

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

Kerly Niinep

**POPULATSIOONIDEVAHELISED ERINEVUSED
KASVUKIIRUSTES PUTUKATEL**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Toomas Tammaru

Tartu 2013

Sisukord

1. Sissejuhatus	3
2. Mida teatakse kasvukiiruse evolutsioonilisest ökoloogiast praeguseks?	4
2.1 Kasvukiiruse tõstmise kasulikkus	6
2.2 Suure kasvukiiruse hind.....	6
2.2.1. Kasvukiiruse tõusuga kaasnevad kohesed kulud	7
2.2.2 Kasvukiiruse tõusuga kaasnevad viibega kulud.....	7
3. Kasvukiiruste mõõtmine.....	9
4. Geograafilised gradiendid kasvukiirustes	10
5. Kasvukiiruste varieeruvust käsitlevate artiklite referatiivne ülevaade	11
5.1 Kasvukiiruste varieeruvused liblikatel	11
5.2 Kasvukiiruste varieeruvused kiilidel.....	16
5.3 Kasvukiiruste varieeruvused teistel putukatel.....	21
6. Süntees kasvukiirust käsitlevatest artiklitest	25
7. Kokkuvõte.....	26
8. Summary.....	27
9. Tänuavaldus	29
10. Kasutatud kirjandus	30

1. Sissejuhatus

Kasvukiirus on tähtis elukäigutunnus, kuna mõjutab kehasuurust ning sellega seoses ka sigimisedukust, elumust ja arenguks kuluvat aega (Kingsolver & Huey 2008). Varasemad artiklid keskendusid elukäiguomaduste uurimisel pigem kehasuurusele ning arenguks kuluvale ajale, kuid tänapäeval pööratakse järjest enam tähelepanu ka kasvukiiruse kui niisuguse mõjule isendi kohasusele (Arendt 1997; Dmitriew 2011). Tänapäeval on jõutud järelduseni, et kasvukiirus ei peegelda pelgalt keskkonna kvaliteeti (Kozlowski 1992; Dmitriew 2011), vaid see sõltub ka isendi geneetilistest eripäradest. Populatsioonidevahelised geneetilised erinevused on omakorda kujundatud elupaigale iseloomulike loodusliku valiku survete poolt.

Enamasti on kasvukiiruste varieeruvust uuritud roomajate, kahepaiksete ja luukalade klassidesse kuuluvatel liikidel (Conover *et al* 2009). Putukaid on uuritud vähem ning mittesüstemaatiliselt, kuid siiski leiab enim informatsiooni liblikaliste ja kiililiste kasvukiiruste kohta, uuritud on ka sihktiivalisi (Telfer & Hassall 1999; Berner & Blanckenhorn 2006). Algselt keskenduti kasvukiiruste uurimisel pigem keskkonnaparameetrite (temperatuuri ning valgusrežiimi) mõjudele, kuid järjest enam avaldatakse artikleid ka geneetiliste erinevuste kohta kasvukiiruses. Kõige parem moodus kasvukiiruse geneetilise varieeruvuse uurimiseks on *common garden* katse, kus erinevatest populatsioonidest pärit isendid pannakse kasvama ühesugustesse keskkonnatingimustesse laboris (Angilletta *et al* 2004). *Common garden* katse tagab selle, et isendite kasvukiirused ei varieeruks keskkonna tõttu, vaid ainukest mõju kasvukiiruste varieeruvustele avaldaksid geenid.

Minu töö eesmärgiks on refereerida artikleid, mis uurivad putukate kasvukiiruste liigisisest geneetilist varieeruvust, anda ülevaade kasvukiiruste varieeruvusest üleüldiselt ning lisaks välja selgitada kui suuri erinevusi on kasvukiiruste vahel leitud ja mis võiks olla põhjustanud sellist kasvukiiruste varieeruvust.

2. Mida teatakse kasvukiiruse evolutsioonilisest ökoloogiast praeguseks?

Enamasti ei kasva putukavastsed füsioloogiliselt maksimaalsel kiirusel (Gotthard 2008). Sellise arvamuse paikapidavust on tõestanud ka katsed, milles putukavastsete kasvukiirused ei ole maksimaalsed ka kõige paremate kasvutingimuste juures (Dmitriew 2011). Putukavastsete kasvukiiruste väärtused on kujunenud loodusliku valiku mõjul miljonite aastate jooksul ja peegeldavad seega kõrge kasvukiiruse kahjude ja kasude tasakaalu, kusjuures kiiresti kasvamise positiivsetest mõjudest teatakse rohkem kui negatiivsetest (Arendt 1997; Dmitriew 2011).

Common garden katsete abil on tõestatud, et kasvukiiruste liigisisene varieeruvus ei ole põhjustatud ainult keskkonna poolt, vaid enamasti sõltub isendi kasvukiirus tema geneetilisest taustast. Eeldatavasti peegeldavad populatsioonidevahelised erinevused kasvukiirustes erinevaid keskkonnaspetsiifilisi optimume, mis omakorda sõltuvad kisklusriskist, populatsiooni tihedusest ja keskkonna sesoonsest dünaamikast (Lima & Dill 1990; Arendt 1997).

Enamasti on samasse liiki kuuluvate isendite kasvukiirused suuremad kõrgematel laiuskraadidel/kõrgustel võrreldes madalamatega (nt Pöykko & Tammaru 2010; Kivela *et al* 2011). Kiiremat kasvu suurematel laiuskraadidel põhjustab lühemast suvest tulenev ajasurve (*time stress*). Lisaks kasvavad putukavastsed kõrgematel laiuskraadidel sageli suuremaks kui madalamatel, mistõttu on vastsed sunnitud tõstma kasvukiirust, et jõuda vajaliku suuruseni enne talve saabumist (Abrams & Rowe 1996). Kasvukiiruse tõusu põhjustab ka ajutine keskkonnastress, millest väljudes on vastne enamasti väiksema kehasuurusega kui normaaltingimustel kasvanud isendid. Sellisel juhul üritab pärsitud kehakasvuga vastne kasvukiirust tõstes kehasuuruses „järgi võtta“ (Metcalf & Monaghan 2001).

Kõigil putukaliikidel on kasvukiirus ja sellega seotud elukäigutunnuseid mõjutatud keskkonna poolt. Seda, kuidas kasvukiirus suureneb temperatuuri tõustes on uuritud juba pikka aega ning tõestatud paljude liikide puhul (Kingsolver 2000; Nilsson-Ortman *et al* 2012). Lisaks temperatuurile mõjutab kasvukiirust ka fotoperiood. Kasvukiirus tõuseb keskkonnas, kus fotoperiood jäljendab sügise oma ning väheneb keskkonnas, kus

fotoperiood jäljendab kevade oma (Gotthard 2000). Mõned liigid siiski ei tõsta sügise fotoperioodi tõttu mitte kasvukiirust, vaid saavad valmikuks väiksema kehasuuruse juures (Gotthard 1998). Kehasuuruse muutusi fotoperioodi tagajärjel on täheldanud ka M. De Block ja R. Stoks oma katsetes (2004) kiilidega. De Block ja Stoks jõudsid järeldusele, et kasvukiiruste muutmiseks aastaajale vastavaks on lisaks fotoperioodilistele muutustele vajalik ka teiste faktorite mõju.

Lisaks fotoperioodile ja temperatuurile mõjutab erinevate putukaliikide kasvukiirusi ka põlvkondade arv aasta jooksul (Roff 1980; Pöykkö 2005). Põhjapoolsetes populatsioonides areneb enamasti üks põlvkond ühe, kahe või isegi enama aasta jooksul. Lõunapoolsetes populatsioonides areneb enamasti mitu põlvkonda aasta jooksul. Selline põlvkondade arvu varieeruvus põhjustab erinevat ajasurvet lõuna- ja põhjapoolsete populatsioonide vahel. Seetõttu kasvataksegi kiiremini sellistes populatsioonides, kus saadakse aastas rohkem kui üks põlvkond (juhul kui ei esine teisi ajasurvet tekitavaid tingimusi) ning aeglasemalt populatsioonides, kus esineb vaid üks põlvkond aastas.

Optimaalne kasvukiirus võib vastsetel erineda ka sugude vahel. Soospetsiifilist kasvukiiruste erinevust põhjustab emaste sigimisedukuse suurenemine kehasuuruse kasvades (Blanckenhorn *et al* 2007). Isastest suuremaks kasvamiseks on vaja emasel tõsta kas kasvukiirust või pikendada kasvamiseks kuluvat aega (Gotthard 2008). Isastel võib seevastu olla soositud (populatsioonides, kus generatsioonid ei kattu) väiksem kehasuurus täiskasvanuks saamisel selleks, et olla paaritumisvõimeline enne emaseid (Wiklund & Fagerström 1977). Selline isaste ja emaste erinev kasvumuster erineb liigiti ja sõltub keskkonnast (Gotthard *et al* 1994).

