

**TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
ENTOMOLOOGIA ÕPPETOOL**

Aigi Margus

KLIIMA SOOJENEMISE MÕJU LIBLIKATE KEHASUURUSELE

Magistritöö keskkonnatehnoloogias
Juhendajad: Tiit Teder ja Helen Vellau

TARTU 2014

Sisukord

1	Sissejuhatus	3
2	Kirjanduse ülevaade	5
2.1	Kliima soojenemine	5
2.2	Kliima soojenemise mõju putukapopulatsioonidele.....	6
2.3	Temperatuuri mõju putukate kehasuurusele.....	7
2.3.1	Temperatuuri-suuruse reegel	7
2.3.2	Bergmanni reegel.....	10
3	Materjal ja metoodika.....	15
3.1	Uuritud liigid	15
3.2	Röövikuaja arvutamine.....	16
3.3	Andmed temperatuuri kohta	18
4	Tulemused	20
5	Arutelu.....	25
6	Kokkuvõte	28
7	<i>Summary</i>	29
	Tänuavaldused.....	30
	Kasutatud kirjandus.....	31
	Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks.	36

1 Sissejuhatus

Kliima soojenemine on tänapäeval väga aktuaalne teema, mille all mõeldakse eeskätt globaalse temperatuuri kõrvalekaldeid pikema aja keskmisest. Suurimaid muutuseid temperatuuris on täheldatud just põhjapoolkeral. Keskmiselt ennustatakse selle sajandi lõpuks 2 - 5 °C kliima soojenemist (IPCC, 2013). Kliima soojenemise mõju ökoloogilistele muustritele ja protsessidele ulatub organismi tasandist ökosüsteemi tasandini (O'Connor *et al.*, 2012). Sõltuvalt taksonist võib mõju tugevus varieeruda alates märkamatust kuni suurte muutusteni (Parmesan, 2006). On arvatud, et eriti tugevasti on kliima soojenemisest mõjutatud ektotermid organismid, kes moodustavad ca 99 % liikidest (Atkinson & Sibly, 1997; Ohlberger, 2013). On näidatud, et kliimamuutused põhjustavad olulisi muutusi organismide levikus, fenoloogias, arvukuses, populatsioonide struktuuris ja dünaamikas. Peamiste kliima soojenemise tagajärgedena on näidatud eelkõige muutusi fenoloogias ja levikus. Fenoloogia poole pealt on täheldatud muutusi nii putukaliikide lennuaegades kui ka põlvkondade arvu suurenemist aasta jooksul (Altermatt, 2010a). Leviku poole pealt on kliima soojenemise tagajärjel paljude liikide levila laienenud olulisel määral põhja poole (Parmesan, 1996; Parmesan *et al.*, 1999; Parmesan & Yohe, 2003).

Viimasel ajal on kolmanda üldise kliima soojenemise tagajärjena esile tõstetud eeldatavaid muutusi loomade (nii ekto- kui endotermide) kehasuuruses (Atkinson, 1994; Gardner *et al.*, 2011). Nimelt on laboritingimustes läbiviidud katsete põhjal näidatud, et valdav enamik liike kasvab madalatel temperatuuridel suuremaks kui kõrgematel temperatuuridel (temperatuuri-suuruse reegel; Atkinson, 1994). Sellest võiks eeldada, et ka looduses peaks kliima soojenemine kaasa tooma sarnaseid tagajärgi. Paraku on enamasti laborikatseid teinud olulisi mõõndusi realistlikkuse arvel. Erinevalt fluktureeruvatest temperatuuridest looduslikus keskkonnas on laborikatsetes kasutatud enamasti konstantseid temperatuure. Seosed on sageli dokumenteeritud väga laia temperatuurivahemikku uurides (≥ 10 °C) (Atkinson, 1994) või on võrreldud vaid kahekolme erineva konstantse temperatuuri juures kasvatatud isendeid (Kingsolver & Huey, 2008). Ka on katsed teostatud lihtsates keskkondades, kus putukatel puudub praktiliselt võimalus käitumuslikult temperatuuri reguleerida, näiteks varjudes otsese päikesepaiste korral toidutaime lehe alla. Liiatigi on paljude putukaliikide vastsed öise toitumisaktiivsusega, mil temperatuur on oluliselt madalam. Temperatuuri mõju

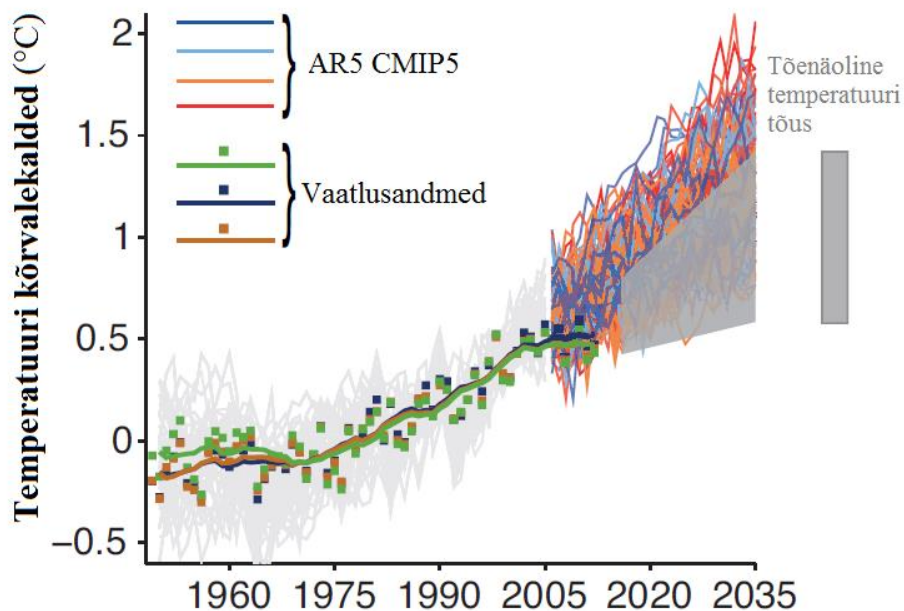
ektotermidele looduslikes keskkondades on seevastu vähe uuritud (vt ühe vähese erandliku näitena Musolin *et al.*, 2009). Looduslike uurimuste puudumist kompenseerib mingil määral Bergmanni reegel, mille järgi on isendid soojemas kliimas väiksemad kui jahedamas kliimas (Bergmann, 1847; Blanckenhorn & Demont, 2004; Teplitsky & Millien, 2014). Samas ei ole selge, kuivõrd Bergmanni reegluga kooskõlalised muustrid on põhjustatud samade mehhanismide poolt kui temperatuuri-suuruse reegel.

Käesolevas töös uurisin temperatuuri mõju ektotermide kehasuurusele looduslikes tingimustes. Selleks analüüsisin putukate kehasuuruse aastatevahelist varieeruvust sõltuvalt aastatevahelistest temperatuurierinevustest kasvuperioodil. Töös on analüüsimiseks valitud üheksa erineva liblikaliigi esindajad kokku neljast erinevast sugukonnast (*Drepanidae*, *Geometridae*, *Lasiocampidae* ja *Notodontidae*). Isendid püüti loodusest 5 aasta jooksul pikaajalise ööliblikate seire (Eesti Riiklik Keskkonnaseire Programm) käigus. Liigid ise esindavad erineva elukäigutunnustega ja erineva lennuajaga (maist-novembrini) liike. Liikide hulgas on erineva kehasuuruse, sugulise dimorfismi, fenoloogiaga ja erinevatel toidutaimedel kasvavaid liike. Hindasin, kas looduses esineb aastatevahelisi erinevusi putukate kehasuuruses ning kas aastatevahelised erinevused kehasuuruses võiksid olla seletatavad kasvuperioodil kogetud temperatuuridega.

2 Kirjanduse ülevaade

2.1 Kliima soojenemine

Kliima soojenemise all mõeldakse peamiselt muutuseid globaalses temperatuuris (Trenberth *et al.*, 2007), mis ilmnevad statistiliste keskmiste muutumisel pikema perioodi jooksul. Seda võivad mõjutada nii erinevad looduslikud protsessid nagu vulkaaniline tegevus või muutused päikese aktiivsuses, kui ka inimeste poolt õhku paisatud kasvuhoonegaaside hulk. Viimase sajandi jooksul on globaalne temperatuur tõusnud umbes 0,85 °C (IPCC, 2013). Ookeanid on soojenenud alates 1979. aastast umbes 0,4 °C ja mandriline kliima 0,7 °C, eriti on täheldatud muutuseid põhjapoolkeral. Kuna süsihappegaasi (CO₂) kontsentratsioonid on suurenenud samal ajal 30 % võrra (IPCC, 2007) ja nende kontsentratsioon atmosfääris tõuseb jätkuvalt, siis tulevikuprognosid ennustavad lisaks vähemalt 1-3 kraadist tõusu järgmise paarikümne aasta jooksul (joonis 1) ja kuni 2-5 kraadist globaalse temperatuuri tõusu, sõltuvalt stsenaariumist, aastaks 2100 (IPCC, 2013). Sealjuures ennustatakse suuremat temperatuuri tõusu parasvöötme aladel ja vähem troopikas.



Joonis 1. Globaalse temperatuuri muutumise prognoosid. Tulevikustsenaariumide prognoosimiseks on kasutatud vaatlusandmeid. Tõenäoline temperatuuri tõus aastaks 2035 on tähistatud halli alaga (IPCC, 2013).

Lisaks keskmise temperatuuri tõusule, prognoositakse maksimumtemperatuuride kasvu. Mudelid ennustavad maksimumilähedaste temperatuuride sagenemist, korralt 20 aasta kohta, korrale iga paari aasta jooksul (IPCC, 2012). Globaalset soojenemist kinnitavad ookeanide soojenemine, merepinna tõus, liustike sulamine ja merejää taganemine ning Arktika lume- ja jääkatte vähenemine (IPCC, 2007). Ookeanide soojenemisega suureneb ka vee aurustumine ja sellega eraldub rohkem niiskust, mis omakorda võib muuta kliima vihmasemaks ja niiskemaks (Krause *et al.*, 1992 lk 29-30).

2.2 Kliima soojenemise mõju putukapopulatsioonidele

IPCC (2007) prognoosi kohaselt võib juba 1,5 - 2,5 °C globaalse keskmise temperatuuri tõusu korral kuni 60 % Maa bioloogilisest mitmekesisusest kaduda (Hansen *et al.*, 2006). Kui temperatuur tõuseb kuni 5 °C võrra, siis nende liikide arv suureneks ilmselt veelgi. Populatsiooni tasemel vastused kliima soojenemisele võib laias laastus jagada kolme kategooriasse: väljasuremine, muutused levilas ja/või uute keskkonnatingimustega kohanemine või kohastumine (Teplitsky & Millien, 2014). Kliima soojenemise tagajärgi on täheldatud juba päris mitmeid, näidatud on muutusi nii liikide levilas kui fenoloogias. Parmesan ja Yohe (2003) uurisid kliima soojenemise mõjusid 1700 erineva liigi (taimed, putukad, kahepaiksed ja linnud) põhjal ning leidsid, et kliima muutused on viimase 20 kuni 140 aasta jooksul mõjutanud suurt osa looduses esinevatest liikidest. Muutunud keskkond ja temperatuuri tõus on võimaldanud paljudel liikidel laiendada oma levilat põhja poole. Keskmiselt on erinevad liigid liikunud pooluste suunas 6,1 km kümnendi kohta (Parmesan & Yohe, 2003). Konkreetselt päevaliblikate põhjal tehtud uurimistööst selgub, et kui kliimaatilised isotermid on liikunud viimase sajandi jooksul 120 km võrra, siis uuritud 35 liblikaliigist (mitte rändliigid) 63% on levinud põhja poole 35 - 240 km võrra (Parmesan *et al.*, 1999). Kliima soojenemise positiivseks küljeks on, et liigid suudavad oma levilat laiendada, millega võib kaasneda ka populatsiooni suuruste kasv. Negatiivse poolena võib välja tuua väljasuremisriski suurenemise ja fenoloogilise asünkroonsuse sagenemist bioloogilistes interaktsioonides (van Nouhuys & Lei, 2004).

