0,001; Joonis 4A). Vaadeldud elurikkuses kaldusid olema keskmiselt suuremad isendid kui tumedas elurikkuses, vastavalt 15,3 mm ja 11,8 mm. Tiivatüübis leidus oluline erinevus (V = 2816; p = 0,009; Joonis 4B) ühe ja mõlema tiivatüübiga liikide vahel, kus liigid, kellel esineb mõlemat tiivatüüpi, kuulusid sagedamini tumedasse elurikkusesse. Statistiliselt olulist erinevust ei leidunud (V = 2002; p = 0,234; Joonis 4C) ühe tiivatüübiga (ainult lühenenud või pikad tagatiivad) liikide vahel.

Toitumistüübis spetsialiste (röövtoidulised ja taimtoidulised) ja generaliste (omnivoorid) võrreldes leidus oluline erinevus (V = 2877; p = 0,004; Joonis 4D) ning selgus, et spetsialistid olid sagedamini vaadeldud elurikkuses, mistõttu leidus generaliste rohkem tumedas elurikkuses. Võrreldes omavahel röövtoidulisi ja taimtoidulisi liike, ei leitud statistiliselt olulist erinevust (V = 428; p = 0,151; Joonis 4E). Suur oluline erinevus (V = 228,5; p < 0,001; Joonis 4F) esines öise ja päevase eluviisiga liikide vahel, kus öise eluviisiga liigid kaldusid olema sagedamini vaadeldud elurikkuses kui päevase eluviisiga liigid. Ka sigimisaegade

vahel leidus suur oluline erinevus (V = 799; p <0,001; Joonis 4G), kus sügisel sigivad isendid olid sagedamini vaadeldud elurikkuses ning kevadel sigivad isendid tumedas elurikkuses.

Elupaigaeelistuses spetsialiste (avamaastikus ja metsas elavad isendid) ja generaliste võrreldes, leidus oluline erinevus (V = 2739,5; p = 0,019; Joonis 4H), kus tumedas elurikkuses esines spetsialiste rohkem kui generaliste. Kui võrrelda omavahel metsa- ja avamaastikke eelistavaid isendeid, esines suur oluline erinevus (V = 42,5; p < 0,001; Joonis 4I), kus metsamaastiku liigid olid sagedamini vaadeldud elurikkuses ning avamaastiku liigid tumedas elurikkuses. Niiskuseelistuses olulist erinevust (V = 2372; p = 0,983; Joonis 4J) niiskuslembeste ja kuivalembeste vahel ei esinenud. Küll aga leidus oluline erinevus (V = 2907,5; p = 0.011), kui võrreldi ekstreemsete niiskuseelistustega (nii kuiva kui niiske osas) liike mõõduka eelistuse liikidega. Jooksiklased, kes eelistavad rohkem niisket või kuiva elupaika kaldusid olema sagedamini tumedas elurikkuses kui need, kes eelistavad mõõdukat niiskust või kuivust (Joonis 4K).



Joonis 4. *Tunnuste jaotus vaadeldud ja tumedas elurikkuses. Üks punkt tähistab funktsionaalse rühma keskmist või osakaalu vaadeldud ja tumedas elurikkuses ühes alas. Kattuvuse paremaks nägemiseks on punktid muudetud poolläbipaistvaks. Kui punkt jääb diagonaaljoone lähedusse, siis vaadeldud ja tumedas elurikkuses suurt erinevust ei leidu. Statistiliselt oluliste tulemustega graafikutel tähistab kollase või sinise taustaga ala funktsionaalse rühma kuulumist vastavalt vaadeldud või tumedasse elurikkusesse. Joonistel B-K on toodud välja ainult ühe funktsionaalse rühma osakaalude jaotus, kuna teine jaotus oleks peegelpilt esimesest. A) Keskmine suurus. B) Tiivatüüpide hulk (mõlemat tiivatüüpi omavad liigid võrreldes ainult pikki või lühenenud tagatiibu omavatega). C) Ühte tiivatüüpi omavad liigid (lühenenud tagatiibadega liigid võrreldes pikki tagatiibu omavatega).*
D) Spetsialiseeritus toitumistüübis (spetsialiseerunud liigid võrreldes generalistidega).
E) Toitumistüübis spetsialistid (röövtoidulised liigid võrreldes taimtoidulistega).
F) Aktiivsusaeg (öise eluviisiga liigid võrreldes päevase eluviisiga). G) Sigimisaeg (sügisel sigivad liigid võrreldes kevadel sigijatega). H) Spetsialiseeritus elupaiga suhtes (elupaiga spetsialistid võrreldes generalistidega). I) Elupaiga spetsialistid (metsamaastiku eelistavad liigid võrreldes avamaastikku eelistavatega). J) Niiskuseelistus (niiskuslembesed liigid võrreldes kuivalembestega). K) Niiskuseelistuse tugevus: ekstreemseid niiskusolusi (nii kuiva kui niiske osas) eelistavad liigid võrreldes mõõdukaid niiskusolusi eelistavatega.

5. Arutelu

5.1. Lõuna-Eesti metsade jooksiklaste tumeda elurikkuse tulemuste arutelu

Lõuna-Eesti metsade jooksiklaste analüüsist saadud tulemustest ilmnes, et vaadeldud ja tume elurikkus on erineva funktsionaalse koosseisuga. See annab olulist teavet, miks liigid sobivatest elupaikadest puudu võiksid olla. Nagu eelnevalt mainitud, mängivad funktsionaalsed tunnused olulist rolli liikide levimise ja püsimise määramises (Trindade *et al.*, 2023). Tulemustest aga ilmneb, et tunnused võivad olla ka üksteisest sõltuvad, näiteks on tõenäoliselt röövtoidulisus ning niiskete ja metsaelupaikade eelistamine omavahel positiivselt seotud (Joonis 3). Seetõttu on valitud tunnuste abil tumedale elurikkusele lõplikke seletusi teha keeruline.

Tulemustest selgus, et väiksemad liigid kalduvad olema tumedas ning suuremad vaadeldud elurikkuses. Väiksema suurusega jooksiklaste paiknemine tumedas elurikkuses võib tuleneda madalamast levimisvõimest. Kuigi kasvult suuremad isendid on suutelisemad kaugemale levima, võiksid nad häiringute suhtes olla tundlikumad. Bell *et al.* (2017) on täheldanud, et väiksemakasvulisi isendeid on rohkem isoleeritumates ja häiringutega alades, samas kui suuremaid isendeid leidub rohkem suuremates ja vähese häiringuga vanades metsades. Suurematel isenditel on vaja ellujäämiseks rohkem ressursse ning suuremat elupaika (Bell *et al.*, 2017). See aga tähendaks, et keskmisest suuremat kasvu jooksiklased vajaksid rohkem vanu metsasid, mistõttu võiksid teoorias hoopis nemad tumedas elurikkuses olla. Vastupidine tulemus võib viidata, et Lõuna-Eesti on suuremate jooksiklaste jaoks piisavalt metsane.