2.1 Kasvukiiruse tõstmise kasulikkus

Vastse kiire kasvamise kasud on enamasti üsna ilmsed (Dmitriew 2011). Looduslik valik soosib kiiret kasvu, kuna sellega kaasnevad nii lühike arengukestus, kui ka valmiku suured mõõtmed (Kause *et al* 1999). Vähemasti emaste putukate puhul on üldlevinud tugev positiivne seos valmiku kehasuuruse ja viljakuse vahel (Honek 1993). Kasvukiirust on kasulik tõsta ka olukorras, kus röövloomad eelistavad teatud suurusega või arenguetapis saaki (enamasti vastsejärgus) - ohtlikust arenguetapist tasub võimalikult kiiresti välja kasvada (Cornell & Hawkins 1996; Rimmel *et al* 2011). Röövputukate puhul võimaldab kasvukiiruse tõstmine kasvada kiiremini suuremaks selleks, et mitmekesistada võimalike saakloomade hulka (Arendt & Wilson 1997).

2.2 Suure kasvukiiruse hind

Kasvukiiruse tõusuga kaasnevastest kulutustest teatakse veel suhteliselt vähe (De Block *et al* 2008), kuid fakt, et kasvukiirused ei ole maksimaalsed ka kõige paremate keskkonnatingimuste juures laboratooriumis vihjab sellele, et kõrgel kasvukiirusel on isenditele negatiivsed mõjud. Lisaks on kasvukiiruse kulukust tõestatud ka katsete (Gotthard 2004) abil, kus röövikutele jäeti mulje, et kasvamiseks on veel rohkelt aega. Katsetes eeldati, et röövikud kasutavad lisa-aega selleks, et kasvada liigikaaslastest suuremaks. Tulemuste abil aga selgus, et röövikud kasvasid pigem aeglasemalt ning sama suureks kui olid kontrollisendid, mis näitab, et kasvukiiruse tõstmisest saadav tulu on väiksem kui kasvukiiruse tõstmisega kaasnev kulu (Gotthard 2004). Kasvukiiruse tõusust tulenevaid mõjusid saab nende tekkeaja järgi jagada üldjoones kaheks: esmasteks ning viibega mõjudeks (Mangel & Munch 2005). Esmased mõjud tekivad peaaegu koheselt pärast kasvukiiruse tõusu ning on enamasti seotud suurenenud toiduvajadusega. Viibega mõjud ilmnevad alles valmikueas ning nende esinemist on raskem kindlaks teha, seetõttu on viibega mõjusid võrreldes kohestega ka vähem uuritud (Dmitriew 2011).

2.2.1. Kasvukiiruse tõusuga kaasnevad kohesed kulud

Kõige lihtsam viis näha kasvukiiruse märkimisväärset tõusu on kasvatada isendeid mõnda aega vähese toidu juures. Pärast näljaperioodi lõppemist üritavad isendid kompenseerida vahepealse toidupuuduse tõttu väiksemaks jäänud kehasuurust (võrreldes normaalsetel tingimustel kasvanud isenditega), kiirendades oma kasvu tunduvalt (Arendt 1997; Jobling & Johansen 1999; Tammaru *et al* 2004). Kasvukiiruse tõstmiseks on vastsel vaja suurendada tarbitava toidu koguseid, mis omakorda sunnib neid veetma rohkem aega aktiivselt toitumas (Lima & Dill 1990; Gotthard *et al* 1994). Aktiivselt toituv vastne on aga sageli pikemat aega eksponeeritud looduslikele vaenlastele, mis tõstab tema suremusrisi (Gotthard 2000; Laurila *et al* 2008; Mänd *et al* 2008). Kõrgenenud suremust on kiiresti kasvavatel vastsetel täheldatud ka röövlomade puudumisel, mistõttu peab kasvukiiruse tõstmisel olema ka mingi muu mõjur peale saagiks langemise võimaluse (Gotthard *et al* 1994). Röövlomade kõrgem arvukus võib vähendada vastse kasvukiirust (Abrams & Rowe 1996), mis pikendab valmikuks saamiseks kuluvat aega või põhjustab väiksemat valmiku kehasuurust (Lima & Dill 1990).

2.2.2 Kasvukiiruse tõusuga kaasnevad viibega kulud

Kasvukiiruse tõstmisest tingitud viibega kuludeks nimetatakse negatiivseid muutusi, mis väljenduvad alles hilisemas eas, eelkõige alles valmikueas (Dmitriew 2011). Näiteks leidsid Dmitriew ja Rowe oma katsetes (2007), et kompensatoorne kasvukiiruse tõus (teistele järeljõudmiseks) varases vastseeas põhjustab kõrgendatud suremust hilisemas eas. Negatiivsete mõjude väljaselgitamiseks tuleb uurida isendite käitumist, kas fenotüüpilistes manipulatsioonides või *common garden* katsetes (Dmitriew 2011). Mõlemate katsete puhul on probleemiks see, et pikemaajalisi mõjusid, nagu langenud sigimisvõimet ja nõrgenenud immuunsüsteemi, on keerukam uurida kui lihtsat röövlomade põhjustatud suremust. Seetõttu ongi rohkem artikleid keskendunud kasvukiiruse tõusu lühiajaliste mõjude väljaselgitamisele (Dmitriew 2011).

Kasvukiiruse tõusu üheks peamiseks negatiivseks teguriks peetakse oksüdatiivse stressi kasvu, mis tekib kasvukiiruse tõusul suureneva hapniku tarbimise tõttu (Mangel & Munch 2005). Lisaks suurendab hapnikuradikaalide hulka ka kiirenev seedimine (Finkel & Holbrook 2000). Hapnikuradikaalid põhjustavad mutatsioonide teket DNAs ning vigaste valkude tootmist, mistõttu hakkavad mutatsioonid kogunema rakkudes ning isendi eluiga lüheneb (Mangel & Munch 2005; De Block & Stolks 2008). Tänapäeval ei teata veel päris täpselt, kuidas kahjustused rakkudes põhjustavad eluea lühenemist, kuid välja on pakutud erinevaid hüpoteese (Block *et al* 2002). Esiteks on arvatud, et oksüdatiivne stress põhjustab telomeeride lühenemist ning sellega seoses ka eluea lühenemist (Aviv *et al* 2003); lisaks on arvatud, et oksüdatiivse stressi tõttu tekkivad vead põhjustavad rakkude apoptoosi (Sastre *et al* 2000). Välja on pakutud ka võimalus, et kasvukiiruse tõustes toimub aktiivsem transkriptsioon kasvamisega seotud geenidelt, mis suurendab vigade arvu ning kogunemist transkriptsioonil (Mangel & Munch 2005). De Block ja Stoks on oma katsetes leidnud (2008) kaks ensüümi, mis peaks vähendama hapnikuradikaalide poolt tekitatud kahjustusi, kuid veel on selgusetu, millisel määral on need ensüümid suutelised vähendama kahjustuste hulka kehas.

Leitud on ka kasvukiiruse mõju putuka keha keemilisele koostisele. Nimelt on aeglasemalt kasvavad isendid võimelised koguma rohkem rasvu ja valke tagavaraks, mis aitavad neil kasvada kiiremini halbades oludes ja saada valmikuna rohkem järglasi (Dmitriew 2011). Tihtipeale ei saa kaht isendit võrreldes arugi, et üks on kasvanud kõrgema stressi juures kui teine, sest stressis ja normaalsetel tingimustel kasvanud vastsete kehasuurused on peaaegu võrdsed (Dmitriew *et al* 2009). Erinevused normaalsete ja stressitingimuste juures kasvanud vastsete vahel ilmnevad olukorras, kus võrreldakse isendi sigimisedukust ja elumust (Stoks *et al* 2006; Dmitriew *et al* 2009). Seetõttu tulekski uurida rohkem kasvukiiruste mõju vastse ja valmiku keha koostisele, et leida selle mõju kohasusele.

3. Kasvukiiruste mõõtmine

Putukate kasvukiiruse arvutamiseks on mitu erinevat võimalust. Laialdaselt on kasutusel lihtsaim meetod, kus vastse viimase arengujärgu (või ka nuku, valmiku) kaal jagatakse arenguks kulunud ajaga (Karl *et al* 2008). Selline lihtne meetod võib endaga aga kaasa tuua matemaatilisi probleeme, sest kasv on mittelineaarne (Tammaru *et al* 2010; Dmitriew 2011). Lisaks ei ole selline valem eriti täpne juhtudel, kui uuritakse lõivsuhteid kasvukiiruse ja teiste elukäiguomaduste vahel. Tihti ei arvestata kasvukiiruste väljaselgitamisel isendi arengujärkudega, mis muudab sellisel viisil saadud kasvukiiruste väärtused ebatäpseks (Esperk & Tammaru 2004). Kindlasti tuleb arvestada kasvukiiruse arvutamisel ka liigi arenguliste eripäradega. Näiteks ei arvutata kiilide puhul enamasti kasvukiirust mitte otse, reaalsete andmepunktide põhjal, vaid andmepunktidega sobitatakse funktsioon, mille võrrandist leitakse kasvukiirus (Šniegula *et al* 2012). Antud moodus on vähem tundlik kestumise poolt põhjustatud võimalikele vigadele.