Peale levila laienemise on kliima soojenemise tagajärjena täheldatud ka muutusi fenoloogias. Näiteks on leitud, et enam kui 70 % Inglismaal uuritud liblikaliikidest on lennuaeg nihkunud varasemaks ning ennustatakse, et keskmiselt muutub see 2 - 10 päeva varasemaks iga 1 kraadi temperatuuri tõusu kohta (Roy & Sparks, 2000). Menzel ja Fabian (1999) on näidanud, et taimede puhul on vegetatsiooniperiood Euroopas alates 1960. aastast

nihkunud keskmiselt 10,8 päeva varasemaks. Altermatt (2010a) on täheldanud, et nii temperatuuri tõus kui kliimasoojenemisest tingitud kasvuhooaja pikenemine on võimaldanud liblikatel multivoltinismi sagenemist. Kesk-Euroopa 263 multivoltiinsest liblikaliigist on tervelt 72 % (190) puhul täheldatud lisapõlvkondade arvu sagenemist alates 1980. aastast ning 44 liigil on tekkinud lisapõlvkond lausa püsivalt. Paljud putukad on Põhja-Euroopas univoltiinsed, kuid lõunapoolsetel laiuskraadidel võivad nad olla osaliselt (olenevalt aastast) või täielikult (igal aastal) multivoltiinsed (Pöyry *et al.*, 2011). Seega kliima soojenemine võib soodustada lisapõlvkondi ka paljude liikide põhjapoolsetel populatsioonidel. Edukas lisapõlvkond võib omakorda viia teatud liikide arvukuse tõusuni.

2.3 Temperatuuri mõju putukate kehasuurusele

Temperatuur on ektotermide puhul üks olulisimaid abiootilisi faktoreid, kuna nende kehatemperatuur on otseselt seotud keskkonna temperatuuriga. Seega võivad kliima muutused olulisel määral mõjutada ektotermide, sealhulgas putukate füsioloogiat ja arengut ning seeläbi nende elukäigutunnuseid. Üks olulisemaid elukäigutunnuseid on kehasuurus, kuna suurus mõjutab väga mitmeid kohasusega seotud tunnuseid, nagu näiteks füsioloogiat, viljakust ja elumust (Kingsolver & Huey, 2008).

Ühe eeldatavalt olulisema kliima soojenemise tagajärjena ongi viimasel ajal üha enam räägitud muutustest kehasuuruses (Gardner *et al.*, 2011). Üldise reeglina on välja toodud, et globaalse soojenemise tagajärjena kehasuurus väheneb (Atkinson, 1994; Angilletta & Dunham, 2003). Kliima soojenemise eeldatav mõju kehasuurusele on tuletatud kahest paljudel liikidel kehtivast reeglist: 1) Bergmanni reeglist, mis kirjeldab kehasuuruse muutumist piki geograafilisi gradiente ja mida on seostatud eeskätt temperatuuri mõjuga kehasuurusele looduslikes keskkondades, ning 2) temperatuuri-suuruse reeglist, mis suuresti põhineb uurimustel temperatuuri mõjust kehasuurusele laboritingimustes.

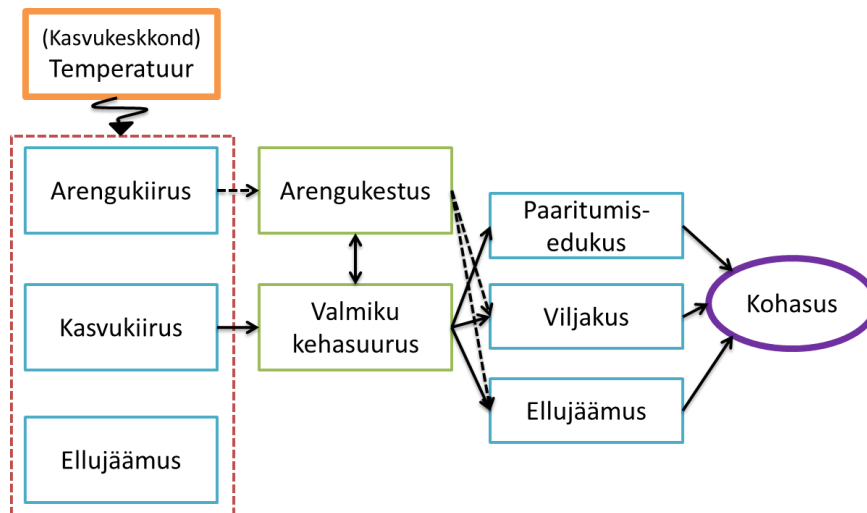
2.3.1 Temperatuuri-suuruse reegel

Temperatuuri peetakse ektotermide puhul üheks olulisimaks arengut mõjutavaks abiootiliseks faktoriks. Laboritingimustes tehtud tööd näitavad, et kõrgemate temperatuuride juures arenevad isendid jäävad lõppsuuruses enamasti väiksemaks, kui nende liigikaaslased madalamate temperatuuride juures (Atkinson, 1994; Angilletta & Dunham, 2003). Fenomeni

tuntakse kui temperatuuri-suuruse reeglit (TSR). Atkinsoni (1994) 109 eksperimentaalset üksikuurimust analüüsiv ülevaateartikkel näitas, et enam kui 80 % töödest on kehasuuruse ja temperatuuri vaheline seos leitud olevat negatiivne. Sellist seost on näidatud väga erinevate organismide puhul alates bakteritest ja taimedest lõpetades loomadega. TSR kirjeldab kehasuuruse fenotüübilist plastilisust vastusena isendite arengu kestel kogetud temperatuurile (Kingsolver & Huey, 2008). Seega fenotüübiline plastilisus võimaldab potentsiaalselt isenditel kohaneda erinevate keskkondadega. Kui üldiselt on TSR puhul näidatud kehasuuruse vähenemist temperatuuri tõustes, siis putukate klass on üks väheseid, kus on leitud ka positiivseid ja mittelineaarseid seoseid kehasuuruse ja temperatuuri vahel (Atkinson, 1994). Näiteks katsetes puuviljakärbestega (*Drosophila melanogaster*) on leitud, et temperatuuri reaktsiooninorm (ingl. k. *thermal reaction norm*), mis kirjeldab võimalike fenotüüpide hulka genotüübi kohta, on kumer (Moreteau *et al.*, 1997).

Angilletta ja Dunham (2003) arutlevad oma töös, et kuigi TSR kehtib paljude ektotermide puhul, ei tähenda see seda, et selle taga oleks tingimata üks üldine mehhanism, kuna liigid erinevad füsioloogiliste, arenguliste ja käitumislake tunnuste poolest. TSR on püütud seletada nii adaptiivseid kui mitteadaptiivseid hüpoteese kasutades (Atkinson, 1994; van der Have & de Jong, 1996; Atkinson & Sibly, 1997; Angilletta & Dunham, 2003).

Mitteadaptiivsed hüpoteesid seletavad temperatuuri mõjusid kehasuurusele eeskätt läbi üldiste füsioloogiliste ja arenguliste piirangute. Näiteks van der Have ja de Jong (1996) pakkusid välja seletuse, mis põhineb kasvukiiruse (muutus kehamassis) ja arengukiiruse (muutus arengujärgus) erineva temperatuuritundlikkuse. Kui arengukiirus sõltub temperatuurist rohkem kui kasvukiirus, siis on tulemuseks väiksemad valmikud (joonis 2) (Kingsolver & Huey, 2008). Näiteks temperatuuri mõju rakkude jagunemisele ja kasvule võib olla erinev. Van der Have ja de Jong (1996) modelleerisid temperatuuri mõju rakkude jagunemisele ja kasvule. Nad leidsid, et valkude süntees on temperatuuri suhtes vähem tundlik kui DNA replikatsioon. Seega rakkude jagunemine temperatuuri tõustes kiireneb, kuid kasvu mõjutavate valkude sünteesi kiirus seejuures ei muutu. Seetõttu toimub madalatel temperatuuridel rakkude jagunemine aeglasemalt ning neil on rohkem aega kasvada. Siiski on ebaselge, miks looduslik valik ei soosi nende sünkroonsust.



Joonis 2. "Suurem = parem". "Kuumem (temperatuur) = väiksem". Pidevad jooned iseloomustavad positiivseid seoseid, kriipsjooned negatiivseid; seosed on monotoonsed, kuid mitte tingimata lineaarsed. Temperatuuril (laineline joon) võib olla ka mitte-monotoonseid mõjusid (Kingsolver & Huey, 2008 järgi).

Peale selle võib TSR põhineda temperatuuri mõjul ainevahetuslikele protsessidele. Von Bertalanffy (1960) mudeli kohaselt sõltuvad anabolism ja katabolism temperatuurist erinevalt. Üldiselt on teada, et kõrgemate temperatuuride juures metaboolsed reaktsioonid kiirenevad. Samas anabolism ehk assimilatsioon on temperatuurist rohkem sõltuv kui katabolism. Niisiis sõltuvalt temperatuuri mõjust anabolismile ja katabolismile, kasvukiirus kas kiireneb või aeglustub. Aeglustuva kasvukiiruse juures kehasuurus suureneb (Angilletta *et al.*, 2004).

Temperatuuri mõju putukate kehasuurusele võib olla tingitud ka hapniku kättesaadavusest, mis on mõjutatud ümbritsevast temperatuurist (Atkinson, 1994). Eriti tähelepanuväärne on see vees elavate liikide puhul, kuna temperatuuri tõustes hapniku lahustuvus vees langeb. Tõusvate temperatuuride ja suurema kehasuuruse juures ektotermide hapnikuvajadus aga kasvab (Atkinson *et al.*, 2006). Kuna hapniku tarbimine sõltub tugevalt temperatuurist, siis võivad suured rakud kannatada kõrgemate temperatuuride juures hüpoksia all (Woods, 1999). Tulemusena on täheldatud, et temperatuuri negatiivne mõju kehasuurusele on vees elavate liikide puhul 10 korda tugevam kui maismaal elavatel (Forster *et al.*, 2012). Seega hapniku kontsentratsiooni vähenemine temperatuuri tõusmisel võimendab temperatuuri mõju vees elavatel ektotermidel mitmekordselt.