Vaadeldes tiivatüüpe selgus, et liigid, kellel esineb nii lühenenud kui ka pikkade tagatiibade vorm, kalduvad olema tumedas elurikkuses. Ka siin on tulemus teooriale vastupidine: nimelt sellised liigid peaksid olema just kõige kaitstumad arvukuse vähenemise eest. Seda just seetõttu, et liigisiseselt esineb nii pikkade tagatiibadega isendeid, kes saavad ebasobivate tingimuste korral kiiresti levida ning ka lühenenud tagatiibadega isendeid, kes paljunevad rohkem ja kiiremini (Venn, 2016). Tulemust võib mõjutada ka asjaolu, et keskmisest väiksemad isendid, kes pigem kuuluvad tumedasse elurikkusesse, kaldusid siinses andmestikus omama rohkem mõlemat tiivatüüpi (Lisa 1).

Eluviisi kirjeldavate tunnuste juures tulid samuti mõneti ootamatud tulemused. Toitumistüübi järgi olid vaadeldud elurikkuses sagedamini spetsialistid ning generalistid tumedas elurikkuses. Võttes arvesse, et generalistidel peaks olema sobilikke toiduobjekte rohkem kui

spetsialistidel, peaksid omnivoorid olema esindatud pigem just vaadeldud elurikkuses. Üheks võimalikuks seletuseks antud tulemusele võiks olla, et kuna tugevamad häiringud on omnivoorlusega positiivselt seotud (Gareau *et al.*, 2020), eelistavadki nad pigem häiringutega elupaiku.

Aktiivsusaja järgi kaldusid öise eluviisiga isendid olema vaadeldud elurikkuses ning päeval tegutsejad tumedas elurikkuses. Üheks võimalikuks seletuseks oleks, et päeval tegutsejatel on suurem kiskluse surve lindude näol (Růžičková & Elek, 2021). Sama töö autorid aga täheldasid suuremat kiskluse survet jooksiklastele pigem öösel kui päeval, kuna siis on enamus imetajatest kiskjad aktiivsed. Päeval aktiivsed liigid võivad olla sagedamini tumedas elurikkuses ka seetõttu, et päeval tegutsevad jooksiklaste liigid eelistavad elupaigana avatumaid elupaiku (Tuf *et al.*, 2012). Tulemust võis mõjutada ka see, et andmestikus olid kõik päevase eluviisiga liigid kevadel sigijad (Lisa 1; vt allpool).

Sigimisaegade võrdlusest tuli välja, et sügisel sigivad liigid on vaadeldud elurikkuses ning kevadel sigivad liigid tumedas elurikkuses. Tavaliselt talvituvad kevadel sigivatel isenditel ainult valmikud, sügisel sigivatel isenditel aga peamiselt vastsed (Kotze *et al.*, 2011). Vastsetena talvituvad liigid peaksid olema teoorias keskkonnamuutustest rohkem mõjutatud, mistõttu võivad nad suurema tõenäosusega lokaalselt välja surra (Bell *et al.*, 2017). Seetõttu võiksid tumedas elurikkuses olla, vastupidiselt tulemustele, sügisel sigivad liigid. Samas Bell *et al.* (2017) oma uurimuses sellele kindlat seost ei leidnud. Korrelatsioonimaatriksi järgi on sügisel sigimine ning elupaigana metsa eelistamine positiivselt seotud (Joonis 3), mis võiks seletada kevadel sigivate liikide paiknemist tumedas elurikkuses. Tuf *et al.* (2012) tõid välja, et valdav osa sügisel sigijatest on öise eluviisiga, samas kui kevadel sigijad kalduvad toimetama rohkem päevasel ajal või peale päikeseloojangut. See võiks seletada ka päevase aktiivsusajaga liikide paiknemist tumedas elurikkuses.

Elupaigaeelistuse järgi olid metsa eelistavad liigid sagedamini vaadeldud elurikkuses ning avamaastikku eelistavad liigid tumedas elurikkuses. See oli ootuspärane, kuna uurimisalad paiknesid metsades, mistõttu oleks metsad avamaastiku liikidele pigem teisesed elupaigad, kuhu nad ei pruugi püsivaid populatsioone moodustada. Samuti oli tumedas elurikkuses rohkem liike, kes olid kindlale elupaigale spetsialiseerunud, kui neid, kellel oli elupaiga suhtes vähem eelistusi. Spetsialistid võivad olla väiksema levikuvõimega ning neile sobivad elupaigad on sageli üksteisest rohkem isoleeritud, mistõttu populatsioonidel on raskem elupaikade vahel liikuda (Brouwers & Newton, 2009). Ka seda, et ekstreemsemat niisket või

kuiva elupaika eelistavad jooksiklased kalduvad olema sagedamini tumedas elurikkuses kui neid, kes eelistavad mõõdukat niiskust või kuivust, saaks piiratud levikuga selgitada.

5.2. Tumeda elurikkuse käsitluse võimalused entomoloogias

Tumeda elurikkuse hinnangu täpsus sõltub suuresti andmekvaliteedist (Lewis *et al.*, 2017). Tõenäosus, et kõik putukaliigid kätte saadakse, on üsna väike, mistõttu ei pruugi tulemused väga täpsed olla (da Silva *et al.*, 2024). See puudutab andmete kogumise poolt üldisemalt, seega pole probleem otseselt seotud tumeda elurikkuse käsitlusega, vaid pigem üleüldise vaadeldud putukate elurikkuse uurimisega. Seda saaks aga parandada, kui viia läbi pikemaajalisemaid uuringuid ning kasutada passiivseid või automaatseid püünised. Samuti saaks tumeda elurikkuse metoodikat kasutada inventuuride parandamiseks, leidmaks liike, keda ei ole veel õnnestunud liiginimekirja panna. Tumeda elurikkuse metoodika abil oskaksid uurijad keskenduda nimekirjast puuduolevate liikide otsimisele.

