

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

**Auli Zingel**

**KASVUKESKKONNA TEMPERATUURI**  
**MÕJU LIBLIKATE KEHASUURUSELE**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Toomas Tammaru

**TARTU 2025**

# Infoleht

## Kasvukeskkona temperatuuri mõju liblikate kehasuurusele

Viimase sajandi jooksul on intensiivistunud globaalsed kliimamuutused, mõjutades kogu elu Maal. Temperatuuri ja kehasuuruse vaheliste seoste väljaselgitamine ja mõistmine on seega elulise tähtsusega nii ökosüsteemide kui ka organismide tasemel, muutes võimalikuks ennustada ja ennetada muutusi liikide käekäigus. Kõigusoojastel loomadel väheneb reeglina kehasuurus soojades tingimustes, külmas esineb aga vastupidine seos ning seda nähtust tuntakse temperatuur-suurus-sõltuvuse all. Käesoleva töö eesmärk oli anda ülevaade temperatuur-suurus-sõltuvust käsitlevast teaduskirjandusest ning spetsiifilisemalt välja selgitada, kuidas mõjutab kasvukeskkonna temperatuur liblikate kehasuurust. Töö tulemuste põhjal ei saa väita, et liblikad seda reeglit rühmadeüleselt järgiksid. Temperatuuri ja kehasuuruse vahelises seoses esineb märkimisväärset varieeruvust ning erinevad liblikarühmad vastavad temperatuurimuutustele erinevalt. Tundub, et temperatuur-suurus vastuste mustrid on fikseerunud eelkõige madalamate taksonite tasemel.

**Märksõnad:** *liblikad, temperatuur, kehasuurus, temperatuur-suurus-sõltuvus, TSR.*

## Effects of Developmental Temperature on Lepidoptera

Over the past century, global climate change has intensified, affecting all life on the Earth. Identifying and understanding the relationships between temperature and body size is therefore of vital importance both at the ecosystem and organism levels, making it possible to predict and prevent inevitable changes in natural populations. In ectothermic animals, body size generally decreases under warm conditions, while the opposite occurs in cold environments and this phenomenon is known as the temperature-size rule. The aim of the present study was to provide a literature overview on the relationship between temperature and body size, and more specifically, to determine how developmental temperature affects body size in Lepidoptera. Based on this study, the generalisation that Lepidoptera follow the TSR cannot be made. There is significant variation in the relationship between temperature and body size, and different taxonomic groups respond differently to temperature changes. It appears that temperature-size response patterns are primarily fixed at lower taxonomic levels.

**Keywords:** *Lepidoptera, temperature, body size, temperature-size rule, TSR.*

## Sisukord

Infoleht .....	2
1. Sissejuhatus .....	4
2. Temperatuur ja kehasuurus ökoloogiliste teguritena .....	6
3. Temperatuur-suurus-sõltuvus .....	7
3.1 Seletused ja mehhanismid .....	7
3.1.1 Füsioloogilised seletused .....	8
3.1.2 Ökoloogilised seletused .....	10
3.2 Erandid ja varieeruvus .....	13
3.3 Üldistused hetkeseisuga .....	15
3.4 Temperatuur-suurus-sõltuvus liblikatel .....	16
4. Materjal ja meetodid .....	17
5. Tulemused .....	19
5.1 Temperatuur-suurus seosed .....	19
5.2 Erinevused liblikataksonite vahel .....	20
5.2.1 Kuldtiivad .....	20
5.3 Sugudevahelised erinevused .....	21
5.4 Põlvkondade arvu mõju TSR-i avaldumisele .....	22
5.5 Geograafilised mustrid TSR-i esinemises .....	22
6. Arutelu .....	24
Kokkuvõte .....	28
Summary .....	30
Tänuavaldused .....	32
Kasutatud kirjandus .....	33
Lisad .....	39
Lihtlitsents .....	41

# 1. Sissejuhatus

Temperatuur on üks olulisemaid keskkonna parameetreid, mis kujundab elu Maal nii ökosüsteemide kui ka organismide tasandil (Sinclair et al., 2003), ning sel on seega keskne roll ökoloogias (Ciota et al., 2014). Organismi enda tunnustest on kesksel kohal kehasuurus, mis ilmutab omakorda olulisi koos- ja vastasmõjusid temperatuuriga (Verberk et al., 2021). Temperatuuri ja kehasuuruse vaheliste seoste tuvastamine ja nendele seletuste otsimine on olnud teadlaste püüdeks aastakümneid ning tuvastatud on mitmeid ökogeograafilisi ja -füsioloogilisi seaduspärasid temperatuurist sõltuvas kehasuuruse varieeruvuses (Tian & Benton, 2020). Kõigusoojaste loomade puhul on täheldatud selget ja kindlasuunalist fenotüübilisest plastilisusest tingitud seost temperatuuri ja kehasuuruse vahel ning seda tuntakse temperatuur-suurus-sõltuvuse nime all (Atkinson, 1994). Temperatuur-suurus-sõltuvus on liigisisene nähtus, kus isendid saavutavad soojemas kasvades suguküpsuse väiksema kehasuuruse juures, st kasvavad madalatel temperatuuridel suuremaks (Atkinson, 1994). Tegemist on ühe levinuima fenotüübilisest plastilisusest tingitud ökofüsioloogilise muustriga (Verberk et al., 2021), kuid samas ei ole tegemist universaalse reeglga: selle avaldumises esineb mitmeid erandeid ja märkimisväärset varieeruvust eri organismirühmade vahel ning selle taga olevad põhjused on jäänud endiselt lõpuni välja selgitamata (Verberk et al., 2021). Seega kujutab temperatuur-suurus-sõltuvus endast ökoloogiliselt olulist mustrit, mida põhjustavad mehhanismid ja mille evolutsioonilised tagamaad kujutavad endast olulist ja põnevat uurimisvaldkonda.

Temperatuur-suurus-sõltuvuse avaldumist on uuritud ka mitmetel liblikarühmadel, kuid rühmadeüleste muustrite olemasolu ja järjepidevust on senini vähe käsitletud. Samuti pole teada, mis tegurid mõjutavad liblikate temperatuur-suurus vastuste kujunemist ja kas need erinevad teadaolevast üldmuustrist.

Käesoleva töö eesmärk on välja selgitada, kas ja kuidas esineb temperatuur-suurus-sõltuvus liblikatel, ning arutleda põhjuste üle, mis võiksid seletada seoste esinemist või puudumist. Töö eesmärk on uurida, kas temperatuur-suurus-sõltuvuse avaldumises esineb erinevusi liblikataksone vahel nii liikide- kui ka kõrgemate taksonite üleselt. Lisaks on eesmärgiks tuvastada sugudevahelisi ja geograafilisi mustreid temperatuur-suurus-sõltuvuse avaldumises.

Rühmaspetsiifiliste tegurite väljaselgitamine on eriti oluline globaalsete kliimamuutuste ja kaasnevate fenoloogiliste nihete tõttu (Van Dyck et al., 2015), mis mõjutavad otseselt

organismide arengut ja elukäiku ning vähendavad temperatuuri adekvaatsust keskkonnatingimuste indikaatorina. Samuti võimaldab temperatuuri ja kehasuuruse vaheliste seoste mõistmine ennustada muutusi nii liikide kui ka ökosüsteemide käekäigus. Seega on oluline aru saada, kuidas temperatuuri ja kehasuuruse vaheline seos organismide elukäiku mõjutab ja kuidas see seos välja kujuneb.

## 2. Temperatuur ja kehasuurus ökoloogiliste teguritena

Elusorganismide jaoks on temperatuur üks kesksemaid keskkonna parameetreid (Sinclair et al. 2003), mis mõjutab pea kõiki loomade eluavalduisi ja seeläbi ka elukäigutunnuste ja -strateegiate evolutsiooni (Ciota et al., 2014; Verberk et al., 2021). Organismi enda tunnustest on kesksel kohal kehasuurus, mis samuti ühel või teisel moel mõjutab igat organismi eluavalduisi, elukäigutunnuseid sealhulgas (Verberk et al., 2021). Nii mõjutab kehasuurus organismi kasvukiirust (Atkinson, 1994), eluiga ja viljakust (Brown & Sibly, 2006), suremust ning muid elukäigutunnuseid (Verberk et al., 2021). Täiskasvanud isendi kehasuurus on ilmses lõivsuhtes arengu kiirusega ja kompromiss nende kahe kohasuse komponendi vahel määrab suuresti liigi elukäigustrateegia (Verberk et al., 2021).

Arvestades nii temperatuuri kui kehasuuruse kesksel ökoloogilist rolli on nende kahe parameetri vastas- ja koosmõjud oluliseks ja põnevaks loodusteadusliku uurimise objektiks. Temperatuuri ja kehasuuruse vahelisi seoseid on kirjeldatud mitmesuguseid ning need erinevad organismirühmade vahel tugevuse ja suuna poolest (Verberk et al., 2021). Selliste mustrite tuvastamine ja kirjeldamine on olnud teadlaste huviorbiidis juba aastakümneid (Atkinson, 1995). Muuhulgas on täheldatud mitmeid ökogeograafilisi seaduspärasusi kehasuuruse varieeruvuses (Tian & Benton, 2020). Püsisoojaste loomade lähiliikide võrdluses seostatakse kõrgemate temperatuuridega ehk madalamate laiuskraadide või kõrgusega üldiselt väiksemaid kehasuuruseid ning seda seost tuntakse kui Bergmanni reeglit (Verberk et al., 2021). Sama nähtust ühe liigi eri populatsioonide võrdluses tuntakse Jamesi reegli nime all (James, 1970). Neid seaduspärasusi käsitletakse eelkõige pikaajalise evolutsioonilise vastusena temperatuuri geograafilisele varieerumisele (Verberk et al., 2021). Keskkonnategurid, sh temperatuur, mõjutavad organismide füsioloogiat, morfoloogiat, käitumist ja arengut mõistagi ka vahetult ning põhjustavad asjaomast fenotüübilist plastilisust (Price, Qvarnström & Irwin, 2003), mis väljendub genotüübi võimes realiseerida mitut erinevat fenotüüpi vastavalt keskkonnale (Kelly, Panhuis & Stoehr, 2012). Üks kõige levinumaid fenotüübilise plastilisuse vorme on täiskasvanud isendite kehasuuruse sõltuvus arengu käigus kogetud temperatuuridest (Kingsolver et al., 2007).

### 3. Temperatuur-suurus-sõltuvus

Temperatuur-suurus-sõltuvus (ingl *temperature-size rule*, lühendatult TSR) on kõigusoojastel organismidel esinev liigisisene nähtus, kus isendid saavutavad soojemas kasvades suguküpsuse väiksema kehasuuruse juures, st kasvavad madalatel temperatuuridel suuremaks (Atkinson, 1994). TSR on üks üldlevinumaid fenotüübilisest plastilisusest tingitud ökofüsioloogilisi mustreid, mida on täheldatud rohkem kui 80% uuritud kõigusoojastel loomadel (Atkinson, 1994), sealhulgas paljudel lüliljalgsel, kaladel, kahepaiksetel ja roomajatel (Verberk et al., 2021). Samas ei ole TSR universaalne reegel ning selle avaldumises esineb mitmeid erandeid ja märkimisväärset varieeruvust eri organismirühmade vahel (Verberk et al., 2021). Näiteks roomajatest järgivad kilpkonnalised üldiselt TSR-i mustrit, soomuselistel (sisalikel ja madudel) aga esineb vastupidine temperatuur-suurus seos ning nad kasvavad enamasti soojas suuremaks (Ashton & Feldman, 2002). Sellised erandid viitavad sellele, et TSR-i aluseks olevad mehhanismid võivad varieeruda sõltuvalt taksonite ökoloogiast, arengubioloogiast ja füsioloogilisest kohastumusest (Ghosh, Testa & Shingelton, 2013), muutes TSR-i vägagi keerukaks ja mitmetahuliseks nähtuseks.