4. Geograafilised gradiendid kasvukiirustes

Laialdaselt on uuritud geograafilisi gradiente püsi- ja kõigusoojaste loomade kehasuurustes (Stillwell 2010). Sageli suurenevad või vähenevad samast liigist loomade kehamõõtmed reeglipäraselt sõltuvalt elupaiga laiuskraadist ja kõrgusest merepinnast (Blanchenhorn & Demont 2004). Putukatel ning teistel loomadel on täheldatud seost kehasuuruse vähenemise ja elukeskkonna temperatuuri tõusu vahel (Atkinson 1994), kuid on leitud, et kõikide putukaliikide puhul see seos ei kehti (Walters & Hassall 2006). Geograafilisi gradiente kasvukiiruses on uuritud tunduvalt vähem ja mitte nii süstemaatiliselt. Siiski on sageli leitud, et kasvukiirused muutuvad sarnaselt pikki gradienti, olles suuremad kõrgematel aladel ja suurematel laiuskraadidel (Arnett & Gotelli 1999; Blanchenhorn & Demont 2004). Suurem kasvukiirus võib olla tingitud kasvamiseks sobiliku aja vähenemisega suurematel laiuskraadidel, mistõttu on seal ajapuudus kompenseeritud kasvukiiruse tõusuga ning tihtipeale ka kehasuuruse vähenemisega (Blanchenhorn & Demont 2004).

5. Kasvukiiruste varieeruvust käsitlevate artiklite referatiivne ülevaade

5.1 Kasvukiiruste varieeruvused liblikatel

H. Pöykkö ja T. Tammaru kasutasid oma katsetes (Pöykkö & Tammaru 2010) uuritava liigina okaspuusambliklast (*Eilema depressum*), kelle esindajaid nad kogusid Šveitsist (46–47°N) ja Soomest (60°N) 2007 aasta juulis. Kummastki riigist korjati 8 emast okaspuusambliklast. Uuringute tarbeks kasutati Soomest ja Šveitsist korjatud emaste F1 põlvkonna röövikuid, 291 isendit Šveitsi populatsioonist ning 264 isendit Soome populatsioonist. Kasvukiiruste geneetiliste erinevuste kindlakstegemiseks kasutati *common garden* lähenemist. Järglaseid kasvatati Šveitsi ja Soome kliimat jäljendavates keskkondades, millest esimeses oli temperatuur 25:18°C, valgusrežiim 14 tundi valgust ning 10 tundi pimedust, teises keskkonnas oli temperatuur 18:13°C ja valgusrežiim 16 tundi valgust ning 8 tundi pimedust. Kasvukiirust väljendati rööviku kaaluna 45 päeva vanuselt.

Common garden eksperimendi tulemusena selgus, et Šveitsi ja Soome populatsioonide vahel on geneetilisi erinevusi kasvukiirustes. Pöykkö ja Tammaru katsete põhjal selgus, et isendid kasvavad 25% kiiremini pigem suurematel laiuskraadidel (Soomes) kui väiksematel (Šveitsis), seega sõltub isendi kasvukiirus tema päritolu populatsioonist. Kuna põhjapool elanud isendid kasvasid kiiremini nii 25:18°C kui ka 18:13°C juures, siis see välistab ka võimaluse, et isendid kasvasid kiiremini vaid seetõttu, et neil on erinevad temperatuurioptimumid. Autorid arvasid, et geneetilised erinevused peegeldavad kohastumist päritoluma kliimaga: põhja pool on röövikutel valmikuks saamiseks vähem aega, mis sunnib neid kiiremini kasvama.

G. H. Nygren, A. Bergström ja S. Nylin kasutasid oma katsetes (Nygren *et al* 2008) uuritava liigina ristikeha-taevastiiba (*Polyommatus icarus*). Katsete jaoks koguti kokku 22 isendit Rootsist Ölandi saarelt (56,5°N), Stockholmist (59,5°N) ja Borgsjöst (62,5°N). Vastavalt 16 emast Ölandi saarelt, 4 emast Stockholmist ja 2 liblikat Borgsjöst, kellel lasti saada järglasi ning kelle järglasi kasutati manipulatsioonis. Kasvukiiruse geneetilisi erinevusi üritati välja selgitada *common garden* eksperimendi

abil. Putukaid kasvatati 22°C juures, valgusrežiimiks oli 22 tundi valgust ja 2 tundi pimedust. Antud uurimuses arutati kasvukiirust kui naturaallogaritmi nuku massist jagatuna kasvamiseks kulunud päevade arvuga.

Common garden katse abil selgus, et kasvukiirused ilmutavad sarnaseid mustreid populatsiooni piires ning erinevatelt laiustelt pärit populatsioonidel on erinevad kasvukiirused ning seega on kasvukiirus geneetiliselt määratud. Suurimad kasvukiirused leiti lõuna poolt pärit isenditel ning põhja pool kasvati aeglasemalt. Seda usutavasti seetõttu, et põhja pool on sinitiiival vaid üks põlvkond aastas ning kasvamiseks on sellisel juhul piisavalt aega, samas kui lõuna pool on põlvkondi suve jooksul kaks ning seetõttu on röövikutel vähem aega teatud suuruseni kasvamiseks. Nygren jt võrdlesid oma katsetes ka kasvukiiruste erinevusi ka sugude vahel: selgus, et isased kasvasid lõuna pool 31% kiiremini kui põhja pool ning emaste kasvukiiruste erinevus põhja ja lõuna vahel oli 25% lõuna kasuks. Suurim erinevus kasvukiirustes sugude vahel tekkis madalamatel laiuskraadidel, kus isased kasvasid emastest 4,8% kiiremini samas kasvasid kõrgematel laiuskraadidel emased isastest 3,5% kiiremini.

I. Karl, S. A. Janowitz ja K. Fischer uurisid oma katsetes (Karl *et al* 2008) kasvukiiruse erinevusi pruun-kuldtiiva (*Lycaena tityrus*) röövikutel. Isendid katsete jaoks koguti juulikuus järgnevalt: 2 populatsiooni madalalt kõrguselt Baierist Saksamaalt, 600 m merepinnast; Rheinland-Pfalzist Saksamaal, 250 m merepinnast; 2 populatsiooni keskmiselt kõrguselt Tyrolist Austriast: 1500 m merepinnast ja Tyrolist Itaaliast: 1350 m merepinnast ning 2 populatsiooni kõrgematel kõrguselt Tyrolist Itaaliast: 2010 m merepinnast ja Tyrolist Austriast: 2050 m merepinnast. Katseid viidi läbi *common garden* eksperimendi abil, kus putukad pandi elama püsiva temperatuuri (27°C) ja valgusrežiimi juurde (18 tundi valgust 6 tundi pimedust). Antud katsetes arutati kasvukiirust jagades nuku mass arenguks kulunud päevade arvuga (mg/päeva kohta).

Katsete tulemusena selgus, et üldiselt oli kasvukiirus suurem madalamatel kõrgustel, kus isendid kasvasid 5,9% kiiremini võrreldes suurematel kõrgustel kasvavate isenditega. Sugudevahelises võrdlustes kasvasid kõige kiiremini madalamatel kõrgustel kasvavad isased, kus nende kasvukiirus oli võrreldes emastega 13,3% kiirem. Kõige aeglasemalt kasvasid isased suurtel kõrgustel, kus nende kasvukiirused erinesid 8,2%

võrreldes madalamatel kõrgustel kasvavate isastega. *Common garden* eksperimendi tulemusena selgus, et erinevused kasvukiirustes on tingitud pigem geneetilisest varieeruvusest, mitte ainult temperatuurist. Kasvukiiruste erinevuse kõrguste vahel põhjustas arvatavasti see, et madalamatel kõrgustel on liigil mitu põlvkonda aastas. Lisanduv põlvkond sunnib röövikuid kiiremini kasvama, et nad saaksid valmikuks veel samal suvel. Lisaks peavad need uue põlvkonna järglased kiiremini kasvama ka seetõttu, et jõuda vajaliku suuruseni enne talve saabumist.

S. M. Kivelä, P. Välimäki ja M. I. Mäenpää kasutasid oma katsetes (Kivelä *et al* 2012) kollaka valgevaksiku (*Cabera exanthemata*) röövikuid. Liblikad koguti juunis ja juulis neljast populatsioonist, kaks populatsiooni Kesk–Soomest (65°N) ja kaks Põhja–Soomest (67°N). Katsete tarbeks lasti emastel muneda ning katsetes kasutati F₁ generatsiooni röövikuid. Röövikud pandi kasvama kas 14°C või 20°C juurde ning valgusrežiim oli, kas 24/0 tundi valgust/pimedust või 15/9 tundi valgust/pimedust. Antud temperatuurid olid valitud jäljendamaks sooja ja külma suve ning valgusrežiimid jäljendasid kesksuve ja sügist. Kasvukiirust mõõdeti kasutades Tammaru ja Esperk (2007) artiklis kirjeldatud $c = \frac{m_{nukk}}{t_{röövik}^{1/(1-b)}}$ valemit, kus m_{nukk} on nuku kaal 5 päeva vanuselt, $t_{röövik}$ on arenguks kulunud aeg ja b on allomeetriline eksponent, mis seob assimilatsiooni ja kehakaalu, antud töös eeldati, et $b=0,8$.