Tumeda elurikkuse uurimine putukate seas ei erine oluliselt selle uurimisest teiste organismirühmade seas. Võrreldes taimede või seentega on putukad aktiivses liikumises, mis raskendab küll andmete kogumist, kuid nagu ka Pärtel (2014) välja tõi, võivad taimed samuti jääda vaatlusest välja, kui nad on sel hetkel ainult juurte, risoomide või seemnetena mullas. Ka Hiiesalu *et al.* (2012) leidsid, et mulla viljakuse tõustes oli maa all taimede liigirikkus suurem kui maa peal. Siiski on taimede ja seente puhul tõenäosus, et liik on tumeda elurikkuse asemel peidetud elurikkuses (liigid, kes on vaatlusalal olemas, kuid jäid uuringul märkamata; Pärtel, 2014), väiksem. Võrreldes teiste loomadega on lülijalgsete kohta algandmeid kergem saada, kuna selgroogsete uurimiseks on püüniste kasutamine eetikakoodeksi poolt oluliselt rangemalt reguleeritud kui näiteks putukate puhul (Fischer & Larson, 2019). Ülejäänud osas on aga tööprotsess samasugune. Nii antud töös läbiviidud jooksiklaste analüüs kui ka teisi putukaid käsitlevad tööd (Krasnov *et al.*, 2022; Miličić *et al.*, 2020; Pereira-Moura *et al.*, 2024; Wang *et al.*, 2021) näitavad, et lisaks taimedele saab ka putukate seas edukalt tumedat elurikkust uurida.

Kokkuvõte

Eukarüootsete liigirikkusest moodustavad putukaliigid ligikaudu poole, mistõttu mängivad nad olulist rolli ökosüsteemide toimimisel. Samuti on nad väärt bioindikaatorid, mistõttu annab nende uurimine ka olulist infot ümbritseva keskkonna kohta. Oma suure liigirikkuse tõttu on putukate klass aga üks alauuritumatest. Üldlevinud arvamuseks on, et putukate elurikkus on langustrendis, kuid on ka leitud, et mõnede taimtoiduliste ja magevee-eluliste putukakoosluste arvukus on tõusnud. Putukate uurimiseks kogutakse andmeid traditsiooniliselt erinevate püünistega, kuid käesoleval ajal on hakatud ka kasutama elusäästvamaid lahendusi (kaamerad, helisalvestised, radar, lidar ja eDNA) .

Tume elurikkus on hulk liike, mis võiksid kindlas uurimisalas elada, kuid miskipärast seda ei tee, kuigi on teada, et nad oleksid võimelised sinna levima ning seal ellu jääma. Tumeda elurikkuse käsitlus on osa laiemast liigifondi teooriast, moodustades liigifondi puuduva osa. Liikide tumedasse elurikkusesse kuulumist võivad mõjutada näiteks kehv levimisvõime, ökoloogiline spetsialiseeritus, konkurents ja inimmõju.

Käesolevas töös vaadeldi, millised funktsionaalsed tunnused eristavad Lõuna-Eesti metsades elavaid tumeda elurikkuse jooksiklaste liike. Tulemustest ilmnes, et kõik tunnused ei pruugi üksteisest sõltumatud olla. Vaadeldud elurikkuses on liigid, kelle tunnused on iseloomulikumad metsas elavatele liikidele: nad on keskmisest suuremad, öise eluviisiga ning nende sigimisaeg on sügisel. Sellest võib järeldada, et Lõuna-Eesti on sealsetele metsa eelistavatele jooksiklastele piisavalt metsarikas.

Putukate tumeda elurikkuse uurimise tööprotsess ei erine oluliselt võrreldes teiste organismirühmade uurimisega. Erinevalt taimedest ja seentest, kes on paikse eluviisiga, on putukad liikuvad organismid, mistõttu tuleb arvestada suurema tõenäosusega, et tumedas elurikkuses paiknev liik võib olla hoopis peidetud elurikkuses. Muus osas on aga tööprotsess samasugune, mistõttu saab tumeda elurikkuse uurimist edukalt ka putukakooslustes rakendada.

Putukate tumeda elurikkuse mõistmine annab paremaid teadmisi uurimisaladel eksisteerivatest putukakooslustest ning neid mõjutavatest teguritest. See omakorda toob meid sammukese lähemale ökosüsteemi toimimise mõistmisele ning võimaldab teha paremaid looduskaitselisi otsuseid.

Summary

Insects make up for approximately half of the species richness among eukaryotic organisms, and thus play a crucial role in maintaining ecosystem functions. They are also valuable bioindicators, providing important information about surrounding environmental conditions. However, due to immense diversity of insects, they are one of the most under-researched animal groups. It is generally believed that insect biodiversity is in decline, although some studies have shown increases in the abundance of certain herbivorous and freshwater-associated insect communities. Traditionally, insect research has relied on various types of trapping methods, but more non-lethal approaches are increasingly being adopted (such as cameras, sound recordings, radar, lidar, and eDNA).

Dark diversity refers to the set of species that could potentially inhabit a given area based on ecological suitability but are currently absent, despite being capable of dispersing and surviving there. The dark diversity concept is part of the species pool theory, representing the missing portion of the species pool. Various factors, such as poor dispersal ability, ecological specialization, high environmental biodiversity, and human influence, can affect a species' inclusion in dark diversity.

This study examined which functional traits distinguish dark diversity ground beetle species in the forests of Southern Estonia. The results indicated that not all traits are independent of one another. Overall, it appears that the observed diversity includes species with traits that are characteristic of forest-dwelling beetles: they tend to be larger than average, nocturnal, and breed in autumn. This suggests that Southern Estonia has a sufficient amount of forest habitat to support forest-dwelling beetles.

The process of studying dark diversity in insects does not differ significantly from studies of other organism groups. Unlike plants and fungi, which are sessile, insects are mobile organisms, which means there is a higher probability that a species categorised under dark diversity might actually be part of the hidden diversity instead. Apart from this, the methodological approach remains similar, which means that the dark diversity concept can be effectively applied to insect communities as well.

Understanding the dark diversity of insects provides better insight into the insect communities present in study areas and the factors influencing them. This, in turn, brings us a step closer to a better understanding of ecosystem functioning and enables better conservation decisions.

Tänuavaldused

Suurim tänu kuulub mu juhendajale, Meelis Pärtelile, kelleta poleks käesolevat tööd olemas. Ta oli kogu protsessi vältel alati kättesaadav ning andis järjepidevalt sisukat tagasisidet ja näpunäiteid, kuidas tööd veelgi paremaks muuta. Tänu sellele oli tööprotsess sujuv ning oluliselt pingevabam kui algselt kartsin.

Kindlasti tänan ka Norbertas Noreikat, kes oli lahkesti nõus jooksiklaste kohta käivaid algandmeid jagama ning hiljem mustandis olevaid analüüsitulemusi ja arutelu üle vaatama. Tema kommentaarid aitasid tööle palju kaasa.

Lisaks tänan Eppu ja Katit, kes olid nõus võtma üle keeletoimetaja rolli ning pühendama oma aega töös esinevate keelevigade otsimisele ning sõnastuse sujuvamaks muutmisele.

Viimaks tänan ka oma sõpru ja perekonda mõistva suhtumise ja toeks olemise eest.

