



**TURUN
YLIOPISTO**

Matemaattis-luonnontieteellinen
tiedekunta

Tunturimittarin (*Epirrita autumnata*) toukkien menestyminen lämpenevässä ilmastossa

Juhani Rantanen

Biologia (ekologia ja evoluutiobiologia)

Pro gradu -tutkielma

Laajuus: 30 op

Ohjaajat:

Miika Laihonen

Kari Saikkonen

Huhtikuu 2022

Turku

Turun yliopiston laatujärjestelmän mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkastettu

Turnitin OriginalityCheck -järjestelmällä.

Pro gradu -tutkielma

Pääaine: Biologia

Tekijä: Juhani Rantanen

Otsikko: Tunturimittarin (*Epirrita autumnata*) toukkien menestyminen lämpenevässä ilmastossa

Ohjaajat: Miika Laihonen ja Kari Saikkonen

Sivumäärä: 33 sivua

Päivämäärä: Huhtikuu 2022

Ihmistoiminnan kiihdyttämä ilmastonmuutos on merkittävä ekosysteemeitä muuttava tekijä globaalisti. Erityisen voimakkaasti tämä muutos vaikuttaa arktiseen alueeseen, missä lämpeneminen on ollut noin kaksi tai kolme kertaa nopeampaa. Tällä lämpenemisellä odotetaan olevan merkittäviä vaikutuksia etenkin sellaisiin kasvinsyöjähyönteisiin, jotka ovat sopeutuneet käyttämään ravintonaan nuoria lehtiä kasvukauden alussa. Tarkastelen tutkielmassani tunturimittaria (*Epirrita autumnata* Borkhausen), jonka ensimmäiset toukkavaiheet ovat herkkiä ravintokasvin laadulle. Tässä tutkielmassa selvitän, miten ilmaston lämpenemisen aiheuttama lehtien edistynyt fenologia vaikuttaa tunturimittarin toukkiin kasvukauden aikana huomioiden koko toukkavaiheen sekä kotelovaiheen. Koska munasta kuoriutuvat toukat ovat erityisen herkkiä ravinnon laadulle, ja niiden tiedetään menestyvän huonosti keväisessä kehityksessä pidemmälle edenneillä täysikokoisilla lehdillä, oletan, että nopeammin kehittyneellä ravinnolla ruokituilla toukilla on havaittavissa suurempaa kuolleisuutta, niillä on pienempi kelpoisuutta kuvastava kotelopaino tai ne kehittyvät hitaammin kuin synkroniassa ravintokasvin kanssa kehittyneet toukat. Testatakseni nopeammin kehittyvän ravinnon vaikutusta tunturimittarin kasvuun ja kehitykseen, kasvatin juuri munasta kuoriutuneita tunturimittarin toukkia laboratorio-olosuhteissa. Kokeen aikana annoin niille ravintoa joko synkroniassa kehittyneistä rauduskoivuista (*Betula pendula* Roth) tai rauduskoivuista, joiden fenologiaa olin edistänyt pitämällä niitä 3 °C lämpimämmässä kuin kontrolliryhmän koivuja. Huolimatta toukkien saamasta erilaisesta ravinnosta, en havainnut eroja toukkien kuolleisuudessa, kotelopainoissa tai koteloitumispäivissä. Myöskään eri poikueiden välillä ei ollut eroja mitatuissa vasteissa. Tulokseni olivat tutkimushypoteesieni vastaisia. Tulokseni viittaavat siihen, että mikäli toukat kuoriutuvat sellaiseen aikaan, että ne saavat munasta kuoriuduttuaan ravinnokseen nuoria lehtiä, myöhemmin kasvukauden aikana ravintokasvin edistynyt fenologia ei aiheuta niille kelpoisuushaittaa.

Asiasanat: *Epirrita autumnata*, fenologia, fenologinen asynkronia, ilmaston lämpeneminen, ilmastonmuutokset, kasvinsyöjät, tunturimittari

Master's thesis

Subject: Biology

Author: Juhani Rantanen

Title: Success of the autumnal moth (*Epirrita autumnata*) larvae in a warming climate

Supervisors: Doctoral Candidate Miika Laihonon and Professor Kari Saikkonen

Number of pages: 33 pages

Date: April 2022

Climate change accelerated by human influence is one of the most substantial factors that are influencing ecosystems globally. This change is affecting the Arctic region particularly strongly where the warming is two to three times more rapid compared to the rest of the world. This warming is expected to substantially affect spring folivores that are adapted to consume young leaves at the beginning of the growing season. In this thesis, I study the autumnal moth (*Epirrita autumnata* Borkhausen) whose early larval instars are sensitive to diet quality. I investigate how the advanced phenology of the host plant affects the autumnal moth larvae during the growing season. I will take into consideration the entire larval stage and pupal stage. Because the neonate larvae are particularly sensitive to diet quality, and they are known to fare poorly on mature leaves, I presume that larvae fed with leaves whose phenology is experimentally advanced will have higher mortality rates, they have lower pupal masses that estimate fecundity, or they will develop slower. In order to test the effects of host plant phenology on the growth and development of the autumnal moth, I reared newly hatched larvae under laboratory conditions. During the experiment, I fed them with leaves from silver birches (*Betula pendula* Roth) that had either developed in synchrony with the larvae or with leaves whose phenology I experimentally advanced by exposing the saplings to 3 °C higher temperatures compared to the control birch saplings. Despite of the different diet, I did not observe any differences in mortality rates, pupal masses or pupating dates between the two groups. Furthermore, the broods the larvae originated from did not have effects on any of the response variables I measured. These findings are contrary to my hypotheses. They indicate that if the larvae hatch at a time when young leaves are available to them, the advanced phenology of the host plants later during the growing season does not eventuate in deleterious effects on the fitness of the moths.

Keywords: Autumnal moth, climate change, *Epirrita autumnata*, global warming, herbivores, phenological mismatch, phenology

Sisällysluettelo

1. Johdanto	1
1.1 Ilmastonmuutos ja sen vaikutukset pohjoiseen luontoon	1
1.2 Tunturimittarin sekä muiden mittarilajien ekologinen merkittävyys maan eri osissa	2
1.3 Muuttuvan ilmaston vaikutukset pohjoisiin hyönteisiin	4
1.3.1 Mahdollisesti kilpailevien lajien levittäytyminen pohjoisemmaksi	4
1.3.2 Tunturimittarin menestyminen lämpenevässä ilmastossa	5
1.4 Tutkimuskysymykset ja hypoteesit	6
2. Aineisto ja menetelmät	7
2.1 Tutkimusorganismit	7
2.2 Koeasetelma	8
2.3 Tilastollinen käsittely	10
3. Tulokset	11
3.1 Kuolleisuus	11
3.2 Kotelopaino	13
3.3 Koteloitumispäivä	14
4. Pohdinta	16
4.1 Tulosten tarkastelua ja vertailua aiempiin tutkimuksiin	16
4.2 Koivun lehtien ja tunturimittarin toukkien fenologinen synkronia ja vuorovaikutus lämpenevässä ilmastossa	18
4.3 Tunturimittarin sekä muiden hyönteisten väliset vuorovaikutukset lämpenevässä ilmastossa	20
4.4 Pohdintaa koeasetelmasta ja mahdollisuuksia tuleville tutkimuksille	22
Yhteenveto	25
Kiitokset	25
Viitteet	25

1. Johdanto

1.1 Ilmastonmuutos ja sen vaikutukset pohjoiseen luontoon

Ihmistoiminnalla on ollut merkittävä heikentävä vaikutus monien lajien levinneisyyksiin ja runsauksiin (Dirzo ym. 2014). Yksi merkittävimpiä luonnonpopulaatioihin ja ekosysteemeihin vaikuttavia tekijöitä on ihmistoiminnan kiihdyttämä ilmastonmuutos. Erityisen mittavia ilmastonmuutoksen vaikutukset ovat arktisella ja subarktisella alueella (Post ym. 2009). Tämä johtuu siitä, että arktinen alue on lämmennyt muuta maailmaa nopeammin, jopa kaksin- tai kolminkertaisella nopeudella (Serreze & Francis 2006; Post ym. 2009; Cohen ym. 2014). Tämä nopea lämpeneminen on aiheuttanut huomattavia muutoksia arktiselle luonnolle. Näihin lukeutuvat muiden muassa vähentynyt jää- ja lumipeite sekä muut muutokset hydrologisissa kierroissa, pidentynyt kasvukausi, muutokset ravinteiden saatavuudessa ja kierrossa, lisääntyneet sään ääri-ilmiöt sekä muutokset lajien esiintymisalueissa (Bale ym. 2002; Post ym. 2009; Pascual ym. 2020).

Ilmastonmuutos vaikuttaa myös kasvien ja kasvinsyöjien välisiin vuorovaikutussuhteisiin. Esimerkiksi Li ym. (2019) osoittivat, että ilmaston lämpeneminen lisää kasvinsyöntiä pohjoisessa ja mahdollisesti vahvistaa kasvien kemiallista puolustusta kasvinsyöjiä vastaan. Herbivorian eli kasvinsyönnin intensiteetin lisäksi Virtanen ym. (2020) ennustavat, että herbivorian aiheuttamat vauriot puille voivat tulla olemaan merkittävämpiä ilmaston lämmetessä. Pohjois-Euroopassa tämä vaikutus tosin ei välttämättä ilmene, sillä runsastuva sadanta saattaa ehkäistä tai kompensoida herbivorian aiheuttamia vahinkoja (Virtanen ym. 2020). Lisäksi pohjoisessa Fennoskandiassa huomattavan tärkeät tunturi-koivikot saattavat kärsiä herbivoriasta enemmän ilmaston lämmetessä. Tämä johtunee osaksi siitä, että koivujen puolustusyhdisteiden, kuten fenolien, muodostuminen vähenee lämpimällä (Stark ym. 2015). Toisissa tutkimuksissa on havaittu, että fenolien muodostuminen olisi vähäisempää nimenomaan viileässä (Yang ym. 2007).

Subarktisen alueen ekosysteemien tilaa on kuitenkin vaikea ennustaa, sillä siihen vaikuttavat satunnaiset prosessit, kuten sään ääri-ilmiöt (Post ym. 2009; van Bogaert ym. 2010; Bokhorst ym. 2015). On kuitenkin olemassa alustavia viitteitä siitä, että ilmastonmuutos on jo vaikuttanut esimerkiksi hallamittarin (*Operophtera brumata* Linnaeus) populaatiodynamiikkaan (Hagen ym. 2007). Lisäksi Fennoskandian pohjoinen koivualue

saattaa olla altis hyönteisten massaesiintymien ja ilmastonmuutoksen yhdysvaikutukselle, joka saattaisi muuttaa ekosysteemin tilaa (Vindstad ym. 2019). Ilmastonmuutoksen vaikutukset lehtiä syövien perhosten (Lepidoptera) populaatiodynamiikkaan ja sykliseen kannanvaihteluun ovat kuitenkin yhä pitkälti selvittämättä (Myers & Cory 2013).

1.2 Tunturimittarin sekä muiden mittarilajien ekologinen merkittävyys maan eri osissa

Fennoskandian subarktisia ekosysteemejä, joissa valtapuuna on tunturikoivu [*Betula pubescens czerepanovii* (Orlova) Hämet-Ahti], leimaavat tunturimittarin (*Epirrita autumnata* Borkhausen) sekä hallamittarin (*Operophtera brumata*) säännöllisesti toistuvat massaesiintymät. Myös Pohjois-Amerikasta tunnetaan lajeja, kuten *Malacosoma disstria* Hübner, joilla on vastaavanlainen populaatiodynamiikka (Daniel & Myers 1995). Tunturimittarin massaesiintymät toistuvat noin 10 vuoden välein (Ruohomäki ym. 2000). Näiden massaesiintymien aikana tunturimittarin toukat saattavat syödä tunturikoivut kokonaan lehdettömiksi laajoilta alueilta (Silvonen ym. 2014, s. 301). Pohjoisessa Fennoskandiassa tunturi- ja hallamittareiden massaesiintymiä on ilmennyt lukuisia 1800- ja 1900-lukujen aikana (Babst ym. 2010). Massaesiintymillä on ollut lukuisia ekologisia vaikutuksia, ja ne ovat havaittavissa vielä yli 100 vuoden kuluttua muiden muassa puiden vuosirenkaissa ja kaukokartoitusaineistoissa (Babst ym. 2010).

Esimerkiksi 1930-luvulla pidempi lämpöjakso yhdessä herbivorian aiheuttamien häiriöiden kanssa saattoi edistää havupuiden leviämistä pohjoisemmaksi (Kullman 1991). Havupuiden lisäksi myös haavan (*Populus tremula* Linnaeus) levittäytymistä pohjoiseen on edistänyt syklittäiset, eli säännöllisesti toistuvat, herbivorien massaesiintymät, jotka ovat heikentäneet koivujen (*Betula* spp.) kykyä kilpailla haavan kanssa (van Bogaert ym. 2010). Tämä kilpailukyky saattaa heikentyä hyvinkin pitkäksi aikaa, sillä Tenow & Bylund (2000) päättelivät, että koivikoiden toipuminen massaesiintymästä vie vuosikymmeniä. Muutokset koivujen kilpailukyvyssä saattaisivat horjuttaa niiden valta-asemaa pohjoisen Fennoskandian valtapuuna, jona koivu on ollut jo noin 4 000 vuoden ajan (Barnekow 1999).