Katsete tulemustena selgus, et põhja- ja lõunapoolsete isendite kasvukiiruses oli geneetilisi erinevusi. Kasvukiiruste erinevus oli ka statistiliselt oluline. Suurematel laiuskraadidel elavate isendite kasvukiirused olid tunduvalt kõrgemad võrreldes madalamatel laiuskraadidel elavate isendite omadega. Autorid oletasid, et kasvukiiruse tõus on tingitud soodsa kasvuperioodi pikkuse lühenemise tõttu põhja pool, seega on suurematel laiuskraadidel vähem aega jõudmaks vajaliku suuruseni enne talve saabumist. Lisaks võrreldi antud katsetes ka isaste ja emaste kasvukiiruste erinevusi. Sarnaselt Nygren jt (2008) tulemustele olid ka antud katsetes isased kiirema kasvuga kui emased.

P. Välimäki, S. M. Kivela, D. Carrasco, M. I. Mäenpää ja T. Tammaru kasutasid oma katsetes (Välimäki *et al* 2013) uuritava liigina võrkvaksiku (*Chiasmia clathrata*) röövikuid. Antud liik valiti seetõttu, et sellel liigil varieerub põlvkondade arv aastas eri laiuskraadide populatsioonide vahel. Põhjas (65°N-66°N) on suve jooksul üks põlvkond, Kesk-Soomes (61°N-65°N) on teine põlvkond osaline, Lõuna-Soomes ja Eestis (57°N-60°N). on aastas alati kaks põlvkonda Võrkvaksiku isendid koguti Eestist (57°N-58°N) ja Soomest (60°N-66°N), kokku 463 emast, ning pandi kasvama 20°C ja pideva valguse juurde. Geneetilise erinevuse tähtsust kasvukiiruse varieerumises hinnati *common garden* eksperimendi abil. Kasvukiirust arvatati kasutades Tammaru ja Esperk (2007) artiklis kirjeldatud $c = \frac{m_{nukk}}{t_{röövik}^{1/(1-b)}}$ valemit, kus m_{nukk} on nuku kaal 5 päeva vanuselt, $t_{röövik}$ on arenguks kulunud aeg ja b on allomeetriline eksponent, mis seob assimilatsiooni ja kehakaalu, antud töös eeldati, et $b=0,8$.

Katsete tulemusena selgus, et erinevused kasvukiirustes olid tingitud geneetilistest erinevustest populatsioonide vahel. Kasvukiiruste väljendamisel graafikul ilmnes nn saehamba fenomen, kus kõige kiiremini kasvasid isendid 60°N ning sellest lõunapool. Kõige aeglasem kasv oli osalise teise põlvkonnaga populatsioonides (61°N–65°N). Kasvukiirused olid suhteliselt kõrged ka ühe põlvkonnaga populatsioonides põhja pool (~66°N–67°N). Selgus, et kasvukiirust mõjutab nii generatsioonide arv kui ka kasvamiseks sobiliku perioodi pikkus, samadele järeldustele jõudsid ka Shama *et al* (2011) oma katsetes suur-pigiliidriku vastsetega.

S. M. Kivela, P. Välimäki, D. Carrasco, M. I. Mäenpää ja J. Oksanen kasutasid oma katsetes (Kivela *et al* 2011) uuritavate liikidena kollaka valgevaksiku (*C. exanthemata*), hariliku valgevaksiku (*C. pusaria*), võrkvaksiku (*Chiasmia clathrata*) ja hariliku laikvaksiku (*Lomaspilis marginata*) röövikuid. Isendid katsete tarbeks koguti 22 erinevast populatsioonist Soomes (60°N-66°N), iga liigi kohta kasvatati umbes 100 emase järglasi. Kasvukiiruste geneetilistest erinevustest tingitud variatsioonide väljaselgitamiseks kasutati *common garden* eksperimenti, kus röövikuid kasvatati kuni nukkumiseni temperatuuril 20±1°C ja valgusrežiimil 8 tundi valgust, 16 tundi pimedust - hiljem 20°C ja pideva valguse juures. Kasvukiirust arvatati Tammaru ja Esperk (2007) artiklis kirjeldatud $c = \frac{m_{nukk}}{t_{röövik}^{1/(1-b)}}$ valemi järgi, kus m_{nukk} on nuku kaal 5 päeva pärast

nukkumist, $t_{\text{röövik}}$ on arenguks kulunud aeg ja b on allomeetriline eksponent, mis seob assimilatsiooni ja kehakaalu, antud töös eeldati, et $b=0,8$.

Katsete tulemusena selgus, et kasvukiiruste erinevused olid tingitud geneetilistest erinevustest ning kasvukiirused tõusis lineaarselt, olles suurim kõrgematel laiuskraadidel. Kollaka valgevaksiku, võrkvaksiku ja hariliku laikvaksiku röövikutel esines kasvukiiruste erinevusi ka isaste ja emaste vahel: kus isased kasvasid (8-15%) kiiremini kui emased.

K. Gotthard, S. Nylin ja C. Wiklund uurisid oma katsetes (Gotthard *et al* 1994) kasvukiiruste varieeruvust orasheinasilmiku (*Pararge aegeria*) röövikutel. Liblikad katsete tarbeks koguti Rootsist (56°N) ja Madeiralt (33°N), igast populatsioonist püüti viis emast, kellel lasti saada järglased, mida katsetes kasutati. Katsed planeeriti nii, et oleks võimalik määrata geneetiliste erinevuste osa kasvukiiruste varieerumises. Röövikud pandi kasvama 17°C juurde ning varieeruva valgusrežiimi juurde (12 tundi, 17 tundi, 19tundi või 21 tundi valgust). Kasvukiiruste mõõtmiseks kaaluti nukke teisel päeval pärast nukkumist ning liblikaid valmikuna. Kasvukiirusi väljendati
$$\frac{\ln(\text{nuku kaal}) - \ln(\text{rööviku kaal pärast munast väljumist})}{\text{röövikuks olnud aeg}}$$
 valemi abil, kus kasvukiirust väljendatakse lõpuks mg/päeva kohta.

Gotthardi *et al* katsete (1994) tulemusena selgus, et populatsioonide vahel oli geneetilisi erinevusi. Röövikud kasvasid Rootsist 10% kiiremini kui Madeiral, lisaks esines mõlemas paigas kasvukiiruste varieeruvust ka sugude vahel. Rootsist kasvasid isased 9,6% kiiremini võrreldes emastega, samas kui Madeiral kasvasid isased 6% aeglasemalt võrreldes emastega. Artikli autorite arvates võis Rootsi populatsioonist pärit isaste kasvukiirus olla nii kõrge, kuna antud isastel esines protandria. Protandriat Rootsist võis põhjustada see, et seal saadakse vaid üks generatsioon aastas erinevalt Madeirast, kus aastas on mitu põlvkonda. Lisaks mõjutab kasvukiirust ka arenemiseks sobiliku aja pikkus.

5.2 Kasvukiiruste varieeruvused kiilidel

R. Stoks, I. Swillen ja M. De Block uurisid oma katsetes (Stoks *et al* 2012) kasvukiiruste varieeruvust suur-pigiliidriku (*Ischnura elegans*) vastsetel. Selleks, et kasvukiiruste erinevused oleks tingitud vaid geneetilistest erinevustest, kasutasid nad *common garden* eksperimenti, kus neid kasvatati 18°C ja 24°C juures. Isendid katsete jaoks koguti Prantsusmaalt St-Martin De Craust 43°N ja La Salinest 43°N; Rootsist Genarpist 55° ja Vallbyst 55°N. Kasvukiirust arvutamiseks kasutati valemit $[\log_e(\text{lõpp kaal}) - \log_e(\text{algne kaal})]/4$ päevaga.

Katsete tulemusena selgus, et kasvukiirused olid suuremad lõunapoolsetel isenditel nii 18°C kui ka 24°C juures ning erinevus oli ka statistiliselt oluline. Lõunapoolsed isendid kasvasid 18°C juures 31,3% kiiremini kui põhjapoolsed (24°C juures erinevused 17,4. Sarnaselt Karli, Janowitzi ja Fischeri teostatud katsetele (2008) on ka antud artiklis (Stoks *et al* 2012) erinevate populatsioonide kasvukiiruste varieeruvus tingitud nende aasta jooksul saadud põlvkondade arvust. Põhjapoolsed populatsioonid, kus aastas on vaid üks põlvkond, kasvavad aeglasemalt kui lõunapoolsed, kus järglasi saadakse kaks kuni mitu korda aastas.