Kirjanduse loetelu

Aerts, R., Honnay, O., & Van Nieuwenhuyse, A. (2018). Biodiversity and human health: Mechanisms and evidence of the positive health effects of diversity in nature and green spaces. *British Medical Bulletin*, *127*(1), 5–22. https://doi.org/10.1093/bmb/ldy021

Andersen, A. H., Clausen, K. K., Normand, S., Vikstrøm, T., & Moeslund, J. E. (2023). The influence of landscape characteristics on breeding bird dark diversity. *Oecologia*, *201*(4), 1039–1052. https://doi.org/10.1007/s00442-023-05351-8

Bánki, O., Roskov, Y., Döring, M., Ower, G., Hernández Robles, D. R., Plata Corredor, C. A., Stjernegaard Jeppesen, T., Örn, A., Pape, T., Hobern, D., Garnett, S., Little, H., DeWalt, R. E., Ma, K., Miller, J., Orrell, T., Aalbu, R., Abbott, J., Adlard, R., et al. (2025). *Catalogue of Life* (Versioon 2025-04-10). Catalogue of Life, Amsterdam, Netherlands. https://doi.org/10.48580/dgplc

Belinchón, R., Hemrová, L., & Münzbergová, Z. (2020). Functional traits determine why species belong to the dark diversity in a dry grassland fragmented landscape. *Oikos*, *129*(10), 1468–1480. https://doi.org/10.1111/oik.07308

Bell, A. J., Phillips, I. D., Nielsen, S. E., & Spence, J. R. (2017). Species traits modify the species-area relationship in ground-beetle (Coleoptera: Carabidae) assemblages on islands in a boreal lake. *PLOS ONE*, *12*(12), e0190174. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190174

Bjerge, K., Alison, J., Dyrmann, M., Frigaard, C. E., Mann, H. M. R., & Høye, T. T. (2023). Accurate detection and identification of insects from camera trap images with deep learning. *PLOS Sustainability and Transformation*, *2*(3), 1–18. https://doi.org/10.1371/journal.pstr.0000051

Bjerge, K., Nielsen, J. B., Sepstrup, M. V., Helsing-Nielsen, F., & Høye, T. T. (2021). An Automated Light Trap to Monitor Moths (Lepidoptera) Using Computer Vision-Based Tracking and Deep Learning. *Sensors*, *21*(2), 343. https://doi.org/10.3390/s21020343

Bleich, O. (i.a). [*Leistus piceus J. A. Frölich 1799.*][Pilt]. Entomofauna Germanica Verzeichnis der Käfer Deutschlands. http://www.colkat.de/images/uploadphotoimage/Leistus.piceus.piceus.MxNEWss.jpg. ©Ortwin Bleich. Kasutatud hariduslikel eesmärkidel.

Borowiec. (i.a). [*Agonum fuliginosum Panzer 1809b.*][Pilt]. Entomofauna Germanica Verzeichnis der Käfer Deutschlands. http://www.colkat.de/images/uploadphotoimage/agonum-fuliginosum.58546.jpg. ©Borowiec. Kasutatud hariduslikel eesmärkidel.

Brouwers, N. C., & Newton, A. C. (2009). Movement rates of woodland invertebrates: A systematic review of empirical evidence. *Insect Conservation and Diversity*, *2*(1), 10–22. https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2008.00041.x

Cantanhêde, L. G., Teresa, F. B., Hoeinghaus, D. J., Winemiller, K. O., & de Assis Montag, L. F. (2023). Dark diversity in Amazonian stream fish communities: What factors determine species absence along environmental gradients? *Freshwater Biology*, *68*(1), 1–11. https://doi.org/10.1111/fwb.14004

Caouette, A. P., Bayne, E. M., & Judge, K. A. (2024). Large-scale bioacoustic monitoring to elucidate the distribution of a non-native katydid. *Ecological Entomology*, *49*(1), 119–127. https://doi.org/10.1111/een.13285

Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S., & Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, *486*(7401), 59–67. https://doi.org/10.1038/nature11148

Carmona, C. P., & Pärtel, M. (2021). Estimating probabilistic site-specific species pools and dark diversity from co-occurrence data. *Global Ecology and Biogeography*, *30*(1), 316–326. https://doi.org/10.1111/geb.13203

Chua, P. Y. S., Bourlat, S. J., Ferguson, C., Korlevic, P., Zhao, L., Ekrem, T., Meier, R., & Lawniczak, M. K. N. (2023). Future of DNA-based insect monitoring. *Trends in Genetics*, *39*(7), 531–544. https://doi.org/10.1016/j.tig.2023.02.012

Cizek, L., Fric, Z., & Konvicka, M. (2006). Host plant defences and voltinism in European butterflies. *Ecological Entomology*, *31*(4), 337–344. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00783.x

Cornell, H. V., & Harrison, S. P. (2014). What Are Species Pools and When Are They Important? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *45*(1), 45–67. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091759

da Silva, S. R., Ortega, J. C. G., Oliveira-Junior, J. M. B., Dias-Silva, K., Juen, L., & Brasil, L. S. (2024). Assessment of the dark diversity's ability to predict the absence of Zygoptera (Odonata) species sensitive to anthropogenic disturbance in human-altered Amazonian ecosystems. *Environmental Monitoring and Assessment*, *196*(11), 1126. https://doi.org/10.1007/s10661-024-13291-w

de Bello, F., Fibich, P., Zelený, D., Kopecký, M., Mudrák, O., Chytrý, M., Pyšek, P., Wild, J., Michalcová, D., Sádlo, J., Šmilauer, P., Lepš, J., & Pärtel, M. (2016). Measuring size and composition of species pools: A comparison of dark diversity estimates. *Ecology and Evolution*, *6*(12), 4088–4101. https://doi.org/10.1002/ece3.2169

de Oliveira Gonçalves-Araújo, M. D., de Carvalho, C. E., Pequeno, P. A. C. L., Trindade, D. P. F., Hughes, F., de Araújo, F. S., Pärtel, M., & Sfair, J. C. (2024). Observed and dark diversity of plants' life-forms are driven by climate and human impacts in a tropical dry forest. *Biodiversity and Conservation*, *33*(2), 759–773. https://doi.org/10.1007/s10531-023-02771-z

Díaz, S., & Malhi, Y. (2022). Biodiversity: Concepts, Patterns, Trends, and Perspectives. *Annual Review of Environment and Resources*, *47*(1), 31–63. https://doi.org/10.1146/annurev-environ-120120-054300

Diniz-Filho, J. A. F., De Marco Jr, P., & Hawkins, B. A. (2010). Defying the curse of ignorance: Perspectives in insect macroecology and conservation biogeography. *Insect Conservation and Diversity*, *3*(3), 172–179. https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2010.00091.x

Elurikkus. EKI ühendsõnastik 2025. Eesti Keele Instituut, Sõnaveeb 2025. Vaadatud: 27.04.2025, https://sonaveeb.ee/search/unif/dlall/dsall/elurikkus/1/est