Koivujen ja mittareiden välinen vuorovaikutussuhde vaikuttaa negatiivisesti koivuihin, minkä seurauksena koivun lehdissä on toukkien kasvua heikentäviä yhdisteitä (Haukioja

ym. 2002; Riipi ym. 2004; Ossipov ym. 2014) ja pintarakenteita (Valkama ym. 2005). Tällaiset puolustuskeinot ovat tehokkaita etenkin nuoria toukkia vastaan (Lahtinen ym. 2004). Näitä yhdisteitä ja pintarakenteita on runsaammin vanhoissa lehdissä, minkä vuoksi pidemmälle kehittyneet lehdet ovat heikompaa ravintoa nuorille tunturimittarin toukille (van Asch & Visser 2007; Despland 2018).

Koivuihin kohdistuvien vaikutusten lisäksi toukkien herbivoria aiheuttaa muitakin muutoksia paikallisessa eliöyhteisössä. Lyhyellä aikavälillä mittarintoukkien aiheuttama lehtien menettäminen saattaa muuttaa maaperän sieniyhteisön taksonomista ja toiminnallista kokoonpanoa (Saravesi ym. 2015). Vaikutukset näkyvät myös koivujen mikrobiomissa (Koivusaari ym. 2018), hajottajien lajiyhteisössä (Kaukonen ym. 2013) ja maaperän muussa mikrobistossa (Parker ym. 2017). Karlsen ym. (2013) havaitsivat, että mittareiden massaesiintymät voivat vaikuttaa kenttäkerroksen kasviyhteisön kokoonpanoon, tavallisesti johtaen heinien yleistymiseen. Tämä heinien yleistyminen on seurausta siitä, että erityisesti massaesiintymien aikana toukat voivat käyttää ravintonaan myös mustikan lehtiä (Silvonen ym. 2014, s. 301), mikä antaa heinille kilpailuedun. Massaesiintymien edistämä muutos kasviyhteisöissä on erityisen ilmeistä oligotrofisilla, eli niukkara-vinteisilla, alueilla. Eutrofisilla, eli runsasravinteisilla, kasvupaikoilla muutoksia ei juuri havaittu. Lisäksi toiset tutkimukset ovat kokeellisesti osoittaneet, että lämpeneminen ja lisääntyvä hiilidioksidi vaikuttivat siihen, että mustikan (*Vaccinium myrtillus* Linnaeus) hallitsevat varvikot muuttuivat tunturimittarin massaesiintymän vuoksi puolukan (*Vaccinium vitis-idaea* Linnaeus) hallitsemiksi (Svensson ym. 2019). Tähänkin muutokseen vaikuttanee tunturimittarin toukkien taipumus käyttää mustikkaa ravintokasvi-naan massaesiintymien aikana (Silvonen ym. 2014, s. 301).

Edellä kuvatun kaltaista syklittäistä populaatiodynamiikkaa ei havaita tunturimittarin eteläisillä populaatioilla. Etelässä tunturimittarin toukilla ja koteloilla on huomattava määrä saalistajia, joihin lukeutuvat monet varpuslinnut, parasitoidit, muurahaiset, hämähäkit sekä pienet nisäkäspedot (Tanhuanpää ym. 1999, 2001). Tanhuanpää ym. (2001) esittävät, että juuri voimakas saalistuspaine saattaisi johtaa vakaaseen populaatiodynamiikkaan lajin eteläisissä populaatioissa. Massaesiintymien puuttumisen vuoksi tunturimittarin ekologinen merkitys ei ole aivan yhtä ilmeinen eteläisissä kuin pohjoisissa populaatioissa. Tunturimittarin vaikutuksista eteläisiin eliöyhteisöihin on myös huomattavasti vähemmän tutkimusta.

1.3 Muuttuvan ilmaston vaikutukset pohjoisiin hyönteisiin

1.3.1 Mahdollisesti kilpailevien lajien levittäytyminen pohjoisemmaksi

Muuttuvalla ilmastolla on kaksi pääasiallista vaikutusta pohjoiseen hyönteisyhteisöön ja tunturimittariin. Ensimmäiseksi ilmastonmuutos edistää uusien lajien leviämistä pohjoisemmaksi ja nämä lajit voivat kilpailla tunturimittarin kanssa. Toiseksi lämpenevällä ilmastolla saattaa olla suoria tai epäsuoria vaikutuksia tunturimittarin selviytymiseen ja kelpoisuuteen.

Fennoskandiassa tunturimittari on levittäytymässä pohjoisemmaksi, mutta samaan aikaan kaksi muutakin mittarilajia, hallamittari (*Operophtera brumata*) ja ruskamittari (*Agriopsis aurantiaria* Hübner), ovat levittäytymässä pohjoiseen alueelle, jolla tunturimittari on jo aiemmin esiintynyt (Jepsen ym. 2008, 2011; Ammunét ym. 2012; Vindstad ym. 2013). Tämä leviäminen on suhteellisen viimeaikaista, sillä hallamittarin leviäminen pohjoiseen on tapahtunut viimeisen noin 100 vuoden aikana, kun taas ruskamittarin leviäminen pohjoisemmaksi on alkanut noin 2000-luvun vaihteessa (Vindstad ym. 2013).

Leudommat talvet ovat kaikkein todennäköisin syy tälle muutokselle lajien esiintymisalueissa, sillä esimerkiksi ruskamittarin pohjoista levinneisyyttä ovat rajoittaneet kylmät talvet, jotka voivat aiheuttaa merkittävää kuolleisuutta mittareiden, myös kylmempään sopeutuneen tunturimittarin, munissa (Virtanen ym. 1998; Ammunét ym. 2012). Toinen mahdollinen selitys on se, että ruskamittarien aikaiset toukkavaiheet ovat olleet paremmassa synkroniassa subarktisten koivujen lehtien puhkeamisen kanssa, ja tämä olisi edistänyt lajin leviämistä pohjoiseen. Tällä hetkellä on kuitenkin vaikea ennustaa, kuinka uusien lajien leviäminen vaikuttaa subarktiseen tunturikoivuvaltaiseen ekosysteemiin. On kuitenkin todennäköistä, että alueelle leviävien mittarilajien, kuten ruskamittarin, lisäksi alueelle leviää esimerkiksi uusia parasitoidilajeja (Ammunét ym. 2014). Nämä uudet kilpailijat ja parasitoidit voisivat näin ollen aiheuttaa muutoksia myös tunturimittarin populaatiodynamiikkaan (Ammunét ym. 2014). Ammunét ym. (2014) ennustavat, että eri mittarilajien rinnakkaiselo on mahdollista, samoin kuin näiden lajien paikalliset sukupuutot. Lisäksi Jepsen ym. (2011) ennustavat, että uusien mittarilajien levittäytyessä

pohjoiseen Fennoskandiaan massaesiintymistä tulee tyypillisempiä, ne tulevat aiheuttamaan häiriöitä ekosysteemiin maantieteellisesti laajemmalla alueella, ja saattavat olla pidempiaikaisia kuin aiemmin.

Myös Etelä-Suomeen on leviämässä uusia lajeja, kuten lehtinunna (*Lymantria dispar* Linnaeus), jotka kykenevät käyttämään samoja ravintokasveja kuin tunturimittari (Martenyanov ym. 2012; Silvonen ym. 2014, s. 430). Näin ollen tunturimittari saattaa myös eteläisessä Fennoskandiassa kohdata uusia kilpailijoita ja mahdollisesti myös uusia loisia.

1.3.2 Tunturimittarin menestyminen lämpenevässä ilmastossa

Ilmaston lämpenemisellä voi olla vaikutuksia tunturimittariin myös sen käyttämien ravintokasvien kautta. Feeny (1970) esitti keskeisen hypoteesin, jonka mukaan keväisten lehtiä syövien hyönteisten selviäminen ja kelpoisuus korreloisivat vahvasti sen kanssa, että hyönteisten toukat kuoriutuvat samaan aikaan kuin niiden ravintokasvien lehdet puhkeavat. Näin ollen nuoret toukat, jotka ovat herkimpiä ravinnon laadulle, saivat optimaalista ravintoa, sillä kasvukauden edetessä lehdet kovenevat ja niiden ravintoarvo heikkenee yhdessä puolustusyhdisteiden määrän kasvaessa. Tämä synkroniahypoteesi on saanut laajaa tukea useissa tutkimuksissa eri lajeilla. Esimerkiksi tunturimittarin on havaittu kasvavan heikommin vanhoilla lehdillä (Virtanen & Neuvonen 1999; Haukioja ym. 2002). Useissa tutkimuksissa kotelopainoa on käytetty kelpoisuuden mittarina, sillä sen on havaittu korreloivan hyvin voimakkaasti jälkeläistuoton kanssa (Tammara 1998). Feenyn (1970) tekemien havaintojen mukaisesti myös koivuilla on havaittu lehtien ravintoarvon heikkenevän kasvukauden edetessä, ja vastaavasti puolustusyhdisteiden on havaittu lisääntyneen lehtien kehittyessä (Haukioja 2003; Riipi ym. 2004).

Ravintokasvin lehtien vaiheen ja toukkien kuoriutumisen välinen synkronia saattaa kuitenkin olla altis häiriintymiselle ilmaston lämpenemisen edetessä (van Asch & Visser 2007; Saikkonen ym. 2012). Tällaista ilmiötä, jossa eri ravintoverkon tasojen välinen fenologia, eli vuodenaikaisuuteen liittyvä kehitys, eriaikaistuu, nimitetään trofia-asynkroniaksi (englanniksi: trophic asynchrony) tai fenologiseksi yhteensopimattomuudeksi

(englanniksi: phenological mismatch) (Renner & Zohner 2018). Tällä ilmiöllä voi puolestaan olla merkittäviä vaikutuksia ekologisiin vuorovaikutussuhteisiin, kuten kasvien ja kasvinsyöjien välisiin suhteisiin (Stenseth & Mysterud 2002). Visser & Holleman (2001) ovat havainneet, että lämpimät kevääät ovat jo aiheuttaneet synkronian heikkenemistä hallamittarilla (*Operophtera brumata*) ja tammella (*Quercus robur* Linnaeus). Lisäksi synkronian oleellisuutta puoltaa mittareiden eri populaatioiden väliltä löydetyt erot siinä, kuinka suuren lämpösumman munat vaativat kuoriutuakseen. Nämä erot viittaavat siihen, että ominaisuus on sopeuma ylläpitämään synkroniaa munien kuoriutumisen ja ravintokasvin lehtien puhkeamisen välillä (Fält-Nardmann ym. 2016).

Epäsynkronian tai lämpötilan vaikutuksia tunturimittarin kasvuun sekä munien tuottoon on tutkittu aiemmin (esimerkiksi Haukioja ym. 2002), mutta tällöin tutkittiin vain neljännentoukkavaiheen toukkia, sekä seurattiin näiden kasvua. Toinen koe, jossa seurattiin toukkien kehitystä ja kasvua munasta koteloksi, toteutettiin kenttäkokeena, jossa olosuhteita ei kontrolloitu, mutta ne pyrittiin ottamaan tilastollisessa käsittelyssä huomioon (Virtanen & Neuvonen 1999). Tietääkseni tähän mennessä ei ole tehty koetta, jossa olisi tutkittu epäsynkronian vaikutusta tunturimittarin selviytymiselle ja kelpoisuudelle koeasetelmalla, jossa toukat ovat juuri kuoriutuneet munista, ja näiden kehitystä seurattaisiin aikuisiksi asti.

1.4 Tutkimuskysymykset ja hypoteesit

Tässä työssä tutkin sitä, kuinka korkeamman lämpötilan seurauksena suhteellisesti nopeammin kehittyvä ravinto vaikuttaa tunturimittarin elossäilyvyyteen, lisääntymiskyvyn kanssa vahvasti korreloivaan kotelopainoon sekä toukkien kehityksen nopeuteen. Ilmaston lämpenemisen aiheuttaman epäsynkronian vaikutuksia vastakuoriutuneille toukille on tutkittu aiemminkin (van Asch & Visser 2007; Despland 2018). Tähän mennessä vähemmälle huomiolle on kuitenkin jäänyt se, kuinka ilmaston lämpeneminen vaikuttaa toukkiin myöhemmin kasvukauden aikana ravintokasvin nopeamman kehityksen kautta.

Aikaisempaan tutkimukseen perustuen oletan, että epäsynkroniassa kehittyneellä ravinnolla, eli lämpimämmässä kasvaneella koivulla, ruokituilla toukilla havaitaan suurempaa

kuolleisuutta tai ne jäävät koteloituessaan pienemmiksi kuin toukat, joita ruokitaan synkroniassa kehittyneellä ravinnolla (Virtanen & Neuvonen 1999; Haukioja ym. 2002; van Asch & Visser 2007; Despland 2018). Pidän myös mahdollisena, että toukkien kehitys voi pitkittyä ravintokasvin fenologian edistyessä optimaalisen ravinnon hankinnan kannalta liian nopeasti.