Adaptiivsed teooriad lähtuvad kasu ja hinna põhimõttest, et leida vastus, miks kehasuurus varieerub temperatuuriga ning, miks looduslik valik soosib soojemas kliimas fenotüüpe, mis kasvavad kiiremini ja on valmikuna väiksemad ja vastupidiseid mustreid külmas kliimas (Atkinson, 1994; Angilletta *et al.*, 2004). TSR-ga kooskõlaline muster võiks

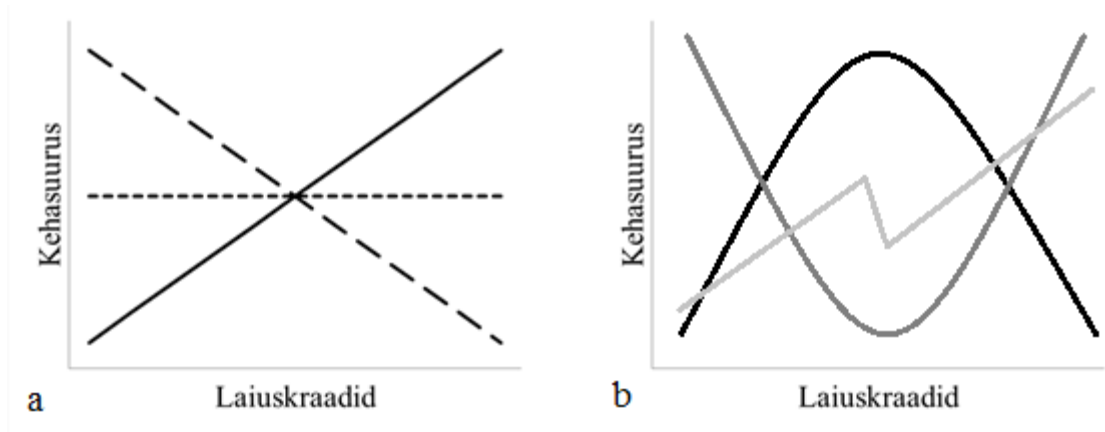
tekkida, kui külmemas kliimas oleks kohasus tugevamas seoses kehasuurusega kui soojemas kliimas. Üheks selliseks on võimalus, et külmemas kliimas tagab suurem kehasuurus talvel kõrgema ellujäämuse, samas kui soojemas kliimas ei pruugi suurema kehasuuruse valikuline eelist talvitumisel niivõrd tugevasti ilmned. Talv on paljude putukate jaoks kriitiline aeg (Danks, 1987) ja madalad temperatuurid võivad soosida suuremat kehasuurust. Seevastu madalamatel laiuskraadidel, kus talv on pehmem, suudavad ka väiksemad isendid talve üle elada (Musolin *et al.*, 2009). Siiski on arvatud, et adaptiivsed teooriad universaalset vastust TSR-le ei suuda pakkuda.

2.3.2 Bergmanni reegel

Kaudseid tõendeid selle kohta, et temperatuur mõjutab organismide kehasuurust ka looduslikes populatsioonides, pakuvad kehasuuruse geograafilised mustrid (ka geograafilised kliinid; ingl. k. *geographic clines*). Nimelt juba 1847. aastal Bergmanni poolt sõnastatud reegli kohaselt on püsisoojastel loomadel taksonoomilise klaadi piires kõrgematel laiuskraadidel elavad liigid suuremad (joonis 3a) (Angilletta *et al.*, 2004).

Hilisemad uuringud on näidanud, et püsisoojaste loomade puhul on enamus uuritud liikidevahelistest geograafilistest mustritest kooskõlas Bergmanni reegluga (Ashton, 2002). Ektotermsete organismide puhul Bergmanni reeglit siiski üldkehtivaks pidada ei saa. Arvukates rühmades on leitud Bergmanni reeglile vastupidiseid kehasuuruse mustreid (Blanckenhorn & Demont, 2004), kus kehasuurus pooluste suunas hoopis väheneb (joonis 3a) (Mousseau, 1997). Ilmneb, et Bergmanni reeglile vastupidine kehasuuruste geograafiline muster (mida mõnikord nimetatakse ka negatiivseks Bergmanni reegliks) on ektotermidel peaaegu sama sagedaselt esinev kui reegluga kooskõlas olev muster. Shelomi (2012) leidis oma ülevaates empiirilistest uurimustest putukatel Bergmanni kliine 18 juhul ja negatiivseid Bergmanni kliine 12 juhul, ühesuunaline geograafiline gradient kehasuuruses puudus 36 uuritud liigi puhul (tabel 1). Viimaste puhul siis laiuskraadi suurenedes või vähenedes kehasuuruse muutus kindlat suunda ei omanud. Nende hulgas oli ka mittelineaarseid seoseid – U-kujulisi, astmetega jne mustreid (joonis 3b) (Blanckenhorn & Demont, 2004; Shelomi, 2012), mille põhjuseks võivad olla muutused voltinismis, toidutaimede kvaliteedis, elupaiga tüübis või geograafilised barjäärid (joonis 3b). Peale laiuskraadidest tingitud mustrite võib sarnaseid mustreid täheldada ka piki kõrgusgradiente. Nende puhul on täheldatud enim kliinide puudumist ja vähim Bergmanni reegli esinemist (tabel 1) (Shelomi, 2012). Lisaks on

täheldatud, et erinevate putukaseltside puhul on teatud mustrid sagedasemad kui teised (tabel 2) (Shelomi, 2012): näiteks kahetiivalised (*Diptera*) enamasti järgivad Bergmanni reeglit, seevastu sihktiivalistel (*Orthoptera*) on domineerivaks negatiivne Bergmanni reegel võrdselt kliinide puudumisega.



Joonis 3. Kokkuvõttev joonis erinevate geograafiliste kliinide kohta kehasuuruses. a) Bergmanni kliin (pidevjoon), negatiivne Bergmanni kliin (kriipsjoon) ja kliini puudumine (punktirjoon) (Blanckenhorn & Demont, 2004 järgi). b) U-kujuline (must), küberkujuline (tumehall) ja astmega (helehall) (Shelomi, 2012 järgi).

Seega võib kokkuvõtteks öelda, et ektotermide puhul on kõik kliinid peaaegu võrdvõimalikud ja sagedaselt esinevad, kuigi erinevate putukaseltside sees võivad teatud kliinid olla sagedasemad (Shelomi, 2012).

Tabel 1. Liigisiseste ja liikidevaheliste levikuala (laiuskraadid, kõrgusgradiendid) mustrite võrdlus (Shelomi, 2012 järgi).

	Liikidevaheline	Liigisisene	Kokku
Laiuskraadid:			
Bergmann	18	123	141
Negatiivne Bergmann	12	111	123
Kliinid puuduvad	36	114	150
Kõrgusgradiendid:			
Bergmann	6	75	81
Negatiivne Bergmann	15	98	113
Kliinid puuduvad	21	150	171

Kuigi Bergmanni reegel oli algselt formuleeritud liikidevaheliste mustrite kirjeldamiseks, on arvukates töodes uuritud reegli rakenduvust ka kehasuuruse liigisisestele geograafilistele mustritele. Shelomi (2012) ülevaatest selgub, et kui liigiüleselt kalduvad kehasuuruse kliinid

puuduma, siis liigisisestes uuringutes on üsna võrdselt nii Bergmanni kliine, negatiivseid Bergmanni kliine kui kliinide puudumist (tabel 1). Seejuures on täheldatud varasemas töös, et bi- ning multivoltiinsed liigid kalduvad järgima positiivset Bergmanni kliini, univoltiinsed liigid kõrgematel laiuskraadidel aga negatiivset Bergmanni kliini (Nylin & Svärd, 1991).

Tabel 2. Ülevaade kliinide esinemisest erinevates putukaseltsides (Shelomi, 2012 järgi).

	Bergmann	Negatiivne Bergmann	Kliinid puuduvad	Kokku
<i>Coleoptera</i>	14	54	29	97
<i>Diptera</i>	83	13	38	134
<i>Hymenoptera</i>	25	11	26	62
<i>Lepidoptera</i>	10	34	51	95
<i>Orthoptera</i>	27	89	88	204
<i>Plecoptera</i>	38	8	78	124
<i>Hemiptera</i>	21	20	4	45
<i>Neuroptera</i>	3	3	3	9
<i>Blattodea</i>	1	0	2	3
<i>Odonata</i>	0	0	2	2
<i>Insecta</i>	0	4	0	4

Algselt on Bergmanni kliinide kehtimist seletatud püsisoojastel organismidel läbi termoregulatsiooni mehhanismide: väiksemakasvulistel liikidel on keha üldpindala kehamahu kohta suhteliselt suurem kui suurtel liikidel ($S \approx V^{2/3}$), mille tõttu loovutab nende keha soojust suhteliselt rohkem (kui õhutamperatuur on kehatemperatuurist madalam). Seega suurem keha peegeldab kohastumist madalamatele temperatuuridele: suurema kehaga isendid suudavad efektiivsemalt sooja toota ja seda säilitada (Geist, 1990), mis on kõrgematel laiuskraadidel elades väga oluline. Lisaks on arutelu küsimuseks olnud, et kas kõrgusmuustritest tingitud muutuseid kehasuuruses võib pidada Bergmanni reegli osaks, kui selle taga puuduvad geneetilised komponendid või termoregulaatorid mehhanismid (Meiri, 2011) või mitte (Watt *et al.*, 2010). Watt jt (2010) leiab, et ilma kehtiva mehhanismita peaks Bergmanni reegli ümber nimetama trendiks vms, mis kirjeldab konkreetseid mustreid. Meiri (2011) leiab, et hüpoteetilise mehhanismi, antud juhul näiteks termoregulatsiooni, mittekehtimine ei ole piisav argument ökoloogilise reegli mittekehtimise kohta.

Kuigi Bergmanni termoregulatsiooni mehhanismid peaksid teoreetiliselt kehtima vaid püsisoojastel, on täheldatud sarnaseid kehasuuruse geograafilisi mustreid ka ektotermidel (Ray, 1960; Shelomi, 2012). Ektotermide puhul on üldise mehhanismi olemasolu, mis võiks seletada kehasuuruse muutumist laiuskraadidest tingituna, veel ebatõenäolisem kui püsisoojastel organismidel (Ho *et al.*, 2010). Kuna nende kehatemperatuur on tugevalt seotud

välitemperatuuriga, siis ollakse siiski üsna ühel meelel, et geograafilised kliinid peegeldavad ühel või teisel viisil temperatuuri mõju (Mayr, 1956; Atkinson & Sibly, 1997). Temperatuuri-suuruse reegel ongi üks levinuim viis Bergmanni kliinide tekke seletamisel (Angilletta *et al.*, 2004). Sarnaselt TSR-ga tähendab see aga, et Bergmanni kliinid võivad olla arvukate adaptiivsete mehhanismide või füsioloogiliste protsesside tagajärg (van der Have & de Jong, 1996; Atkinson & Sibly, 1997; Huey *et al.*, 2000).

Negatiivse Bergmanni reeglile vastavaid mustreid on seostatud eeskätt sesoonse fotoperioodi muutumisega põhjapoolle liikudes. Eriti parasvöötme sesoonses kliimavöötmes, kus aeg kasvamiseks, arenemiseks ja paljunemiseks on limiteeritud sobivate aastaegade poolt, ning need lühenevad omakorda laiuskraadide suurenemisel (Kivelä *et al.*, 2011). See mõjutab kehasuurust, kuna kasv on ajaliselt piiratud. Lühem kasvuperiood soosib kiiremat arengut ja väiksemat kehasuurust, kuna iga arenguetapp tuleb läbida teatud, limiteeritud aja jooksul, et üle elada ka ebasoodsad hooajad (Tauber *et al.*, 1986).