Fernandes, C. S., Batalha, M. A., & Bichuette, M. E. (2019). Dark diversity in the dark: A new approach to subterranean conservation. *Subterranean Biology*, *32*, 69–80. https://doi.org/10.3897/subtbiol.32.38121

Fischer, B., & Larson, B. M. H. (2019). Collecting insects to conserve them: A call for ethical caution. *Insect Conservation and Diversity*, *12*(3), 173–182. https://doi.org/10.1111/icad.12344

Fox, R., Dennis, E., Purdy, K., Middlebrook, I., Roy, D., Noble, D., Botham, M., & Bourn, N. (2023). *The State of the UK's Butterflies 2022*. Butterfly Conservation. https://butterfly-conservation.org/sites/default/files/2023-01/State%20of%20UK%20Butterflies%202022%20Report.pdf

Gareau, T. P., Voortman, C., & Barbercheck, M. (2020). Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) differentially respond to soil management practices in feed and forage systems in transition to organic management. *Renewable Agriculture and Food Systems*, *35*(6), 608–625. https://doi.org/10.1017/S1742170519000255

Hallmann, C. A., Sorg, M., Jongejans, E., Siepel, H., Hofland, N., Schwan, H., Stenmans, W., Müller, A., Sumser, H., Hörren, T., Goulson, D., & Kroon, H. de. (2017). More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLOS ONE*, *12*(10), e0185809. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185809

Haubrock, P. J., Pilotto, F., & Haase, P. (2023). Multidecadal data indicate increase of aquatic insects in Central European streams. *Science of The Total Environment*, *879*, 163017. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.163017

Hiiesalu, I., Pärtel, M., Davison, J., Gerhold, P., Metsis, M., Moora, M., Öpik, M., Vasar, M., Zobel, M., & Wilson, S. D. (2014). Species richness of arbuscular mycorrhizal fungi: Associations with grassland plant richness and biomass. *New Phytologist*, *203*(1), 233–244. https://doi.org/10.1111/nph.12765

Hiiesalu, I., Öpik, M., Metsis, M., Lilje, L., Davison, J., Vasar, M., Moora, M., Zobel, M., Wilson, S. D., & Pärtel, M. (2012). Plant species richness belowground: Higher richness and new patterns revealed by next-generation sequencing. *Molecular Ecology*, *21*(8), 2004–2016. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05390.x

Isbell, F., Craven, D., Connolly, J., Loreau, M., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Bezemer, T. M., Bonin, C., Bruelheide, H., de Luca, E., Ebeling, A., Griffin, J. N., Guo, Q., Hautier, Y., Hector, A., Jentsch, A., Kreyling, J., Lanta, V., Manning, P., … Eisenhauer, N. (2015). Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, *526*(7574), 574–577. https://doi.org/10.1038/nature15374

Jansson, S., Brydegaard, M., Mei, L., Li, T., Larsson, J., Malmqvist, E., Åkesson, S., & Svanberg, S. (2023). Spatial monitoring of flying insects over a Swedish lake using a continuous-wave lidar system. *Royal Society Open Science*, *10*(5), 221557. https://doi.org/10.1098/rsos.221557

Keesing, F., & Ostfeld, R. S. (2015). Is biodiversity good for your health? *Science*, *349*(6245), 235–236. https://doi.org/10.1126/science.aac7892

Kotze, D. J., Brandmayr, P., Casale, A., Dauffy-Richard, E., Dekoninck, W., Koivula, M. J., Lövei, G. L., Mossakowski, D., Noordijk, J., Paarmann, W., Pizzolotto, R., Saska, P., Schwerk, A., Serrano, J., Szyszko, J., Taboada, A., Turin, H., Venn, S., Vermeulen, R., & Zetto, T. (2011). Forty years of carabid beetle research in Europe – from taxonomy, biology, ecology and population studies to bioindication, habitat assessment and conservation. *ZooKeys*, *100*, 55–148. https://doi.org/10.3897/zookeys.100.1523

Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., & Khokhlova, I. S. (2022). Dark diversity of flea assemblages of small mammalian hosts: Effects of environment, host traits and host phylogeny. *International Journal for Parasitology*, *52*(2–3), 157–167. https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2021.08.003

Kunin, W. E. (2019). Robust evidence of declines in insect abundance and biodiversity. *Nature*, *574*(7780), 641–642. https://doi.org/10.1038/d41586-019-03241-9

Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., & Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, *7*(7), 601–613. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x

Lewis, R. J., de Bello, F., Bennett, J. A., Fibich, P., Finerty, G. E., Götzenberger, L., Hiiesalu, I., Kasari, L., Lepš, J., Májeková, M., Mudrák, O., Riibak, K., Ronk, A., Rychtecká, T., Vitová, A., & Pärtel, M. (2017). Applying the dark diversity concept to nature conservation. *Conservation Biology*, *31*(1), 40–47. https://doi.org/10.1111/cobi.12723

Lindroth, C. H., (1985) *The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark: Part 1* (Vol. 15). Brill, Leiden

Lindroth, C. H. (1986). *The Carabidae (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark: Part 2* (Vol. 15). Brill, Leiden.

Luff, M. L. (2007). *The Carabidae (ground beetles) of Britain and Ireland*. Royal Entomological Society.

MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1963). An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution*, *17*(4), 373–387. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1963.tb03295.x

Mattila, N., Kaitala, V., Komonen, A., Päivinen, J., & Kotiaho, J. S. (2011). Ecological correlates of distribution change and range shift in butterflies: Distribution decline in butterflies. *Insect Conservation and Diversity*, *4*(4), 239–246. https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2011.00141.x

Menta, C., & Remelli, S. (2020). Soil Health and Arthropods: From Complex System to Worthwhile Investigation. *Insects*, *11*(1), 54. https://doi.org/10.3390/insects11010054

Miličić, M., Popov, S., Vujić, A., Ivošević, B., & Cardoso, P. (2020). Come to the dark side! The role of functional traits in shaping dark diversity patterns of south-eastern European hoverflies. *Ecological Entomology*, *45*(2), 232–242. https://doi.org/10.1111/een.12788

Moeslund, J. E., Brunbjerg, A. K., Clausen, K. K., Dalby, L., Fløjgaard, C., Juel, A., & Lenoir, J. (2017). Using dark diversity and plant characteristics to guide conservation and restoration. *Journal of Applied Ecology*, *54*(6), 1730–1741. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12867

Montgomery, G. A., Dunn, R. R., Fox, R., Jongejans, E., Leather, S. R., Saunders, M. E., Shortall, C. R., Tingley, M. W., & Wagner, D. L. (2020). Is the insect apocalypse upon us? How to find out. *Biological Conservation*, *241*, 108327. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108327

Paganeli, B., Fujinuma, J., Trindade, D. P. F., Carmona, C. P., & Pärtel, M. (2024). A roadmap to carefully select methods for dark-diversity studies. *Journal of Vegetation Science*, *35*(3), e13264. https://doi.org/10.1111/jvs.13264