2. Aineisto ja menetelmät

2.1 Tutkimusorganismit

Käytin kokeessani tunturimittarin (*Epirrita autumnata*) toukkia sekä rauduskoivun (*Betula pendula* Roth) taimia. Tunturimittari on Suomen yleisimpiä yöperhosia, ja se esiintyy runsaana koko maassa aina eteläisimmästä Suomesta Lappiin asti. Se käyttää ravintokasveinaan lähinnä lehtipuita, erityisesti koivuja (*Betula* spp.), mutta toisinaan myös mustikkaa (*Vaccinium myrtillus*) (Silvonen ym. 2014, s. 301). Vaikka tunturimittari onkin yleinen laji koko maassa, sen ekologinen merkitys korostuu pohjoisessa Suomessa, missä sen massaesiintymät toistuvat noin 10 vuoden välein (Ruohomäki ym. 2000). Ekologisen merkittäväyhtensä lisäksi tunturimittaria on varsin helppo kasvattaa laboratoriossa. Lisäksi se talvehtii munana (Silvonen ym. 2014, s. 301), jolloin sen säilyttäminen kokeita varten on helppoa. Tunturimittarin aikaiset toukkavaiheet ovat myös herkkiä ravinnon laadulle (esimerkiksi Lahtinen ym. 2004), jolloin sen käyttäminen tutkimusorganismina fenologista asynkroniaa testaavassa kokeessa on perusteltua. Kokeessa käyttämäni tunturimittarin munat kerättiin Etelä-Suomesta syksyllä 2019.

Tunturimittarin tärkeimpiin ravintokasveihin lukeutuvia koivuja esiintyy yleisinä koko Suomessa. Kasvumuodoltaan koivut ovat yleisimmin joko puita tai pensaita, harvemmin varpuja (Hämet-Ahti 1998). Hieskoivua (*Betula pubescens* Ehrhart) ja vaivaiskoivua (*Betula nana* Linnaeus) tavataan koko maassa, mutta rauduskoivua (*Betula pendula*) ei tavata aivan pohjoisimmassa Suomessa. Lapissa puolestaan tunturikoivu (*Betula pubescens czerepanovii*) on valtapuulajina tuntureilla (Hämet-Ahti 1998). Kokeessa käytän Etelä-Suomessa yleisenä esiintyvän rauduskoivun taimia tunturimittarin ravintokasvina. Taimet olivat peräisin turkulaiselta joutomaalta, jonne oli luontaisesti itänyt siementaimia.

2.2 Koeasetelma

Kokeessani pyrin luomaan eron koivun lehtien ja tunturimittarin toukkien kehityksen välille kokeellisesti edistämällä käsittelyryhmän koivujen lehtien kehitystä. Toteutin kokeeni Turussa Turun yliopiston tiloissa. Kokeen alussa koivujen silmut olivat juuri avautuneet, ja tunturimittarin toukat olivat juuri kuoriutuneet munista. Tunturimittarin munnien ja toukkien kehitystä voidaan viivästyttää pitämällä niitä viileässä (T. Andersson, suullinen tiedonanto 2020). Näin ollen toukkien kuoriutuminen ja lehtien puhkeaminen saatiin synkroniaan toistensa kanssa koetta varten säätelemällä toukkien kuoriutumista. Koivun silmujen avauduttua, ja tunturimittarin toukkien kuoriuduttua, istutin koivun taimet mullalla täytettyihin ruokkuhiin. Tämän jälkeen jaoin rauduskoivun 40–70 cm korkeat taimet kahteen säätelykaappiin, joissa oli lämpötilaa lukuun ottamatta samat olosuhteet. Taimia oli molemmissa ryhmissä 25 kappaletta.

Kontrolliryhmän koivuilla päivän pituus oli 16 h ja yön pituus 8 h. Päivällä säätelykaapissa oli 11 °C lämpötila ja yöllä 5 °C lämpötila, jolloin koivut olivat keskimäärin 9 °C lämpötilassa (painotetulla keskiarvolla laskettuna). Kontrolliryhmän koivujen lämpötila perustui Ilmatieteen laitoksen (2020) pitkän ajan keskiarvoon (1981–2019) toukokuun keskilämpötiloista Turusta. Käsittelyryhmän koivuilla oli säätelykaapissa sama päivän ja yön pituus kuin kontrolliryhmälläkin (16 h ja 8 h), mutta korkeampi lämpötila, mikä simuloi lämpenevää ilmastoja. Päivällä säätelykaapissa oli 14 °C lämpötila ja yöllä 8 °C lämpötila. Näin ollen käsittelyryhmän koivut olivat keskimäärin 12 °C lämpötilassa (painotetulla keskiarvolla laskettuna). Säätelykaappien lämpötilojen ero oli tällöin 3 °C. Vaikka ilmaston lämpeneminen ei globaalisti nostaisikaan lämpötilaa vuosisadan loppuun mennessä 3 °C, niin arktinen alue tulee todennäköisesti lämpenemään muuta maailmaa nopeammin (IPCC 2014, s. 59–60). Arktisen alueen lämpeneminen on ennusteiden mukaan noin kaksi tai kolme kertaa nopeampaa kuin muun maailman (Serreze & Francis 2006; Post ym. 2009; Cohen ym. 2014), eli vuosisadan loppuun mennessä noin 2–7 °C. Tällöin 3 °C ero ottaa huomioon eri lämpenemisskenaariot (IPCC 2014, s. 60). Kastelin kokeen aikana koivuja tarvittaessa. Säätelykaapeissa pidetyiltä koivuilla ei havaittu muutamien yksilöiden lisäksi luontaisia herbivoreja.

Tunturimittarin toukkia oli kokeen alussa 100 kappaletta. Ne olivat peräisin 10 eri poikueesta, josta kustakin valitsimme 10 toukkaa, jotka jaettiin kahteen ryhmään: kontrolli- ja käsittelyryhmään. Molempien ryhmien toukkia pidettiin samassa säätelykaapissa yhdessä kontrolliryhmän koivujen kanssa. Kaikki toukat kehittyivät siis kontrollisäätelykaapin lämpötilassa, sillä kokeeni tarkoituksena oli testata ravinnon ja toukkien kehityksen välistä epäsynkroniaa, eikä lämpötilan suoria vaikutuksia toukkiin. Lämpimämmän säätelykaapin tarkoitus oli tuottaa fenologialtaan edistyneempiä koivun lehtiä toukkien ravinnoksi. Tämän lisäksi kaikkia toukkia pidettiin samanlaisissa purkeissa, ja niitä ruokittiin yhtä usein. Ainoastaan niiden saama ravinto erosi toisistaan. Tällä tavoin kykenin sulkemaan pois lämpötilan tai säätelykaapin vaikutukset toukkien kasvulle ja kehitykselle. Säätelykaapissa toukkia pidettiin yksittäin muovisissa kannellisissa purkeissa, joiden kanteen oli pistetty reiät, jotta ilma voi vaihtua purkeissa (pohjan halkaisija: 34 mm; korkeus: 58 mm). Nämä purkit olivat sijoitettuna kehikkoon, johon mahtui yhteensä 100 purkkia. Ruokimme toukat kaksi kertaa viikossa, maanantaisin ja torstaisin. Ennen uuden ravinnon antamista vanha oksan pala poistettiin ja purkki puhdistettiin. Leikkasimme kullekin toukalle koivuista saksilla oksan pala, jossa oli 3–4 silmua, jolloin toukat saivat ylen määrin ravintoa. Mikäli oksan palassa ei ollut tarpeeksi silmuja, annoimme useita pienempiä oksan paloja. Jokaisen ruokintakerran jälkeen purkit sijoitettiin sattumanvaraisesti takaisin kehikkoon, jotta purkkien sijoittumisella kehikossa ei voisi olla vaikutusta toukkien kasvuun. Annoimme kontrolliryhmän toukille ravintoa koivuista, jotka olivat kasvaneet toukkien kanssa samoissa olosuhteissa, eli viileämmässä säätelykaapissa, ja käsittelyryhmän toukille puolestaan ravintoa koivuista, jotka olivat kasvaneet lämpimämmässä säätelykaapissa. Toukat eivät saaneet muuta ravintoa ennen koetta.

Seurasimme toukkien kehitystä viikon välein, ja määritimme niiden toukkavaiheen. Koteloitumista ennen toukat lyhentyivät, ja kirjassimme tämän ajankohdan muistiin. Tämän jälkeen puhdistimme toukkien purkit, ja asetimme niihin kosteaa rahkasammalta (*Sphagnum* spp.) sen antimikrobisten ominaisuuksien vuoksi (T. Andersson, suullinen tiedonanto 2020). Tämän tulisi estää koteloita homeutumasta. Tämän jälkeen siirsimme lyhentyneet toukat purkkeineen kehikkoon, jota pidimme lämpimämmässä säätelykaapissa. Siirsimme toukat lämpimämpään säätelykaappiin, sillä sen lämpötila on lähempänä optimia (13 °C), jossa tunturimittareiden kotelokuolleisuus on pienintä (Peter-

son & Nilssen 1996). Näin ollen minimoin riskin, että kotelot kuolisivat muun kuin käsittelyn vaikutuksesta. Toukkien lyhentymisen jälkeen seurasin niiden koteloitumista, ja kirjasin koteloitumispäivän muistiin. Koteloitumisen jälkeen puhdistimme kotelot, punnitsimme ne ja määritimme niiden sukupuolet heinäkuussa 2020. Määritimme koteloiden sukupuolen ulkorakenteiden perusteella preparointimikroskooppia käyttäen. Sukupuolten määrittämisen jälkeen siirsimme kehikon ulos, sillä luonnollisen lämpötilan tulisi edesauttaa koteloiden kehitystä (T. Andersson, suullinen tiedonanto 2020).

Käytin kotelopainoa mittaamaan perhosten potentiaalista jälkeläistuottoa, sillä sen on havaittu erityisesti naarailla olevan suoraan yhteydessä jälkeläistuottoon (Tammaru 1998; Tammaru ym. 2002). Koirailta yhteys ei ole aivan yhtä selkeä, mutta on oletettu, että suurempi kotelopaino edesauttaa suurempaa jälkeläistuottoa myös koirailta (Tammaru ym. 1996). Laskin kuolleiksi toukat, jotka kuolivat toisen ruokintakerran jälkeen. Ensimmäisen kerran jälkeen kuolleisiin toukkiin ravinnon epäsynchroniakäsittely ei voinut vaikuttaa, sillä ennen sitä en ollut vielä altistanut käsittelyryhmän koivuja korkeammalle lämpötilalle. Tämän vuoksi jätin ne pois aineistosta. Lisäksi huomioin kuolleisuuteen kotelot, joista ei tullut aikuista kahden viikon kuluessa viimeisestä kuoriutuneesta yksilöstä. Koteloitumispäivällä tarkoitan vuorokausien lukumäärää, mikä kului kokeen aloituspäivästä (30.4.2020) siihen, että toukka koteloitui. Käytän koteloitumispäivää mittaamaan toukkien kehityksen nopeutta.

Kokeen alussa sadasta toukasta kuoli 30, minkä vuoksi otin kokeeseen toisella ruokintakerralla (4.5.2020) mukaan lisää toukkia. Molemmissa koeryhmissä oli tämän jälkeen 40 yksilöä. Tämän seurauksena eri poikueita on aineistossa 11 alkuperäisen 10 sijaan. Merkitsin kokeeseen myöhemmin tuodut toukat tarkoin, jotta myöhempi aloitusajankohta voidaan ottaa huomioon tilastollisessa käsittelyssä. Ennen kokeeseen mukaan tuomista toukat eivät saaneet ravintoa, ja niitä pidettiin jääkaapissa (+4 °C), kuten alun perin kokeessa mukana olleita toukkiakin.

2.3 Tilastollinen käsittely

Kotelopainon analysointiin käytin lineaarista sekamallia. Aloitin mallin rakentamisen siten, että mukana olevia muuttujia olivat sukupuoli, käsittelyryhmä sekä aloituspäivä, eli

oliko toukka tuotu kokeeseen heti alussa vai neljä päivää myöhemmin toisella ruokintakerralla. Tämän jälkeen muodostin täyden mallin missä olivat kaikki kolme muuttujaa ja kaikki niiden väliset mahdolliset yhdysvaikutukset. Käytin termien poistamisen kriteerinä niiden tilastollista merkitsevyyttä ($\alpha > 0,10$). Lisäksi suhteellisen pienestä otoskoosta ($n = 61$) johtuen malliin ei olisi voinut sisällyttää monimutkaisia yhdysvaikutuksia. Lopulta mallissa oli mukana enää päävaikutukset. Tämän jälkeen lisäsin poikueen satunnaistekijäksi malliin. Tarkastelin mallin oletusten täyttymisen jäännösten homoskedastisuudesta ja normaalisuudesta Shapiro–Wilkin testin ($W = 0,97$; $p = 0,23$) sekä normaalikvantiilikuvion avulla.