#### 3.1 Seletused ja mehhanismid

Püüsoojastel loomadel esinevaid temperatuur-suurus seoseid on valdavalt käsitletud geograafilise varieeruvuse kontekstis, eeldades nende geneetilist tausta (Atkinson, 1994). Bergmanni reegli algse põhjenduse kohaselt aitavad suuremad kehamõõtmed vähendada soojuskadu, soosides seeläbi madalatel temperatuuridel suuremaid kehamõõtmeid (Atkinson, 1994). See ei päde seletama sarnast mustrit kõigusoojastel loomadel, kel enamasti puudub füsioloogiline soojusregulatsiooni võime, mistõttu ei saa nende kehamõõtmete varieerumist seletada vajadusega vähendada metaboolset soojuskadu (Atkinson, 1994). Kõigusoojastel loomadel esinev temperatuur-suurus-sõltuvus on see-eest vahetult tingitud kasvukeskkonna temperatuurist (Atkinson, 1994) ja sellele seletuste leidmist on käsitletud eraldiseisva probleemina. Kuigi TSR-i näol on tegemist väga laialdaselt dokumenteeritud nähtusega, puudub üksmeelne arusaam selle võimalike põhjuste osas. Kõige laiemalt saab välja pakutud seletusi jagada kaheks: mehhanistlikud ehk füsioloogilised seletused ning ökoloogilised seletused (Verberk et al., 2021).

### 3.1.1 Füsioloogilised seletused

Mehhanistlikud ehk füsioloogilised seletused käsitlevad TSR-i kui füsioloogilist paratamatust, mis tuleneb muutustest organismi talitluses kõrgematel temperatuuridel (Atkinson, 1994). Eelkõige on temperatuuril mõju organismi kasvu- ja arengukiirusele ning ainevahetusele, mis avaldavad omakorda mõju kehasuurusele (Verberk et al., 2021).

#### *Kasvu- ja arengukiirus*

Loomad kasvavad, aga ka arenevad soojematel temperatuuridel kiiremini (Verberk et al., 2021). Reeglina on arengukiiruse sõltuvus temperatuurist tugevam kui kasvukiirusel, mistõttu saavutatakse soojas valmiku arengujärk väiksema kehasuuruse juures (Atkinson, 1994). Erinevus kehasuuruse ja arengukiiruse temperatuuritundlikkuses võib olla tingitud erinevate tegurite poolt.

Kasv ja areng reageerivad ressursside piiratusega erinevalt (Verberk et al., 2021). Ressursinappus näib mõjutavat arengut vähem kui kasvu, mistõttu kõrgetel temperatuuridel, kus võib olla suurenenud toidu- ja hapnikupuuduse oht, võib olla eelistatud ressursside suunamine kasvu asemel arengusse (Verberk et al., 2021). Nii väheneb oht, et ressursid muutuvad enne suguküpsuse saavutamist ohtlikult piiravaks, ning suureneb tõenäosus, et isend jõuab enne toidu või hapniku lõppemist sigida.

Arengukiiruse jõudsam tõus kõrgetel temperatuuridel võib olla tingitud ka DNA replikatsiooni ja valgusünteesi erinevast temperatuuritundlikkusest (Verberk et al., 2021). Kasvukiirus sõltub peamiselt valgusünteesi kiirusest, mis on eelkõige limiteeritud suurte ribosomaalsete valkude difusiooni poolt (Van der Have & de Jong, 1996). Arengukiirus sõltub seevastu DNA replikatsiooni kiirusest, milles osalevad polümeraasid on ribosomaalsetest valkudest märkimisväärselt väiksemad, muutes replikatsiooni difusiooni poolt vähem piiratuks (Van der Have & de Jong, 1996). Kõrgetel temperatuuridel suureneb nii difusioon kui ka keemiliste reaktsioonide kiirus, mistõttu arengukiirus, mis on difusiooni poolt vähem piiratud, kasvab jõudsamalt tänu polümeraaside suurenenud aktiivsusele ning ületab kasvukiiruse, mis sõltub aeglasemalt liikuvatest makromolekulidest (Van der Have & de Jong, 1996). Seetõttu ongi DNA replikatsioon temperatuuritundlikum kui valgusüntees (Verberk et al., 2021).

Kasvu ja arengu temperatuuritundlikkus võib olla erinev ka kaudsematel põhjustel: kasvu temperatuuritundlikkus võib olla vähenenud hapnikuvaeguse vältimiseks (Forster, Hirst &

Atkinson, 2012), arengu temperatuuritundlikkus võib sõltuda aga genoomi suurusest (Verberk et al., 2021). Kuigi kasvukiiruse tõus jääb kõrgetel temperatuuridel valgusünteesi omaduste tõttu arengukiiruse kasvust maha, on temperatuuril siiski otsene kasvu kiirendav toime (Verberk et al., 2021). Temperatuuri tõustes kiireneb organismi ainevahetus, sh gaasivahetus, kuid hapniku kättesaadavus keskkonnas tihti väheneb, seda eriti veekeskkonnas (Forster, Hirst & Atkinson, 2012), mistõttu piiramatult kasv võib osutada organismidele hapniku piiratud kättesaadavuse juures kahjulikuks (Verberk et al., 2021). Selle vältimiseks võib olla kasvukiiruse temperatuuritundlikkus evolutsiooni käigus vähenenud, et vältida hapnikuvaeguse teket kõrgetel temperatuuridel (Verberk et al., 2021). Aregu temperatuuritundlikkus on üldiselt suurem kui kasvul (Forster, Hirst & Atkinson, 2012), kuid siiski ei ole temperatuurist tingitud muutused arengukiiruses kõikidel liikidel ühesugused (Verberk et al., 2021). Suurema genoomiga kaasneb reeglina suurem rakusuurus (Hardie & Hebert, 2003), mis vähendab rakkude pindala ja ruumala suhet, piirates aine- ja gaasivahetust, eriti kõrgematel temperatuuridel (Verberk et al., 2021). Ressursipuuduse vältimiseks võib olla arengu temperatuuritundlikkus kujunenud korreleerima organismi genoomisuurusega: suurema genoomiga liikidel on madalam temperatuuritundlikkus kui väiksema genoomiga liikidel, kelle ainevahetus on vähem piiratud temperatuuri tõusust tulenevate piirangute poolt (Verberk et al., 2021), mis võib olla põhjuseks eri liikide erineva temperatuur-suurus vastuste taga.

### *Ressursikulu*

Soojades tingimustes kiireneb organismi ainevahetus ja seega suureneb toidu- ja hapnikuvajadus, mis võib piirata organismi kasvu (Verberk et al., 2021). Selle taga võib olla katabolismi ja anabolismi erinev temperatuuritundlikkus: katabolism kiireneb temperatuuri tõustes vastusena suurenenud ressursinõudlusele ning organismil jääb alles vähem energiat, mida suunata anabolismi, mis viib kasvukiiruse langemisele soojades tingimustes (Von Bertalanffy, 1960, viidatud Verberk et al., 2021 kaudu). Teisisõnu, kuigi kasvukiirus ise võib temperatuuri tõustes kasvada, siis suurenenud ressursikulu tõttu ei kasva sinna suunatud energia hulk proportsionaalselt (Verberk et al., 2021). Kehasuuruspõhised muutused kata- ja anabolismis on samuti erineva temperatuuritundlikkusega ning on täheldatud, et soojades tingimustes aeglustub kasv veelgi enam suurema kehasuuruse juures (Hoefnagel et al., 2018).

## *Rakusuurus*

Muutused kehasuuruses on tingitud rakkude suuruse, rakkude arvu või nende mõlema muutumisest (Calboli, Gilchrist & Partridge, 2003), kusjuures need muutused võivad olla ühiselt reguleeritud (Brogiolo et al., 2001). Näiteks hariliku roojakärbse (*Scathophaga stercoraria*) tiiva suuruse kasv madalatel temperatuuridel tulenes 74% ulatuses suuremast rakkude arvust ja 26% ulatuses suuremast rakkude suurusest (Blanckenhorn & Llaurens, 2005).

On täheldatud, et loomad koosnevad tihti soojas väiksematest ning külmas suurematest rakkudest (Verberk et al., 2021). Eestkätt mõjutab rakusuurus hapniku kättesaadavust: väiksematel rakkudel on suurem pindala-ruumala suhe, mis soodustab efektiivsemat hapnikuvahetust soojades tingimustes (Verberk et al., 2021). Seetõttu võib väiksem rakusuurus olla soositud kõrgematel temperatuuridel, sest aitab kiirenenud ainevahetuse juures tagada piisava hapniku kättesaadavuse (Verberk et al., 2021). Samuti võib hapniku kättesaadavuse ja -vajaduse suhe reguleerida rakkude kasvu (Verberk et al., 2021), toimides liigi evolutsioonilisest ajaloost lähtuvalt kõrgetel temperatuuridel hapnikupuudust ennetava mehhanismina (Walczynska et al., 2015). See suhe väheneb nii rakusuuruse kasvades, mil väheneb hapniku kättesaadavus, kui ka temperatuuri tõustes, mil kasvab hapnikuvajadus (Verberk et al., 2021), ning selle langemisel allapoole teatud piiri rakkude kasv peatub (Walczynska et al., 2015). Sarnane mehhanism võib olla putukatel esineva kriitilise kehasuuruse (ingl *critical size*) taga, mis väheneb samuti nii temperatuuri tõustes (Ghosh et al., 2013) kui ka hapnikuvaeguse käes (Callier et al., 2013).

### **3.1.2 Ökoloogilised seletused**

Ökoloogilised seletused eeldavad, et väljakujunenud seosed kasvukeskkonna temperatuuri ja organismi kehasuuruse vahel on mingil viisil kasulikud ja suurendavad seega isendi kohasust (Verberk et al., 2021). Sellistel seletustel on evolutsiooniline-ökoloogiline taust ning nende käsitluses mõjutab temperatuur organismi suurust vaid kaudselt, näiteks andes signaale arengu lõpetamiseks alles jäänud aja kohta, temperatuuri mõjud avalduvad aga endiselt muutustena kasvu- ja arengukiiruses (Verberk et al., 2021).

## *Ressursside piiratus*

Soojas tõuseb kõiguseojaste loomade aktiivsus, mistõttu suureneb ka ressursikulu (Verberk et al., 2021). Suurema ressursikulu juures kasvab tõenäosus, et ressurside, eelkõige toidu ja hapniku kättesaadavus osutub organismi elutegevust piiravaks teguriks (Verberk et al., 2021). Ressursside kättesaadavuse piirav toime võimendub veelgi kehasuuruse kasvuga, sest suurem keha vajab rohkem ressursse, mistõttu negatiivne seos temperatuuri ja kehasuuruse vahel võib olla kujunenud välja ennetava mehhanismina ressursipuuduse vältimiseks (Verberk et al., 2021).

Madalamatel temperatuuridel esineb aga vastupidine nähtus ning eelise näib andvat suurem kehasuurus (Verberk et al., 2021). See võib olla tingitud liikide evolutsioonilisest ajaloost, kus jahedamates tingimustes oli väiksem oht ressurside kättesaadavuse ohtlikult piiravaks muutumiseks (Verberk et al., 2021), st oli väiksem akuutse ressursipuuduse tekkimise oht. Teisalt võib jahedas keskkonnas kasvada kroonilise või pikaajalise toidupuuduse risk, mis võimendab valikut näljataluvuse (ingl *starvation resistance*) kasuks (Verberk et al., 2021). Näljataluvuse hüpoteesi kohaselt suurenevad kehasuuruse kasvades organismi energiavarud kiiremini kui tõuseb energiakulu, mistõttu väljendunud aastaegadega elupaikades, kus esinevad pikad toiduvaeguse perioodid, on eelis suurematel isenditel (Valenzuela-Sánchez, Cunningham & Soto-Azat, 2015). Nii väiksem ressurside ohtlikult piiravaks muutumise oht kui ka suuremate energiavarude omamise eelis soosivad suuremaid kehamõõtmeid madalamatel temperatuuridel (Verberk et al., 2021).