Kliinide puudumise seletamiseks on välja toodud, et kõrgetel laiuskraadidel arengut kiirendades kompenseeritakse lühemat arenguperioodi vaid sel määral, kus lõplik saavutatud kehasuurus on kõikidel laiuskraadidel sama (Blanckenhorn & Demont, 2004). Lisaks võivad erinevad mehhanismid putukate arengut erinevatel laiuskraadidel erinevalt mõjutada ja seetõttu ei pruugi seosed kehasuuruse ja laiuskraadide vahel olla lineaarsed, vaid järgida eespool kirjeldatud mittelineaarseid mustreid (joonis 3b). Samuti on võimalik seoste valesti tõlgendamine liikide puhul, kellel esinevad mittelineaarsed seosed ja võrreldavate populatsioonide vahel on pikk vahemaa või on võrreldud vaid kahte erinevat punkti. Liigisiseste mustrite hindamisel võib probleemiks olla liiga suur geograafiline vahemaa kahe punkti vahel, kuna sel juhul võib mikrokliima mõjutada kehasuurust vastupidises suunas (Kivelä *et al.*, 2011). Muutujateks võivad olla geograafilised levikubarjäärid, fotoperiood (ingl. k. *photoperiod*), kasvuhooaja pikkus jne. Samas lühike geograafiline vahemaa võib katta ainult väikse osa üldisest mustrist (Groeters & Shaw, 1996) ja selle põhjal on raske hinnata üldiseid seaduspärasusi. Kliinide puudumise põhjuseks kõrgusgradiendi muutudes võib olla, et kuigi temperatuuri muutused on järsumad, kuid kuna metapopulatsioonid on omavahel tihedamalt seotud, ei pruugi muutused kehasuuruses olla nii ilmsed.

Peale abiootiliste faktorite nagu temperatuur peaks tähelepanu pöörama ka biotilistele faktoritele, kuna need võivad samuti mõjutada oluliselt putukate kehasuurust. Taimede kvaliteet, sh keemiline kaitse ja lämmastiksisaldus, võivad samuti varieeruda laiuskraaditi, mille järgi parema kvaliteediga taimed on kõrgematel laiuskraadidel (Siska *et al.*, 2002). Kuna toidutaimede kvaliteet mõjutab oluliselt kasvukiirust, siis kõrgem toidu kvaliteet kõrgematel

laiuskraadidel võib oluliselt mõjutada taimtoiduliste putukate kehasuurust (Ho *et al.*, 2010), mis võib seega aidata seletada Bergmanni reegli kehtimist või mittekehtimist herbivooridel.

3 Materjal ja metoodika

3.1 Uuritud liigid

Töös uurisin 9 liblikaliigi (*Lepidoptera*) (tabel 3) aastatevahelise (2008 - 2012) kehasuuruse varieeruvuse seoseid aastatevahelise varieeruvusega röövikuperioodi ajal kogetud keskkonna temperatuuris. Liblikad koguti pikaajalise ööliblikate seire (Eesti Riiklik Keskkonnaseire Programm: <http://seire.keskkonnainfo.ee/>) käigus Nigula looduskaitsealalt (joonis 4). Valitud liigid on Põhja-Euroopas laialdaselt levinud (Svensson, 1993) ja arvukad: valguspüümisesse lennanud liikidest olid need ühed isendirikkamatest. Lisaks püüdsin jälgida, et valitud liigid esindaksid erinevaid taksonoomilisi rühmi (kokku 4 sugukonnast: *Geometridae*, *Drepanidae*, *Notodontidae* ja *Lasiocampidae*) (tabel 3) ja varieeruksid elukäigutunnuste poolest. Enamus liikidest talvitub nuku või röövikuna, vaid *Poecilocampa populi* talvitub munana. Valitud liikide hulgas on nii lehtpuudel (*Drepana falcataria*, *P. populi*, *Scopula immutata* jt) kui ka rohttaimedel toituvaid (*Euthrix potatoria*, *Epirrhoe alternata*) liike (tabel 3) (Svensson, 1993). Üheksast liigist kuus on Eestis bivoltiinsed, teisisõnu neil esineb aastas kaks põlvkonda (tabel 3). Kuigi üle aastate võib esineda kahe põlvkonna lennuaegade kattumist (tabel 3), on ühe aasta piires kaks järjestikust põlvkonda eristamiseks siiski reeglina piisavalt diskreetsed.

Aastatevaheliste kehasuuruse erinevuste hindamiseks mõõtsin kokku 2304 isendit. Kuna esimese põlvkonna arvukus oli kahepõlvkonnalistel liikidel enamasti madal, kaasasin andmeanalüüsi vaid teise põlvkonna. Teise põlvkonna puhul oli ka röövikuaaja tuletamine metoodiliselt täpsem (esimese põlvkonna puhul on keerulisem hinnata, millal röövikud eelmise aasta sügisel toitumise lõpetavad ja talvisesse diapausi lähevad). Kuna emaste hulk (kokku 182) oli valguspüükides madal, siis kasutasin analüüsis vaid isaste kehasuuruseid (kokku 1899, keskmiselt 42 isendit liigi ja aasta kohta). Kehasuuruse mõõdupuuna kasutasin tiivapikkust, mida on ka paljudes teistes ökoloogilistes töodes kasutatud kehasuuruse hindamiseks (Karan *et al.*, 1999; Huey *et al.*, 2000; Teder *et al.*, 2010). Tiibadest mõõtsin enamasti vasakpoolse esitiiva. Kui vasakpoolne tiib oli katkine või rābaldunud, siis mõõtsin parema esitiiva. Tiiva murdsin kõigil liikidel rindmikus asuva tiivalihase juurest. Eelnevalt arvutisse skaneeritud tiivad mõõtsin ImageJ programmi abil 150 % suurendusega.

Tabel 3. Ülevaade 9 uuritud liblikaliigi kohta.

Liik (lad. k.)	Liik (eesti k.)	Sugukond (lad.k./ eesti k.)	Toidutaimed ¹	Pk/a ²	Lennuaeg ³
<i>Falcaria lacertinaria</i>	hambune sirptiib	<i>Drepanidae</i> Sirptiiblased	<i>Betula, Alnus</i>	2	I: 06.05-04.07 II: 22.06-31.08
<i>Drepana falcataria</i>	kase-sirptiib	<i>Drepanidae</i> Sirptiiblased	<i>Betula, Alnus</i>	2	I: 18.05-16.06 II: 26.06-31.08
<i>Timandra comae</i>	harilik oblikavaksik	<i>Geometridae</i> Vaksiklased	<i>Rumex</i>	2	I: 23.05-08.07 II: 18.07-26.09
<i>Scopula immutata</i>	niidu-lehevaksik	<i>Geometridae</i> Vaksiklased	<i>Filipendula ulmaria</i>	1	I: 15.06-29.08
<i>Epirrhoe alternata</i>	hallvõet-kirivaksik	<i>Geometridae</i> Vaksiklased	<i>Galium</i>	2	I: 19.05-26.06 II: 28.06-16.09
<i>Selenia tetralunaria</i>	tume-kuuvaksik	<i>Geometridae</i> Vaksiklased	<i>Alnus</i>	2	I: 10.05-05.06 II: 07.07-16.08
<i>Poecilocampa populi</i>	Paplikedrik	<i>Lasiocampidae</i> Kedriklased	<i>Populus tremula</i>	1	I: 19.09-18.11
<i>Euthrix potatoaria</i>	Rohukedrik	<i>Lasiocampidae</i> Kedriklased	<i>Carex, Luzula</i>	1	I: 26.06-16.08
<i>Pheosia tremula</i>	haava-kiirtutlane	<i>Notodontidae</i> Tutlased	<i>Populus, Salix, Betula</i>	2	I: 11.05-28.06 II: 25.06-31.08

¹Toidutaim Svenssoni (1993) järgi, ²põlvkondade arv aastas, ³lennuaeg on saadud valguspüükide põhjal.

3.2 Röövikuaja arvutamine

Liikide tiivapikkused mõõtsin valmikutel, kuid kasvamine ja seega ka kehasuuruse saavutamine toimub liblikatel röövikuna. Täismoondega putukate puhul väljub valmik jäigast nukukestast, seega valmiku suurus on määratud metamorfoosi eelse perioodi poolt (Flatt & Heyland, 2011). See tähendab, et temperatuuri mõju hindamiseks kehasuurusele on vaja teada röövikuperioodi ajal valitsenud temperatuure. Valmikute lennuajast saab röövikuperioodi ajastust vaid kaudselt hinnata, seda tegin järgmiselt (tabel 4). a) Kõigepealt arvutasin iga liigi jaoks valmikute keskmise püügikuupäeva. Seda tegin iga aasta kohta eraldi, kahepõlvkonnaliste liikide puhul võtsin arvesse vaid teise põlvkonna isendid (vt eespool). b) Seejärel lahutasin keskmisest püügikuupäevast 14 päeva, mis keskeltläbi vastab parasvöötmeliste liblikaliikide nukukestusele (Teder, avaldamata meta-analüütilised andmed). Saadud kuupäev iseloomustab umbkaudselt liblikate keskmist nukkumiskuupäeva. c)

Eeldasin, et enamiku röövikute puhul jääb suurem osa kasvuperioodist ajavahemikku, mis algas kolm nädalat enne ja lõppes üks nädal pärast keskmist nukkumiskuupäeva. Sellist ajavahemikku valides püüdsin arvestada nii liblikate fenoloogiat (eeldasin, et enamus liblikatest koorus nukust umbes paari nädala jooksul), eeldatavat röövikuperioodi pikkust (ca 4 nädalat) kui seda, et liblikad ei olnud püügikuupäeval vastkoorunud. Saadud ajavahemikku iseloomustav keskmine temperatuur arvatati Eesti Keskkonnaagentuurist saadud andmete põhjal (vt allpool). Eespool kirjeldatud toimingud röövikuaaja arvutamisel paratamatult ei võimaldanud nii täpseid hinnanguid, kui seda oleks andnud iga rööviku elutsükli individuaalne dokumenteerimine, kuid usutavasti on need ebatäpsused röövikuaaja üldkestust arvestades suhteliselt marginaalsed, üksteist tasakaalustavad ning ei põhjusta süstemaatilist viga. Ka võib olla kindel, et sellisel viisil saab haaratud hilisem röövikuga, mille käigus omandab röövik suurima absoluutse osa oma lõppsuurusest.

Lisaks punktides a)–c) kirjeldatud viisil saadud nõ kogu röövikuaaja hinnangule leidsin veel eeldatavalt röövikulise arengu erinevaid etappe iseloomustavaid ajavahemikke. Ajavahemik 1 haarab keskmisele nukkumiskuupäevale eelnevat ja järgnevat nädalast perioodi (kokku 14 päeva) ja peaks seega iseloomustama röövikulise arengu viimaseid etappe. Ajavahemik 2 haarab kahe nädalast perioodi enne keskmist nukkumiskuupäeva ja ajavahemik 3 kahe nädalast perioodi 1 nädal enne keskmist nukkumisperioodi. Kõigile kolmele ajavahemikule leidsin samuti keskmise temperatuuri. Eespool kirjeldatud meetodikat röövikuaaja keskmise temperatuuri leidmiseks kasutasin kõikidel kahepõlvkonnalistel liikidel (tabel 3), samuti haava-kiirtutlasel (*Pheosia tremula*) ja niidu-lehevaksikul (*Scopula immutata*). Viimane talvitub küll röövikuna, st läbib osa röövikustaadiumist eelneval aastal, kuid kuna ta läbib enamuse röövikuperioodist siiski samal aastal, rakendasin sellele liigile eespool kirjeldatud loogikat.