S. Śniegula, F. Johansson ja V. Nilsson-Örtman kasutasid enda katsetes (Śniegula *et al* 2012) sadulliidriku (*Coenagrion puella*) ja sarvikliidriku (*C. pulchellum*) vastseid. Sadulliidriku emased isendid koguti Poolast (50°N) ja Rootsist (58°N) ning sarvikliidriku emased isendid koguti Poolast (49°N) ja Rootsist (62°N) juunis ning juulis aastal 2010. Emastel lasti muneda munad ning kõigi emaste pesakonnad jagati kahte erinevasse anumasse, kus esimeses oli temperatuur $22.5 \pm 0.5^\circ\text{C}$ ning valgusrežiim jäljendas Poolas (52°N) esinevat fotoperioodi ning teises oli temperatuur $22.5 \pm 0.5^\circ\text{C}$ ning valgusrežiim jäljendas Rootsist (64°N) esinevat fotoperioodi. Talve saabudes jäljendasid nad Poola ja Rootsi talviseid temperatuure ja valgusrežiimi. Kasvukiiruse väljaselgitamiseks kasutati funktsiooni $L_i(t) = L_{\text{inf}(i)}(1 - e^{-kt})$, kus $L_i(t)$ on logaritmi pea laiusest ajal t (42 päeva vanuselt), $L_{\text{inf}(i)}$ on asümtootiline suurus ja k on kiiruse konstant. Relatiivne kasvukiirus leiti valemi $RGR_i = L_{\text{inf}(2)}ke^{-ktL_c}$ abil, kus leitakse vastse i kasvukiirus ajal L_c .

Katsete tulemusena selgus, et suurematel laiuskraadidel kasvasid isendid 25% kiiremini kui väiksematel laiuskraadidel ning kasvukiiruste erinevused olid tingitud geneetilisest varieeruvusest. Kasvukiiruste varieeruvus oli sarnane mõlemal liigil. Katsetes üritati lisaks välja selgitada, kas valgusrežiimi muutused põhjustavad kiiremat kasvu, kuid see tõi kaasa oodatust erinevad tulemused. Antud katsetes kasvukiirused pigem vähenesid kui valgusrežiim jälgendas hilissuveni iseloomulikku valguse ja pimeduse perioodide vaheldumist.

S. Šniegula, V. Nilsson-Örtman ja F. Johansson kasutasid oma katsetes (Šniegula *et al* 2012) uuritava liigina põhjaliidrikku (*Coenagion johanssoni*), mis on eelkõige Põhja-Euroopale iseloomulik liik. Põhjaliidrikke koguti kolmelt erinevalt laiuskraadilt Rootsis (62°N, 66°N, 67°N), kõige põhjapoolsema ja lõunapoolsema kogumispunkti vahele jääb 618 km. Kokku koguti 85 emast, kellel lasti saada järglased. Geneetilistest erinevusest tingitud kasvukiiruse varieerumist uuriti *common garden* eksperimendi abil. Järglasi kasvatati 22.5±0.5°C juures ning valgusrežiimil 17.15:06.44 tundi valgust/pimedust lõunapoolset populatsiooni jälgendavas katses ning 22.06:01.54 tundi valgust/pimedust põhjapoolset populatsiooni jälgendavas katses. Päeva pikkust muudeti mõlemas katses kord nädalas nii, et see jälgendaks looduslikku valgusrežiimi.

Kasvukiiruse mõõtmiseks pildistati iseneid iga 42 päeva järel, mille järgi mõõdeti pea laius ning esimene pilt tehti kohe pärast munast väljumist. Pea laiust on kehasuuruse mõõduna hea kasutada, kuna seda on lihtne mõõta ning pea laius korreleerub hästi ka üldise kehasuurusega. Pea laiuste põhjal arvutati kasvutrajektor, kasutades funktsiooni $L_{i(t)} = b_0 + b_1t + b_2t^2 + b_3t^3$, kus $L_{i(t)}$ on logaritmi pea laiusest (mm) isendil i ajal t (päevades), b_0 - b_3 on polünoomi kordajad. Lisaks mõõtsid nad eraldi kevade ning suve/sügise kasvukiirust. Kasvukiiruse mõõduks kindlal ajahetkel oli sobitatud funktsiooni ($L_{i(t)}$) tuletis. Kevade kasvukiirust mõõdeti kui kõrvalekallet populatsiooni üldtrajektorist kevadperioodi keskel 105. päeval ning suve/sügise kasvukiirust perioodi 21. päeval. Sellist lähenemist kasutati kuna see on kõige vähem tundlik kestumise poolt põhjustatud võimalikele vigadele kasvukiiruse väljendamisel.

Common garden eksperimendi abil leiti, et Kesk-Rootsist (62°N) kogitud vastsed kasvasid tunduvalt kiiremini kui põhjapoolt (66°N, 67°N) pärit vastsed. Erinevused

kasvukiirustes olid eriti suured suve/sügist imiteerivas faasis, kus Rootsi keskosast pärit vastsed kasvasid 25% kiiremini kui 66°N populatsioonist pärit vastsed ning 41% kiiremini kui 67°N populatsioonist pärit vastsed. Erinevus esines ka kahe põhjapoolsema populatsiooni kasvukiiruste vahel, kus 66°N populatsioonist pärit isendid kasvasid 22% kiiremini kui 67°N populatsioonist pärit isendid. Arvatavasti oli kasvukiiruste langus suurematel laiuskraadidel seotud põhjapoolsete populatsioonide pikema arenguperioodiga. Lõunapoolsetel isenditel kulub arenguks kaks aastat samas kui põhjapoolsetel kulub selleks kolm kuni neli aastat, seetõttu on lõunapoolsematel populatsioonidel suurem ajasurve kasvamiseks.

M. De Block, S. Slos, F. Johansson, et al. kasutasid oma katsetes (Block *et al* 2008) uuritava liigina seenliidrikut (*Enallagma cyathigerum*), kelle esindajad olid kogutud 2006 aastal Hispaaniast (42°N), Belgiast (51°N) ja Rootsist (63°N). Hispaania ja Belgia populatsioonide vahele jäi 1400 km ning Belgia ja Rootsi populatsioonide vahele jäi 1700 km. *Common garden* eksperimendi abil uuriti kasvukiiruste varieerumist neidiste peal. Kokku osales katsetes 210 vastset, keda kasvatati keskkonnas, kus oli 22°C sooja ning valgusrežiim oli 14:10 tundi valgust/pimedust. Kasvukiiruse väljaselgitamiseks kaaluti niiskeid vastseid 24 tundi pärast toitumist ning kasvukiirus arvatati kasutades $\frac{[\ln(\text{lõpp mass}) - \ln(\text{algne mass})]}{\text{arenguks kulunud aeg}}$ valemit.

Katsete tulemusena selgus, et vastsed kasvasid 9% kiiremini Belgias ja Rootsis ning aeglasemalt Hispaanias. Need erinevused kasvukiiruses olid ka statistiliselt olulised. Kuigi Belgias kasvasid vastsed kiiremini kui Rootsis, oli see erinevus väga väike ning ei olnud statistiliselt oluline. Selline ühtne kasvukiiruste varieerumine antud katses tõestas, et tegemist on geneetilistest erinevustest tingitud kasvukiiruste variatsiooniga erinevatel laiuskraadidel. Kasvukiiruste erinevused antud vastsetel on arvatavasti seotud nende generatsiooniaegade erinevustest, kus Belgia ja Hispaania isendid on üheaastase generatsiooniajaga ning Rootsis elavad isendid kahe või rohkema aastase generatsiooniajaga (antud katsetes käitusid ka Rootsi isendid kui üheaastase generatsiooniga populatsioonid). Kasvukiirust mõjutab ka soodsa kasvuperioodi pikkus.

L. N. S. Shama, M. Campero-Paz, K. M. Wegner jt kasutasid oma katsetes (Shama *et al* 2011) uuritava liigina suur-pigiliidriku (*Ischnura elegans*) vastseid. Katsetes jaoks koguti isendeid Rootsist (55°N), Belgiast (50°N) ja Prantsusmaalt (40°N), kus Rootsi ja Prantsusmaa populatsioonide vahemaa oli 1400 km. Antud populatsioonid valiti katsete jaoks, kuna Rootsis on suur-pigiliidrikul üks põlvkond aastas, samas kui Belgias on generatsioone aastas kaks ning Prantsusmaal on neid aasta jooksul kolm või enam. Katseteloomi oli kokku 3090 ning neid kasvatati kolmel erineval temperatuuril (18°C, 21°C, 24°C) ja 16:8 tundi valgus/pimedus valgusrežiimil. Kasvukiiruste geneetiliste erinevuste kindlakstegemiseks kasutati *common garden* eksperimenti, kus kasvukiirust arvutati ln (kehakaal)/vanus (mg /päeva kohta). Kasvukiirust arvutati 65 päeva vanuselt mõõdetud kehakaalu järgi.