## *Suremuse vähendamine*

On täheldatud, et väiksem kehasuurus vähendab soojades tingimustes suremust (Verberk et al., 2021), külmas on aga olukord sageli vastupidine (Brown & Sibly, 2006). Soojas on kasulik minimeerida arengule kuluvat aega ning saavutada küpsus võimalikult kiiresti juhul, kui kõrgematel temperatuuridel võib olla lühenenud isendite eluiga suurenenud konkurentsi, kiskluse või ressursipuuduse tõttu (Verberk et al., 2021). Näiteks intensiivse kiskluse puhul võivad saada eelise väiksemate kehamõõtmetega isendid, kes suudavad edukamalt vältida rõövloomi (Preisser & Orrock, 2012). Samuti soodustab suurenenud suremus ohualti arengujärgu adaptiivset lühenemist: juhul, kui soojad tingimused juveniilsete arengujärkude kestel toovad kaasa kiirenenud bioloogilise vananemise (ingl *senescence*) või lühenenud eluea riski, on kasulikum paljuneda varem ja väiksema kehasuuruse juures (Verberk et al., 2021).

Teisalt võivad suuremad isendid reeglina elada kauem, olla parema konkurentsivõimega ning suuta samas ka edukamalt kisklust vältida (Brown & Sibly, 2006), kui röövloomad eelistavad toituda väiksema kehasuurusega isenditest (Gvoždík & Smolinsky, 2015). Seda on näiteks täheldatud metsa-tondihobu (*Aeshna cyanea*) vastsete puhul, kes toitusid eelistatult väiksematest saakloomadest (Gvoždík & Smolinsky, 2015). Kõik need tegurid vähendavad suremust, mistõttu külmades tingimustes, kus suremus on üldiselt väiksem kui soojas, on kasulikum olla suur (Verberk et al., 2021).

### *Viljakuse suurendamine*

Suurematel emastel on üldjoontes rohkem järglasi (Brown & Sibly, 2006), mistõttu järglaste arvu suurendamiseks on kasulik kasvada võimalikult suureks. Suremuse vähendamiseks võib vastavalt keskkonnatingimustele olla aga kasulik vastupidine (Verberk et al., 2021), mistõttu on siin tegemist lõivsuhtega. Madalatel temperatuuridel annab suurem kehasuurus reeglina eelise nii suremuse vähendamise kui ka viljakuse suurendamise tõttu (Brown & Sibly, 2006), st suurema kehasuuruse eelis on külmas võimendatud. Soojas on aga suremuse vähendamiseks reeglina kasulikum olla väiksem (Verberk et al., 2021), kuid see-eest on piiratud viljakus (Brown & Sibly, 2006). Seega peavad organismid vastavalt keskkonnatingimustele leidma optimaalse tasakaalu suremuse vähendamise ja viljakuse suurendamise vahel, kusjuures külmades tingimustes võimendab kehasuuruse kasv üldiselt neid mõlemat, soojas aga on see seos keerukam.

### *Koosmõjud*

Ressursipiiratus ja suremuse ja viljakuse temperatuurist sõltuvuse ökoloogilised mõjud ei ole üksteisest sõltumatud, vaid toimivad tihti koos ning võimendavad üksteist (Verberk et al., 2021). Ressursipuudus võib vähendada viljakust ning suurendada suremust erinevatel viisidel (Verberk et al., 2021). Näiteks võib ressursipuudus vähendada isendite kaitsevõimet, mistõttu suremus tõuseb populatsioonis ning eelise saavad isendid, kes lõpetavad arengu kiiremini ja väiksema kehasuuruse juures ning suudavad seeläbi vältida kisklust (Verberk et al., 2021). TSR-i adaptiivseks selgitamiseks piisab aga sellest, kui üks nendest kolmest tegurist on temperatuurist sõltuv ning mõjutab teisi, võimendades temperatuuri ökoloogilist mõju (Verberk et al., 2021).

### *Põlvkondade arvu varieeruvus*

Kui soojades tingimustes lõpetavad organismid oma arengu kiiremini (aga väiksema kehasuuruse juures), võib see väljendunud aastaegadega elupaikades anda märkimisväärse eelise varasema paljunemise ning seeläbi võimaliku lisapõlvkonna esinemise tõttu (Verberk et al., 2021). Selliste elupaikade liikide optimaalsed reaktsiooninormid võivad seega olla mõjutatud põlvkondade arvust aastas ning need võivad olla evolutsioneerunud võimaldamaks sobitada optimaalne arv põlvkondi kasutada olevasse ajaaknasse (Fischer & Fiedler, 2002).

Multivoltiinsetel (aastas rohkem kui ühe põlvkonnaga) liikidel on soojades tingimustes kasulikum panustada suuremate kehamõõtmete asemel kiiremasse arengusse, et võimaldada lisapõlvkonna läbimine enne sobiva perioodi lõppu (Verberk et al., 2021). Semivoltiinsetel (rohkem kui ühe aasta pikkuse põlvkonnaga) liikidel esineb sarnane seos: suuremaks kasvamise asemel on soodsates tingimustes, sh kõrgematel temperatuuridel, kasulikum vähendada põlvkonna läbimiseks kuluvate aastate arvu (Verberk et al., 2021). Univoltiinsetel (aastas ühe põlvkonnaga) liikidel ei ole reeglina võimalik kirjeldatud viisidel oma kohasust tõsta (Fischer & Fiedler, 2002), kuid esineb siiski ka erandeid: liikidel, kes on obligatoorselt univoltiinsed toidutaimede piiratud kättesaadavuse, mitte sooja aastaaja otsese kestuse pärast, võib samuti olla kõrgematel temperatuuridel soovitud kiirenenud arengu lõpetamine, kui on lühenenud nende toidutaimede elutsüklil ning nende kättesaadavus on piiratum (Verberk et al., 2021).

### **3.2 Erandid ja varieeruvus**

Kuigi TSR-i näol on tegemist väga laialdaselt levinud nähtusega (Atkinson, 1995), leidub selle esinemises märkimisväärseid erandeid ja varieeruvust. Üldise tendentsina on täheldatud, et temperatuuri ja kehasuuruse vaheline negatiivne seos on veekeskkondades tugevam kui maismaal (Verberk et al., 2021). Seda mustrit on väga selgelt täheldatud lüljalgsete puhul, kellel esineb silmatorkav erinevus TSR-i avaldumise tugevuses ja suunas vee- ja maismaaliikide vahel: veelise eluviisiga lüljalgsete kehasuurus reeglina väheneb temperatuuri tõustes, maismaalüljalgsete puhul esineb aga tihti märgatavalt nõrgem või isegi vastupidine seos (Horne et al., 2015). Kõnealune nähtus võib tuleneda hapniku kättesaadavuse suuremast olulisusest veekeskkonnas (Horne et al., 2015), mistõttu võivad

maismaal määravamaks osutada seal tugevamalt väljendunud tegurid nagu sesoonsus ja sellest sõltuv univoltiinsus (Verberk et al., 2021).

### *Sesoonsus*

Temperatuur on maismaal ruumiliselt heterogeensem ning ajaliselt varieeruvam kui vees (Verberk et al., 2021), mis võib olla üks põhjuseid, miks sesoonsete piirangute mõju on maismaaökosüsteemides tugevam (Van Dyck et al., 2015). On täheldatud, et liikidel, kes elavad selgepiiriliste aastaegadega piirkondades ja kelle jaoks kaasnevad soodsa perioodi lõppemisega tugevalt piiravad keskkonnatingimused, esineb tihti nõrgem või negatiivne TSR (Chown & Klok, 2003). Liigid, kes elavad selgelt väljendunud aastaegadeta piirkondades, järgivad aga reeglina TSR-i (Chown & Klok, 2003). Sarnane muster esineb kõrgusgradientide puhul: madalamatel kõrgustel elavad liigid, kelle kehasuurus on perioodiliste piirangute poolt vähem limiteeritud tänu pikemale kasvuperioodile (Zeuss, Brunzel & Brandl, 2017), järgivad reeglina TSR-i, kõrgemal elavatel liikidel esineb tihti aga positiivne seos temperatuuri ja kehasuuruse vahel suuremate ajapiirangute tõttu (Minards et al., 2014). Mõlemad toodud näited viitavad sellele, et erinevused kasvuks sobiva perioodi pikkuses ning aastaegade vahetumise drastilisuses võivad adaptiivselt kujundada temperatuur-suurus vastuste suunda (Minards et al., 2014) ning olla maismaaliikidel levinud nõrgenenud või negatiivse TSR-i üheks seletuseks (Verberk et al., 2021).

### *Univoltiinsus*

Sesoonsed ajapiirangud on tihedalt seotud põlvkondade arvuga ning on üheks seda kujundavaks teguriks (Verberk et al., 2021). Sesoonsuse suurema piirava toime tõttu on ka põlvkondade arvu mõju maismaal intensiivsem kui vees ning võib oluliselt mõjutada maismaaliikide elukäigustrateegiaid (Verberk et al., 2021). Suurim varieeruvus TSR-i avaldumises esineb eelkõige obligatoorselt univoltiinsete liikide puhul, kes ei saa suurendada oma kohasust arengu kiirendamise läbi ning kellel on see-eest kasulikum kasvada soojas kiiremini (Verberk et al., 2021), et saavutada võimalikult suured kehamõõtmed ning seeläbi oma kohasust suurendada (Walters & Hassall, 2006). Sellist elukäigustrateegiat on täheldatud näiteks kahevärvilisel rohutirtsul (*Chorthippus brunneus*) (Walters & Hassall, 2006), kes, nagu enamik tirtsulisi, on obligatoorselt univoltiised muna staadiumis esineva diapausi tõttu (Verberk et al., 2021) ning kellele annab suurem kehasuuruse eelise suuremate munade tõttu (Walters & Hassall, 2006). Sarnaselt on täheldatud ka puna-kuldtiiva (*Lycaena hippothoe*) univoltiinsetes populatsioonides

nõrgemat TSR-i võrreldes multivoltiinsete populatsioonidega (Fischer & Fiedler, 2002). Seega võib põlvkondade arv olla teiseks, sesoonsusega koos toimivaks teguriks, mis võib viia nõrgema või negatiivse TSR-i kujunemiseni (Verberk et al., 2021).

### 3.3 Üldistused hetkeseisuga

TSR-i uurimise keskmises on pidevalt olnud kaks põhiküsimust: kuidas ja miks (Atkinson, 1994). Füsioloogiliste seletuste kaudu on proovitud vastata küsimusele „kuidas?“ – need seletused käsitlevad kasvukeskkonna temperatuurist tingitud vahetuid muutuseid organismi talitluses, mis viivad organismi kehasuuruse muutumiseni. Ökoloogiliste seletuste abil on proovitud vastata küsimusele „miks?“ – need seletused üritavad selgitada, mis muudab suurema või väiksema kasvu ning kiirema või aeglasema arengu mingis tingimustes organismile kasulikuks. Nende küsimuste juures on kõige enam vaieldud TSR-i fundamentaalse olemuse üle ning küsimuse alla on seatud eelkõige selle adaptiivne olemus, eelistades läheneda sellele pigem kui füsioloogilisele paratamatusele. Hiljutised uuringud aga viitavad sellele, et temperatuur-suurus vastused on n-ö adaptiivselt suunatud: eri liikidel põhjustavad neid küll eri mehhanismid, kuid need annavad lõpuks ühesuguse adaptiivse vastuse (Ghosh et al., 2013; Verberk et al., 2021). Teisisõnu, nii füsioloogilised kui ka ökoloogilised põhjendused võivad pädeda seletama TSR-i esinemist, kuid nad teevad seda eri bioloogilistel tasemetel (Verberk et al., 2021).

Samuti on jõutud järeldusele, et TSR-i esinemist ei saa seletada vaid ühe konkreetse mehhanismi abil (Ghosh et al., 2013; Verberk et al., 2021). TSR-i põhjustavad füsioloogilised ja ökoloogilised jõud omavad koos- ja vastasmõjusid, mis avalduvad eri liikidel erinevalt (Verberk et al., 2021). TSR-i uurimisel on aina enam olnud huviorbiidis temperatuuri koosmõjud teiste keskkonnateguritega, mis võivad oluliselt mõjutada kehasuuruse kujunemist (Fischer & Fiedler, 2002).