Parker, V. T. (2004). The community of an individual: Implications for the community concept. *Oikos*, *104*(1), 27–34. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12080.x

Pereira-Moura, L., Viana, C. G., Juen, L., & Couceiro, S. R. M. (2024). Dark diversity of Odonata in Amazonian streams. *Science of The Total Environment*, *954*, 176556. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.176556

Pérez Roig, C., González, E., & Videla, M. (2023). Agroecological transition increases arthropod diversity and decreases herbivore abundance on field margins. *Agricultural and Forest Entomology*, *25*(3), 404–415. https://doi.org/10.1111/afe.12562

Petrakis, P. V., Koulelis, P. P., Solomou, A. D., Spanos, K., Spanos, I., & Feest, A. (2023). Insect Diversity in the Coastal Pinewood and Marsh at Schinias, Marathon, Greece: Impact of Management Decisions on a Degraded Biotope. *Forests*, *14*(2), 392. https://doi.org/10.3390/f14020392

Putukakooslus. EKI ühendsõnastik 2025. Eesti Keele Instituut, Sõnaveeb 2025. Vaadatud: 27.04.2025, https://sonaveeb.ee/search/unif/dlall/dsall/putukakooslus/1/est

Pärtel, M. (2014). Community ecology of absent species: Hidden and dark diversity. *Journal of Vegetation Science*, *25*(5), 1154–1159. https://doi.org/10.1111/jvs.12169

Pärtel, M. (2024). Liigifondi ja tumeda elurikkuse käsitlused ökoloogias. *Bioloogilise mõtte areng. (Schola biotheoretica L.),* (lk 374–392). Tartu Ülikooli Kirjastus. https://kevadkool.elus.ee/2024/liigifondi-ja-tumeda-elurikkuse-kasitlused-okoloogias/

Pärtel, M., Szava-Kovats, R., & Zobel, M. (2011). Dark diversity: Shedding light on absent species. *Trends in Ecology & Evolution*, *26*(3), 124–128. https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.12.004

Pärtel, M., Szava-Kovats, R., & Zobel, M. (2013). Community Completeness: Linking Local and Dark Diversity within the Species Pool Concept. *Folia Geobotanica*, *48*(3), 307–317. https://doi.org/10.1007/s12224-013-9169-x

Pärtel, M., Zobel, M., Öpik, M., & Tedersoo, L. (2017). *Global Patterns in Local and Dark Diversity, Species Pool Size and Community Completeness in Ectomycorrhizal Fungi*. L. Tedersoo (Toim), *Biogeography of Mycorrhizal Symbiosis*, (lk 395–406). Springer International Publishing. (Ecological Studies; kd 230) https://doi.org/10.1007/978-3-319-56363-3_18

Pärtel, M., Tamme, R., Carmona, C. P., Riibak, K., Moora, M., Bennett, J. A., ... & Oja, T. (2025). Global impoverishment of natural vegetation revealed by dark diversity. *Nature*, 1-8. https://doi.org/10.1038/s41586-025-08814-5

R Core Team (2024). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. https://www.R-project.org/.

Ribera, I., Dolédec, S., Downie, I. S., & Foster, G. N. (2001). Effect of land disturbance and stress on species traits of ground beetle assemblages. *Ecology*, *82*(4), 1112–1129. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1112:EOLDAS]2.0.CO;2

Riibak, K., Noreika, N., Helm, A., Öpik, M., Kook, E., Kasari-Toussaint, L., Jõks, M., Paganeli, B., Zárate Martínez, O., Tullus, H., Tullus, T., Lutter, R., Oja, E., Saag, A., Randlane, T., & Pärtel, M. (2024). Plants, fungi, and carabid beetles in temperate forests: Both observed and dark diversity depend on habitat availability in space and time. *Landscape Ecology*, *39*(8), 158. https://doi.org/10.1007/s10980-024-01960-7

Riibak, K., Reitalu, T., Tamme, R., Helm, A., Gerhold, P., Znamenskiy, S., Bengtsson, K., Rosén, E., Prentice, H. C., & Pärtel, M. (2015). Dark diversity in dry calcareous grasslands is determined by dispersal ability and stress-tolerance. *Ecography*, *38*(7), 713–721. https://doi.org/10.1111/ecog.01312

Roy, D. B., Alison, J., August, T. A., Bélisle, M., Bjerge, K., Bowden, J. J., Bunsen, M. J., Cunha, F., Geissmann, Q., Goldmann, K., Gomez-Segura, A., Jain, A., Huijbers, C., Larrivée, M., Lawson, J. L., Mann, H. M., Mazerolle, M. J., McFarland, K. P., Pasi, L., … Høye, T. T. (2024). Towards a standardized framework for AI-assisted, image-based monitoring of nocturnal insects. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *379*(1904), 20230108. https://doi.org/10.1098/rstb.2023.0108

Růžičková, J., & Elek, Z. (2021). Unequivocal Differences in Predation Pressure on Large Carabid Beetles between Forestry Treatments. *Diversity*, 13(10), 484. https://doi.org/10.3390/d13100484

Samways, M. J. (2015). Future-proofing insect diversity. *Current Opinion in Insect Science*, *12*, 71–78. https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.09.008

Sánchez-Bayo, F., & Wyckhuys, K. A. G. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, *232*, 8–27. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.020

Solascasas, P., Azcárate, F. M., & Hevia, V. (2022). Edaphic arthropods as indicators of the ecological condition of temperate grassland ecosystems: A systematic review. *Ecological Indicators*, *142*, 109277. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109277

Staab, M., Gossner, M. M., Simons, N. K., Achury, R., Ambarlı, D., Bae, S., Schall, P., Weisser, W. W., & Blüthgen, N. (2023). Insect decline in forests depends on species' traits and may be mitigated by management. *Communications Biology*, *6*(1), 1–13. https://doi.org/10.1038/s42003-023-04690-9

Stork, N. E. (2018). How Many Species of Insects and Other Terrestrial Arthropods Are There on Earth? *Annual Review of Entomology*, *63*(2018), 31–45. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043348

Zaghloul, A., Saber, M., Gadow, S., & Awad, F. (2020). Biological indicators for pollution detection in terrestrial and aquatic ecosystems. *Bulletin of the National Research Centre*, *44*(1), 127. https://doi.org/10.1186/s42269-020-00385-x

Zinchenko, T. D., Shitikov, V. K., & Rosenberg, G. S. (2023). Assessment of Bottom River Communities in Considering the "Dark and Gray Diversity" of Species: Approaches to a Solution. *Arid Ecosystems*, *13*(4), 527–534. https://doi.org/10.1134/S2079096123040200

Zobel, M. (2016). The species pool concept as a framework for studying patterns of plant diversity. *Journal of Vegetation Science*, *27*(1), 8–18. https://doi.org/10.1111/jvs.12333