Tabel 4. Näide röövikuaaja arvutamise kohta.

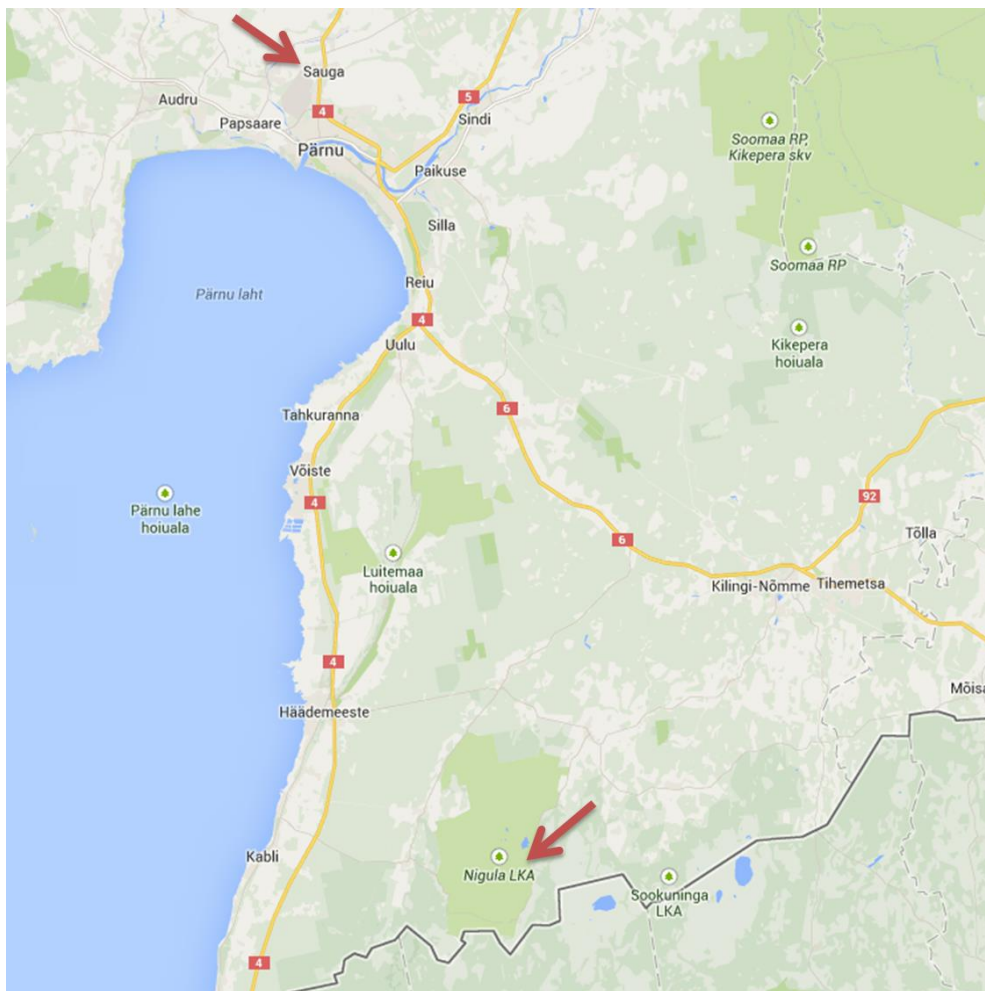
	Keskmine püügikuupäev	Temperatuur 1	Temperatuur 2	Temperatuur 3	Keskmine temperatuur
Kuupäevad	15.07	24.06–08.07	17.06–01.07	10.06–24.06	10.06–08.07

Kuna papli kedrikul (*P. populi*) on suvine nukudiapaus, siis eespool kirjeldatud lähenemised sellele liigile ei sobi. Antud liigi röövikuperioodi hinnang – 20. maist 20. juunini toetub ekspertarvamusele (T. Tammaru). Seega arvutasin keskmise temperatuuri nii terve

selle perioodi kohta kui ka lisaks veel lühemate kahe-nädalaste perioodide kohta (15.–28.06, 8.–21.06, 1.–14.06 ja 5.05–7.06).

3.3 Andmed temperatuuri kohta

Töös kasutatud meteoroloogilised andmed on pärit Eesti Keskkonnaagentuuri (KAUR) Pärnu meteoroloogia- ja hüdroloogiajaamast Sauga vallas ($58^{\circ}25'11''N$, $24^{\circ}28'11''E$) (joonis 4). Sealse jaama vaatlusväljaku kõrgus merepinnast on 12 m ja automaatjaam edastab andmeid igal täistunnil (<http://www.emhi.ee/>). Saadud andmete alusel arvutasin iga liigi röövikuperioodile vastava keskmise temperatuuri iga aasta jaoks eraldi.



Joonis 4. Kaart Pärnu-Sauga meteoroloogia- ja hüdroloogiajaama ja Nigula looduskaitseala kohta (<https://maps.google.ee/>).

Kuna kogu röövikuaaja kohta arvatud keskmised temperatuurid olid valdavalt tugevas korrelatsioonis lühemate perioodide kohta arvatud keskmiste temperatuuridega, siis peamiste järeluste tegemisel temperatuuri ja kehasuuruse seoste kohta kasutati esimest, st suuremat osa röövikuaega iseloomustavat keskmist temperatuuri (tabel 5).

Tabel 5. Pikema ja lühemate röövikuperioodi katvate keskmiste temperatuuride vahelised seosed liigiti (Pearsoni korrelatsioonanalüüs).

	Temperatuur 1		Temperatuur 2		Temperatuur 3		Temperatuur 4	
	r	p	R	p	r	p	r	p
<i>Falcaria lacertinaria</i>	0,834	0,079	0,957	0,011	0,756	0,139		
<i>Drepana falcataria</i>	0,959	0,010	0,979	0,004	0,607	0,277		
<i>Timandra comae</i>	0,937	0,019	0,974	0,005	0,992	0,001		
<i>Scopula immutata</i>	0,230	0,709	0,930	0,022	0,756	0,139		
<i>Epirrhoe alternata</i>	0,972	0,006	0,974	0,005	0,936	0,019		
<i>Selenia tetralunaria</i>	0,642	0,242	0,980	0,003	0,742	0,151		
<i>Poecilocampa populi</i>	0,538	0,349	0,925	0,024	0,979	0,004	0,726	0,165
<i>Euthrix potatoria</i>	-0,324	0,594	0,976	0,004	0,988	0,002		
<i>Pheosia tremula</i>	0,840	0,075	0,958	0,010	0,750	0,145		

4 Tulemused

Kaheksal liigil üheksast olid aastatevahelised erinevused kehasuurustes statistiliselt olulised (tabel 6). Vaid ühel liigil (*D. lacertinaria*) ei olnud kehasuuruse aastatevaheline erinevus oluline.

Tabel 6. Aasta mõju kehasuurusele (ühesuunaline ANOVA).

Liik	SS (III tüüp)	MS	F	df	p
<i>Falcaria lacertinaria</i>	0,101	0,025	3,9	4	0,005
<i>Drepana falcataria</i>	0,026	0,006	1,4	4	0,251
<i>Timandra comae</i>	0,048	0,012	3,2	4	0,016
<i>Scopula immutata</i>	0,035	0,009	2,8	4	0,027
<i>Epirrhoe alternata</i>	0,045	0,011	5,2	4	0,001
<i>Selenia tetralunaria</i>	0,134	0,034	5,1	4	0,001
<i>Poecilocampa populi</i>	0,093	0,023	6,0	4	0,000
<i>Euthrix potatoria</i>	0,469	0,117	4,6	4	0,001
<i>Pheosia tremula</i>	0,205	0,051	3,4	4	0,011

Edasi uurisin, kas aastatevahelised liigisisese erinevused kehasuuruses võiksid olla seletatavad aastatevaheliste erinevustega liblikate kasvuperioodi temperatuuris. Röövikuperioodi kohta arvatud keskmised temperatuurid, arvatuna iga liigi kohta eraldi, erinesid aastati märkimisväärselt (joonis 5). Suurim keskmiste temperatuuride erinevus üle aastate (5,7 °C) esines hallvööt-kirivaksiku (*E. alternata*) puhul, kelle röövikuperioodi kohta arvatud keskmine temperatuur varieerus 16,3 °C 2008. aastal kuni 22,0 °C 2010. aastal. Madalaim aastatevaheline varieeruvus röövikuperioodi temperatuuris (3,3 °C) oli niidulehevaksikul (*S. immutata*). Kõigi 9 liigi keskmisena erines röövikuperioodi minimaalne ja maksimaalne temperatuur üle 5 aasta 4,6 °C võrra. Kui vaadelda lineaarse regressioonanalüüsi tulemusi kogu röövikuperioodi katvate keskmiste temperatuuride kohta, siis esines neljal liigil üheksast temperatuuri ja kehasuuruse vahel oluline seos (tabel 7; joonis 5). Kõigi statistiliselt oluliste seoste puhul oli see negatiivne. Viiel liigil kehasuuruse ja temperatuuri vahel statistiliselt oluline seos puudus, statistiliselt olulisi positiivseid seoseid ei leitud. Kõiki, nii lühemaid kui pikemaid, röövikuperioode katvaid temperatuure arvesse võttes, esinesid statistiliselt olulised seosed seitsmel. Kui võrrelda lühemaid perioode tervet röövikuperioodi katva perioodiga, siis kvalitatiivsel tasemel olulisi erinevusi ei olnud. Vaid paplikeidrikul (*P. populi*) esinesid positiivsed seosed. See võib olla tingitud tõsiasjast, et teistest oluliselt erineva röövikuaaja temperatuuriga punkt on esindatud vaid kahe isendiga ning kuna muidu on

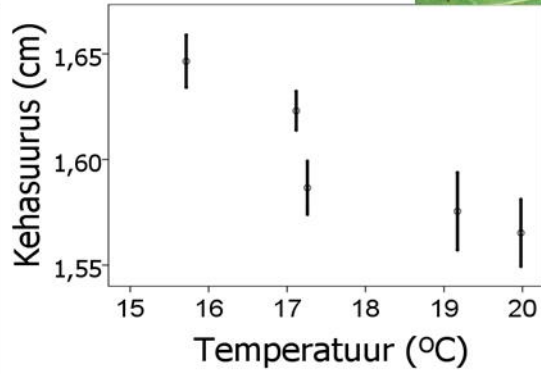
röövikuaja temperatuurides suhtelised väikesed aastatevahelised erinevused, ei saa välistada seose juhuslikku iseloomu. Lisaks on näha, et kõik statistiliselt olulised (negatiivsed) seosed leiti kahepõlvkonnaliste liikide puhul.