Katsete tulemusena selgus, et kasvukiirus varieerus geneetiliste erinevuste tõttu eri populatsioonide vahel. Kõige kiiremini kasvasid Prantsusmaalt populatsioonist pärit isendid ning kõige aeglasemalt Belgia populatsioonist pärit isendid. Prantsusmaa populatsiooni isendid kasvasid 40% kiiremini kui Belgia populatsiooni omad ning 20% kiiremini kui Rootsist pärit isendid. Shama *et al* arvasid, et saadud tulemused on seotud põlvkondade arvuga aastas ning ka kasvamiseks sobiliku aja pikkusega. Lisaks arvasid nad, et kasvukiirust mõjutab tugevamalt generatsioonide arv aastas ja alles siis kasvaks sobiva perioodi pikkus.

R. Stoks ja M. De Block kasutasid oma katsetes (Stoks & Block 2011) uuritava liigina suurt-pigiliidriku (*Ischnura elegans*). Katsete jaoks koguti kokku esindajad kahest Rootsi populatsioonist ja kahest Prantsusmaa populatsioonist. Rootsis on suur-pigiliidrikul üks põlvkond aastas, samas kui Prantsusmaal saadakse mitu generatsiooni aastas. Isendid pandi kasvama kolme erineva temperatuuri juurde (18°C, 21°C, 24°C) ning valgusrežiimile 14 tundi valgust ning 10 tundi pimedust. Geneetilisi erinevusi kasvukiirustes leitakse *common garden* katse abil. Katsetes arvutati kasvukiirusi kasutades valemit $\frac{\ln[\text{kaal pärast viimast kestumist (mg)}]}{\text{arenguks kulunud aeg (päevades)}}$.

Katsete tulemusena selgus, et lõuna poolt pärit vastsed kasvasid 23% kiiremini kui põhja poolt pärit isendid ning see oli ka statistiliselt oluline. Erinevused kasvukiirustes olid geneetilise taustaga. Lisaks arvasid artikli autorid, et kasvukiirused varieerusid

aastas saadud generatsioonide arvu tõttu, sest lõunapoolsetes populatsioonides saadakse mitu generatsiooni aastas ning seetõttu on seal ka vähem aega jõudmaks vajaliku suuruseni enne talve saabumist. Samade järeldesteni, kus kasvukiirust mõjutab ka generatsioonide hulk aastas on jõudnud ka teised autorid (Välimäki *et al* 2013, Shama *et al* 2011).

W. Van Doorslaer ja R. Stoks kasutasid oma katsetes (Van Doorslaer & Stoks 2005) uuritavate liikidena odaliidrikku (*Coenagrion hastulatum*) ja sadulliidrikku (*C. puella*). Odaliidrik on iseloomulik Põhja-Euroopale samas kui sadulliidrik on Kesk-Euroopa liik. Katsete tarbeks koguti 2003 aastal viis odaliidriku emast Umeast Rootsist (63°N) ning viis sadulliidriku emast Merchtemist Belgiast (50°N). Kogutud emastel lasti muneda munad, mis jagati rühmadesse ning pandi kasvama kolme erineva temperatuuri (17°C, 22°C, 27°C) juurde. Kasvukiirusi antud katsete tarbeks arvutati $\frac{\log_e(\text{lõplik kuivkaal}) - \log_e(\text{algne kuivkaal})}{4 \text{ (päevade arv katsetes)}}$ valemit kasutades.

Antud katsete puhul võib teatavat lisamõju kasvukiirustele avaldada see, et võrreldi siiski erinevaid liike, mis küll kuuluvad samasse perekonda. Lisaks on antud katsete puhul kasvukiirust väljendatud lühikese perioodi kohta. Kasvukiiruste uurimise tulemusel selgus, et kiiremakasvulised isendid on pärit põhjapoolt ning nad kasvavad 62% kiiremini kui lõunapoolsest populatsioonist pärit isendid.

V. Nilsson-Ortman, R. Stoks, M. De Block jt kasutasid oma katsetes (Nilsson-Ortman *et al* 2012) uuritavate liikidena *Coenagrion mercuriale*, *C. scitulum*, sadulliidriku (*C. puella*), sarvikliidriku (*C. pulchellum*), tanuliidriku (*C. armatum*) ja põhjaliidriku (*C. johanssoni*) isendeid. Tanuliidrik ja põhjaliidrik on iseloomulikud vaid Põhja-Euroopale, sadulliidrik ja sarvikliidrik esinevad peamiselt vaid Kesk-Euroopas ning *C. mercuriale* ja *C. scitulum* liigid Lõuna-Euroopas. Isendid koguti 2008 ja 2009 aasta jooksul ning kasvatati *common garden* eksperimenti järgides. Kiilivastsed jagati nelja erinevasse rühma, kus iga rühma kasvatati erineval temperatuuril (16.3°C, 19.5°C, 21.5°C või 24°C) ning samal valgusrežiimil 14 tundi valgust ja 10 tundi pimedust. Kokku oli katsetesse kaasatud 1419 vastset.

Kasvukiiruse mõõtmiseks pildistati vastseid, et mõõta nende pea laius. Pea laiust on hea kasutada, kuna seda on lihtne mõõta ning pea laius korreleerub hästi ka üldise kehasuurusega. Pea laiuste põhjal leiti sobivam kasvutrajektor, kasutades funktsiooni $L_{i(t)} = b_0 + b_1t + b_2t^2 + b_3t^3$, kus $L_{i(t)}$ on logaritmi pea laiusest (mm) isendil i ajal t (päevades), b_0 - b_3 on polünoomi kordajad. Kasvukiirust väljendati kui sobitatud funktsiooni ($L_{i(t)}$) tuletisena kindlal ajahetkel.

Antud katsetes kasvasid kõige kiiremini Kesk-Euroopa vastsed ning kõige aeglasemalt Põhja-Euroopast pärit vastsed, keskmise kiirusega olid Lõuna-Euroopast pärit vastsed. Põhja-Euroopast ja Kesk-Euroopast pärit vastsete kasvukiiruste erinevus oli 55%, samas kui Lõuna-Euroopast ning Kesk-Euroopast pärit isendite kasvukiirused erinesid teineteisest 24%. Kasvukiiruste sellist variatsiooni võis põhjustada erinevus generatsioonide hulgas aasta kohta. Nimelt on põhjapoolsetele isenditele iseloomulik see, et neil kulub kaks aastat täiskasvanud isendiks arenemiseks, samas kui Kesk-Euroopa kiilid arenevad täiskasvanuks aastaga ning Lõuna-Euroopa isendite on iseloomulik üks või mõningatel juhtudel ka kaks generatsioon aastas. Seetõttu on põhjapoolsetel isenditel rohkem aega arenguks kui lõunapoolsetel ning see väljendub ka nende madalas kasvukiiruses. Kesk-Euroopa kiilid kasvavad aga kiiremini kui lõunapoolsed seetõttu, et neil on arenguks sobiliku ilma vähem aega kui lõunapoolsetel, mistõttu nad peavad suurendama kasvukiirust.

5.3 Kasvukiiruste varieeruvused teistel putukatel

P. Armbruster ja J. E. Conn kasutasid oma katsetes (Armbruster & Conn 2006) uuritava liigina *Aedes albopictus* 't. *A. albopictus* 'e esindajad olid kogutud vastavalt Floridast (27°N), Texasest (29°N) ja New Jerseyist (40°N) septembris ja oktoobris 2001. aastal. Igalt laiuskraadilt koguti vähemalt 200 vastset, kes kasvatati valmikuks ning kellel lasti saada järglasi. Uuringutes kasutati F3 või F4 generatsiooni vastseid, kes jagati üheksaks rühmaks. Kasvukiiruse väljaselgitamiseks kasutati *common garden* katset, kus erinevatest populatsioonidest pärit isendite järglased pandi kasvama samasuguste keskkonnatingimuste juurde. Antud katsetes kasutati temperatuure 16°C ja 26°C.

Kasvukiirust väljendati $\frac{\text{kehakaalu muutus (mg)}}{\text{vanus (päevades)}}$, kus algkaaluks võeti rööviku kaal pärast nukust väljumist.

Antud katsete põhjal ei leitud statistiliselt olulist erinevust vastsete kasvukiirustes, mis viitaks geneetilistele erinevustele erinevate geograafiliste piirkondade vahel. Siiski oli geneetiline erinevus kasvukiiruses suurem pigem 16°C kui 26°C juures. Sellisel juhul sai täheldada väikest erinevust kasvukiiruses, põhjapoolt pärit isendid kasvasid veidi kiiremini kui lõunapoolt kogutud. Väga väikest kasvukiiruste erinevust või selle peaaegu puudumist on artikli kirjutajad üritanud põhjendada vähese loodusliku valiku survega kasvukiirusele.

A.E. Arnett ja N.J. Gotelli kasutasid oma katsetes (Arnett & Gotelli 1999) uuritava liigina sipelgalõvi (*Myrmeleon immaculatus*) isendeid, kes olid kogutud 1996 aastal Connecticutist, Rhode Islandilt, Georgiast ja Lõuna-Carolinast. Lõunapoolsed populatsioonid olid pärit Georgiast ja Lõuna-Carolinast ning põhjapoolsed populatsioonid olid pärit Connecticutist ja Rhode Islandist. Esimese arengujärgu vastsed pandi kasvama *common garden* eksperimenti järgides 29,4°C ja 23,9°C juurde esimeses eksperimendis ning 23,9°C ja 21,0°C juurde teises eksperimendis. Valgusrežiim oli detsembrist kuni märtsini 10 tundi valgust ning 14 tundi pimedust ning aprillist novembrini 12:12 h. valgust/pimedust.