On tõdetud, et TSR-i ei ole universaalne reegel (Verberk et al., 2021). Varieeruvus TSR-i avaldumises võib siiski olla ennustatav, st temperatuur-suurus vastustes võib esineda erinevaid reeglipärasusi (Verberk et al., 2021). Valdavalt nõustutakse, et vee- ja maismaaloomadel esineb TSR-i avaldumises ning seda põhjustavates tegurites suuri erinevusi ja seda seetõttu, et veekeskkonnas on juhtivaks teguriks hapniku kättesaadavuse piiratus, maismaal on suurema kaaluga väljendunud aastaegadest tingitud ajalised

piirangud (Verberk et al., 2021). Muude laiemate põhjuslike mustrite selgitamine vajab veel tähelepanu.

### 3.4 Temperatuur-suurus-sõltuvus liblikatel

Liblikad on olnud üks keskseid uurimisobjekte maismaaloomade temperatuur-suurus-sõltuvuse avaldumise uurimisel (Fischer & Karl, 2010; Kivelä, Välimäki & Mäenpää, 2012; Solonkin et al., 2021). Temperatuuri mõju kehasuurusele on liblikatel uuritud erinevates arengujärgkudes, alates munadest (Steigenga & Fischer, 2007) kuni nukkude (Ryzhkova & Lopatina, 2015) ja valmikuteni (Barton et al., 2014). Liblikatel on kirjeldatud nii negatiivset seost temperatuuri ja kehasuuruse vahel (Bauerfeind & Fischer, 2013; Taira, Iwasaki & Otaki, 2015; Semsar-kazerouni, Siepel & Verberk, 2022) kui ka positiivset, st vastassuunalist TSR-i (Fu et al., 2016; Komata & Sota, 2017; Seifert, 2024). Samuti on uuritud ka temperatuuri koosmõjusid teiste keskkonnateguritega, mis võivad mõjutada temperatuur-suurus seoste kujunemist: valguspäeva pikkus (Semsar-kazerouni, Siepel & Verberk, 2022), põlvkondade arv (Fischer & Fiedler, 2002) või toidutaimede kvaliteet (Seifer, 2024).

TSR-i uurimiseks liblikatel on peamiselt kasutatud kahte lähenemisviisi: kontrollitud laboratoorseid katseid (nt Huang et al., 2021) või kirjeldavad uuringud looduslike populatsioonide põhjal (nt Davies, 2019). Laboratoorsetes katsetes kasutatakse erinevaid mõõdikuid liblikate lõpp-kehasuuruse väljendamiseks, nagu näiteks nuku kaal (Ryzhkova & Lopatina, 2015), valmiku kuiv- või eluskaal (Wang, Xu & Zhao, 2024) või tiibade pikkus (Taira, Iwasaki & Otaki, 2015), kuid sageli jälgitakse ka röövikute kasvu ja arengut igapäevaselt, mis võimaldab hinnata isendite kasvu- ja arengukiirust ning fikseerida mõlemas protsessis toimuvate märgiliste muutuste, nagu näiteks kriitilise kehakaalu (ingl *threshold weight*), saavutamist (Semsar-kazerouni, Siepel & Verberk, 2022).

Liblikatel tehtud uuringute põhjal on esitatud mitmesuguseid seletusi TSR-i esinemise kohta ning neid on pakutud nii füsioloogilisi (Bauerfeind & Fischer, 2013) kui ka ökoloogilisi (Kingsolver et al., 2007). Teisalt ei ole veel aga selge, kas liblikad rühmana järgivad reeglina üldist TSR-i mustrit või pigem vastanduvad sellele ning kas nende kohta saab üldse teha rühmaülest üldistust.

## 4. Materjal ja meetodid

Käesolev töö tugines süstemaatilise ülevaate meetodikale analüüsimaks temperatuur-suurus-sõltuvuse esinemisest liblikatel. Sobivate teadusartiklite leidmiseks kasutati *Web of Science* keskkonda.

Süstemaatilise ülevaate läbiviimiseks koostati uurimusküsimustest lähtuvalt järgmine otsingufraas: (*Lepidoptera* OR *butterfl\** OR *moth\**) AND (TSR OR "*temperature-size rule*" OR "*temperature size rule*"). Märksõnadega *Lepidoptera*, *butterfl\** ja *moth\** piiritleti uuritav organisimirühm ning märksõnad TSR, "*temperature-size rule*" ja "*temperature size rule*" kitsendasid otsingu temperatuur-suurus-sõltuvust otseselt käsitlevatele uurimustele. Otsingust jäeti välja ülevaateartiklid. Otsingu tulemusena leiti 60 artiklit.

Leitud artikleid sõeluti erinevate kriteeriumite põhjal kaks korda. Esmane sõelumine viidi läbi pealkirjade ja kokkuvõtete põhjal ning sobivaks loeti *case-study* artiklid, mis keskendusid põhiküsimusena TSR-ile liblikate näitel ning kus liblikaid oli kasvatatud laboritingimustes. Välja jäeti artiklid, mis ei keskendunud liblikatele, kus ei kasutatud otsitud meetodikat, st kus liblikaid ei kasvatatud laboritingimustes, või mis ei keskendunud TSR-ile. Esmase sõelumise tulemusel jäi sobivaid artikleid alles 25.

Teine sõelumine viidi läbi artiklite täistekstide põhjal. Sobivaks loeti artiklid, kus lisaks esimeses sõelumises rakendatud kriteeriumite järgimisele oli tulemustes selgelt (kas kirjalikult või graafiliselt) välja toodud leitud seos temperatuuri ja kehasuuruse vahel. Välja jäeti artiklid, kus temperatuuri ja kehasuuruse seost ei olnud tulemustes selgelt väljendatud. Analüüsitavaid artikleid jäi lõpuks alles 20 (Tabel 1).

Väljavalitud artiklite alusel koostati edasise analüüsi jaoks andmetabel. Tabelisse koondati kõik väljavalitud artiklid ning iga artikli puhul kirjutati välja uuritud liik, sugukond, leitud seos temperatuuri ja kehasuuruse vahel, töös kasutatud temperatuuride vahemik ja kehasuuruse mõõt, põlvkondade arv ning liigile omane geograafiline piirkond. Lisaks koostati eraldi tabel iga artikli andmetest ning kirjutati välja iga katseseeria tulemused. Andmed esitati võimalusel eri sugude, keskkonnatingimuste ja populatsioonide lõikes eraldi ning selle tulemusel saadi tabelisse 51 võrreldavat rühma. Kui katse viidi läbi eri aastatel, siis aastate kohta eraldi andmestikke välja ei toodud, vaid neid käsitleti ühe rühmana. Iga rühma jaoks leiti rühma keskmine nuku või valmiku kehakaal ja igal võrreldaval temperatuuril kasvanud putukate kehakaalud väljendati erinevusena sellest keskmisest.

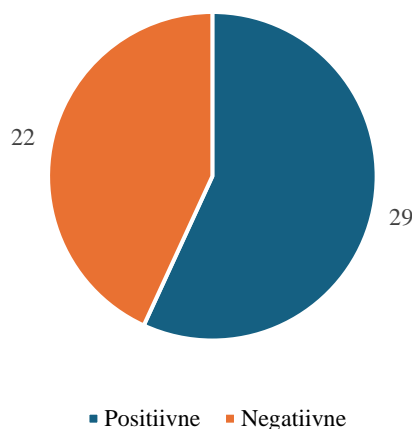
Regressioonanalüüsi kasutades uuriti erinevuste sõltuvust temperatuurist ning leiti asjaomane sirge tõus iga rühma jaoks, mis seega väljendab kehasuuruse muutust protsentides kraadi kohta ( $\%/^{\circ}\text{C}$ ). Selliselt leitud sirge tõususid kasutati tegemaks üldistusi suuremate liblikarühmade temperatuuri ja kehasuuruse vaheliste seoste kohta ning tuvastamiseks geograafilisi ja liblikataksone või sugudevahelisi mustreid temperatuur-suurus-sõltuvuses. Küsimuste puhul, kus valimi maht seda võimaldas, viidi läbi hii-ruut test uurimaks, kas negatiivsete ja positiivsete tõusude sageduse suhe erineb oluliselt suhtest 1:1.

Kuna töö raames kasutati ainult ühte andmebaasi, võisid mõningad asjakohased uurimused jääda leidmata. Samuti jäid otsingufraasi sõnastuse tõttu analüüsist välja tööd, kus seos temperatuuri ja kehasuuruse vahel leiti kõrvalproduktina. Kuna kasutatud otsingufraasi abil leiti töö jaoks piisav kogus artikleid, ei kaasatud neid töösse.

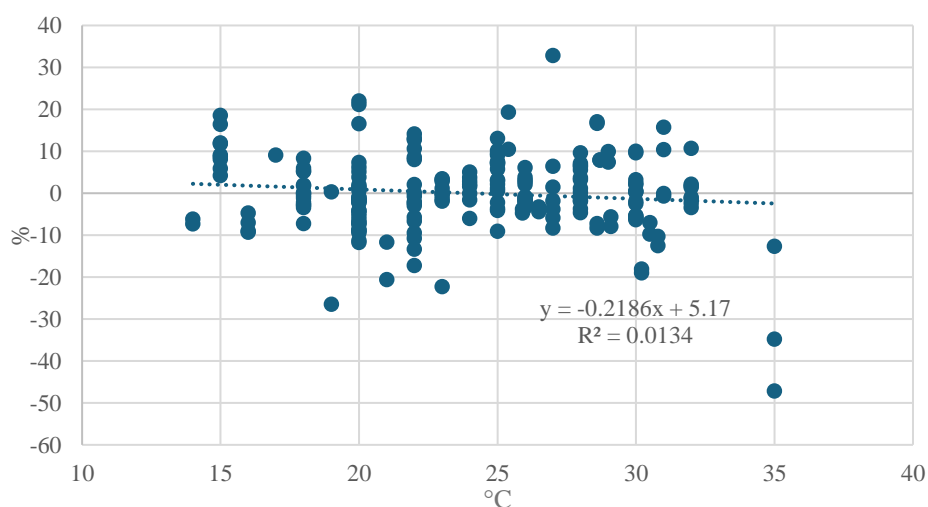
## 5. Tulemused

### 5.1 Temperatuur-suurus seosed

Andmestiku põhjal ei ilmnenud selget kindlasuunalist seost temperatuuri ja kehasuuruse vahel. Analüüsi kaasatud rühmades leiti temperatuuri ja kehasuuruse vahel positiivne seos 29 korral ning negatiivne 22 korral (Joonis 1). Hii-ruut testi tulemus ( $\chi^2 = 0.96$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.33$ ) näitas, et positiivsete ja negatiivsete seoste arv ei erinenud statistiliselt oluliselt 1:1 jaotusest, st positiivset seost ei esinenud oluliselt sagedamini kui negatiivset ja vastupidi. Rühmadeülene keskmine kehasuuruse muutus temperatuuri tõustes oli väga nõrk ( $-0.219\%/^{\circ}\text{C}$ , Joonis 2).



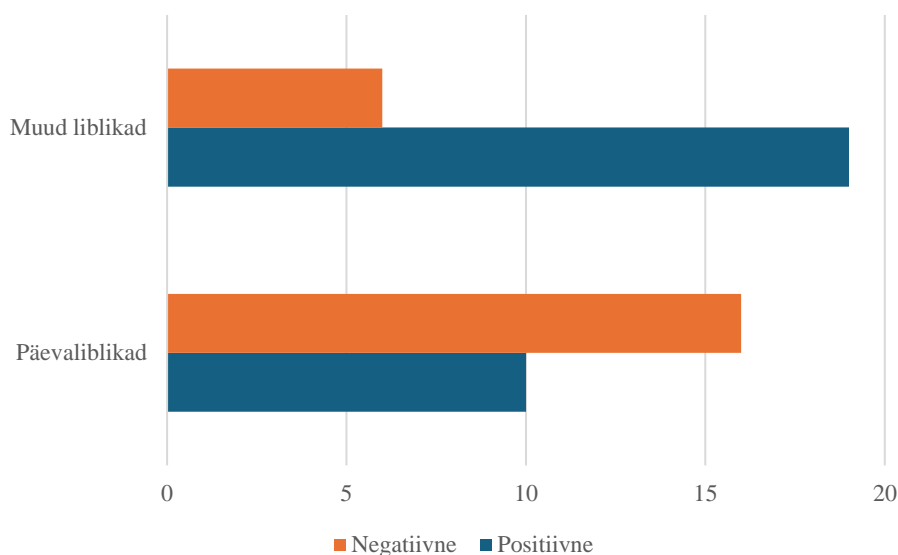
Joonis 1. Analüüsitud rühmades leitud temperatuuri ja kehasuuruse vaheliste seoste jaotus.