Wei T, Simko V (2024). *R package 'corrplot': Visualization of a Correlation Matrix*. (Versioon 0.95), https://github.com/taiyun/corrplot

Tilman, D., Isbell, F., & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *45*(1), 471–493. https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917

Torma, A., & Császár, P. (2013). Species richness and composition patterns across trophic levels of true bugs (Heteroptera) in the agricultural landscape of the lower reach of the Tisza River Basin. *Journal of Insect Conservation*, *17*(1), 35–51. https://doi.org/10.1007/s10841-012-9484-1

Trindade, D. P. F., Carmona, C. P., Reitalu, T., & Pärtel, M. (2023). Observed and dark diversity dynamics over millennial time scales: Fast life-history traits linked to expansion lags of plants in northern Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *290*(1990), 20221904. https://doi.org/10.1098/rspb.2022.1904

Trindade, D. P. F., Pärtel, M., Carmona, C. P., Randlane, T., & Nascimbene, J. (2021). Integrating dark diversity and functional traits to enhance nature conservation of epiphytic lichens: A case study from Northern Italy. *Biodiversity and Conservation*, *30*(8), 2565–2579. https://doi.org/10.1007/s10531-021-02211-w

Troudet, J., Grandcolas, P., Blin, A., Vignes-Lebbe, R., & Legendre, F. (2017). Taxonomic bias in biodiversity data and societal preferences. *Scientific Reports*, *7*(1), 9132. https://doi.org/10.1038/s41598-017-09084-6

Tuf, I. H., Dedek, P., & Veselý, M. (2012). Does the diurnal activity pattern of carabid beetles depend on season, ground temperature and habitat? *Archives of Biological Sciences*, *64*(2), 721–732. https://doi.org/10.2298/ABS1202721T

Valdez, J. W., Brunbjerg, A. K., Fløjgaard, C., Dalby, L., Clausen, K. K., Pärtel, M., Pfeifer, N., Hollaus, M., Wimmer, M. H., Ejrnæs, R., & Moeslund, J. E. (2021). Relationships between macro-fungal dark diversity and habitat parameters using LiDAR. *Fungal Ecology*, *51*, 101054. https://doi.org/10.1016/j.funeco.2021.101054

van Klink, R., August, T., Bas, Y., Bodesheim, P., Bonn, A., Fossøy, F., Høye, T. T., Jongejans, E., Menz, M. H. M., Miraldo, A., Roslin, T., Roy, H. E., Ruczyński, I., Schigel, D., Schäffler, L., Sheard, J. K., Svenningsen, C., Tschan, G. F., Wäldchen, J., … Bowler, D. E. (2022). Emerging technologies revolutionise insect ecology and monitoring. *Trends in Ecology & Evolution*, *37*(10), 872–885. https://doi.org/10.1016/j.tree.2022.06.001

van Klink, R., Bowler, D. E., Gongalsky, K. B., Swengel, A. B., Gentile, A., & Chase, J. M. (2020). Meta-analysis reveals declines in terrestrial but increases in freshwater insect abundances. *Science*, *368*(6489), 417–420. https://doi.org/10.1126/science.aax9931

Vanbergen, A. J., Woodcock, B. A., Koivula, M., Niemelä, J., Kotze, D. J., Bolger, T., Golden, V., Dubs, F., Boulanger, G., Serrano, J., Lencina, J. L., Serrano, A., Aguiar, C., Grandchamp, A.-C., Stofer, S., Szél, G., Ivits, E., Adler, P., Markus, J., & Watt, A. D. (2010). Trophic level modulates carabid beetle responses to habitat and landscape structure: A pan-European study. *Ecological Entomology*, *35*(2), 226–235. https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01175.x

Venn, S. (2016). To fly or not to fly: Factors influencing the flight capacity of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae). *EJE*, *113*(1), 587–600. https://doi.org/10.14411/eje.2016.079

Voigt, W., Perner, J., & Hefin Jones, T. (2007). Using functional groups to investigate community response to environmental changes: Two grassland case studies. *Global Change Biology*, *13*(8), 1710–1721. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01398.x

Voor, T., Pärtel, M., Peet, A., Saare, L., Hyöty, H., Knip, M., Davison, J., Zobel, M., & Tillmann, V. (2023). Atopic sensitization in childhood depends on the type of green area around the home in infancy. *Clinical & Experimental Allergy*, *53*(8), 850–853. https://doi.org/10.1111/cea.14317

Wagner, D. L. (2020). Insect Declines in the Anthropocene. *Annual Review of Entomology*, *65*(1), 457–480. https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011019-025151

Wall, D. H., Nielsen, U. N., & Six, J. (2015). Soil biodiversity and human health. *Nature*, *528*(7580), 69–76. https://doi.org/10.1038/nature15744

Wang, C.-J., Wang, R., Yu, C.-M., Pubu, Y., Sun, W.-G., Dang, X.-F., Li, Q.-F., & Wan, J.-Z. (2021). Determinants of species assemblages of insect pests in alpine forest ecosystems of western China. *Forest Ecosystems*, *8*(1), 71. https://doi.org/10.1186/s40663-021-00351-7

Welter-Schultes, F. (2020). [*Pterostichus oblongopunctatus (Fabricius, 1787). Body length 11.1 mm without antennae.*][Pilt]. Wikimedia Commons. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pterostichus-oblongopunctatus-07-fws.jpg.

Welter-Schultes, F. (2021). [*Pterostichus niger (Schaller, 1783). Body length 19.8 mm without antennae*][Pilt]. Wikimedia Commons. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Pterostichus-niger-12-fws.jpg.

Welter-Schultes, F. (2022a). [*Badister bullatus (Schrank, 1798). Body length 6.0 mm without antennae.*][Pilt]. Wikimedia Commons. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Badister-bullatus-13-fws.jpg.

Welter-Schultes, F. (2022b). [*Cychrus caraboides (Linnæus, 1758). Body length 16.6 mm without antennae.*][Pilt]. Wikimedia Commons. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cychrus-caraboides-08-fws.jpg.

Whittaker, R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, *30*(3), 279–338. https://doi.org/10.2307/1943563

Lisad

Lisa 1. Lõuna-Eesti metsadest uuringu käigus leitud jooksiklaste nimekiri ja nende funktsionaalsed tunnused.