Common garden eksperimendi abil selgus, et kasvukiirus varieerus populatsioonide vahel, mis paiknesid ühes regioonis. Kasvukiirus oli ~ 3% suurem põhjapool kasvavates populatsioonides võrreldes lõunapoolsetega. Antud katsete puhul ei saa aga 100% väita, et sarnane kasvukiiruste varieeruvus esineks ka looduses, kuna katsed olid tehtud, kas kõrgel/madalal temperatuuril või vähese/rohke toidu tingimustes, mitte ei üritatud jäljendada antud populatsioonide looduses esinevaid tingimusi.

W.U. Blanckenhorn ja M. Demont kasutasid oma katsetes (Blanckenhorn & Demont 2004) uuritava liigina roojakärbse (*Scathophaga stercoraria*) vastseid. Roojakärbse isendid olid kogutud Reykjavíkist Islandil (64°N), Lundist Rootsis (55°N), Oxfordist Inglismaal (51°N), Bielefeldist Saksamaal (52°N) ja Fehrltorfist (47°N), Luganost (46°N) Šveitsis 2000 ja 2002 aastal. Kokku koguti 30 emast ja 30 isast isendit, kellel

lasti saada järglasi. Geneetilisi erinevusi kasvukiiruses otsiti *common garden* eksperimendi abil, kus kasutati teise laboris saadud põlvkonna vastseid. Kasvukiiruste arvutamiseks kasutati valemit, kus kehakaal jagati arenguks kulunud ajaga.

Katsete tulemusena selgus, et kasvukiirus suureneb põhjapoole liikudes. Kasvukiiruse suurenemist põhja pool põhjustab usutavasti arenguks sobiliku aja lühenemine suurematel laiuskraadidel.

M.G. Telfer ja M. Hassall kasutasid oma katsetes (Telfer & Hassall 1999) uuritava liigina kahevärvilist rohutirtsu (*Chorthippus brunneus*), kelle esindajad nad kogusid Briti saartelt 25st erinevast populatsioonist. Igast populatsioonist koguti 20 isendit, kellest 12 olid emased ja 8 isased. Kogutud isenditel lasti saada järglasi, kelle F1, F2, F3 põlvkonna järglased pandi kasvama ühtsete tingimuste (25°C ja valgusrežiimi 14 tundi valgust, 10 tundi pimedust) juurde laborisse. Kasvukiirusi väljendati valemi
$$RGR = \frac{\ln(\text{täiskasvanu kaal}) - \ln(\text{neidise kaal})}{\text{neidisenä olnud aeg}}$$
 abil, kus valmiku kaal on kaal pärast viimast kestumist ning vastse kaal on kaal pärast munast koorumist.

Katsete tulemusena selgus, et kasvukiirus varieerus erinevatel laiuskraadidel, tõustes lineaarselt põhja poole suundudes. Kõige põhjapoolsema ja lõunapoolsema populatsiooni kasvukiirused erinesid 18%.

D. Berner ja W. U. Blanckenhorn kasutasid oma katsetes (Berner & Blanckenhorn 2006) uuritava liigina harilikku niidutirtsu (*Omocestus viridulus*), kelle esindajad olid kogutud Kirde-Šveitsist. Tirtsud koguti kolme aasta jooksul kolmeteistkümnelt erinevalt kõrguselt (410 m; 540 m; 670 m; 830 m; 910 m; 1055 m; 1350 m; 1610 m; 1850 m; 1860 m; 2060 m; 2215 m; 2440 m), igalt kõrguselt umbes 14 emast ja 14 isast isendit. Geneetiliste erinevuste poolt põhjustatud kasvukiiruste variatsioonide väljaselgitamiseks kasvatati isendeid *common garden* eksperimendi kasutades. Uuringutes kasutati emaste F1 põlvkonna vastseid, keda kasvatati 27,8°C juures ning valgusrežiimil 14 tundi valgust ja 10 tundi pimedust. Kasvukiirust väljendati kui täiskasvanud isendi kaalu jagatuna arenguks kulunud ajaga.

Common garden eksperimendi abil selgus, et kasvukiiruste erinevused on geneetilise taustaga. Antud katsete põhjal ei leitud märkimisväärset erinevust madalamal ja kõrgemal kõrgustel kasvanud populatsioonidest pärit isendite kasvukiiruste vahel. Arvatavasti seetõttu, et madalamatel kõrgustel kasvati (6%) suuremaks kui kõrgetel kõrgustel, kuid samas kulus ka arenguks (5,7%) rohkem aega kui kõrgematel kõrgustel. Küll aga leiti märkimisväärne erinevus kasvukiirustes emaste ja isaste vahel, kus isased kasvasid 12% aeglasemalt kui emased. Isaste aeglasemat kasvukiirust võis põhjustada looduslik valik, mis soodustab isastel niidutirtsudel väiksemat kehasuurust ja kiiremat arengut.

6. Süntees kasvukiirust käsitlevatest artiklitest

Minu poolt refereeritud töodes on suurem osa teadlasi kasutanud geneetilistest erinevustest tingitud kasvukiiruste varieeruvuse hindamiseks *common garden* katset. Suurem osa artikleid (18/20) olid keskendunud erinevustele eri laiuskraadidelt pärit isendite kasvukiirustes (nt Kivela *et al* 2011), kuid esines ka kaks artiklit, mis võrdlesid erinevatel kõrgustel asuvatest populatsioonidest pärit isendite kasvukiirusi (Berner & Blanckenhorn 2006; Karl *et al* 2008). Lisaks uuriti kuues artiklis eraldi ka erinevatelt laiuskraadidelt pärit isaste ja emaste isendite kasvukiirust (nt Nygren *et al* 2008).

Kasvukiirusi uurivate artiklite refereerimisel leidsin, et 12/20 juhtudel leiti suurem kasvukiirus põhja pool, 7/20 juhtudel oli kasvukiirus suurem lõuna pool ning ühes artiklis leiti suurim kasvukiirus keskmises populatsioonis. Märkimisväärseid kasvukiiruste erinevusi ei leitud ühes artiklis, kus sarnaseid kasvukiirusi võisid põhjustada kehasuuruse vähenemine valmikuks saades kõrgematel aladel, mistõttu ei tekkinud vajadust tõsta kasvukiirust (Berner & Blanckenhorn 2006). Emaste ja isaste vastsete kasvukiirused erinesid kõigis katsetes, kus neid uuriti. Emased kasvasid kiiremini ühes katses ning isased kasvasid kiiremini kolmes katses. Kahes artiklis erinesid emaste ja isaste kasvukiirused erinevatel kõrgustel: kõrgematel kõrgustel/laiuskraadidel oli suurem kasvukiirus emastel, madalamatel vastupidi. Kasvukiiruste erinevusi sugude vahel põhjendasid teadlased valikuga protandria kasuks. Suurimad erinevused kasvukiirustes sugude ja populatsioonide asukohtade vahel oli isastel, kus neil olenevalt liigist võisid kasvukiirused põhja ja lõuna vahel erineda kuni 30%.

7. Kokkuvõte

Käesolevas töös anti ülevaade kasvukiiruste varieeruvust kirjeldavatest töödest üldiselt ning eelkõige populatsioonidevahelistest erinevustest vastsete kasvukiirustes. Erinevate artiklite analüüsi tulemusena selgus, et kasvukiirused ja neis leitud geograafilised mustrid varieeruvad oluliselt erinevate liikide ja populatsioonide vahel, kuid sellises varieeruvuses esineb teatav korrapära. Üldiselt kasvavad vastsed kiiremini suurematel laiuskraadidel ja kõrgustel, kuid seda vaid juhul, kui põlvkondade arv aastas ei erine. Kasvukiirused võivad olla kiiremaks evolutsioneerunud suurematel laiuskraadidel vastukaaluks kasvuks sobiva aastaaja lühidusest tekkivale ajasurvele. Selline kasvukiiruste varieeruvus muutub juhul, kui väiksematel laiuskraadidel elavad isendid saavad rohkem generatsioone aastas kui suurematelt laiuskraadidelt pärit isendid. Kasvukiiruse tõusu põhjustab iga lisanduva generatsiooniga kaasnev ajaline surve kasvukiirusele. Seega sõltub kasvukiirus igas populatsioonis nii kasvamiseks sobiliku hooaja pikkusest kui ka aasta jooksul saadud generatsioonide arvust.