Joonis 2. Kõigi uuritud rühmade ülene kehakaalu protsentuaalne muutus kraadi kohta.

## 5.2 Erinevused liblikataksonite vahel

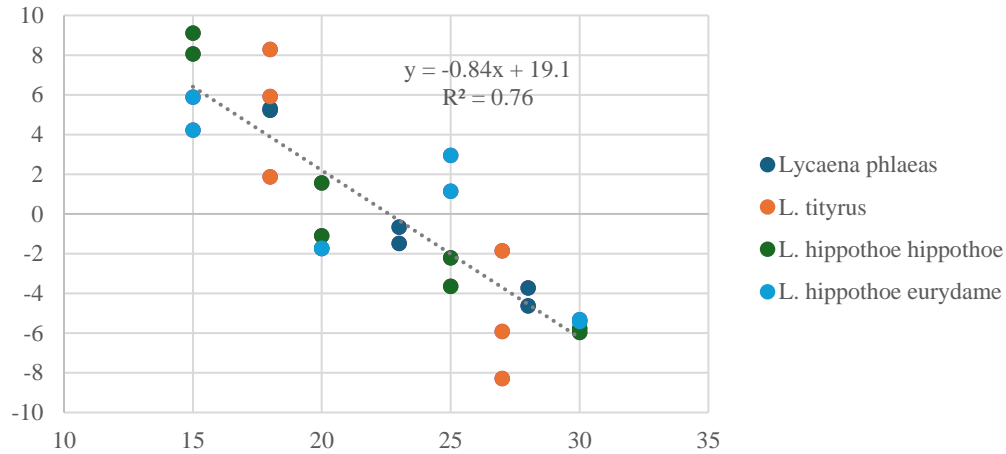
Analüüsitud rühmadest kuulusid 26 päevaliblikate (*Papilionoidea*) hulka, ülejäänud 25 olid muude liblikarühmade esindajad. Päevaliblikate puhul täheldati negatiivsemat seost temperatuuri ja kehasuuruse vahel kui muudel liblikatel. Päevaliblikatel leiti negatiivne seos temperatuuri ja kehasuuruse vahel 16 korral, positiivne seos 10 korral (Joonis 3). Olulist erinevust positiivsete ja negatiivsete seoste esinemises hii-ruut test ei leidnud ( $\chi^2 = 1.36$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.24$ ). Keskmise kehasuuruse muutus päevaliblikatel oli  $-0.071\%/^{\circ}\text{C}$ . Muudel liblikatel leiti negatiivne seos 6 korral, positiivne 19 korral (Joonis 3) ning hii-ruut testi tulemus ( $\chi^2 = 6.76$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.009$ ) näitas, et positiivseid seoseid temperatuuri ja kehasuuruse vahel esines oluliselt rohkem kui negatiivseid. Keskmise kehasuuruse muutus oli  $+1.006\%/^{\circ}\text{C}$ .



Joonis 3. Leitud temperatuuri ja kehasuuruse vaheliste seoste jaotus päevaliblikatel ja muudel liblikatel.

### 5.2.1 Kuldtiivad

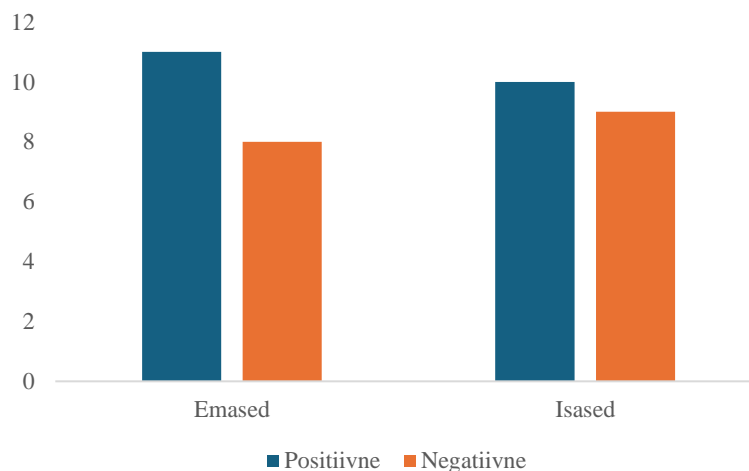
Analüüsitud töödest käsitles 4 kuldtiibade (*Lycaena*) perekonna esindajaid. Kuldtiibadel esines selge negatiivne seos temperatuuri ja kehasuuruse vahel (Joonis 4). Keskmise kehasuuruse muutus temperatuuri tõustes oli  $-0.843\%/^{\circ}\text{C}$ .



Joonis 4. Kuldtiibade kehakaalu protsentuaalne muutus kraadi kohta.

### 5.3 Sugudevahelised erinevused

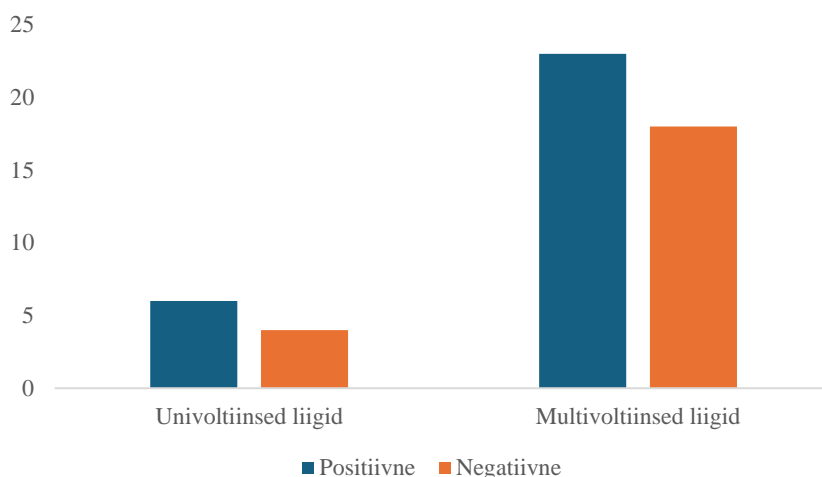
Analüüsitud rühmadest 19 puhul olid tulemused välja toodud eraldi sugude kaupa. Töös kasutatud andmestiku põhjal ei tuvastatud olulist seost temperatuur-suurus-sõltuvuse tugevuse ja soo vahel. Emaste puhul leiti positiivne temperatuur-suurus seos 11 puhul, negatiivne seos 8 puhul (Joonis 5) ning hii-ruut test ( $\chi^2 = 0.47$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.49$ ) kinnitas, et see erinevus ei ole statistiliselt oluline. Emaste keskmine kehasuuruse muutus oli  $+0.208\%/^{\circ}\text{C}$ . Isaste puhul tuvastati positiivne seos temperatuuri ja kehasuuruse vahel 10 puhul, negatiivne seos 9 puhul (Joonis 5). Ka siin ei tuvastanud hii-ruut test ( $\chi^2 = 0.053$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.82$ ) statistiliselt olulist erinevust. Isaste keskmine kehasuuruse muutus oli  $+0.488\%/^{\circ}\text{C}$ .



Joonis 5. Leitud temperatuuri ja kehasuuruse vaheliste jaotus sugude kaupa.

## 5.4 Põlvkondade arvu mõju TSR-i avaldumisele

Analüüsitud rühmadest oli 41 multivoltiinsest liigist, 10 univoltiinsest. Olulist seost põlvkondade arvu ja temperatuur-suurus-seose vahel analüüsist ei selgunud. Univoltiinsetest liikidest leiti positiivne seos temperatuuri ja kehasuuruse vahel 6 korral, negatiivne seos 4 korral (Joonis 6) ning see erinevus ei ostutunud hii-ruut testi alusel statistiliselt oluliseks ( $\chi^2 = 0.4$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.53$ ). Univoltiinsete liikide keskmine kehakaalu muutus oli  $-0.062\%/^{\circ}\text{C}$ . Multivoltiinsetel liikidel esines positiivne seos 23 korral, negatiivne seos 18 korral (Joonis 6) ning keskmine kehakaalu muutus oli  $+0.584\%/^{\circ}\text{C}$ . Hii-ruut test ei leidnud ka siin statistiliselt olulist positiivsete ja negatiivsete seoste sageduse erinevust ( $\chi^2 = 0.61$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.43$ ).

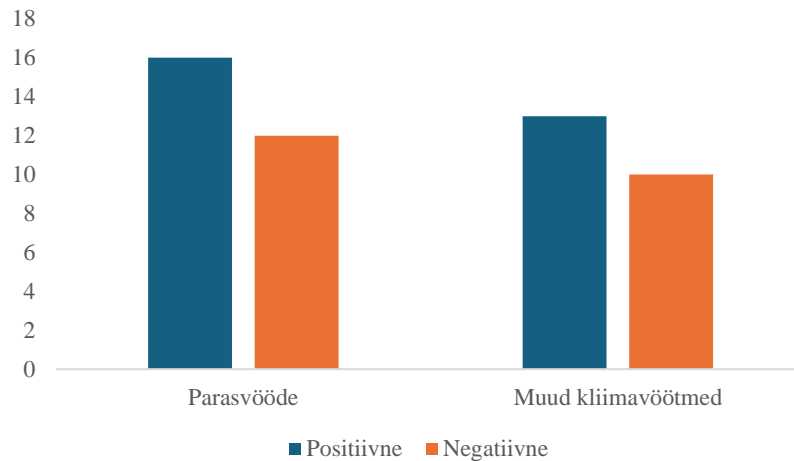


Joonis 6. Leitud temperatuuri ja kehasuuruse vaheliste seoste jaotus vastavalt liigile iseloomulikust põlvkondade arvust aastas.

## 5.5 Geograafilised mustrid TSR-i esinemises

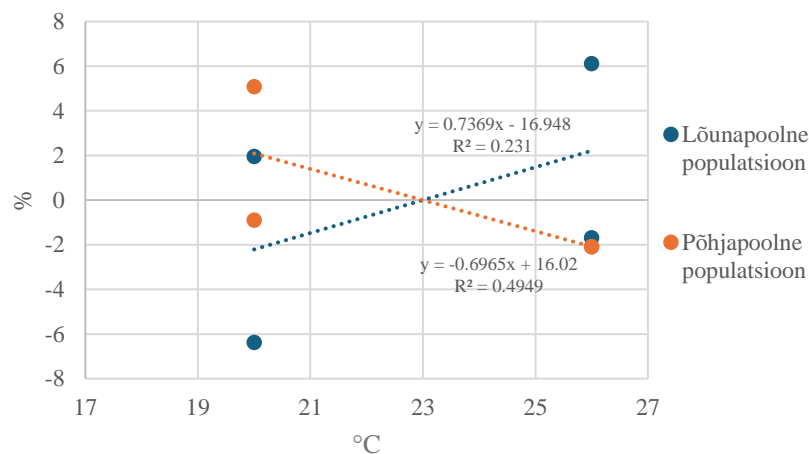
Laiemaid geograafilisi mustreid analüüsist ei tuvastatud. Analüüsitud rühmadest oli 28 parasvöötme liigid, 23 muude kliimavööndite liigid. Muudest kliimavöönditest leidis nii troopilisi, lähistroopilisi kui ka mitme eri kliimavööndi ülese levikuga liike. Viimaste eraldi analüüsimiseks oli neid aga liiga vähe, mistõttu käsitleti neid koos. Parasvöötme liikidest leiti positiivne seos temperatuuri ja kehasuuruse vahel 16 korral, negatiivne seos 12 korral (Joonis 7). Hii-ruut test ei leidnud statistiliselt olulist seost positiivsete ja negatiivsete seoste jaotuse erinevuses ( $\chi^2 = 0.57$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.45$ ), st parasvöötme liikidel ei leitud olulist kalduvust positiivse või negatiivse seose poole. Parasvöötme liikide rühmaülene kehakaalu

muutus oli  $+0.876\%/^{\circ}\text{C}$ . Muude kliimavööndite liikidest leiti positiivne seos temperatuuri ja kehasuuruse vahel 13 korral, negatiivne seos 10 korral (Joonis 7). Hii-ruut test ei leidnud statistiliselt olulist erinevust positiivsete ja negatiivsete seoste sageduses ( $\chi^2 = 0.39$ ;  $df = 1$ ;  $p = 0.53$ ). Muude kliimavööndite liikide kehakaalu muutus kraadi kohta oli negatiivsem ning oli keskmiselt  $-0.053\%/^{\circ}\text{C}$ .