Liiginimi ladina k.	**Liiginimi eesti k.**	**Keskm. suurus (mm)**	**Tiivatüüp**	**Toitumis-tüüp**	**Aktiivsus-aeg**	**Sigimisaeg**	**Elupaiga-eelistus**	**Niiskus-eelistus**	**Niiskus-eelistuse tugevus**
Pterostichus niger	suur-süsijooksik	17,50	Pikad	Röövtoiduline	Öösel	Sügisel	Mets	Niiske	Mõõdukas
Pterostichus oblongopunctatus	metsa-süsijooksik	11,05	Pikad	Röövtoiduline	Öösel	Kevadel	Mets	Kuiv	Mõõdukas
Pterostichus melanarius	põllu-süsijooksik	15,00	Mõlemad	Omnivoor	Öösel	Kevadel	Generalist	Kuiv	Mõõdukas
Stomis pumicatus	suisejooksik	7,55	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Kevadel	Generalist	Niiske	Mõõdukas
Carabus nemoralis	aiajooksik	24,00	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Kevadel	Generalist	Kuiv	Mõõdukas
Pterostichus aethiops	ümarselg-süsijooksik	13,00	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Kevadel	Mets	Niiske	Ekstreemne
Cychrus caraboides	teojooksik	16,50	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Sügisel	Mets	Niiske	Ekstreemne
Carabus arcensis	liivajooksik	17,50	Lühenenud	Röövtoiduline	Päeval	Kevadel	Avamaastik	Kuiv	Ekstreemne
Patrobus atrorufus	kalda-rihajooksik	8,70	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Sügisel	Mets	Niiske	Ekstreemne
Calathus micropterus	sambla-käävijooksik	7,65	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Sügisel	Mets	Kuiv	Ekstreemne
Carabus glabratus	silejooksik	26,00	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Sügisel	Mets	Niiske	Ekstreemne
Carabus violaceus	violettjooksik	25,00	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Sügisel	Mets	Kuiv	Mõõdukas
Trechus secalis	haakjooksik sp.	3,75	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Sügisel	Generalist	Niiske	Ekstreemne
Carabus cancellatus	põllujooksik	24,50	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Kevadel	Avamaastik	Niiske	Mõõdukas
Carabus hortensis	pargijooksik	25,00	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Sügisel	Mets	Kuiv	Mõõdukas

Synuchus vivalis	sügisjooksik	7,25	Mõlemad	Omnivoor	Öösel	Sügisel	Avamaastik	Kuiv	Mõõdukas
Leistus terminatus	rõskus-roostejooksik	7,00	Mõlemad	Röövtoiduline	Öösel	Sügisel	Mets	Niiske	Ekstreemne
Leistus piceus	roostejooksik sp.	7,00	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Sügisel	Mets	Niiske	Ekstreemne
Leistus ferrugineus	roostejooksik sp.	7,25	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Sügisel	Avamaastik	Kuiv	Ekstreemne
Pterostichus strenuus	kääbus-süsijooksik	6,60	Mõlemad	Röövtoiduline	Öösel	Kevadel	Generalist	Niiske	Ekstreemne
Pterostichus adstrictus	–	11,70	Pikad	Röövtoiduline	Öösel	Kevadel	Avamaastik	Niiske	Mõõdukas
Harpalus laevipes	ehmesjooksik sp.	10,25	Pikad	Taimtoiduline	Öösel	Kevadel	Avamaastik	Kuiv	Mõõdukas
Harpalus latus	lai-ehmesjooksik	9,60	Pikad	Taimtoiduline	Öösel	Kevadel	Avamaastik	Kuiv	Mõõdukas
Carabus granulatus	sõmerjooksik	19,50	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Kevadel	Generalist	Niiske	Ekstreemne
Oxypselaphus obscurus	–	5,80	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Kevadel	Mets	Niiske	Ekstreemne
Platynus assimilis	süsi-ketasjooksik	10,50	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Kevadel	Mets	Niiske	Ekstreemne
Loricera pilicornis	harjasjooksik	7,25	Pikad	Röövtoiduline	Öösel	Kevadel	Mets	Niiske	Ekstreemne
Stenolophus mixtus	–	5,35	Pikad	Omnivoor	Öösel	Kevadel	Generalist	Niiske	Ekstreemne
Pterostichus nigrita	lodu-süsijooksik	10,80	Pikad	Röövtoiduline	Öösel	Kevadel	Generalist	Niiske	Ekstreemne
Oodes helopioides	harilik mudajooksik	8,75	Pikad	Röövtoiduline	Öösel	Kevadel	Generalist	Niiske	Ekstreemne
Agonum fuliginosum	ketasjooksik sp.	6,65	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Kevadel	Mets	Niiske	Ekstreemne
Carabus convexus	väikejooksik	17,50	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Kevadel	Avamaastik	Kuiv	Ekstreemne
Patrobus assimilis	rihajooksik sp.	8,90	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Sügisel	Mets	Niiske	Ekstreemne
Poecilus cupreus	vask-süsijooksik	12,20	Pikad	Omnivoor	Päeval	Kevadel	Avamaastik	Kuiv	Mõõdukas
Poecilus versicolor	sinihelk-süsijooksik	10,60	Pikad	Röövtoiduline	Päeval	Kevadel	Avamaastik	Kuiv	Ekstreemne

Badister bullatus	kollalaiklane sp.	5,65	Pikad	Röövtoiduline	Öösel	Kevadel	Generalist	Niiske	Mõõdukas
Clivina fossor	varjekaevur	6,00	Pikad	Omnivoor	Öösel	Kevadel	Avamaastik	Niiske	Mõõdukas
Nebria brevicollis	kivijooksik sp.	12,00	Pikad	Röövtoiduline	Öösel	Sügisel	Mets	Niiske	Ekstreemne
Amara similata	kuivajooksik sp.	8,90	Pikad	Taimtoiduline	Päeval	Kevadel	Avamaastik	Kuiv	Mõõdukas
Amara brunnea	kuivajooksik sp.	6,00	Pikad	Taimtoiduline	Öösel	Sügisel	Mets	Kuiv	Mõõdukas
Amara eurynota	kuivajooksik sp.	11,05	Pikad	Omnivoor	Päeval	Kevadel	Avamaastik	Kuiv	Ekstreemne
Pterostichus cristatus	–	15,50	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Kevadel	Mets	Niiske	Mõõdukas
Agonum marginatum	ketasjooksik sp.	8,25	Pikad	Röövtoiduline	Öösel	Sügisel	Generalist	Niiske	Ekstreemne
Notiophilus biguttatus	kollatähn-pungsilm	5,50	Mõlemad	Röövtoiduline	Päeval	Kevadel	Mets	Kuiv	Mõõdukas
Carabus coriaceus	nahkjooksik	36,00	Lühenenud	Röövtoiduline	Öösel	Sügisel	Mets	Niiske	Mõõdukas
Calathus erratus	kuiva-käävijooksik	10,15	Mõlemad	Röövtoiduline	Öösel	Sügisel	Avamaastik	Kuiv	Ekstreemne

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Mari Tiitsu,

1. Annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose "Tumeda elurikkuse käsitlus putukakooslustes", mille juhendaja on prof Meelis Pärtel, 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 Commonsi 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.

Mari Tiitsu
21.05.2025