Kuolleisuuden analysointiin käytin yleistettyä lineaarista sekamallia. Käytin mallin rakentamiseen vain kahta muuttujaa: käsittelyryhmää ja tietoa siitä, oliko toukka tuotu myöhemmin kokeeseen vaiko ei. En voinut käyttää sukupuolta selittäjänä mallissa, sillä suurin osa kuolleisuudesta tapahtui toukkavaiheen aikana, ja toukilta ei ole mahdollista määrittää sukupuolta ulkorakenteiden perusteella. Poistin näiden muuttujien välisen yhdysvaikutuksen samoilla kriteereillä kuin kotelopainon kohdalla. Kiinteiden tekijöiden jälkeen lisäsin malliin poikueen satunnaistekijäksi. Tarkastelin mallin oletusten täyttymisen tunnuslukujen perusteella.

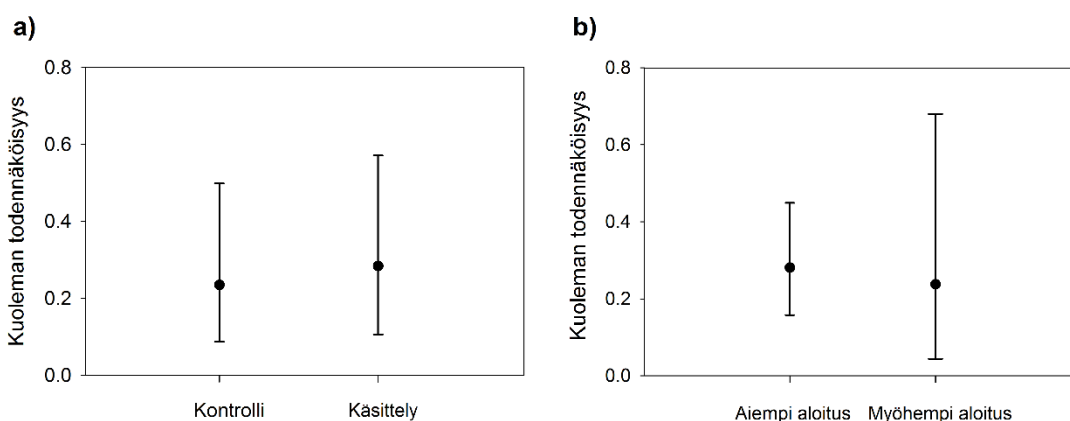
Koteloitumispäivän analysointiin käytin lineaarista sekamallia. Toteutin mallinvalinnan samalla tavalla kuin kotelopainon kohdalla. Myös tähän malliin jäi lopulta jäljelle vain päävaikutukset, minkä jälkeen lisäsin poikueen satunnaistekijäksi malliin. Tarkastelin mallin oletusten täyttymisen normaalikvantiilikuvion avulla. Ohjelmistona kaikkien mallien testaamiseen käytin SAS 9.4:ää, ja sen GLIMMIX-proseduuria.

3. Tulokset

3.1 Kuolleisuus

Aikuisiksi asti kokeessani selvisi yhteensä 56 yksilöä. Kokeen aikana kuolleiksi laskettiin yhteensä 22 toukkaa tai koteloa, sillä ensimmäisen ruokintakerran jälkeen kuolleita toukkia ei otettu huomioon (kts. 2.2). Lämpimämmässä kehittynyt ravinto ei lisännyt toukkien kuolleisuutta (Kuva 1 a; Taulukko 1). Kontrolliryhmän toukkien ja koteloiden kuoleamisen todennäköisyys oli 0,24 (Kuva 1 a; alempi 95 prosentin luottamusväli: 0,09;

ylempi 95 prosentin luottamusväli: 0,5) ja käsittelyryhmän toukkien ja koteloiden kuoleman todennäköisyys oli 0,28 (Kuva 1 a; alempi 95 prosentin luottamusväli: 0,11; ylempi 95 prosentin luottamusväli: 0,57). Ruokinnan aloituspäivällä, eli sillä oliko toukka tuotu myöhemmin kokeeseen, ei ollut myöskään vaikutusta kuolleisuuteen (Kuva 1 b; Taulukko 1). Alun perin kokeeseen mukaan tuotujen toukkien ja koteloiden kuoleman todennäköisyys oli 0,28 (Kuva 1 b; alempi 95 prosentin luottamusväli: 0,16; ylempi 95 prosentin luottamusväli 0,45), kun taas myöhemmin kokeeseen mukaan tuotujen toukkien ja koteloiden kuoleman todennäköisyys oli 0,24 (Kuva 1 b; alempi 95 prosentin luottamusväli: 0,04; ylempi 95 prosentin luottamusväli: 0,68). Näin ollen kuolleisuus oli satunnaista. Poikueellakaan ei ollut vaikutusta kuolleisuuteen (Taulukko 1), ja sen varianssiestimaatti oli 0,10 (keskivirhe: 0,42).



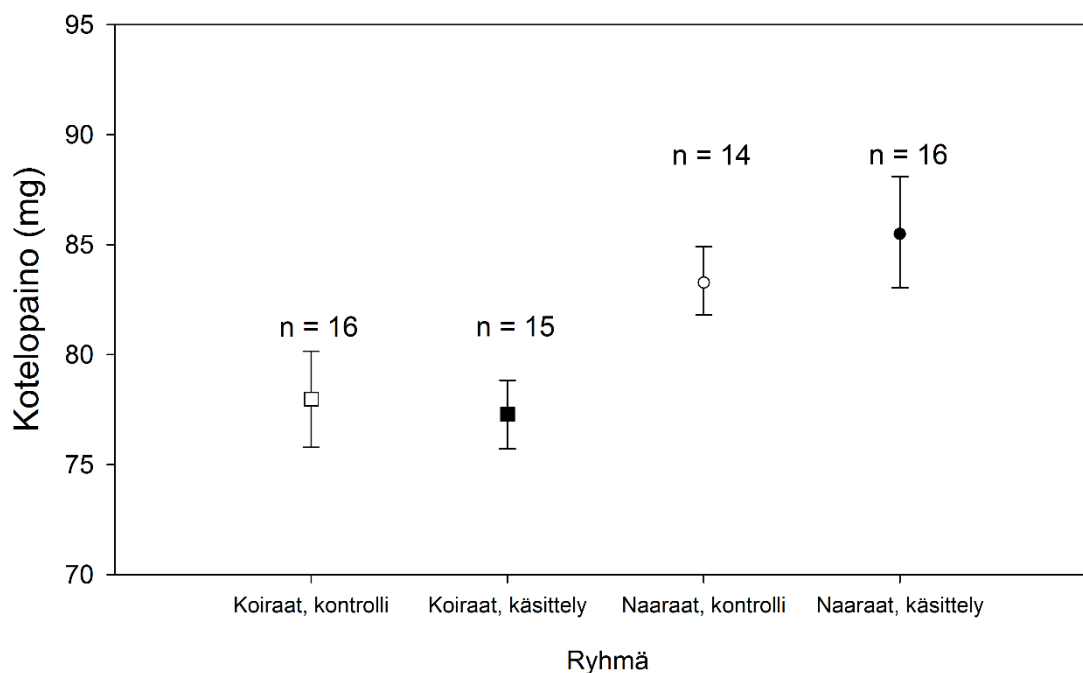
Kuva 1. Tunturimittareiden kuolleisuus ravintokasvin kehitystä tutkineessa kokeessa. Kuvassa a) on esitetty toukkien kuoleman todennäköisyys eri käsittelyryhmissä. Kuvassa b) on esitetty ruokinnan aloituspäivän vaikutus tunturimittarin kuolleisuuteen. Molemmissa kuvissa hajontaa esittävät 95 prosentin luottamusvälit. Kuolleisuudet ja luottamusvälit on tuotettu yleistetyllä lineaarisella sekamallilla. Epäsymmetriset luottamusvälit ovat seurausta linkkifunktion takaisin muuntamisesta.

Taulukko 1. Ravintokäsittelyn, ruokinnan aloituspäivän ja poikueen vaikutus kuolleisuuteen. Selettävissä muuttujissa käsittely viittaa toukkien saamaan ravintoon. Aloituspäivällä tarkoitetaan sitä, tuotiinko toukat myöhemmin kokeeseen. Sukupuoli ei ole mukana mallissa, sillä sitä ei ole mahdollista määrittää ulkorakenteiden perusteella toukilta, joita suurin osa kuolleista oli. Poikueen merkitsevyys satunnaistekijänä on testattu yksisuuntaisella uskottavuusosamäärätestillä (englanniksi: likelihood ratio test).

Muuttuja	Muuttujan tyyppi	Testisuure	Vapausasteet	Testisuureen arvo	P-arvo
Käsittely	Kiinteä	F	1; 75	0,24	0,62
Aloituspäivä	Kiinteä	F	1; 72,84	0,06	0,81
Poikue	Satunnainen	χ^2	1	0,07	0,39

3.2 Kotelopaino

Lämpimämmässä kehittynyt ravinto ei pienentänyt tunturimittareiden kotelopainoa (Taulukko 2). Kontrolliryhmän kotelot painoivat keskimäärin 84,1 mg (keskivirhe: 2,6 mg) ja käsittelyryhmän kotelot painoivat puolestaan keskimäärin 84,7 mg (keskivirhe: 3,19 mg). Sen sijaan sukupuolella oli vaikutusta kotelopainoon siten, että naaraat olivat koiraita painavampia (Kuva 2; Taulukko 2). Naaraspuoliset kotelot painoivat keskimäärin 88,1 mg (keskivirhe: 3,4 mg) ja koiraspuoliset kotelot puolestaan 80,7 mg (keskivirhe: 2,48 mg), eli naaraspuoliset kotelot olivat noin 9 % painavampia. Myöhemmin kokeeseen tuotujen toukkien kotelot olivat aavistuksen painavampia kuin muut kotelot, tosin tämä havainto ei saa vahvaa tilastollista tukea (Taulukko 2). Myöhemmin kokeeseen tuotujen toukkien kotelot painoivat keskimäärin 88,7 mg (keskivirhe: 4,7 mg), kun taas alun perin kokeessa mukana olleiden toukkien kotelot painoivat keskimäärin 80,1 mg (keskivirhe: 1,28 mg). On kuitenkin huomattava, että näitä myöhemmin kokeeseen tuotuja toukkia, ja niiden kotelaita, oli lopullisessa aineistossa vähän (n = 6). Näihin kuului myös eräs painava naaraspuolinen kotelo (102 mg), mikä saattaisi vaikuttaa huomattavasti tulokseen, sillä naaraspuoliset kotelot painoivat keskimäärin 88,1 mg. Myöskään eri poikueista peräisin olevien toukkien kotelopainot eivät eronneet toisistaan (Taulukko 2), ja poikueen varianssiestimaatti oli lähellä nollaa (-1,74; keskivirhe: 6,88).



Kuva 2. Ravintokäsittelyryhmien koiraiden ja naaraiden kotelopainojen keskiarvot esitettynä milligrammoina (mg). Kullakin ryhmällä hajontaa kuvaa keskiarvon keskivirhe. Luvut on laskettu alkuperäisestä aineistosta.

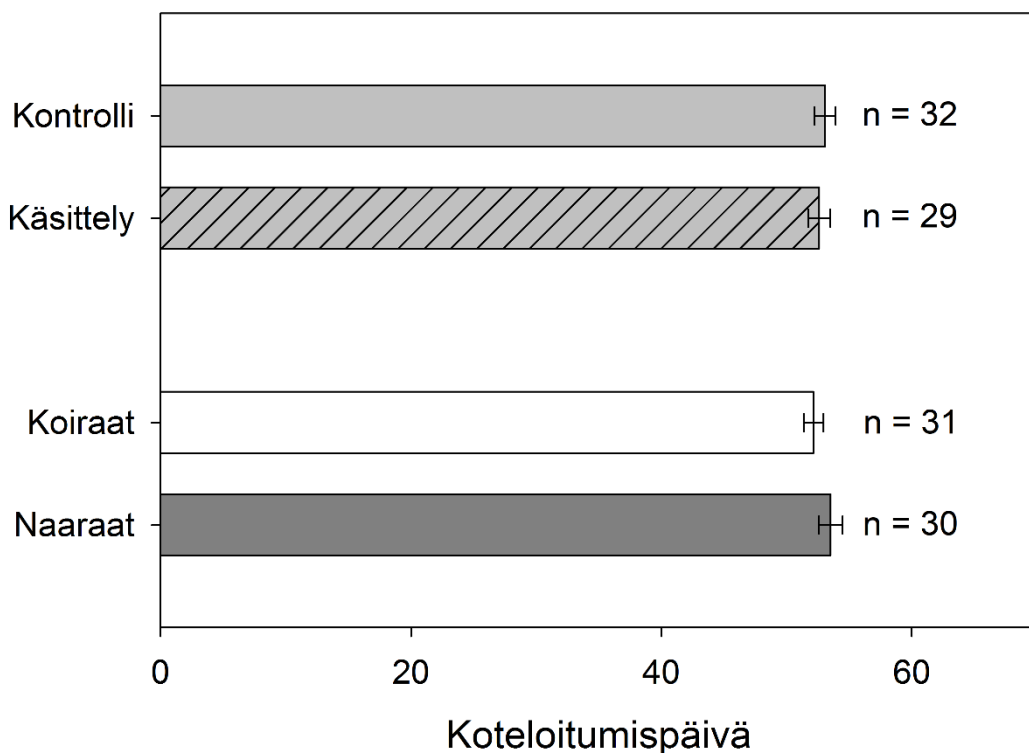
Taulukko 2. Ravintokäsittelyn, sukupuolen, ruokinnan aloituspäivän sekä poikueen vaikutus kotelopainoon. Selittävässä muuttujissa käsittely tarkoittaa toukkien saamaa ravintoa. Aloituspäivä viittaa siihen, tuotiinko toukat myöhemmin kokeeseen. Poikueen merkitsevyys satunnaistekijänä on testattu kaksisuuntaisella uskottavuusosamäärätestillä, sillä sen varianssiestimaatti oli negatiivinen. Lihavoitu p-arvo viittaa tilastollisesti merkitsevään ($\alpha < 0,05$) arvoon.