Joonis 7. Leitud temperatuuri ja kehasuuruse vaheliste seoste jaotus vastavalt kliimavöötmale.

Liigisisest populatsioonide vahelist geograafilisest paiknemisest tulenevat varieeruvust on seevastu täheldatud. Ühes USA-s tehtud uurimuses (Kingsolver et al. 2007) oli väikekapsaliblika (*Pieris rapae*) põhjapoolse populatsiooni keskmine kehakaalu muutus temperatuuri tõustes  $-0.697\%/^{\circ}\text{C}$ , lõunapoolse populatsioonil aga keskmiselt  $+0.737\%/^{\circ}\text{C}$  (Joonis 8).



Joonis 8. Väikekapsaliblika kehakaalu muutus kahes populatsioonis. Allikas: Kingsolver et al. (2007).

## 6. Arutelu

Temperatuur-suurus-sõltuvus on kõigusoojastel organismidel esinev liigisisene nähtus, kus isendid saavutavad soojemas kasvades suguküpsuse väiksema kehasuuruse juures, st kasvavad madalatel temperatuuridel suuremaks (Atkinson, 1994). Tegemist on ühe üldlevinuima ökofüsioloogilise mustriga, mida on täheldatud rohkem kui 80% uuritud kõigusoojastel liikidel väga erinevatest organismirühmadest (Atkinson, 1994). Samas leidub TSR-i avaldumises märkimisväärset varieeruvust ning seda ei osata senini üheselt seletada (Verberk et al., 2021). TSR-i avaldumist on uuritud paljudel liblikarühmadel, rühmadeülese muustrite esinemist on senini aga vähe käsitletud ning pole selge, kas niivõrd mitmekesise rühma kohta, nagu seda on liblikad, selliseid üldistusi üldse teha saab. Samuti pole teada, mis tegurid on määravad liblikate temperatuur-suurus vastuste kujunemisel ning kas need erinevad seni teadaolevatest seletustest.

Käesolev töö ei leidnud liblikate temperatuur-suurus-sõltuvuse avaldumises selget üldist kindlasuunalist mustrit. Võrreldes suuremaid liblikataksoneid omavahel täheldati siiski päevaliblikatel negatiivsemat seost temperatuuri ja kehasuuruse vahel kui muude liblikarühmade esindajatel, kusjuures muudel liblikatel esines positiivne seos oluliselt sagedadamini kui negatiivne. Selgemaid mustreid liblikarühmade siseselt esines perekondade tasemel. Isaste ja emaste liblikate TSR-i avaldumises ei leitud selgeid erinevusi. Põlvkondade arv aastas ei mõjutanud märkimisväärselt TSR-i avaldumist, kuid univoltiinsetel liikidel esines siiski nõrk vastassuunaline TSR. Liikide geograafiline paiknemine ja levila ei paistnud TSR-i avaldumist oluliselt mõjutavat.

Kõikide liblikarühmade üleselt oli erinevus positiivsete ja negatiivsete temperatuur-suurus vastuste jaotuse vahel väike ja statistiliselt mitteoluline. Saadud tulemuste põhjal ei saa öelda, et liblikad järgiksid reeglina TSR-i. Üldmuistri puudumine ei pruugi siiski tähendada, et liblikatel ei esineks teatud reeglipärasusi temperatuur-suurus vastustes, vaid viitab eelkõige eri liikide ülese üldistamise keerukusele, mis usutavasti tuleneb uuritud liikide fülogeneetilisest kaugusest ning olulistest ökoloogilistest erinevustest. Perekonna tasemel analüüsidest ilmnas siiski ka näiteid tugevast ja ühtlasest negatiivsest seosest temperatuuri ja kehasuuruse vahel, mis viitab sellele, et TSR-i muustrid võivad olla fikseerunud madalamate taksonite tasemel. Nõrga või vastassuunalise TSR-i esinemine liblikatel kinnitab teisalt Horne et al. (2015) leitud tendentsi, kus maismaalüljalgsed kipuvad vastanduma üldisele TSR-i muustrile. Seda seletatakse eelkõige ökoloogilise vabanemisega hapniku

kättesaadavuse piiratusest (Horne et al., 2015), rõhudes maismaaliikidele spetsiifilisele evolutsioonilisele ajaloole, mis võib olla kohati isegi määravamaks teguriks kehasuuruse kujunemisel kui temperatuur, nagu on näiteks täheldatud poilaste perekonna *Cephaloleia* puhul (Garcia-Robledo et al., 2020).

Uuritud liblikataksonite vahel esines märkimisväärset varieeruvust TSR-i esinemises. Päevaliblikatel ei leidunud olulist erinevust positiivsete ja negatiivsete temperatuur-suurus vastuste jaotuses. Teisalt leidus muude liblikarühmade esindajatel positiivne seos oluliselt sagedadamini kui negatiivne ning nende keskmine kehakaalu muutus temperatuuri tõustes oli tugevalt positiivne, st neil domineeris vastassuunaline TSR. Päevaliblikate keskmine kehasuuruse muutus oli nõrgalt negatiivne. Selle erinevuse taga võib olla rühmade erinev ökoloogia ja füsioloogia, mis võivad mõjutada, mil määral on suurem või väiksem kehasuurus mingites tingimustes kasulik ning seeläbi mõjutada TSR-i avaldumist. Samuti võib mängida rolli liikide evolutsiooniline ajalugu. Silmatorkavalt selge seos temperatuuri ja kehasuuruse vahel ilmnis kuldtiibade (*Lycaena*) puhul. Analüüsitud artiklitest käsitles neli just selle perekonna esindajaid, andes seeläbi usaldusväärse ülevaate TSR-i avaldumisest kuldtiibade seas. Iga vaadeldud rühma puhul esines tugev negatiivne seos temperatuuri ja kehasuuruse vahel, mis võib tuleneda mitmest asjaolust. Kõik vaadeldud kuldtiivad olid multivoltiinsed liigid, mistõttu võib neile olla kiirem areng kõrgetel temperatuuridel kasulik lisapõlvkonna esinemise tõttu (Verberk et al., 2021). Teisalt on nad kõik ka parasvöötme liigid, st elutsevad väljendunud aastaegadega piirkondades, mille puhul on täheldatud just sagedasemat nõrgenenud või vastassuunalist TSR-i (Verberk et al., 2021). Seega peab kiire areng andma kuldtiibadele kohasuses suurema eelise, kui annaks suurem kehasuurus, ning ilmselt on siin roll mitmel koos- ja vastandtoimega teguril.

TSR-i avaldumises ei tuvastatud sugudevahelisi erinevusi. Putukatel esineb reeglina sooline dimorfism kehasuuruses (lühendatult SSD) (Fu et al., 2016), kusjuures liblikate puhul on 73% uuritud liikidest suurem sugupool emased, 6% liikidest isased (Stillwell et al., 2010). SSD varieerub liikide ja populatsioonide vahel märgatavalt (Stillwell et al., 2010) ja ei saa välistada, et SSD varieeruvus tuleneb osati ka kehasuuruse fenotüübilisest plastilisusest ja soopõhistest erinevustest TSR-i avaldumises. Fu et al. (2016) leidsid, et rohuleediklase *Chilo suppressalis* puhul suurenes nii SSD kui ka kehasuurus temperatuuri tõustes, mis viitab sellele, et sugupoolte kehasuuruse muutus temperatuuri tõustes oli erinev. Teisalt ei leidnud Hirst et al. (2015) 17 lüljalgsete seltsi, sh liblikaid hõlmanud süstemaatilise ülevaate põhjal seost SSD ja temperatuuri vahel ning leidsid, et sugupoolte suhteline temperatuur-suurus

vastus on sarnane. Sugudevahelised erinevused TSR-i avaldumises võivad olla seega liigispetsiifilised ning nende taga võib olla nii füsioloogilisi kui ka ökoloogilisi põhjuseid.

Varasemates töödes on täheldatud põlvkondade arvu selget seost TSR-i tugevuse ja suunaga, kusjuures univoltiinsusega seostatakse nõrgemat või negatiivset TSR-i (Fischer & Fiedler, 2002). Käesoleva töö tulemustest leiti vastupidine seos: univoltiinsete liikide keskmine kehasuuruse muutus temperatuuri tõustes oli negatiivne ehk järgis TSR-i, multivoltiinsetel liikidel esines aga positiivne seos. Põlvkondade arv aastas ei mõjutanud siiski oluliselt TSR-i suunda: nii uni- kui ka multivoltiinsetel liikidel ei leidunud olulist erinevust positiivsete ja negatiivsete temperatuur-suurus vastuste jaotuses. Põlvkondade arvu ja TSR-i avaldumise vahel ei tuvastatud seega selget mustrit, mis võimaldaks teha eri taksonite üleseid üldistusi. Mustri puudumine viitab TSR-i füsioloogilisele taustale: kui kohasuse mõttes oleks univoltiinsetel liikidel teoreetiliselt kasulikum kasvada soojas võimalikult suureks ning multivoltiinsetel liikidel areneda võimalikult kiiresti, siis ületamatute füsioloogiliste piirangute esinemisel ei omaks põlvkondade arv TSR-i avaldumisele ennustatavat mõju. Selliste puhtalt füsioloogiliste piirangute esinemine on siiski kaheldav ning võib viidata hoopis mingile keerukamale ja eri tegurite koosmõjust tingitud seletusele, sest kohasust otseselt vähendav tunnus peaks loodusliku valiku survele kaduma. Samas on väärt märkimist, et uuritud liikide seas esines mitmeid fakultatiivselt univoltiinseid liike, kes saavad aastas 1-2 põlvkonda, st on tegemist mõnes mõttes vahepealsete liikidega, kelle temperatuur-suurus vastused võivad olla obligatoorselt uni- või multivoltiinsetest liikidest veel omakorda erinevad ja kes võiksid vajada eraldiseisvat käsitlemist.

Analüüsis ei tuvastatud liikide levilatest lähtuvaid geograafilisi mustreid. Kliimavööndite vahel esines aga siiski erinevus: parasvöötme liikide keskmine kehakaalu muutus temperatuuri tõustes oli positiivne, muude kliimavööndite liikidel puhul aga negatiivne. Chown ja Klok (2003) on täheldanud, et selgepiiriliste aastaegadega piirkondades elavatel liikidel, kelle jaoks muutuvad soodsa perioodi lõppemisega kaasnevad drastilised keskkonnatingimuste muutused tugevalt piiravaks, esineb tihti nõrgem või negatiivne TSR. Käesoleva töö tulemused kinnitavad seda tendentsi: keskmiselt kasvab parasvöötme liikide kehasuurus temperatuuri tõustes, st nad ei järgi TSR-i. Selle taga võib olla sesoonsete piirangute tugev mõju, mis on eriti väljendunud maismaaliikidel (Van Dyck et al., 2015) ning mis võib adaptiivselt kujundada temperatuur-suurus vastuste suunda (Minards et al., 2014).

Üldiste geograafiliste mustrite puudumise taustal aga on täheldatud liigisisest geograafilisist varieeruvust: Kingsolver et al. (2007) uurisid väike-kapsaliblika (*Pieris rapae*) kahe Põhja-Ameerika populatsiooni – ühe põhjapoolsema, teise lõunapoolsema – temperatuur-suurus seoseid, mis on sellel Euroopast sisse toodud liigil kujunenud teineteisest sõltumatult viimase 150 aasta jooksul. Põhjapoolsem populatsioon järgis TSR-i, lõunapoolsem aga mitte, näidates, kuidas TSR ja seotud termilised reaktsiooninormid saavad eri keskkonnatingimuste juures lühikese ajaga divergeeruda (Kingsolver et al., 2007) ning viitavad eelkõige TSR-i adaptiivsele ja ka geneetilisele taustale.