Tabel 7. Regressioonanalüüs temperatuuri mõju kohta kehasuurusele. Keskmine temperatuur peaks suuresti katma kogu rööviku perioodi ning lisaks on hinnatud lühemate perioodide (Temperatuur 1-4) mõju erinevate liikide kehasuurusele. N - isendite arv 5 aasta kohta, Pearsoni korrelatsioonikordaja r on illustratiivne ning iseloomustab kehasuuruse ja temperatuuri vahelist seost keskmiste tasemel.

Liik	Keskmine temperatuur					Temperatuur 1				Temperatuur 2				Temperatuur 3				Temperatuur 4			
	N	F	df	p	r	F	df	p	r	F	df	p	r	F	df	p	r	F	df	p	r
<i>Falcaria lacertinaria</i>	135	13,6	1	<0,001	-0,9	8,5	1	0,004	-0,6	15,7	1	<0,001	-1,0	5,0	1	0,027	-0,8				
<i>Drepana falcataria</i>	151	0,9	1	0,338	-0,5	0,9	1	0,345	-0,4	0,8	1	0,385	-0,3	0,4	1	0,528	-0,5				
<i>Timandra comae</i>	126	8,5	1	0,004	-0,7	5,5	1	0,020	-0,5	9,0	1	0,003	-0,7	9,1	1	0,003	-0,7				
<i>Scopula immutata</i>	261	4,4	1	0,036	-0,7	0,7	1	0,401	-0,4	3,6	1	0,060	-0,6	1,1	1	0,285	-0,3				
<i>Epirrhoe alternata</i>	136	2,3	1	0,131	-0,03	0,6	1	0,425	0,1	1,2	1	0,284	0,1	6,4	1	0,013	-0,3				
<i>Selenia tetralunaria</i>	171	13,4	1	<0,001	-0,6	11,3	1	0,001	-0,7	8,8	1	0,003	-0,6	0,1	1	0,791	-0,3				
<i>Poecilocampa populi</i>	548	0,1	1	0,772	0,8	7,4	1	0,007	0,2	17,0	1	<0,001	0,9	0,4	1	0,537	0,8	10,2	1	0,001	0,3
<i>Euthrix potatoria</i>	187	3,0	1	0,083	0,4	0,0	1	0,869	0,2	4,6	1	0,034	0,5	1,6	1	0,207	0,3				
<i>Pheosia tremula</i>	184	0,1	1	0,769	0,3	0,0	1	0,962	0,2	1,6	1	0,209	0,1	0,1	1	0,765	0,4				

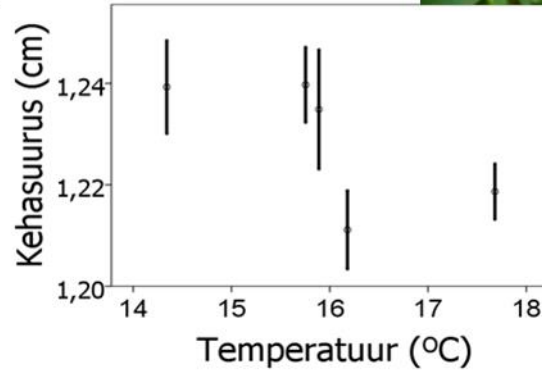
Falcaria lacertinaria

$r=-0,9$ ($p=0,001$)



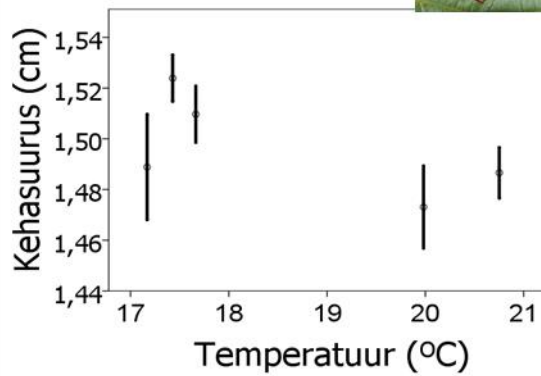
Scopula immutata

$r=-0,7$ ($p=0,036$)



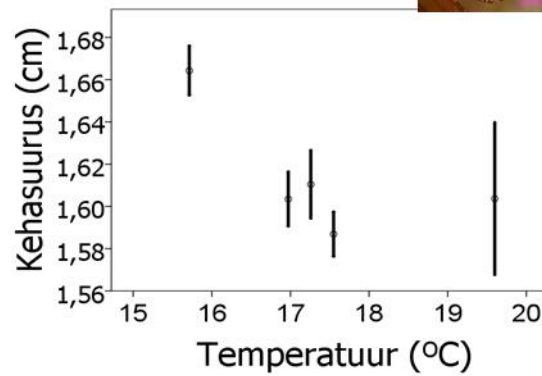
Timandra comae

$r=-0,7$ ($p=0,004$)



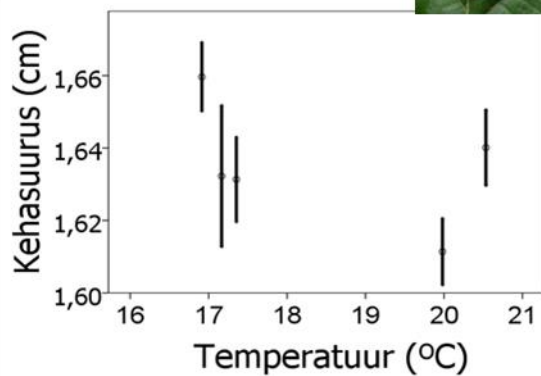
Selenia tetralunaria

$r=-0,6$ ($p=0,001$)



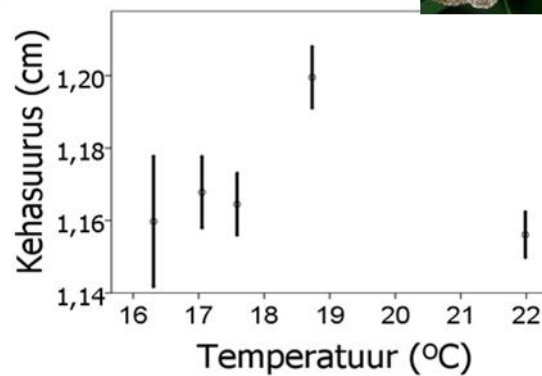
Drepana falcataria

$r=-0,5$ ($p=0,338$)



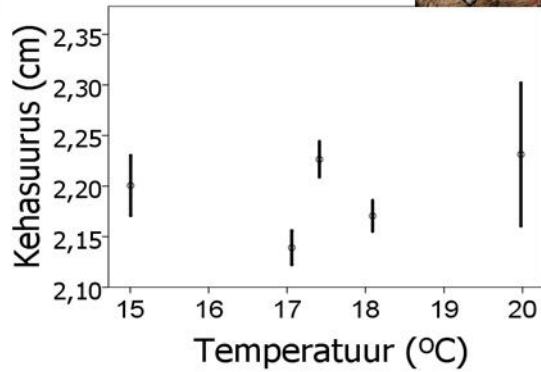
Epirrhoe alternata

$r=-0,03$ ($p=0,131$)



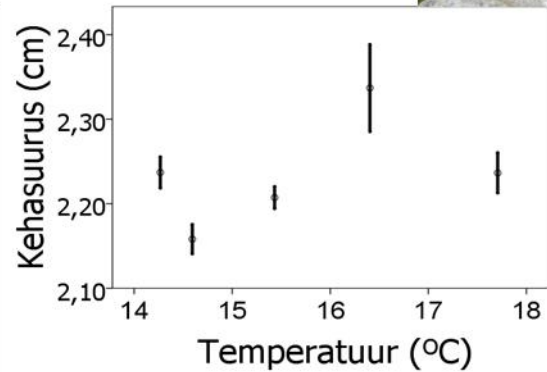
Pheosia tremula

$r=0,3$ ($p=0,769$)



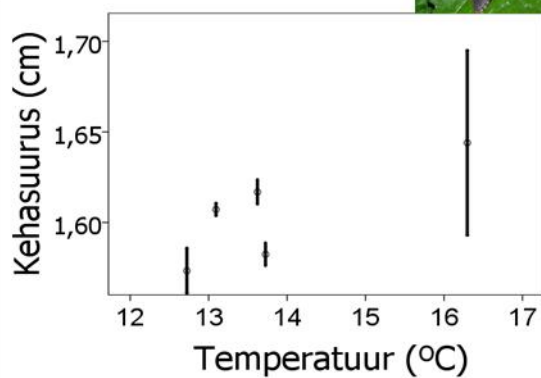
Euthrix potatora

$r=0,4$ ($p=0,083$)



Poecilocampa populi

$r=0,8$ ($p=0,772$)



Joonis 5. Röövikuaja keskmise temperatuuri mõju kehasuurusele (= esitiiva pikkus) (± 1 SE). Pearsoni r -väärtused on illustratiivsed, p -väärtused on regressioonanalüüsi tulemustest. Pildid (<http://www.lepidoptera.eu/>).

5 Arutelu

Töö tulemustest ilmnes märkimisväärne aastatevaheline varieeruvus uuritud liblikate kehasuuruses. Kuna kõik mõõdetud liblikad olid pärit samast kohast, on usutav, et erinevused kehasuuruses olid tingitud aastatevahelistest varieeruvusest röövikute kasvuaja kliimaatilistes parameetrites, millest suveräänselt tähtsaim on putukate ja teiste ektotermide puhul temperatuur. Tõepoolest, röövikuaaja keskmises temperatuuris olid aastate vahel arvestatavad erinevused, mis magnituudilt on võrreldavad järgmise 75 aasta prognoositava temperatuuri tõusuga (max = 5 °C). Kuigi seosed kehasuuruse ja röövikute kasvuaja temperatuuri vahel varieerusid liigiti, olid kõik statistiliselt olulised seosed negatiivsed.