Muuttuja	Muuttujan tyyppi	Testisuure	Vapausasteet	Testisuureen arvo	P-arvo
Käsittely	Kiinteä	F	1; 53,84	0,09	0,77
Sukupuoli	Kiinteä	F	1; 21,42	9,73	0,0051
Aloituspäivä	Kiinteä	F	1; 14,04	3,99	0,066
Poikue	Satunnainen	χ^2	1	0,06	0,81

3.3 Koteloitumispäivä

Lämpimämmässä kehittynyt ravinto ei vaikuttanut toukkien koteloitumispäivään (Kuva 3; Taulukko 3). Kontrolliryhmän toukat koteloituivat keskimäärin 53. päivä (Kuva 3; keskivirhe: 0,84 päivää) ja käsittelyryhmän toukat puolestaan keskimäärin 52. päivä (Kuva

3; keskiarvo: 0,87 päivää). Sukupuolella ei ollut vaikutusta koteloitumispäivään (Kuva 3; Taulukko 3). Koiraat koteloituivat keskimäärin 52. päivä (Kuva 3; keskiarvo: 0,79 päivää) ja naaraat keskimäärin 53. päivä (Kuva 3; keskiarvo: 0,95 päivää). Toukkien ruokinnan aloituspäivällä puolestaan oli vaikutusta koteloitumispäivään (Taulukko 3). Alun perin kokeessa mukana olleet toukat koteloituivat keskimäärin 50. päivä (keskiarvo: 0,48 päivää), kun taas myöhemmin mukaan tuodut toukat koteloituivat keskimäärin 54. päivä (keskiarvo: 1,4 päivää). Tämä neljän päivän ero on sama kuin ruokinnan aloituspäivillä, sillä koe alkoi 30.4.2020 ja toinen ruokintakerta, jolloin kuolleisuuden vuoksi kokeeseen tuotiin lisää toukkia, oli 4.5.2020. Poikueella ei myöskään ollut vaikutusta koteloitumispäivään (Taulukko 3), ja sen varianssiestimaatti oli 0,41 (keskiarvo: 1,04).



Kuva 3. Ravintokäsittelyryhmien sekä koiraiden ja naaraiden keskimääräiset koteloitumispäivät laskettuna kokeen aloituspäivästä. Kussakin ryhmässä hajontaa kuvaa keskiarvon keskiarvo. Keskimääräiset koteloitumispäivät ja keskiarvot on tuotettu lineaarisella sekamallilla.

Taulukko 3. Ravintokäsittelyn, sukupuolen, ruokinnan aloituspäivän ja poikueen vaikutus toukkien koteloitumispäivään. Käsittely viittaa toukkien saamaan ravintoon. Aloituspäivä puolestaan viittaa siihen, olivatko toukat mukana kokeessa alusta alkaen. Poikueen merkitsevyys satunnais-tekijänä on testattu yksisuuntaisella uskottavuusosamäärätestillä. Lihavoitu p-arvo viittaa tilastollisesti merkitsevään ($\alpha < 0,05$) arvoon.

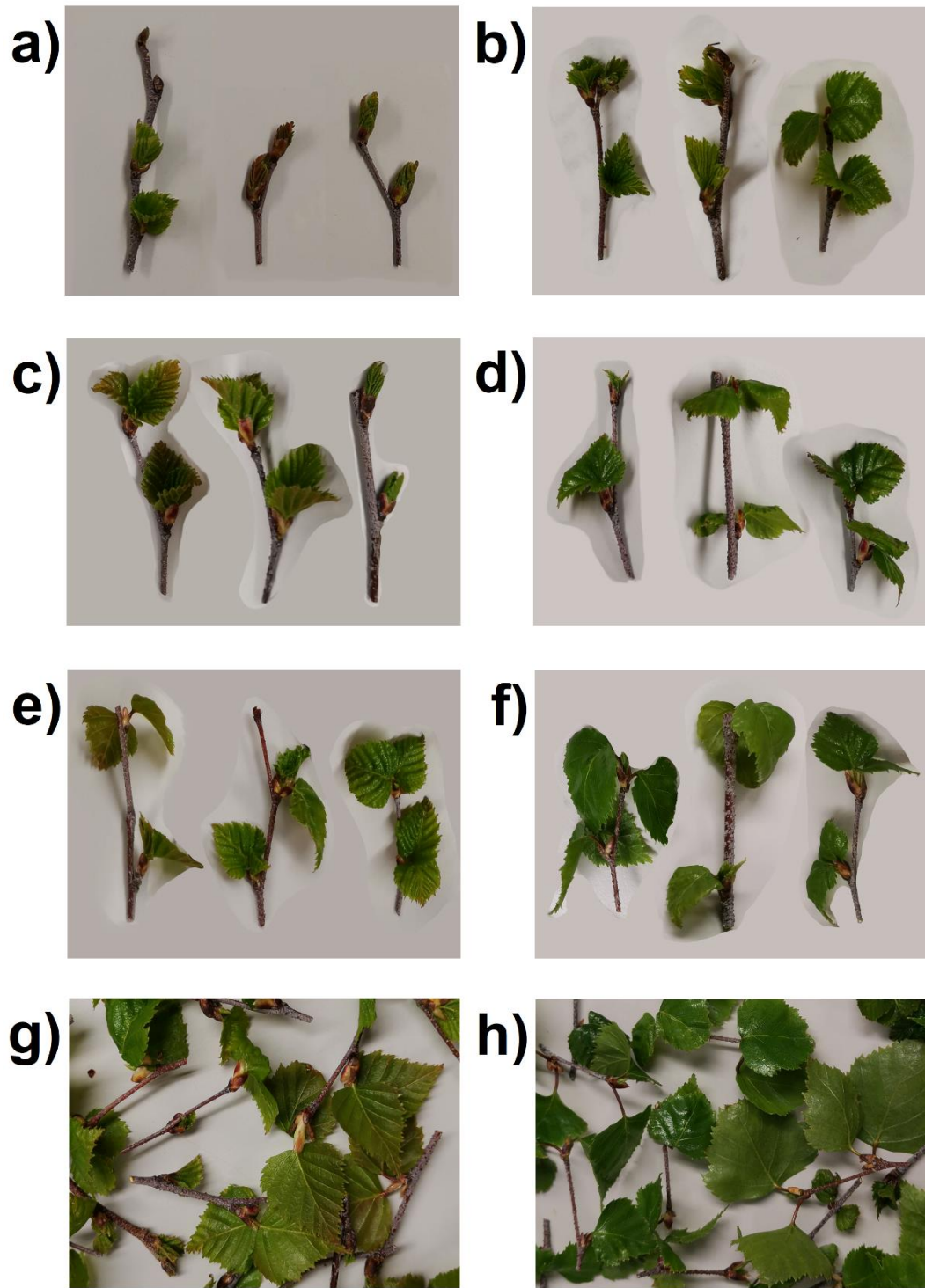
Muuttuja	Muuttujan tyyppi	Testisuure	Vapausasteet	Testisuureen arvo	P-arvo
Käsittely	Kiinteä	F	1; 52,7	0,33	0,57
Sukupuoli	Kiinteä	F	1; 48,51	2,48	0,12
Aloituspäivä	Kiinteä	F	1; 39,9	8,31	0,0063
Poikue	Satunnainen	χ^2	1	0,23	0,32

4. Pohdinta

4.1 Tulosten tarkastelua ja vertailua aiempiin tutkimuksiin

Tulosteni perusteella isäntäkasvin fenologian suhteen sopivaan aikaan (van Asch & Visser 2007; Despland 2018) kuoriutuneiden tunturimittarin toukkien kelpoisuuteen ei enää merkittävästi vaikuta isäntäkasvin myöhemmän kasvukauden fenologia. Aiempi tutkimus tunturimittareilla ja koivuilla on kuitenkin osoittanut, että kasvukauden edessä lehtien vesisisältö pienenee, lehdet kovenevat ja herbivoreille haitallisten yhdisteiden pitoisuudet lehdissä kasvavat (Haukioja 2003). Omat tulokseni puolestaan viittaavat siihen, että tunturimittarin toukille ei koitunut lehtien edistyneestä fenologiasta (Kuva 4 a–h) haittoja, vastoin aiempia tuloksia.

Joissain aiemmissä tutkimuksissa on havaittu, että lehdet, joiden fenologia on edistynyt suhteessa herbivoreihin, ovatkin olleet parempaa ravintoa nuorille toukille kuin lehdet, jotka ovat kehittyneet synkroniassa nuorten toukkien kanssa. Esimerkiksi Sarfraz ym. (2013) havaitsivat laboratorio- ja kenttäkokeissa, että *Malacosoma californicum pluviale* Dyar -karvakehrääjän toukat kehittyivät nopeammin varttuneemmillä punalepän (*Alnus rubra* Bongard) lehdillä. He tulkitsivat, että tämä tarkoittaa sitä, että varttuneemmat lehdet olisivatkin parempaa ravintoa toukille kuin nuoremmat lehdet. Omassa kokeesani en kuitenkaan havainnut eroja toukkien kehityksessä. Tämä tarkoittaisi mahdollisesti sitä, että lehtien edistynyt fenologia myöhemmin kasvukauden aikana ei olisi vahingollista tunturimittarin kelpoisuudelle, mutta siitä ei myöskään olisi hyötyä, toisin kuin Sarfrazin ym. (2013) kokeessa.



Kuva 4. Havainnekuva koivun lehtien vaiheista. Kuvat ovat peräisin toiselta (a ja b), kolmannelta (c ja d), neljänneltä (e ja f) ja viidenneltä (g ja h) ruokintakerralta. Kussakin kuvaparissa vasemmalla on kontrolliryhmän koivujen silmuja (a, c, e, ja g) ja oikealla käsittelyryhmän koivujen silmuja (b, d, f ja h). Kuvassa ei ole mukana silmuja ensimmäiseltä ruokintakerralta, sillä en ollut vielä altistanut käsittelyryhmän koivuja korkeammalle lämpötilalle. Tämän vuoksi lehtien vaihe oli sama, ja se ei olisi voinut vaikuttaa toukkien kasvuun tai kehitykseen.

Schwartzberg ym. (2014) tekivät samansuuntaisia havaintoja kuin Sarfraz ym. (2013) *Malacosoma disstria* -karvakehrääjällä. Heidän mesokosmoskokeessansa sekä ravintokasveja (*Populus tremuloides* Michaux ja *Betula papyrifera* Marshall) että toukkia altistettiin korkeammille lämpötiloille (+1,7 °C ja +3,4 °C suhteessa kontrolliin) simuloimaan lämpenevää ilmastoa. He havaitsivat, että toukat kehittyivät nopeammin lämpimässä, eikä lämpötila vaikuttanut kotelopainoon. Minun kokeessani käsittely ei vaikuttanut kotelopainoon, eikä myöskään koteloitumispäivään toisin kuin Schwartzbergin ym. (2014) kokeessa. Ero Schwartzbergin ym. (2014) ja oman kokeeni tuloksissa saattaa johtua siitä, että heidän kokeessansa myös toukkia, yhdessä ravintokasvien kanssa, altistettiin korkeammille lämpötiloille. Omassa kokeessani vuorostaan altistin ainoastaan käsittelyryhmän toukkien saaman ravinnon korkeammalle lämpötilalle, ja pidin toukat samassa lämpötilassa kontrolliryhmän koivujen kanssa.

Sukupuolten väliset erot kotelopainoissa olivat odotettavissa, sillä monilla hyönteisillä, mukaan lukien tunturimittarilla, naaraat ovat koteloina ja aikuisina koiraita painavampia (Tammaru 1998). Eri poikueiden välillä ei ollut havaittavissa eroja missään mitatuissa vasteissa. Tämä saattaa olla seurausta siitä, että tunturimittarin populaatiot voivat olla geneettisesti homogeenisiä, mikäli ne sijaitsevat maantieteellisesti lähekkäin (Snäll ym. 2004).