Käesoleva töö tulemused võivad olla mõjutatud ka süstemaatilise ülevaate, st metanalüütilise lähenemise piirangutest. Artiklite valiku otsingukriteeriumite tõttu osutusid eelkõige andmestikku valituks tööd, mille peamine eesmärk oli TSR-i uurimine, mis võib suurendada tõenäosust tulemuspõhise kallutatuse (ingl *publication bias*) esinemiseks. Selle vältimiseks tuleks analüüsi kaasata ka tööd, mis on leidnud temperatuuri ja kehasuuruse vahelise seose teise sihtotstarbega katsete kõrvalproduktina.

Töös püsitatud küsimustele vastuse leidmiseks tuleks läbi viia võrreldavaid katselisi uurimusi paljude liblikaliikidega ja analüüsida tulemusi fülogeneetilises kontekstis, mis on just hiljuti muutunud võimalikuks tänu kiirele arengule liblikate fülogeneesi uurimises. Selline lähenemine võimaldaks temperatuur-suurus seoste uurimisel täpsemalt arvestada liikide evolutsioonilise ajaloo ning rühmaspetsiifiliste kohastumustega, võimaldades selgemalt mõista nende tagamaid ja tuvastada seeläbi laialdasemaid mustreid.

## Kokkuvõte

Kehasuurusel ja temperatuuril on keskne roll loomade ökoloogias ning nende vastas- ja koosmõjud mõjutavad pea igat organismi eluvaldust. Kõigusoojastel loomadel esinev kindlasuunaline temperatuuri ja kehasuurse vaheline seos on tuntud kui temperatuur-suurus-sõltuvus ning see avaldub organismi kasvu- ja arengukiiruse muutuste kaudu. Reeglina saavutavad ühe liigi esindajad soojemas kasvades suguküpsuse väiksema kehasuurse juures, st kasvavad madalatel temperatuuridel suuremaks.

Olgugi, et temperatuur-suurus-sõltuvuse näol on tegemist laialdaselt uuritud nähtusega, puudub üksmeelne arusaam selle võimalike põhjuste osas ning puuduvad seletused, mis selle suurt varieeruvust eri organismirühmade vahel lõpuni selgitaksid. Nähtuse avaldumist on uuritud mitmetel liblikarühmadel, kuid rühmadeüleste mustrite olemasolu ja nende võimalikke seletusi on vähe käsitletud. Sellest lähtuvalt oli käesoleva töö eesmärk anda ülevaade temperatuur-suurus-sõltuvuse avaldumisest liblikatel ning tuvastada laiemaid mustreid temperatuur-suurus-sõltuvuse avaldumises nii eri liblikarühmade- kui ka sugude vahel ning ka geograafilisest paiknemisest lähtuvalt.

Töö kasutas varasemaid uuringuid, mis käsitlesid põhiküsimusena TSR-i avaldumist liblikatel ning kus oli liblikaid laboritingimustes kasvatatud ja vastavad tulemused selgelt väljendatud. Töös võrreldi uuritud TSR-i tugevuse ja suuna erinevusi rühmadeülesest, sugudepõhiselt ning põlvkondade arvust ja geograafilisest paiknemisest lähtuvalt. Regressioonanalüüsi kasutades uuriti erinevuste sõltuvust temperatuurist ning tehti üldistusi laiemate mustrite kohta. Samuti, kui valimi maht seda võimaldas, viidi läbi hii-ruut test uurimaks, kas negatiivsete ja positiivsete vastuse sageduse suhe erineb oluliselt suhtest 1:1.

Käesolevas töös ei ilmnenu liblikate temperatuur-suurus-sõltuvuse avaldumises selget üldist kindlasuunalist mustrit. Töö tulemused näitavad, et eri liblikarühmade vahel esineb märkimisväärset varieeruvust TSR-i avaldumises, kuid rühmadeülene üldistamine on usutavasti keerukas uuritud liikide fülogeneetilise kauguse ning oluliste ökoloogiliste erinevuste tõttu. Mõned leitud mustrid viitavad siiski sellele, et suuremate rühmade tasemel võib esineda kindlasuunalisi mustreid, nagu tuvastati näiteks päevaliblikaid ja muid liblikarühmi võrreldes, kuid selgemalt näisid TSR-i mustrid olema fikseerunud eelkõige madalamate taksonite tasemel. Käesoleva töö põhjal ei saa väita, et liblikad järgiksid reeglina TSR-i, kuid töös püstitatud küsimustele ammendavalt vastamiseks tuleks viia läbi

rohkem võrreldavaid katselisi uurimusi paljude liblikaliikidega ja analüüsida tulemusi fülogeneetilises kontekstis.

## Summary

### Effects of Developmental Temperature on Lepidoptera

Body size and temperature have a central role in animal ecology and their interactions influence nearly every aspect of an organism's biology. Among ectothermic animals, there exists a commonly observed directional relationship between temperature and body size known as the temperature-size rule (TSR). This rule manifests through changes in rates of growth and development, typically resulting in individuals of the same species reaching smaller body size at maturity when reared under warm condition, i.e. growing to a larger size at lower temperatures.

Although the temperature-size rule is a widely studied phenomenon, there is no consensus on its underlying causes, and existing explanations fall short of fully accounting for its wide variability across different groups of organisms. The TSR has been investigated in several Lepidopteran taxa, but cross-group patterns and their potential explanations have received relatively little attention. Accordingly, the aim of this study was to provide a methodological overview of how the TSR manifests in Lepidoptera and to identify broader patterns of TSR expression across different groups, sexes, and geographic regions.

This study relied on previous studies that specifically focused on the TSR in Lepidoptera, where individuals were reared under controlled laboratory conditions and the results were clearly reported. The strength and direction of the TSR were compared across taxonomic groups, between sexes, and in relation to voltinism and geographic distribution. Using regression analysis, the study examined how these differences depend on temperature and attempted to generalize broader patterns. Where sample size allowed, a chi-squared test was conducted to determine whether the ratio of negative to positive responses significantly differed from a 1:1 ratio.

The present study did not reveal a clear, consistent directional pattern in the expression of the TSR in Lepidoptera. The findings show significant variation in how TSR manifests among different Lepidopteran groups, but making generalizations across groups is complicated due to the large phylogenetic distance and major ecological differences among the species studied. Some observed patterns suggest that consistent directional trends may exist at higher taxonomic levels, e.g. when comparing the superfamily Papilionoidea with other Lepidopteran groups, but TSR patterns appeared more clearly fixed at lower

taxonomic levels. Based on this study, the generalisation that Lepidoptera follow the TSR cannot be made. To answer the questions posed in this work more conclusively, more comparative experimental research involving a wide range of Lepidopteran species is needed, along with analyses that account for phylogenetic context.

## **Tänuavaldused**

Tänan oma juhendajat, Toomas Tammaru, alati sisuka tagasiside, abivalmi suhtumise ning kannatlikkuse eest!

## Kasutatud kirjandus

Viitamisel ja kirjanduse loetelu vormistamisel on lähtunud ajakirja American Psychological Association (APA7) nõuetest. Tärniga on tähistatud kaudselt viidatud allikad.

Ashton, K. G., & Feldman, C. R. (2003). Bergmann's rule in Nonavian reptiles: Turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution*, *57*, 1151. [https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2003\)057\[1151:brinrt\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2003)057[1151:brinrt]2.0.co;2)

Atkinson, D. (1994). Temperature and organism size—a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*, *25*, 1–58. [https://doi.org/10.1016/s0065-2504\(08\)60212-3](https://doi.org/10.1016/s0065-2504(08)60212-3)

Barton, M., Sunnucks, P., Norgate, M., Murray, N., & Kearney, M. (2014). Co-gradient variation in growth rate and development time of a broadly distributed butterfly. *PLoS ONE*, *9*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095258>

Bauerfeind, S. S., & Fischer, K. (2013). Testing the plant stress hypothesis: Stressed plants offer better food to an insect herbivore. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, *149*, 148–158. <https://doi.org/10.1111/eea.12118>

Blanckenhorn, W. U., & Llaurens, V. (2005). Effects of temperature on cell size and number in the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria*. *Journal of Thermal Biology*, *30*, 213–219. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2004.11.004>

Brogiolo, W., Stocker, H., Ikeya, T., Rintelen, F., Fernandez, R., & Hafen, E. (2001). An evolutionarily conserved function of the *Drosophila* insulin receptor and insulin-like peptides in growth control. *Current Biology*, *11*, 213–221. [https://doi.org/10.1016/s0960-9822\(01\)00068-9](https://doi.org/10.1016/s0960-9822(01)00068-9)

Brown, J. H., & Sibly, R. M. (2006). Life-history evolution under a production constraint. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*, 17595–17599. <https://doi.org/10.1073/pnas.0608522103>

Calboli, F. C., Gilchrist, G. W., & Partridge, L. (2003). Different cell size and cell number contribution in two newly established and one ancient body size cline of *Drosophila subobscura*. *Evolution*, *57*, 566. [https://doi.org/10.1554/0014-3820\(2003\)057\[0566:dcsacn\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2003)057[0566:dcsacn]2.0.co;2)

- Callier, V., Shingleton, A. W., Brent, C. S., Ghosh, S. M., Kim, J., & Harrison, J. F. (2013). The role of reduced oxygen in the developmental physiology of growth and metamorphosis initiation in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Experimental Biology*, *216*, 4334–4340. <https://doi.org/10.1242/jeb.093120>
- Chown, S. L., & Klok, C. J. (2003). Altitudinal body size clines: Latitudinal effects associated with changing seasonality. *Ecography*, *26*, 445–455. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03479.x>
- Ciota, A. T., Matacchiero, A. C., Kilpatrick, A. M., & Kramer, L. D. (2014). The effect of temperature on life history traits of *Culex* mosquitoes. *Journal of Medical Entomology*, *51*, 55–62. <https://doi.org/10.1603/me13003>
- Fischer, K., Bauerfeind, S. S., & Fiedler, K. (2006). Temperature-mediated plasticity in egg and body size in egg size-selected lines of a butterfly. *Journal of Thermal Biology*, *31*, 347–354. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2006.01.006>
- Fischer, K., & Fiedler, K. (2002). Reaction norms for age and size at maturity in response to temperature: A test of the compound interest hypothesis. *Evolutionary Ecology*, *16*, 333–349. <https://doi.org/10.1023/a:1020271600025>
- Forster, 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*, *109*, 19310–19314. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210460109>
- Fu, D.-M., He, H.-M., Zou, C., Xiao, H.-J., & Xue, F.-S. (2016). Life-history responses of the rice stem borer *Chilo suppressalis* to temperature change: Breaking the temperature–size rule. *Journal of Thermal Biology*, *61*, 115–118. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2016.09.006>
- Garcia-Robledo, C., Baer, C. S., Lippert, K., & Sarathy, V. (2020). Evolutionary history, not ecogeographic rules, explains size variation of tropical insects along elevational gradients. *Functional Ecology*, *34*, 2513–2523. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13666>
- Ghosh, S. M., Testa, N. D., & Shingleton, A. W. (2013). Temperature-size rule is mediated by thermal plasticity of critical size in *Drosophila melanogaster*. *Proceedings of the*

- Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 20130174.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2013.0174>
- Gvoždík, L., & Smolinský, R. (2015). Body size, swimming speed, or thermal sensitivity? predator-imposed selection on amphibian larvae. *BMC Evolutionary Biology*, 15.  
<https://doi.org/10.1186/s12862-015-0522-y>
- Hardie, D. C., & Hebert, P. D. N. (2003). The nucleotypic effects of cellular DNA content in cartilaginous and ray-finned fishes. *Genome*, 46, 683–706.  
<https://doi.org/10.1139/g03-040>
- Hoefnagel, K. N., de Vries, E. H., Jongejans, E., & Verberk, W. C. (2018). The temperature-size rule in *Daphnia magna* across different genetic lines and ontogenetic stages: Multiple patterns and Mechanisms. *Ecology and Evolution*, 8, 3828–3841.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.3933>
- Horne, C. R., Hirst, Andrew. G., & Atkinson, D. (2015). Temperature-size responses match latitudinal-size clines in arthropods, revealing critical differences between aquatic and terrestrial species. *Ecology Letters*, 18, 327–335.  
<https://doi.org/10.1111/ele.12413>
- Huang, L., Xue, F., Chen, C., Guo, X., Tang, J., Zhong, L., & He, H. (2021). Effects of temperature on life-history traits of the newly invasive fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* in southeast China. *Ecology and Evolution*, 11, 5255–5264.  
<https://doi.org/10.1002/ece3.7413>
- Huang, L., Xue, F., Tang, J., Wu, S., & He, H. (2024). Voltinism and life-history traits of the invasive fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) feeding on corn. *Journal of Applied Entomology*, 148, 596–610.  
<https://doi.org/10.1111/jen.13253>
- James, F. C. (1970). Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology*, 51, 365–390. <https://doi.org/10.2307/1935374>
- Karl, I., & Fischer, K. (2007). Why get big in the cold? towards a solution to a life-history puzzle. *Oecologia*, 155, 215–225. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0902-0>

- Karl, I., A. Janowitz, S., & Fischer, K. (2008). Altitudinal life-history variation and thermal adaptation in the copper butterfly *Lycaena Tityrus*. *Oikos*, *0*, 080227085440234–0. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16522.x>
- Kelly, S. A., Panhuis, T. M., & Stoehr, A. M. (2012). Phenotypic plasticity: Molecular mechanisms and adaptive significance. *Comprehensive Physiology*, *2*, 1417–1439. <https://doi.org/10.1002/cphy.c110008>
- Kingsolver, J. G., Massie, K. R., Ragland, G. J., & Smith, M. H. (2007). Rapid population divergence in thermal reaction norms for an invading species: Breaking the temperature–size rule. *Journal of Evolutionary Biology*, *20*, 892–900. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2007.01318.x>
- Kivelä, S. M., Välimäki, P., & Mäenpää, M. I. (2012). Genetic and phenotypic variation in juvenile development in relation to temperature and developmental pathway in a geometrid moth. *Journal of Evolutionary Biology*, *25*, 881–891. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02478.x>
- Komata, S., & Sota, T. (2017). Seasonal polyphenism in body size and juvenile development of the swallowtail butterfly *Papilio xuthus* (Lepidoptera: Papilionidae). *European Journal of Entomology*, *114*, 365–371. <https://doi.org/10.14411/eje.2017.046>
- Minards, N. A., Trewick, S. A., Godfrey, A. J., & Morgan-Richards, M. (2014). Convergent local adaptation in size and growth rate but not metabolic rate in a pair of parapatric Orthoptera species. *Biological Journal of the Linnean Society*, *113*, 123–135. <https://doi.org/10.1111/bij.12304>
- Preisser, E. L., & Orrock, J. L. (2012). The allometry of fear: Interspecific relationships between body size and response to predation risk. *Ecosphere*, *3*, 1–27. <https://doi.org/10.1890/es12-00084.1>
- Price, T. D., Qvarnström, A., & Irwin, D. E. (2003). The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *270*, 1433–1440. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2372>
- Ryzhkova, M. V., & Lopatina, E. B. (2015). Plasticity of the thermal developmental reaction norms in the European peacock Butterfly *Inachis io* (Lepidoptera, Nymphalidae).

*Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 51, 222–234.  
<https://doi.org/10.1134/s0022093015030076>

Seifert, C. L. (2024). The effect of diet and temperature on life-history traits and sexual size dimorphism in a capital-breeding moth. *Physiological Entomology*, 50, 28–37.  
<https://doi.org/10.1111/phen.12462>

Semsar-kazerouni, M., Siepel, H., & Verberk, W. C. E. P. (2022). Influence of photoperiod on thermal responses in body size, growth and development in *Lycaena phlaeas* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Current Research in Insect Science*, 2, 100034.  
<https://doi.org/10.1016/j.cris.2022.100034>

Sinclair, B. J., Vernon, P., Jaco Klok, C., & Chown, S. L. (2003). Insects at low temperatures: An ecological perspective. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 257–262.  
[https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(03\)00014-4](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(03)00014-4)

Steigenga, M. J., & Fischer, K. (2007). Within- and between-generation effects of temperature on life-history traits in a butterfly. *Journal of Thermal Biology*, 32, 396–405. <https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2007.06.001>

Zakria, M., Zaib, M. S., Abbas, K., Sarmad, M., Zaka, S. M., & Noor-ul-Ane, M. (2022). Influence of temperature on the development and reproduction of *Spodoptera litura* (fabricius) on Castor Bean: Implications for its use as a trap crop. *Arthropod-Plant Interactions*, 16, 505–515. <https://doi.org/10.1007/s11829-022-09913-0>

Zeuss, D., Brunzel, S., & Brandl, R. (2016). Environmental drivers of voltinism and body size in insect assemblages across Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 26, 154–165. <https://doi.org/10.1111/geb.12525>

Taira, W., Iwasaki, M., & Otaki, J. M. (2015). Body size distributions of the pale grass blue butterfly in Japan: Size rules and the status of the Fukushima population. *Scientific Reports*, 5. <https://doi.org/10.1038/srep12351>

Tian, L., & Benton, M. J. (2020). Predicting biotic responses to future climate warming with classic Ecogeographic rules. *Current Biology*, 30. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.06.003>

Valenzuela-Sánchez, A., Cunningham, A. A., & Soto-Azat, C. (2015). Geographic body size variation in ectotherms: Effects of seasonality on an Anuran from the Southern

- Temperate Forest. *Frontiers in Zoology*, 12. <https://doi.org/10.1186/s12983-015-0132-y>
- Van der Have, T. M., & de Jong, G. (1996). Adult size in ectotherms: Temperature effects on growth and differentiation. *Journal of Theoretical Biology*, 183, 329–340. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1996.0224>
- Van Dyck, H., Bonte, D., Puls, R., Gotthard, K., & Maes, D. (2015). The lost generation hypothesis: Could climate change drive ectotherms into a developmental trap? *Oikos*, 124, 54–61. <https://doi.org/10.1111/oik.02066>
- Verberk, W. C. E. P., Atkinson, D., Hoefnagel, K. N., Hirst, A. G., Horne, C. R., & Siepel, H. (2020). Shrinking body sizes in response to warming: Explanations for the temperature–size rule with special emphasis on the role of oxygen. *Biological Reviews*, 96, 247–268. <https://doi.org/10.1111/brv.12653>
- \*Von Bertalanffy, L. (1960). Principles and theory of growth. *Fundamental aspects of normal and malignant growth*, 493, 137-259.
- Walczyńska, A., Sobczyk, M., Czarnoleski, M., & Kozłowski, J. (2015). The temperature–size rule in a rotifer is determined by the mother and at the Egg Stage. *Evolutionary Ecology*, 29, 525–536. <https://doi.org/10.1007/s10682-015-9771-x>
- Walters, R. J., & Hassall, M. (2006). The temperature-size rule in ectotherms: May a general explanation exist after all? *The American Naturalist*, 167, 510–523. <https://doi.org/10.1086/501029>
- Wang, K., Xu, M., & Zhao, L. (2024). Plasticity of life-history traits and adult fitness of fall webworm in relation to climate change. *Insects*, 15, 24. <https://doi.org/10.3390/insects15010024>
- Xiao, L., He, H., Huang, L., Geng, T., Fu, S., & Xue, F. (2016). Variation of life-history traits of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* in relation to temperature and geographical latitude. *Ecology and Evolution*, 6, 5129–5143. <https://doi.org/10.1002/ece3.2275>

## Lisad

Tabel 1. Süstemaatilises ülevaates ja edasises analüüsis kasutatud artiklid koos pealkirja, autori, avaldamise aasta ja uuritud liigiga (võimalusel ka eesti keeles).

Pealkiri	Autor, aasta	Uuritud liik
Reaction norms for age and size at maturity in response to temperature: a test of the compound interest hypothesis	Fischer & Fiedler, 2002	Puna-kuldtiib ( <i>Lycaena hippothoe ssp.</i> )
Temperature-mediated plasticity in egg and body size in egg size-selected lines of a butterfly	Fischer, Bauerfeind & Fiedler, 2006	<i>Bicyclus anynana</i>
Rapid population divergence in thermal reaction norms for an invading species: breaking the temperature-size rule	Kingsolver et al., 2007	Väike-kapsaliblikas ( <i>Pieris rapae</i> )
Within- and between-generation effects of temperature on life-history traits in a butterfly	Stelgenga & Fischer, 2007	<i>Bicyclus anynana</i>
Why get big in the cold? Towards a solution to a life-history puzzle	Karl & Fischer, 2008	Pruun-kuldtiib ( <i>Lycaena tityrus</i> )
Altitudinal life-history variation and thermal adaptation in the copper butterfly <i>Lycaena tityrus</i>	Karl, Janowitz & Fischer, 2008	Pruun-kuldtiib ( <i>Lycaena tityrus</i> )
Genetic and phenotypic variation in juvenile development in relation to temperature and developmental pathway in a geometrid moth	Kivelä, Välimäki & Mäenpää, 2012	Kollakas valgevaksik ( <i>Cabera exanthemata</i> )
Testing the plant stress hypothesis: stressed plants offer better food to an insect herbivore	Bauerfeind & Fischer, 2013	Naeriliblikas ( <i>Pieris napi</i> )
Co-Gradient Variation in Growth Rate and Development Time of a Broadly Distributed Butterfly	Barton et al., 2014	<i>Heteronympha merope</i>
Plasticity of the thermal developmental reaction norms in the european peacock butterfly <i>Inachis io</i> (Lepidoptera, Nymphalidae)	Ryzhkova & Lopatina, 2015	Päevapaabusilm ( <i>Inachis io</i> )
Body size distributions of the pale grass blue butterfly in Japan: Size rules and the status of the Fukushima population	Taira, Iwasaki & Otaki, 2015	<i>Zizeeria maha argia</i>
Life-history responses of the rice stem borer <i>Chilo suppressalis</i> to temperature change: Breaking the temperature-size rule	Fu et al., 2016	<i>Chilo suppressalis</i>
Variation of life-history traits of the Asian corn borer, <i>Ostrinia furnacalis</i> in relation to temperature and geographical latitude	Xiao et al., 2016	<i>Ostrinia furnacalis</i>
Seasonal polyphenism in body size and juvenile development of the swallowtail butterfly <i>Papilio xuthus</i> (Lepidoptera: Papilionidae)	Komata & Sota, 2017	<i>Papilio xuthus</i>

Effects of temperature on life-history traits of the newly invasive fall armyworm, <i>Spodoptera frugiperda</i> in Southeast China	Huang et al., 2021	<i>Spodoptera frugiperda</i>
Influence of photoperiod on thermal responses in body size, growth and development in <i>Lycaena phlaeas</i> (Lepidoptera: Lycaenidae)	Semsar-kazerouni, Siepel & Verberk, 2022	Leek-kuldtiib ( <i>Lycaena phlaeas</i> )
Influence of temperature on the development and reproduction of <i>Spodoptera litura</i> (Fabricius) on castor bean: implications for its use as a trap crop	Zakria et al., 2022	<i>Spodoptera litura</i>
Voltinism and life-history traits of the invasive fall armyworm <i>Spodoptera frugiperda</i> (Lepidoptera: Noctuidae) feeding on corn	Huang et al., 2024	<i>Spodoptera frugiperda</i>
The effect of diet and temperature on life-history traits and sexual size dimorphism in a capital-breeding moth	Seifert, 2024	Kollapaabusilm ( <i>Agria tau</i> )
Plasticity of Life-History Traits and Adult Fitness of Fall Webworm in Relation to Climate Change	Wang, Xu & Zhao, 2024	Ameerika valgekaruslane ( <i>Hyphantria cunea</i> )

---

## **Lihtlitsents**

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks.

Mina, Auli Zingel,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsenti) minu loodud teose „Kasvukeskkona temperatuuri mõju liblikate kehasuurusele“, mille juhendaja on Toomas Tammaru, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada Tartu Ülikooli digitaalarhiivi kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;
2. annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;
3. olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile;
4. kinnitan, et lihtlitsenti andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Auli Zingel

**26.05.2025**