Negatiivsed seosed on kooskõlas temperatuuri-suuruse reegluga. Leitud seosed viitavad märkimisväärsele fenotüübilisele plastilisusele (Atkinson, 1994), so. organismi võimele muuta oma fenotüüpi vastavalt keskkonnatingimustele. Kuna selle sajandi lõpuks prognoositakse kuni 5 kraadist temperatuuri tõusu, siis geneetilised muutused ei suuda tõenäoliselt nii kiirete muutustega sammu pidada (Fierst, 2011), seega on liikide fenotüübiline plastilisus peamiseks võtmesõnaks kliimasoojenemisega hakkama saamisel. Kliima soojenemine mõjutab putukate kasvu ja arengut ning seeläbi ka kehasuurust (Ohlberger, 2013). Kingsolver & Huey (2008) toovad oma töös välja, et kasvukiirus ja arengukiirus on peamised fenotüübilised tunnused, mis mõjutavad valmiku kehasuurust. Temperatuuri tõusmisel kasv ja areng kiirenevad, mis tingib nihke suuruses arenguetapi kohta (Berrigan & Charnov, 1994) ning seetõttu saavutavad isendid suguküpsuse väiksema kehasuuruse juures (van der Have & de Jong, 1996). Kõrgem arengukiirus võib olla liikidele kasulik, kuna sellega kaasneb lühem generatsiooniaeg ja madalam suremus (Kingsolver & Huey, 2008). Arengu pikendamine ja suurema kehasuuruse saavutamine on seevastu seotud nii kasude ja riskidega. Riskidena võib välja tuua suureneva suremuse, kuna kasvufaasi pikenedes viibivad röövikud varastes ja haavatavamates järkudes kauem (Atkinson, 1994), samuti võivad nad suurema tõenäosusega langeda parasiitide ohvriks (Angilletta *et al.*, 2004). Seevastu kasuna võib välja tuua kasvavast kehasuurusest tingitud suurenenud viljakuse (Stearns, 1992; Honek, 1993; Kingsolver & Huey, 2008). Kui viljakuse suurenemine kaaluks üles arengu pikenedes tingitud suuremuse, võiks looduslik valik soojemas kliimas tõenäoliselt soosida suhteliselt suuremat kehasuurust (Stearns, 1992). Niisiis võib suurem kehasuurus olla seotud külmemast kliimast tingitud kohastumisega, mille järgi suurem keha tagab väiksema suremuse talviste

miinuskraadide juures. Peale muutuste arengukiiruses mõjutab kehasuuruse kujunemist looduses ka kasvukiirus (Atkinson, 1994; Kingsolver & Huey, 2008). Temperatuuri mõjust nii kasvukiirusele kui arengukiirusele ning nende omavahelistest seostest sõltub suuresti ka kehasuurus (van der Have & de Jong, 1996; Kingsolver & Huey, 2008). Täiendavalt võib temperatuur mõjutada kasvukiirust kaudselt läbi muutuste toidutaimede kvaliteedis (Ho *et al.*, 2010). Siiski, kuna töös uuritud liigid on generalistid, on toidukvaliteedi mõju oletatavasti väiksem, kui see oleks spetsialistide puhul, kes sõltuvad vaid ühest, konkreetsest toidutaimest.

Koguni viiel liigil üheksast temperatuuri ja kehasuuruse vahel siiski seos puudus. Temperatuuri mõju puudumist võib seletada mitmeti. Potentsiaalselt võiks üheks põhjuseks olla röövikuja kaudsest hindamisest tingitud vastavate keskmiste temperatuuride ebatäpsus. Kuna aga seost ei ilmnenu ühegi röövikuja arvutamise meetodiga (vt Materjal ja meetodid), siis usutavasti peegeldab see pigem tegelikku temperatuuri ja kehasuuruse vahelise seose puudumist. Üheks põhjuseks, miks temperatuuri ja kehasuuruse vahel seos puudus, võis olla asjaolu, et käesolevas töös kasutati andmeid vaid isaste isendite kohta. Nimelt on näidatud, et isaste kehasuurus on kasvukeskkonna temperatuuri suhtes vähem tundlik kui emaste oma (Teder & Tammaru, 2005). Samas ei tähenda see seda, et isased ei reageeri temperatuuri muutustele üldse. Usutavasti ei ole siiski kumbki eelpool mainitud metoodilisest probleemist piisav, et seletada seoste puudumist. Pigem on usutav, et seoste puudumise võis tingida suhteliselt väikesed temperatuuri erinevused. Võrreldes tavapäraste laborikatsetega, kus kasutatavad temperatuurigradiendid ulatuvad sageli 10-20 kraadini (Atkinson, 1994), olid aastevahelised erinevused temperatuuris suhteliselt väikesed. Üle liikide ulatus aastevaheline erinevus röövikuja temperatuuris keskmiselt 4,6 kraadini. Teisest küljest peegeldab just selline temperatuurigradiend oluliselt realistlikumalt võimalikku vastust kliima soojenemisele kui vastused laiema temperatuurivahemikuga gradientidele. Seega võivad seoste puudumised tuleneda labori tingimustes tehtud tööde temperatuuri mõju ülehindamisest putukate kehasuurusele. TSR-i kinnitavad tööd on enamasti tehtud laboritingimustes, kus putukatel puudub praktilisest võimalus käitumuslikult kehatemperatuuri reguleerida. Looduses suudavad putukad termoregulatsiooni reguleerida, peites end otsese päikesekiirguse eest taimede varju või hoides maapinna lähedale. Peale selle suudavad generalistid valida taimi, millele oma mune muneda, et tagada kooruvatele röövikutele võimalikult head ellujäämistingimused ja toidukvaliteet. Liiatigi on fluktueerivate temperatuuride puhul putukal võimalus käitumuslikult temperatuuri negatiivset mõju pehmendada, mis on konstantsete laboris esinevate temperatuuride puhul paratamatult võimatu. On näidatud, et fluktueerivate temperatuuride mõju arengukiirusele on nõrgem kui konstantsete

temperatuuride oma (Kingsolver *et al.*, 2008; Ragland & Kingsolver, 2008). Niisiis konstantsete temperatuuride juures on areng kiirem ning arengukestus lühem, seega potentsiaalselt on vähem aega kasvamiseks, vastukaaluks fluktuervatele temperatuuridele.

Tähelepanuväärselt ilmnes temperatuuri negatiivne mõju vaid bivoltiinsetel liikidel. Seda võib põhjustada asjaolu, et bivoltiinsete liikide puhul oli röövikuperioodi hindamine täpsem kui univoltiinsete liikide puhul. Samas, kahepõlvkonnaliste liikide puhul peavad mõlemad põlvkonnad ühe aasta sisse ära mahtuma, seega on nende arengukestus paratamatult lühem (Altermatt, 2010b). Kasvuhooaja limiteerituse tõttu puudub teisel põlvkonnal võimalus oma arengukestust oluliselt pikendada ning kasvukiirust aeglustada. Tulemuseks on valmikud lõppsuuruses väiksemad ning see tingib TSR-i kehtimise. Pikemas ajaskaalas võivad multivoltiinsed kliimasoojenemisele reageerida kiiremini ka geneetilisel tasemel, kuna tänu lühemale generatsioonajale võivad evolutsioonilised protsessid toimuda kiiremini.

Aastatevahelised erinevused röövikuaaja keskmises temperatuuris (keskm. 4,6 °C) varieerusid sarnases vahemikus selle sajandi lõpuks prognoositud temperatuuri tõusuga (2-5°C; IPCC, 2007), mistõttu käesoleva töö tulemused võiksid üsna realistlikult peegeldada uuritud liikide vastust kliima soojenemisele. Kuna putukad on ektotermid, siis kehatemperatuur ja seega kõik füsioloogilised protsessid on seotud tihedalt välistemperatuuriga ja nende vastus temperatuurimuutustele on vahetu (Logan *et al.*, 2003). Muutused kehasuuruses võivad omakorda mõjutada liikide populatsioonidünaamikat. Kuna väiksemad isendid on putukatel reeglina madalama viljakusega (Honek, 1993), siis võiks temperatuuri tõustes isendite viljakus väheneva kehasuurusega langeda. Sellest võiks järeldada, et putukapopulatsioonide arvukus langeb jätkuva kliima soojenemisega, seda eriti liikide puhul, kelle toidutaimede kättesaadavus on limiteeritud ebasoodsate hooaegade poolt ning seega puudub praktiliselt võimalus oma arvukust tõsta lisapõlvkonda luues. Siiski, paljude liikide puhul võib soojenemisest tingitud kiirem areng ja lühem generatsiooniaeg, koos arenguks sobiva hooaja pikenemisega, luua hoopis võimalusi uute põlvkondade loomiseks (Altermatt, 2010a; Pöyry *et al.*, 2011). Põlvkondade arvu suurenemisel võib aga liigi arvukus hoopis suurenda. Veel enam, põlvkondade arvu suurenemine ei kiirenda vaid populatsiooni kasvu vaid ka evolutsioonilisi protsesse ning kohastumist (Altermatt, 2010a). Lisaks võivad mahedamad talved vähendada putukate talvist suremust (Musolin *et al.*, 2009) ja suurendada seeläbi teatud liikide arvukust veelgi. Kliima soojenemise mõju populatsioonide tasemel on niisiis kompleksne ja vajab seega edasist uurimist.

6 Kokkuvõte

See, et kliima on muutunud ja muutub edaspidi on fakt, kuid üha intensiivsema inimtegevuse tõttu võib globaalne soojenemine paljudele putukatele ja ka teistele organismidele saada tõsiseks proovikiviks. Keskmiselt ennustatakse 2 - 5 °C kliima soojenemist selle sajandi lõpuks ning vastusena sellele on näha muutuseid fenoloogias ja levilas. Viimasel ajal on üha enam räägitud kolmanda vastusena muutustest kehasuuruses. Kehasuurus kui üks olulisim elukäigutunnus, mõjutab nii liikide viljakust, paaritumisedukust kui suremust.

Töö eesmärk oli hinnata kliimasoojenemise mõju putukate kehasuurusele. Sellele küsimusele vastuse leidmiseks on valguspüügi abil kogutud Nigula LKA-lt 9 liblikaliiki (*Drepanidae*, *Geometridae*, *Lasiocampidae* ja *Notodontidae*). Kehasuurus (=esitiiva pikkus) on mõõdetud 1899 isasel isendil. Kahepõlvkonnaliste liikide puhul on analüüsi kaasatud vaid teine põlvkond. Kasvuperiood on arvatud, röövikuperioodi arvesse võttes, iga liigi ja aasta (2008-2012) kohta eraldi. Andmed temperatuuride kohta on saadud Eesti Keskkonnaametilt, Pärnu-Sauga meteoroloogia- ja hüdroloogiajaamast.

Tulemustest võib järeldada, et paljude liikide jaoks olid kogetud temperatuurid prognoositud kliima soojenemisega sarnases suurusjärgus (max = 5,7 °C), seetõttu peaksid tulemused peegeldama realistlikult globaalse soojenemise mõju kehasuurusele. Seosed temperatuuri ja kehasuuruse vahel erinesid liigiti, kuid need tulemused, mis näitasid temperatuuri olulist mõju kehasuurusele olid enamuses negatiivsed. Seega põhilise järeldusena võin välja tuua, et kliimasoojenemise mõju kehasuurusele varieerub tugevast negatiivsest mõjust mõju puudumiseni.

7 Summary

The effect of climate warming on insect body sizes

Climate changes is a major environmental problem the globe is facing now. Due to human activity it can become a serious threat to many organisms including insects. Global temperature is predicted to increase 2 - 5 °C by the end of this century. Climate changes have led to changes in species distributions and phenologies. Changes in body size have been predicted to be a third major response to changes in global temperature. Body size is the most studied life-history trait in insects, because it is strongly related to reproduction success, fertility and mortality.

This work was designed to evaluate the effect of climate warming on insects' body size. Nine moth species from four different families (*Drepanidae*, *Geometridae*, *Lasiocampidae* and *Notodontidae*) were collected from catches of an automatic light-trap run by the Estonian national environment monitoring program in the Nigula Nature Reserve. Body size (= forewing length) was measured in 1899 males. In bivoltine species, only the second generation was considered. Larval periods for each particular year (2008-2012) were derived from adult phenologies separately for each species. Average temperatures for these periods were calculated using weather data from the Estonian Environment Agency.

The absolute annual variation in observed average temperatures of larval periods (max range 5,7 °C) was of a similar magnitude as is the projected increase in temperatures over the next 75 years. The response of body sizes to annual variation in temperatures should thus realistically reflect potential changes of body size in response to climate warming. Correlations between body size and temperature substantially varied across the set of species examined. Nevertheless, those showing clear associations were mostly negative. The results suggest that the responses of different species to climate warming are likely to range from no change to a considerable decrease in body size.