4.2 Koivun lehtien ja tunturimittarin toukkien fenologinen synkronia ja vuorovaikutus lämpenevässä ilmastossa

Tulosteni perusteella ilmaston lämpeneminen pohjoisessa 3 °C ei tule vaikuttamaan merkittävästi tunturimittarin toukkien kasvuun tai kehitykseen kasvukauden aikana. Kokeessani ei ollut havaittavissa eroja kuolleisuudessa, eikä myöskään kotelopainoissa, joilla mitataan aikuisten yksilöiden kelpoisuutta. Myöskään toukkien kehitysnopeus ei eronnut huolimatta erilaisesta ravinnosta. On kuitenkin mahdollista, että alkukeväällä nuoret toukat eivät saa ravintoa, mikäli toukkien kuoriutuminen ajoittuu ennen lehtien puhkeamista (van Asch & Visser 2007; Saikkonen ym. 2012; Despland 2018). Hallamittarilla on tehty kokeita (Tikkanen & Julkunen-Tiitto 2003), missä on arvioitu, että mikäli toukat kuoriutuvat aiemmin kuin viisi kalenteripäivää ennen lehtien puhkeamista, tai myöhemmin kuin viisi kalenteripäivää sen jälkeen, niiden kelpoisuus on huomattavasti

alentunut suhteessa lähempänä lehtien puhkeamista kuoriutuneisiin toukkiin. Ennen lehtien puhkeamista kuoriutuvat toukat saattaisivat nälkiintyä ravinnonpuutteen seurauksena, tosin ne pystyisivät elämään ravinnotta muutamia päiviä ja mahdollisesti siirtymään toiseen osaan kasvia, tai kokonaan toiseen kasviin (Tikkanen & Julkunen-Tiitto 2003). He myös havaitsivat, että lehtien puhkeamisen jälkeen kuoriutuvat toukat puolestaan kasvoivat heikommin johtuen muiden muassa puolustusyhdisteiden konsentraatioiden kasvusta lehdissä, lehtien kovenemisestä sekä vesisisällön vähentymisestä.

Tunturimittarin pääasiallisten ravintokasvien, koivujen, lehtien puhkeamisen kuitenkin odotetaan myös aikaistuvan ilmaston lämpenemisen myötä, mikä voisi ylläpitää synkroniaa toukkien kuoriutumisen kanssa. Tosin esimerkiksi van Asch ym. (2007) havaitsivat, että hallamittarin munien kuoriutuminen ja tammen lehtien puhkeaminen eivät etene samaa tahtia ilmaston lämmitessä. Karlssonin ym. (2003) mukaan keväällä yhden celsiusasteen nousu lämpötilassa tarkoittaisi tunturikoivuilla 3–8 päivän aikaistumista lehtien puhkeamisessa. Heidän mukaansa vaikutus ei ole kaikille alueilla samanlainen, vaan lämpenemisen vaikutus lehtien puhkeamiselle riippuisi ympäristöllisistä tekijöistä, kuten alueen korkeudesta. Lämpenemisen seurauksena myös tunturimittarin ravintokasvien fenologia edistyisi, jolloin kasvukauden alussa nälkiintymisen riski pienentyisi. Myös rauduskoivulla (*Betula pendula*) on havaittu aikaistumista lehtien puhkeamisessa siten, että koivujen lehtien puhkeaminen on edistynyt noin kahdella päivällä vuosikymmenessä (Renner & Zohner 2018). Tämä puolestaan saattaisi tarkoittaa sitä, että myöskään Etelä-Suomessa tunturimittarin toukkien nälkiintyminen kasvukauden alussa ei olisi niin todennäköistä. On kuitenkin tärkeää huomata, että lämpötila tai lämpösumma eivät ole ainoita tekijöitä, jotka vaikuttavat lehtien puhkeamiseen koivuilla. Esimerkiksi hieskoivulla (*Betula pubescens*) lehtien puhkeamista ohjailee lämpösumman ja fotoperiodin, eli päivänpituuden, vuorovaikutus (Caffarra ym. 2011a, b). Myös rauduskoivulla fotoperiodi on tärkeä tekijä fenologian säätelyssä (Taulavuori ym. 2017). Ilmaston lämpenemisen seurauksena päivänpituus ei kuitenkaan muutu, jolloin se saattaa rajoittaa lehtien puhkeamisen ajankohtaa. Tämä voisi johtaa siihen, että lehdet puhkeavat vasta munien kuoriutumisen jälkeen, mikä johtaisi tunturimittareilla, sekä muilla keväisillä herbivoreilla, nälkiintymiseen kasvukauden alussa (Saikkonen ym. 2012).

Synkronian palautuminen toukkien kuoriutumisen ja isäntäkasvin lehtien puhkeamisen välille on kuitenkin mahdollista luonnonvalinnan kautta. Van Asch ym. (2007) osoittivat,

että hallamittarin munien kuoriutumisen ajankohdat eroavat yksilöiden välillä, ja tämä ero on ainakin osittain geneettisesti säädeltyä. Lisäksi he kykenivät osoittamaan, että epäsynkronia munien kuoriutumisen ja tammen lehtien puhkeamisen välillä aiheuttaa hallamittarille huomattavan kelpoisuushaitan. Näin ollen he päättelivät, että synkronian palautuminen on mahdollista luonnonvalinnan kautta. Mikäli myös tunturimittarilla munien kuoriutuminen on geneettisesti säädeltyä, kuoriutumisaikajankohdissa on eroja, ja tällä epäsynkronialla on kelpoisuushaittoja, on mahdollista, että tunturimittarin ja sen ravintokasvien välinen synkronia voisi palautua.

Ilmaston lämpeneminen saattaa vaikuttaa eri tavalla tunturimittarin eri populaatioihin. Fält-Nardmann ym. (2016) tutkivat, kuinka suuren lämpösumman eri populaatioista peräisin olevat mittarin toukat tarvitsivat kuoriutuakseen. He havaitsivat, että pohjoisimmista populaatioista peräisin olevat mittarit tarvitsivat keskimäärin pienimmän lämpösumman kuoriutuakseen. Tämä voi olla alkukasvukauden näлкиintymisen kannalta hyvin oleellista, sillä arktisen alueen oletetaan lämpenevän nopeammin kuin muun maailman (Serreze & Francis 2006; Post ym. 2009; IPCC 2014 s. 59–60). Mikäli lehtien puhkeaminen ei edisty koivuilla yhtä nopeasti kuin munien kuoriutuminen tunturimittareilla, voisivat etenkin lajin pohjoiset populaatiot olla uhattuina niiden yksilöiden tarvittaessa pienimmän lämpösumman kuoriutuakseen.

4.3 Tunturimittarin sekä muiden hyönteisten väliset vuorovaikutukset lämpenevässä ilmastossa

Vaikka kokeeni tulokset viittaavat siihen, että pelkkä lämpötilan nousu kasvukauden aikana ei heikentäisi tunturimittareiden kelpoisuutta, on tärkeää huomata, että kokeeni ei ota ravintokasvin lisäksi huomioon muita bioottisia vuorovaikutuksia. Nämä pois jääneet vuorovaikutukset sisältävät esimerkiksi kilpailun sekä loisinnan. Näillä vuorovaikutuksilla voisi kuitenkin olla vaikutusta tunturimittarin tulevaan populaatiodynamiikkaan ravinnon laadun lisäksi.

Ilmaston lämpeneminen saattaa lisätä kilpailua tunturimittarin ja muiden, erityisesti koivun lehtiä syövien, hyönteisten välillä. Etelä-Suomeen on leviämässä muiden muassa lehtinunna (*Lymantria dispar*), joka käyttää ravintonaan muiden muassa koivun lehtiä

lukuisten muiden kasvien lisäksi (Martemyanov ym. 2012; Silvonen ym. 2014, s. 430). Tähän asti lehtinunnan tiedetään aiheuttaneen huomattavia metsätuhoja sekä Uralilla että Latviassa (Silvonen ym. 2014, s. 430). Mikäli tällaiset tuhot toistuisivat myös suomalaisille koivikoille, se voisi heikentää tunturimittareiden kelpoisuutta ainakin sinä vuonna ravinnonpuutteen vuoksi. Heikommalla ravinnolla, tai sen puutteella, voisi olla myös vaikutuksia seuraavaan sukupolveen. Tunturimittareiden kasvuympäristöllä tiedetään olevan joitain sukupolvet ylittäviä vaikutuksia. Esimerkiksi Heisswolf ym. (2009) havaitsivat, että edellisessä sukupolvessa suuri tunturi- ja hallamittareiden tiheys vaikutti negatiivisesti jälkeläistuottoon seuraavassa sukupolvessa. Näin ollen heikompilaatuinen ravinto, tai ravinnon puute, voisi vaikuttaa tuleviin sukupolviin negatiivisesti ilman, että heikommalle ravinnolle altistuneella sukupolvella ilmenisi haittavaikutuksia.

Pohjois-Suomeen vuorostaan on leviämässä kaksi mittarilajia, jotka voisivat kilpailla tunturimittarin kanssa: hallamittari ja ruskamittari, joista tällä hetkellä etenkin ruskamittarin populaation vakiintumista vaikeuttavat kylmät talvet (Ammunét ym. 2012). Tällä hetkellä on kuitenkin varsin hankala arvioida, millaisia vaikutuksia uusilla mahdollisilla kilpailevilla lajeilla olisi tunturimittarin populaatioille pohjoisessa Fennoskandiassa. Ammunét ym. (2014) esittävät ennusteissaan, kuinka hallamittarin leviäminen alueelle voisi johtaa erilaisiin lopputuloksiin lajien populaatiodynamiikoissa. He esittävät, että lajien välinen rinnakkaiselo on mahdollista, mutta on myös mahdollista, että ainakin jokin näistä mittarilajeista kuolee alueellisesti sukupuuttoon. Mikäli kaikki mittarilajit pysyvät alueella, on mahdollista, että niiden populaatiodynamiikka ei muutu, eli se säilyy sykliksenä. On myös mahdollista, että lajien populaatiokoot saavuttavat tasapainotilan nykyisen syklisen populaatiodynamiikan sijaan (Ammunét ym. 2014), mikä muistuttaisi eteläisen Suomen nykyistä tilannetta.

Kilpailun lisäksi tunturimittarin populaatiodynamiikkaan vaikuttaa myös loisinta. Virtanen & Neuvonen (1999) havaitsivat kenttäkokeissa, että lämpimämmillä tutkimusaloilla oli enemmän loisittuja tunturimittarin toukkia kuin viileämmillä tutkimusaloilla. He esittävät syyksi sitä, että matalat lämpötilat voisivat rajoittaa aikaa, jolloin loispistiäiset kykenisivät lentämään ja aktiivisesti etsimään tunturimittarin toukkia. Tämä saattaisi viitata siihen, että ilmaston lämmitessä loisittujen toukkien osuus voisi kasvaa, millä saattaisi olla vaikutuksia lajin populaatioille. Loispistiäisten suuremmalla aktiivisuudella voisi

olla myös vuorovaikutuksia tunturimittarin immuunipuolustuksen kanssa. Lisäksi pohjoisemmas leviävien mittarilajien mukana alueelle saattaa levitä uusia loislajeja, jotka voisivat vaikuttaa tunturimittarin populaatioon yhteisten parasitoidilajien kautta (Amunét ym. 2014). Tähän asti ilmastonmuutoksen vaikutuksista loisten dynamiikkaan on hyvin vähän tutkimusta, mikä olisi sovellettavissa tunturimittariin.

On myös mahdollista, että heikompilaatuinen ravinto voisi vaikuttaa ominaisuuksiin, joita emme mitanneet. Yksi näistä ominaisuuksista voisi olla immuunipuolustuksen kyky kapseloida vierasesineitä, kuten loisten munia. Ravinnonlaadun vaikutuksesta immuunipuolustukseen on jonkin verran aiempaa tutkimusta, mutta sen tulokset eivät ole selkeitä. Joissain tutkimuksissa on osoitettu, että huonommalla ravinnolla kasvaneet toukat kykenivät paremmin kapseloimaan vierasesineitä (Klemola ym. 2007). Tosin myös vastakkaisia tuloksia on saatu, eli parempilaatuisella ravinnolla kasvaneet yksilöt kykenivät paremmin kapseloimaan vierasesineitä (Klemola ym. 2008). Yhtä kaikki, tämä ero oli varsin pieni luonnossa, minkä vuoksi ravinnonlaadun vaikutus populaatiotasolla liepee vähäinen (Klemola ym. 2008). Tämä tarkoittaisi sitä, että vaikka ilmasto lämpenisikin ja heikentäisi koivun ravintoarvoa tunturimittareille, sillä ei välttämättä olisi vaikutusta tunturimittarin populaatiodynamiikkaan, ainakaan heikentyneen immuunipuolustuksen kautta.

Jactel ym. (2019) kuitenkin toteavat, että ilmastonmuutoksen vaikutuksia hyönteisten populaatioille on toistaiseksi hyvin hankala arvioida johtuen monimutkaisista vuorovaikutuksista abioottisten ja bioottisten tekijöiden välillä.