Tänuavaldused

Eelkõige soovin tänada oma juhendajat Tiit Tederit põhjalikku juhendamise ja heade nõuannete eest.

Lisaks tänan Helen Vellaud kaasjuhendamise eest. Tänan Ivo Saaremäed KAUR-ist kliimaandmete eest. Tänan Erki Õunapit ja Tõnis Tasast liblikate määramise ja sorteerimise eest. Tänan Toomas Tammaru eksperthinnagu eest, röövikuperioodide määramisel. Tänan kõiki häid kolleege ja kaastudengeid, kes on mind nõu ja/või jõuga aidanud.

Kasutatud kirjandus

- Altermatt F. (2010a) Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. *Proceedings of the Royal Society B*, 277: 1281–1287.
- Altermatt F. (2010b) Tell me what you eat and I'll tell you when you fly: diet can predict phenological changes in response to climate change. *Ecology Letters*, 13: 1475–1484.
- Angilletta Jr. M. J., Steury T. D., Stears M. W. (2004) Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: fitting pieces of a life-history puzzle. *Integrative and comparative biology*, 44: 498–509.
- Angilletta M. J., Dunham A. E. (2003) The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *The American Naturalist*, 162: 332–342.
- Ashton K. G. (2001) Are ecological and evolutionary rules being dismissed prematurely? *Diversity and Distributions*, 7: 289–295.
- Atkinson D. (1994) Temperature and organism size—a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*, 25: 1–58.
- Atkinson D., Morley S. A., Hughes R. N. (2006) From cells to colonies: at what levels of body organization does the 'temperature-size rule' apply? *Evolution & Development*, 8: 202–214.
- Atkinson D., Sibly R. M. (1997) Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends in Ecology & Evolution*, 12: 235–239.
- Berrigan, D. & Charnov, E.L. 1994. Reaction norms for age and size at maturity in response to temperature: a puzzle for life historians. *Oikos*, 70: 474–478.
- Blanckenhorn W. U., Demont M. (2004) Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? *Integrative and Comparative Biology*, 44: 413–424.
- Danks H. V. (1987) *Insect dormancy: an ecological perspective biological survey of Canada*, Ottawa.
- Fierst J. L. (2011). A history of phenotypic plasticity accelerates evolution to a new environment. *Journal of Evolutionary Biology*, 24: 1992–2001.
- Flatt T., Heyland A. (2011) *Mechanisms of life history evolution: the genetics and physiology of life history traits and trade-offs*. Oxford University Press.

- Foster J., Hirst A. G., Atkinson D. (2012) Warming-induced reductions in body size are greater in aquatic than terrestrial species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 47: 19310–19314.
- Gardner J. L., Peters A., Kearney M., Joseph L., Heinsohn R. (2011) Declining body size: a third universal response to warming? *Trends in Ecology & Evolution*, 26: 285–291.
- Geist V. (1990) Bergmann's rule is invalid: a reply to J. D. Paterson. *Canadian Journal of Zoology*, 68: 1613–1615.
- Groeters F. R., Shaw D. D. (1996) Evidence for association of chromosomal form and development time from complex clines and geographic races in the grasshopper *Caledia captiva* (*Orthoptera: Acrididae*). *Biological journal of the Linnean Society*, 59: 243–259.
- Hansen J., Sato M., Ruedy R., Lo K., Lea D. W., Medina-Elizade M. (2006) Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103: 14288–14293.
- Ho C.-K., Pennings S. C., Carefoot T. H. (2010) Is diet quality an overlooked mechanism for Bergmann's rule? *The American Naturalist*, 175:269–276.
- Honek A. (1993) Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* 66: 483–492.
- Huey R. B., Gilchrist G. W., Carlson M. L., Berrigan D., Serra L. (2000) Rapid evolution of a geographic cline in size in an introduced fly. *Science*, 287: 308–309.
- IPCC (2007) *Climate Change. Impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of working group II to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.* Cambridge University Press, Cambridge.
- IPCC (2012) *Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation.* In: Field C. B., Barros V., Stocker T. F., Qin D., Dokken D. J., Ebi K. L., Mastrandea M. D. *et al.*, eds. *A Special Report of Working Groups I and II of the intergovernmental panel on climate change.* Cambridge University Press, Cambridge, 1–19.
- Karan D., Morin J.-P., Gravot E., Moreteau B., David J. R. (1999) Body size reaction norms in *Drosophila melanogaster*: temporal stability and genetic architecture in a natural population. *Genetics Selection Evolution*, 31: 491–508.
- Kingsolver J. G., Huey R. B. (2008) Size, temperature, and fitness: three rules. *Evolutionary Ecology Research*, 10: 251–268.

- Kingsolver J. G., Ragland G. J., Diamond S. E. (2008) Evolution in a constant environment: thermal fluctuations and thermal sensitivity of laboratory and field populations of *Manduca sexta*. *Evolution*, 63: 537–541.
- Kivelä S. M., Välmäki P., Carrasco D., Mäenpää M. I., Oksanen J. (2011) Latitudinal insect body size clines revisited: a critical evaluation of the saw-tooth model. *Journal of Animal Ecology*, 80: 1184–1195.
- Krause F., Bach W., Koomey J. G. (1992) Energy policy in the greenhouse. New York: Wiley.
- Logan J. A., Régnière J., Powell J. A. (2003) Assessing the impacts of global warming on forest pest dynamics. *Frontiers in Ecology and Environment*, 1: 130–137.
- Mayr E. (1956) Geographical character gradients and climatic adaptation. *Evolution*, 10: 105–108.
- Meiri S. (2011) Bergmann's rule - what's in a name? *Global Ecology and Biogeography*, 20: 203–207.
- Menzel A., Fabian P. (1999) Growing season extended in Europe. *Nature*, 397: 659.
- Moreteau B., Morin J. P., Gibert P., Pétavy G., Pla E., David J. R. (1997). Evolutionary change of nonlinear reaction norms according to thermal adaptation: a comparison of two *Drosophila* species. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 320: 833–841.
- Mousseau T. A. (1997) Ectotherms follow the converse Bergmann's rule. *Evolution*, 51: 630–632.
- Musolin D. L., Tougou D., Fujisaki K. (2009) Too hot to handle? Phenological and lifehistory responses to simulated climate change on the southern green stink bug *Nezara viridula* (*Heteroptera:Pentatomidae*). *Global Change Biology*, 16: 73–87.
- Nylin S., Svärd L. (1991) Latitudinal patterns in the size of European butterflies. *Holarctic Ecology*, 14: 192–202.
- O'Connor M. I., Selig E. R., Malin L., Pinsky M. L., Altermatt F. (2012) Toward a conceptual synthesis for climate change responses. *Global Ecology and Biogeography*, 21: 693–703.
- Ohlberger J. (2013) Climate warming and ectotherm body size – from individual physiology to community ecology. *Functional Ecology*, 27: 99–1001.
- Parmesan C. (1996) Climate and species range. *Nature*, 382: 765–766.
- Parmesan C. (2006) Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 637–69.

- Parmesan C., Ryrholm N., Stefanescu C., Hill J. K., Thomas C. D., Descimon H., Huntley B., Kaila L., Kullberg J., Tammaru T., Tennent W. J., Thomas J. A., Warren M. (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399: 579–83.
- Parmesan C., Yohe G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37–42.
- Pöyry J., Leinonen R., Söderman G., Nieminen M., Heikkinen R. K., Carter T. R. (2011) Climate-induced increase of moth multivoltinism in boreal regions. *Global Ecology and Biogeography*, 20: 289–298.
- Ragland G. J., Kingsolver J. G. (2008) The effect of fluctuating temperatures on ectotherm life-history traits: comparisons among geographic populations of *Wyeomyia smithii*. *Evolutionary Ecology Research*, 10: 29–44.
- Ray C. (1960) The application of Bergmann's and Allen's rules to the poikilotherms. *Journal of Morphology*, 106: 85–108.
- Roy D. B., Sparks T. H. (2000) Phenology of British butterflies and climate change. *Global Change Biology*, 6: 407–416.
- Shelomi M. (2012) Where are we now? Bergmann's rule *sensu lato* in insects. *The American Naturalist*, 180: 511–519.
- Siska E. L., Pennings S. C., Buck T. L., Hanisak M. D. (2002) Latitudinal variation in palatability of salt-marsh plants: which traits are responsible? *Ecology*, 83: 3369–3381.
- Stearns S. C. (1992) *The evolution of life histories*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Svensson I. (1993) *Fjärilskalender*. Kristianstad.
- Tauber M. J., Tauber C. A., Masaki S. (1986) *Seasonal adaptations of insects*. Oxford University Press, New York.
- Teder T., Esperk T., Remmel T., Sang A., Tammaru T. (2010) Counterintuitive size patterns in bivoltine moths: late-season larvae grow larger despite lower food quality. *Oecologia*, 162: 117–125.
- Teder T., Tammaru T. (2005) Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects. *Oikos*, 108: 321–334.
- Teplitsky C., Millien V. (2014) Climate warming and Bergmann's rule through time: is there any evidence? *Evolutionary Applications*, 7: 156–168.
- Trenberth K. E., Jones P. D., Ambenje P., Bojariu R., Easterling D., Klein Tank A., Parker D., Rahimzadeh F., Renwick J. A., Rusticucci M., Solden B., Zhai P. (2007) Observations: Surface and atmospheric climate change. In: *Climate Change 2007: The Physical*

- Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge, UK, and New York, NY, 235-336.
- van der Have T. M., de Jong G. (1996) Adult size in ectotherms: Temperature effects on growth and differentiation. *Journal of Theoretical Biology*, 18: 329–340.
- van Nouhuys S., Lei G. (2004) Parasitoid-host metapopulation dynamics: the causes and consequences of phenological asynchrony. *Journal of Animal Ecology*, 73: 526–35.
- von Bertalanffy L. (1960). Principles and theory of growth. in: fundamental aspects of normal and malignant growth. Amsterdam. Elsevier, 137–259.
- Watt C., Mitchell S., Salewski V. (2010) Bergmann's rule; a concept cluster? *Oikos*, 119: 89–100.
- Woods H. A. (1999) Egg-mass size and cell size: effects of temperature on oxygen distribution. *American Zoologist*, 39: 244–252.

Kaudsed viited

- Bergmann C. (1847) Ueber die verhältnisse der wärmeökonomie der thiere zu ihrer grösse. *Göttinger Studien*, 3: 595–708.

Kasutatud veebiallikad

- Eesti Keskkonnaagentuur <http://www.emhi.ee> (vt 8.aprill.2014).
- Google Maps <https://maps.google.ee/> (vt 8.aprill.2014).
- IPCC 2013 <http://www.ipcc.ch/> (vt 8.aprill.2014).
- Eesti Riiklik Keskkonnaseire Programm <http://seire.keskkonnainfo.ee/> (vt 12.jaanuar.2014).

Kasutatud pildid

- Euroopa liblikad <http://www.lepidoptera.eu/> (vt. 3.märts. 2014).

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

1. Mina, Aigi Margus, annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Kliima soojenemise mõju liblikate kehasuurusele“, mille juhendajad on Tiit Teder ja Helen Vellau,
 - 1.1 reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
 - 1.2 üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
- 2 olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
- 3 kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 26.05.2014