4.4 Pohdintaa koeasetelmasta ja mahdollisuuksia tuleville tutkimuksille

Koeasetelmani vastasi Etelä-Suomea niin lämpötilan kuin ravintokasvilajinkin (rauduskoivu) osalta. Lisäksi kaikki kokeessa käyttämäni tunturimittarin munat oli kerätty Etelä-Suomesta. Tämä saattaa rajoittaa tulosteni yleistettävyyttä, mutta koeasetelmani kuitenkin vastasi Etelä-Suomen olosuhteita, ja antoi edustavaa ja yleistettävää tietoa tunturimittaripopulaatioiden tulevaisuudesta eteläisessä Suomessa. Vastaavanlaisen kokeen toteuttaminen pohjoisen Fennoskandian olosuhteilla voisi tarjota tietoa tunturimittarin menestymisestä sillä alueella ilmaston lämmitessä.

Kokeessa käyttämäni 3 °C ero oli varsin maltillinen, sillä tämä ero mahtuu havaitun lämpötilavaihtelun piiriin (Ilmatieteen laitos 2020). Pidän sitä kuitenkin perusteltuna, sillä se huomioi hyvin eri lämpenemisskenaariot pohjoisilla alueilla (kts. 2.2). Toinen lämpötiloihin liittyvä huomio koeasetelmani tarkastelussa on se, että säätelykaapeissa oli sama lämpötila koko kokeen, eli noin kahden kuukauden, ajan. Tämä ei vastaa luonnon oloja, mutta koska toukkia pidettiin samassa säätelykaapissa, tämä lämpötilan vakiona pysyminen todennäköisesti vaikutti niihin samalla tavalla. Näin ollen en pidä todennäköisenä, että lämpötilan pysyminen vakiona olisi vaikuttanut kokeeni johtopäätöksiin. Koeasetelmaani voisi kehittää paremmaksi manipuloimalla samanaikaisesti sekä toukkien että ravintokasvien kehitystä, sillä tässä kokeessa edistin vain ravintokasvien fenologiaa. Kokeeni ei myöskään ota huomioon sään ääri-ilmiöitä, kuten hellejaksoja tai pitkittyneitä kuivia ajanjaksoja, joiden odotetaan yleistyvän ilmastonmuutoksen myötä (Post ym. 2009). Näillä poikkeuksellisilla ilmiöillä voi olla merkittävää vaikutusta tunturimittarin toukille etenkin, mikäli poikkeuksellisen lämpimät jaksot ajoittuvat hetkeen, jolloin toukat ovat juuri kuoriutumassa (van Asch & Visser 2007; Despland 2018).

Oletin, että nopeammin kehittyneet käsittelyryhmän lehdet olisivat olleet huonompaa ravintoa tunturimittarin toukille, sillä useat koivuilla tehdyt tutkimukset (Haukioja 2003; Riipi ym. 2004) ovat osoittaneet, että koivuilla puolustusyhdisteiden pitoisuudet kasvavat kasvukauden myötä vesisisällön vastaavasti vähentyessä (Haukioja 2003). Nämä tutkimukset (Haukioja 2003; Riipi ym. 2004) ovat kuitenkin tehty luonnossa kasvaneilla koivuilla, mutta omassa kokeessani käyttämäni koivut pidettiin säätelykaapeissa laboratorio-olosuhteissa lehtien puhkeamisesta alkaen. Cole (1994) havaitsi, että joidenkin kasvihuoneissa kasvatettujen kaalikasvien (*Brassicaceae*) glukosinolaattipitoisuudet olivat vain noin kymmenesosan siitä mitä kenttäolosuhteissa kasvaneiden kasvien. Tätä ilmiötä ei tietääkseni ole tutkittu koivuilla, mutta on mahdollista, että myös koivujen tapauksessa puolustusyhdisteiden (Haukioja 2003; Riipi ym. 2004) pitoisuudet saattaisivat olla laboratorio-olosuhteissa pienempiä kuin luonnossa, Colen (1994) havaintojen mukaisesti. Tämä ilmiö voisi osaltaan selittää sen, miksi käsittely- ja kontrolliryhmien välillä ei ollut eroja kuolleisuudessa, kotelopainoissa tai koteloitumispäivissä.

Monissa aiemmissa tunturimittareilla toteutetuissa tutkimuksissa on ollut varsin suuria otoskokoja verrattuna oman kokeeni otoskeroon. Esimerkiksi Haukioja ym. (2002), jotka

tutkivat lehden iän vaikutusta tunturimittarin kasvuun ja kehitykseen, käyttivät kokeessaan yli 200 toukkaa. Myös muissa kokeissa, joissa on tutkittu lehtien fenologian vaikutusta lehtiä syövien herbivorien kasvuun ja kehitykseen, on tyypillisesti käytetty varsin suuria otoskokoja. Esimerkiksi Sarfrazin ym. (2013) kokeessa oli alussa yli 1 000 toukkaa.

Kokeeni tulokset viittaavat siihen, että tunturimittarin toukat eivät kärsi lehtien edistyneestä fenologiasta tarkasteleman lämpötilaeron rajoissa. Mikäli olisin kerännyt lehdistä näytteitä, ja saanut niistä kemiallista aineistoa, olisin voinut tehdä päätelmiä siitä, kuinka erilaista kontrolli- ja käsittelyryhmien saama ravinto kokeessani oli. Tällä hetkellä on mahdollista, ettei ryhmien saama ravinto ollut merkittävästi erilaista, ja tämä voisi osaltaan selittää sitä, miksi en havainnut eroja missään mittaamissani vasteissa. Tosin käsittelyryhmän koivujen fenologia oli silminnähden edistynyt suhteessa kontrolliryhmän koivuihin (Kuva 4 a–h), mikä tukisi päätelmää, että käsittelyryhmän tunturimittarin toukat eivät kärsineet lehtien edistyneestä fenologiasta. Lisäksi Haukioja ym. (2002) havaitsivat, että neljännen toukkavaiheen tunturimittarit kasvoivat yhtä nopeasti nuorilla ja synkroniassa olevilla lehdillä, mutta niiden kasvu heikkeni selvästi varttuneemmilla lehdillä. Tämä voisi viitata jonkinlaiseen kynnyksarvoon lehtien kehityksessä. Tämä kynnyksarvo voisi tarkoittaa sitä, että toukkien kasvu ei aluksi heikkene olennaisesti, mutta lehtien vaiheen ollessa tarpeeksi pitkällä, tunturimittarin toukat eivät enää kykene käyttämään niitä ravinnokseen. Koska kokeessa käyttämäni lämpötilaero oli varsin maltillinen, on mahdollista, että tämä kynnyksarvo ei ylittynyt.

Mikäli olisin seurannut toukkien kehitystä kokeen aikana, esimerkiksi määrittämällä niiden suhteellisen kasvunopeuden tai punnitsemalla toukat kokeen aikana, olisin voinut saada lisää tietoa siitä, oliko toukkien kehityksessä eroja, jotka eivät kuitenkaan olleet havaittavissa lopullisessa kotelopainossa. Tämä tieto voisi olla arvokasta, mikäli epäsynkroniakäsittely olisi vaikuttanut esimerkiksi juuri nuoriin toukkiin ja näiden kehitykseen.

Sukupolvet ylittävien vaikutusten tutkiminen tunturimittarilla voisi tarjota uuden näkökulman synkronian merkitykseen, sillä lajin nuoret toukat ovat riippuvaisia alkukevään synkroniasta (van Asch & Visser 2007; Despland 2018) ja laji tuottaa vain yhden sukupolven vuodessa. Sukupolvet ylittävistä vaikutuksista tunturimittarilla ei myöskään ole juurikaan aiempaa tutkimusta. Myös tutkimukset muilla lajeilla ovat oleellisia, jotta

synkronian merkityksestä kasvukauden aikana saadaan kattavasti tietoa ennen lopullista johtopäätösten tekemistä.

Yhteenveto

Tulokseni viittaavat siihen, että mikäli tunturimittarin toukat kuoriutuvat synkroniassa ravintokasvinsa lehtien puhkeamisen kanssa, ei ravintokasvin nopeutunut kehitys enää myöhemmin kasvukauden aikana vaikuta niiden kelpoisuuteen negatiivisesti. Havainto oli hypoteesieni vastainen, sillä oletin nopeammin kehittyneen ravinnon vaikuttavan negatiivisesti tunturimittareiden kasvuun tai kehitykseen. Tämä tulos antaa uuden näkökulman siihen, kuinka organismit voivat ollakin odotettua vastustuskykyisempiä lämpötilan noususta aiheutuville muutoksille, ainakin tarkasteleman lämpötilavaihtelun rajoissa. Ilmaston lämpenemisen vaikutuksista kasvinsyöjien menestykseen on mahdollista tehdä vielä huomattavasti jatkotutkimuksia eri lämpötiloilla, muilla lajeilla, erilaisilla asetelmilla sekä mittaamalla eri vasteita kuten sukupolvet ylittäviä vaikutuksia.

Kiitokset

Haluan kiittää ohjaajiani Miika Laihosta sekä Kari Saikkosta asiantuntevasta ohjauksesta tutkielmani teon eri vaiheissa. Erityisesti haluan kiittää myös Tommi Anderssonia, jonka asiantuntemus ja kokemus hyönteisten kasvattamisessa olivat korvaamaton apu kokeen toteuttamisessa. Lisäksi Tero Klemola auttoi minua tilastollisiin analyyseihin sekä tulosten raportointiin liittyvissä kysymyksissä. Haluan kiittää myös opiskelutoveriani Aleksi Elovaaraa tutkielmani käsikirjoituksen kommentoinnista.

Viitteet

Ammunét T, Kaukoranta T, Saikkonen K, Repo T, Klemola T (2012). Invading and resident defoliators in a changing climate: cold tolerance and predictions concerning extreme winter cold as a range-limiting factor. *Ecological Entomology* **37**: 212–220.

Ammunét T, Klemola T, Parvinen K (2014). Consequences of asymmetric competition between resident and invasive defoliators: A novel empirically based modelling approach. *Theoretical Population Biology* **92**: 107–117.

Babst F, Esper J, Parlow E (2010). Landsat TM/ETM plus and tree-ring based assessment of spatiotemporal patterns of the autumnal moth (*Epirrita autumnata*) in northernmost Fennoscandia. *Remote Sensing of Environment* **114**: 637–646.

Bale JS, Masters GJ, Hodkinson ID, Awmack C, Bezemer TM, Brown VK, Butterfield J, Buse A, Coulson JC, Farrar J, Good JEG, Harrington R, Hartley S, Jones TH, Lindroth RL, Press MC, Symrnioudis I, Watt AD, Whittaker JB (2002). Herbivory in global climate change research: Direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* **8**: 1–16.

Barnekow L (1999). Holocene tree-line dynamics and inferred climatic changes in the Abisko area, northern Sweden, based on macrofossil and pollen records. *Holocene* **9**: 253–265.

Bokhorst S, Phoenix GK, Berg MP, Callaghan TV, Kirby-Lambert C, Bjerke JW (2015). Climatic and biotic extreme events moderate long-term responses of above- and below-ground sub-Arctic heathland communities to climate change. *Global Change Biology* **21**: 4063–4075.

Caffarra A, Donnelly A, Chuine I, Jones MB (2011 a). Modelling the timing of *Betula pubescens* budburst. I. Temperature and photoperiod: a conceptual model. *Climate Research* **46**: 147–157.

Caffarra A, Donnelly A, Chuine I (2011 b). Modelling the timing of *Betula pubescens* budburst. II. Integrating complex effects of photoperiod into process-based models. *Climate Research* **46**: 159–170.

Cohen J, Screen JA, Furtado JC, Barlow M, Whittleston D, Coumou D, Francis J, Dethloff K, Entekhabi D, Overland J, Jones J (2014). Recent Arctic amplification and extreme mid-latitude weather. *Nature Geoscience* **7**: 627–637.

Cole RA (1994). Locating a resistance mechanism to the cabbage aphid in two wild Brassicas. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **71**: 23–31.

- Daniel CJ, Myers JH (1995). Climate and outbreaks of the forest tent caterpillar. *Ecography* **18**: 353–362.
- Despland E (2018). Effects of phenological synchronization on caterpillar early-instar survival under a changing climate. *Canadian Journal of Forest Research* **48**: 247–254.
- Dirzo R, Young HS, Galetti M, Ceballos G, Isaac NJB, Collen B (2014). Defaunation in the Anthropocene. *Science* **345**: 401–406.
- Feeny P (1970). Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* **51**: 565–581.
- Fält-Nardmann J, Klemola T, Roth M, Ruohomäki K, Saikkonen K (2016). Northern geometrid forest pests (Lepidoptera: Geometridae) hatch at lower temperatures than their southern conspecifics: Implications of climate change. *European Journal of Entomology* **113**: 337–343.
- Hagen SB, Jepsen JU, Ims RA, Yoccoz NG (2007). Shifting altitudinal distribution of outbreak zones of winter moth *Operophtera brumata* in sub-Arctic birch forest: a response to recent climate warming? *Ecography* **30**: 299–307.
- Haukioja E, Ossipov V, Lempa K (2002). Interactive effects of leaf maturation and phenolics on consumption and growth of a geometrid moth. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **104**: 125–136.
- Haukioja E (2003). Putting the insect into the birch-insect interaction. *Oecologia* **136**: 161–168.
- Heisswolf A, Klemola T, Andersson T, Ruohomäki K (2009). Shifting body weight-fecundity relationship in a capital breeder: maternal effects on egg numbers of the autumnal moth under field conditions. *Bulletin of Entomological Research* **99**: 73–81.
- Hämet-Ahti L (1998). Koivukasvit – Betulaceae. Teoksessa: *Retkeilykasvio* (Hämet-Ahti L, Suominen J, Ulvinen T, Uotila P, toim.), s. 98–101. Luonnontieteellinen keskusmuseo, Kasvimuseo, Helsinki.
- Ilmatieteen laitos (2020). Ilmatieteen laitoksen avoin data ja lähdekoodi. <<https://www.ilmatieteenlaitos.fi/avoin-data>> [Luettu 29.4.2020].

IPCC (2014). *Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. IPCC, Geneva.

Jactel H, Koricheva J, Castagneyrol B (2019). Responses of forest insect pests to climate change: not so simple. *Current Opinion in Insect Science* **35**: 103–108.

Jepsen JU, Hagen SB, Ims RA, Yoccoz NG (2008). Climate change and outbreaks of the geometrids *Operophtera brumata* and *Epirrita autumnata* in Subarctic birch forest: evidence of a recent outbreak range expansion. *Journal of Animal Ecology* **77**: 257–264.

Jepsen JU, Kapari L, Hagen SB, Schott T, Vindstad OPL, Nilssen AC, Ims RA (2011). Rapid northwards expansion of a forest insect pest attributed to spring phenology matching with sub-Arctic birch. *Global Change Biology* **17**: 2071–2083.

Karlsen SR, Jepsen JU, Odland A, Ims RA, Elvebakk A (2013). Outbreaks by canopy-feeding geometrid moth cause state-dependent shifts in understory plant communities. *Oecologia* **173**: 859–870.

Karlsson PS, Bylund H, Neuvonen S, Heino S, Tjus M (2003). Climatic response of budburst in the mountain birch at two areas in northern Fennoscandia and possible responses to global change. *Ecography* **26**: 617–625.

Kaukonen M, Ruotsalainen AL, Wäli PR, Männistö MK, Setälä H, Saravesi K, Huusko K, Markkola A (2013). Moth herbivory enhances resource turnover in Subarctic mountain birch forests? *Ecology* **94**: 267–272.

Klemola N, Klemola T, Rantala MJ, Ruuhola T (2007). Natural host-plant quality affects immune defence of an insect herbivore. *Entomologia Experimentalis et Applicata* **123**: 167–176.

Klemola N, Kapari L, Klemola T (2008). Host plant quality and defence against parasitoids: no relationship between levels of parasitism and a geometrid defoliator immunoassay. *Oikos* **117**: 926–934.

Koivusaari P, Pohjanen J, Wäli PR, Ahonen SHK, Saravesi K, Markkola AM, Haapala K, Suokas M, Koskimäki JJ, Tejesvi MV, Pirttilä AM (2018). Different endophyte communities colonize buds of sprouts compared with mature trees of mountain birch recovered from moth herbivory. *Tree Physiology* **38**: 1437–1444.

Kullman L (1991). Structural-change in a sub-alpine birch woodland in North Sweden during the past century. *Journal of Biogeography* **18**: 53–62.

Lahtinen M, Salminen JP, Kapari L, Lempa K, Ossipov V, Sinkkonen J, Valkama E, Haukioja E, Pihlaja K (2005). Defensive effect of surface flavonoid aglycones of *Betula pubescens* leaves against first instar *Epirrita autumnata* larvae. *Journal of Chemical Ecology* **30**: 2257–2268.

Li T, Holst T, Michelsen A, Rinnan R (2019). Amplification of plant volatile defence against insect herbivory in a warming Arctic tundra. *Nature Plants* **5**: 568–574.

Martemyanov VV, Dubovskiy IM, Belousova IA, Pavlushin SV, Domrachev DV, Rantala MJ, Salminen JP, Bakhvalov SA, Glupov VV (2012). Rapid induced resistance of silver birch affects both innate immunity and performance of gypsy moths: the role of plant chemical defenses. *Arthropod-Plant Interactions* **6**: 507–518.

Myers JH, Cory JS (2013). Population cycles in forest Lepidoptera revisited. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **44**: 565–592.

Ossipov V, Klemola T, Ruohomäki K, Salminen JP (2014). Effects of three years' increase in density of the geometrid *Epirrita autumnata* on the change in metabolome of mountain birch trees (*Betula pubescens* ssp *czerepanovii*). *Chemoecology* **24**: 201–214.

Parker TC, Sadowsky J, Dunleavy H, Subke JA, Frey SD, Wookey PA (2017). Slowed biogeochemical cycling in sub-Arctic birch forest linked to reduced mycorrhizal growth and community change after a defoliation event. *Ecosystems* **20**: 316–330.

Pascual D, Åkerman J, Becher M, Callaghan TV, Christensen TR, Dorrepaal E, Emanuelsson U, Giesler R, Hammarlund D, Hanna E, Hofgaard A, Jin H, Johansson C, Jonasson C, Klaminder J, Karlsson J, Lundin E, Michelsen A, Olefeldt D, Persson A, Phoenix GK, Raczowska Z, Rinnan R, Strom L, Tang J, Varner RK, Wookey P, Johansson M (2020). The

missing pieces for better future predictions in Subarctic ecosystems: A Torneträsk case study. *Ambio* **50**: 375–392.

Peterson NA, Nilssen AC (1996). Nonlinear temperature-dependent development of autumnal moth pupae, *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae). *Environmental Entomology* **25**: 147–154.

Post E, Forchhammer MC, Bret-Harte MS, Callaghan TV, Christensen TR, Elberling B, Fox AD, Gilg O, Hik DS, Høye TT, Ims RA, Jeppesen E, Klein DR, Madsen J, McGuire AD, Rysgaard S, Schindler DE, Stirling I, Tamstorf MP, Tyler NJC, van der Wal R, Welker J, Wookey PA, Schmidt NM, Aastrup P (2009). Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change. *Science* **325**: 1355–1358.

Renner SS, Zohner CM (2018). Climate change and phenological mismatch in trophic interactions among plants, insects, and vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **49**: 165–182.

Riipi M, Haukioja E, Lempa K, Ossipov V, Ossipova S, Pihlaja K (2004). Ranking of individual mountain birch trees in terms of leaf chemistry: seasonal and annual variation. *Chemoecology* **14**: 31–43.

Ruohomäki K, Tanhuanpää M, Ayres MP, Kaitaniemi P, Tammaru T, Haukioja E (2000). Causes of cyclicity of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera, Geometridae): grandiose theory and tedious practice. *Population Ecology* **42**: 211–223.

Saikkonen K, Taulavuori K, Hyvönen T, Gundel PE, Hamilton CE, Vänninen I, Nissinen A, Helander M (2012). Climate change-driven species' range shifts filtered by photoperiodism. *Nature Climate Change* **2**: 239–242.

Saravesi K, Aikio S, Wäli PR, Ruotsalainen AL, Kaukonen M, Huusko K, Suokas M, Brown SP, Jumpponen A, Tuomi J, Markkola A (2015). Moth outbreaks alter root-associated fungal communities in Subarctic mountain birch forests. *Microbial Ecology* **69**: 788–797.

Sarfraz RM, Kharouba HM, Myers JH (2013). Tent caterpillars are robust to variation in leaf phenology and quality in two thermal environments. *Bulletin of Entomological Research* **103**: 522–529.

- Schwartzberg EG, Jamieson MA, Raffa KF, Reich PB, Montgomery RA, Lindroth RL (2014). Simulated climate warming alters phenological synchrony between an outbreak insect herbivore and host trees. *Oecologia* **175**: 1041–1049.
- Serreze MC, Francis JA (2006). The Arctic amplification debate. *Climatic Change* **76**: 241–264.
- Silvonen K, Top-Jensen M, Fibiger M (2014). *Suomen päivä- ja yöperhoset – maastokäsikirja*. Bugbook Publishing, Østermarie.
- Snäll N, Huoponen K, Saloniemi I, Savontaus M, Ruohomäki K (2004). Dispersal of females and differentiation between populations of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae) inferred from variation in mitochondrial DNA. *European Journal of Entomology* **101**: 495–502.
- Stark S, Väisänen M, Yläne H, Julkunen-Tiitto R, Martz F (2015). Decreased phenolic defence in dwarf birch (*Betula nana*) after warming in Subarctic tundra. *Polar Biology* **38**: 1993–2005.
- Stenseth NC, Mysterud A (2002). Climate, changing phenology, and other life history and traits: Nonlinearity and match-mismatch to the environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **99**: 13379–13381.
- Svensson BM, Carlsson BA, Melillo JM (2019). Changes in species abundance after seven years of elevated atmospheric CO₂ and warming in a Subarctic birch forest understorey, as modified by rodent and moth outbreaks. *PeerJ* **6**: artikkeli 4843.
- Tammaru T, Ruohomäki K, Saikkonen K (1996). Components of male fitness in relation to body size in *Epirrita autumnata* (Lepidoptera, Geometridae). *Ecological Entomology* **21**: 185–192.
- Tammaru T (1998). Determination of adult size in a folivorous moth: constraints at instar level? *Ecological Entomology* **23**: 80–89.
- Tammaru T, Esperk T, Castellanos I (2002). No evidence for costs of being large in females of *Orgyia* spp. (Lepidoptera, Lymantriidae): larger is always better. *Oecologia* **133**: 430–438.

- Tanhuanpää M, Ruohomäki K, Kaitaniemi P, Klemola T (1999). Different impact of pupal predation on populations of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera; Geometridae) within and outside the outbreak range. *Journal of Animal Ecology* **68**: 562–570.
- Tanhuanpää M, Ruohomäki, Uusipaikka E (2001). High larval predation rate in non-out-breaking populations of a geometrid moth. *Ecology* **82**: 281–289.
- Taulavuori K, Taulavuori E, Saravesi K, Jylänki T, Kainulainen A, Pajala J, Markkola A, Suominen O, Saikkonen K (2017). Competitive success of southern populations of *Betula pendula* and *Sorbus aucuparia* under simulated southern climate experiment in the Subarctic. *Ecology and Evolution* **7**: 4507–4517.
- Tenow O, Bylund H (2000). Recovery of a *Betula pubescens* forest in northern Sweden after severe defoliation by *Epirrita autumnata*. *Journal of Vegetation Science* **11**: 855–862.
- Tikkanen OP, Julkunen-Tiitto R (2003). Phenological variation as protection against defoliating insects: the case of *Quercus robur* and *Operophtera brumata*. *Oecologia* **136**: 244–251.
- Valkama E, Koricheva J, Salminen JP, Helander M, Saloniemi I, Saikkonen K, Pihlaja K (2005). Leaf surface traits: overlooked determinants of birch resistance to herbivores and foliar micro-fungi? *Trees – Structure and Function* **19**: 191–197.
- Van Asch M, van Tienderen PH, Holleman LJM, Visser ME (2007). Predicting adaptation of phenology in response to climate change, an insect herbivore example. *Global Change Biology* **13**: 1596–1604.
- Van Asch M, Visser ME (2007). Phenology of forest caterpillars and their host trees: The importance of synchrony. *Annual Review of Entomology* **52**: 37–55.
- Van Bogaert R, Jonasson C, De Dapper M, Callaghan TV (2010). Range expansion of thermophilic aspen (*Populus tremula* L.) in the Swedish Subarctic. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **42**: 362–375.

Vindstad OPL, Schott T, Hagen SB, Jepsen JU, Kapari L, Ims RA (2013). How rapidly do invasive birch forest geometrids recruit larval parasitoids? Insights from comparison with a sympatric native geometrid. *Biological Invasions* **15**: 1573–1589.

Vindstad OPL, Jepsen JU, Ek M, Pepi A, Ims RA (2019). Can novel pest outbreaks drive ecosystem transitions in northern-boreal birch forest? *Journal of Ecology* **107**: 1141–1153.

Virtanen R, Clark AT, den Herder M, Roininen H (2020). Dynamic effects of insect herbivory and climate on tundra shrub growth: Roles of browsing and ramet age. *Journal of Ecology* **109**: 1250–1262.

Virtanen T, Neuvonen S, Nikula A (1998). Modelling topoclimatic patterns of egg mortality of *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae) with a Geographical Information System: predictions for current climate and warmer climate scenarios. *Journal of Applied Ecology* **35**: 311–322.

Virtanen T, Neuvonen S (1999). Performance of moth larvae on birch in relation to altitude, climate, host quality and parasitoids. *Oecologia* **120**: 92–101.

Visser ME, Holleman LJM (2001). Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society B – Biological Sciences* **268**: 289–294.

Yang SY, Ruuhola T, Haviola S, Rantala MJ (2007). Temperature as a modifier of plant-herbivore interaction. *Journal of Chemical Ecology* **33**: 463–475.