Kasvukiiruste puhul on leitud, et need ei ole maksimaalsed, vaid püsivad teatud optimaalsel tasemel, seega peab suuremal kasvukiirusel olema nii positiivne kui ka negatiivne mõju. Rohkem on uuritud ja lihtsam on mõista kasvukiiruse positiivseid mõjusid. Näiteks võimaldab suurem kasvukiirus kasvada kiiremini suuremaks, mis parandab sigimisvõimekust. Lisaks võimaldab kasvukiiruse tõus kasvada kiiremini välja enamasti kõrgema suremusriskiga vastsestaadiumist. Kasvukiirust vähendavatest negatiivsetest mõjudest teatakse vähem, kuna nende uurimine on keerulisem. Teada on, et suurem kasvukiirus sunnib vastseid veetma rohkem aega kaitsetuna, aktiivselt toitudes. Lisaks on leitud, et kiirem kasv põhjustab suuremat oksüdatiivset stressi, mis suurendab mutatsioonide arvu organismis ning sellega seoses ka suremust. Seega sõltub optimaalne kasvukiirus nii kiirema kasvuga seotud kahjulikest kui ka kasulikest mõjudest ning nende vahelise tasakaalu olemasolust.

Kasvukiiruste erinevusi kirjeldavate tööde ülevaadet koostades leidsin, et palju on uuritud kasvukiirusi erinevatel selgroogsetel loomadel, kuid putukate kohta käivaid uurimusi on vähe ning need on mittesüsteemaatilised. Lisaks tuleks suurendada kasvukiiruste negatiivsete mõjusid uurivate artiklite arvu, seda eriti putukate puhul.

8. Summary

Differences in growth rates among insects populations

The present work reviews papers that report variation in growth rates in general and particularly in variations of larval growth rates among populations. The analysis of different articles suggests that growth rates and their geographic patterns vary significantly among different species and populations, but this variability has some kind of regularity. In general, larvae grow faster in higher latitudes and altitudes, but this is only when the numbers of generations per year do not differ. Growth rates might have evolved higher in higher latitudes in response to the time stress resulting from a shorter growing season. This kind of variation in growth rate changes when insects from lower latitudes have more generations per year than insects from higher latitudes. Increase in growth rate is caused by the time stress that rises with each additional generation. Therefore, growth rate in each population depends on the length of the growing season and the number of generations per year.

Growth rates have found to be submaximal, therefore higher growth rate should have both, positive and negative effects. Positive effects of growth rates have been studied more and are easier to understand. For example higher growth rate allows insects to grow bigger faster, which increases reproductive success. Moreover, increase in growth rate allows insects to grow faster and thus escape a higher mortality risk occurring at the larval stage. Less is known about the negative effects decreasing growth rate, because these are more difficult to study. It is known that higher growth rate cause larvae to spend more time defenseless and actively foraging. In addition, it has been found that higher growth rate causes higher oxidative stress levels, which increase the number of somatic mutations in body and also mortality. Therefore, optimal growth rate depends on both costs and benefits related to accelerated growth and on the balance between them.

As a result of this overview on differences in growth rates I found that many studies have been carried out on growth rate differences in vertebrates, whereas there are only few studies about insects and these few are non-systematic. In addition, the number of articles describing negative effects of higher growth rate, in insects particular, should be increased.

9. Tänuavaldus

Kõigepealt sooviksin ma südamest tänada oma juhendajat, Toomas Tammaru, kelle toetus ning abi olid bakalaureusetöö valmimisel asendamatud. Lisaks sooviks veel tänada Virve Sõberit ja Ivi Niinepit, kes abistasid mind juhendaja äraolekul.

10. Kasutatud kirjandus

- Abrams P.A. & Rowe. L. 1996.** The effects of predation on the age and size of maturity of prey. – *Evolution* 50: 1052-1061.
- Angilletta M.J., Steury T.D. & Sears 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.
- Arendt J.D. & Wilson D.S. 1997.** Optimistic growth: competition and an ontogenetic niche-shift select for rapid growth in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). – *Evolution* 51: 1946-1954.
- Arendt J.D. 1997.** Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. – *The Quarterly Review of Biology* 72: 149-177
- Armbruster P. & Conn J.E. 2006.** Geographic Variation of Larval Growth in North American *Aedes albopictus* (Diptera: Culicidae). – *Annals of the Entomological Society of America* 99: 1234-1243.
- Arnett A.E. & Gotelli N.J. 1999.** Geographic variation in life-history traits of the ant lion, *Myrmeleon immaculatus*: evolutionary implications of bergmann's rule. *Evolution* 53: 1180–1188.
- Atkinson D. 1994.** Temperature and organism size — a biological law for ectotherms? – *Advances in Ecological Research* 25: 1-58
- Aviv A., Levy D. & Mangel M. 2003.** Growth, telomere dynamics and successful and unsuccessful human aging. – *Mechanisms of Ageing and Development* 124: 829–837.

- Berger D. & Gotthard K. 2008.** Time stress, predation risk and diurnal nocturnal foraging trade-offs in larval prey. – *Behavioural Ecology and Sociobiology* 62: 1655–1663.
- Berner D. & Blanckenhorn W.U. 2006.** Grasshopper ontogeny in relation to time constraints: adaptive divergence and stasis – *Journal of Animal Ecology* 75: 130–139.
- 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.
- Blanckenhorn W.U. 2000.** The evolution of body size: What keeps organisms small? – *Quarterly Review of Biology* 75: 385–407.
- Block G., Dietrich M., Norkus E.P., Morrow J.D., Hudes M., Caan B. & Packer L. 2002.** Factors associated with oxidative stress in human populations. – *American Journal of Epidemiology* 156: 274–285.
- Conover D.O., Duffy T.A. & Hice L.A. 2009.** The covariance between genetic and environmental influences across ecological gradients - reassessing the evolutionary significance of countergradient and cogradient variation. – *Annals of the New York Academy of Sciences* 1168: 100–129.
- Cornell H.V. & Hawkins B.A. 1995.** Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects - some demographic trends. – *American Naturalist* 145: 563–593.
- De Block M., Slos S., Johansson F. et al. 2008.** Integrating life history and physiology to understand latitudinal size variation in a damselfly. – *Ecography* 31: 115–123.
- De Block, M. & Stoks, R. 2004.** Life-history variation in response to time constraints in a damselfly. – *Oecologia* 140: 68–75.

- Demont M., Blanckenhorn W.U., Hosken D.J. & Garner T.W.J. 2008.** Molecular and quantitative genetic differentiation across Europe in yellow dung flies. – *Journal of Evolutionary Biology* 21: 1492-1503.
- Dmitriew C. & Rowe L. 2007.** Effects of early resource limitation and compensatory growth on lifetime fitness in the ladybird beetles (*Harmonia axyridis*). – *Journal of Evolutionary Biology* 20: 1298–1310.
- Dmitriew C., Carroll J. & Rowe L. 2009.** Effects of early growth conditions on body composition, allometry, and survival in the ladybird beetle *Harmonia axyridis*. – *Canadian Journal of Zoology* 87: 175-182.
- Dmitriew C.M. 2011.** The evolution of growth trajectories: what limits growth rate? – *Biological Reviews* 86: 97-116.
- Esperk T. & Tammaru T. 2004.** Does the 'investment principle' model explain moulting strategies in Lepidopteran larvae? *Physiological Entomology* 29: 56-66.
- Finkel T. & Holbrook N.J. 2000.** Oxidants, oxidative stress and the biology and ageing. – *Nature* 408: 239-247.
- Gotthard K. 2000.** Increased risk of predation as a cost of high growth rate: an experimental test in a butterfly. *Journal of Animal Ecology* 69: 896–902.
- Gotthard K., Nylin S. & Wiklund C. 1994.** Adaptive variation in growth rate: life history costs and consequences in the speckled wood butterfly, pararge aegeria. – *Oecologia* 99: 281-289.
- Honek, A. 1993.** Intraspecific variation in body size and fecundity in insects, a general relationship. - *Oikos* 66: 483-492.
- Karl I., Janowitz S.A. & Fischer K. 2008.** Altitudinal life-history variation and thermal adaptation in the copper butterfly *Lycaena tityrus* – *Oikos* 117: 778-788

- Kause A., Saloniemi I., Haukioja E. & Hanhimaki S. 1999.** How to become large quickly: quantitative genetics of growth and foraging in a flush feeding lepidopteran larva. – *Journal of Evolutionary Biology* 12: 471-482.
- Kingsolver J. & Huey R. 2008.** Size, temperature, and fitness: three rules – *Evolutionary Ecology Research* 10: 251–268.
- Kingsolver J.G. 2000.** Feeding, growth, and the thermal environment of cabbage white caterpillars, *Pieris rapae* L. – *Physiological and Biochemical Zoology* 73: 621–628.
- Kivela S.M., Valimäki 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.
- Kivela S.M., Välimäki 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.
- Kozlowski J. 1992.** Optimal allocation of resources to growth and reproduction: Implications for age and size at maturity. – *Trends in Ecology & Evolution* 6: 15–19.
- Laurila A., Lindgren B. & Laugen A.T. 2008.** Antipredator defenses along a latitudinal gradient in *Rana temporaria*. – *Ecology* 89: 1399–1413.
- Lima S.L. & Dill L.M. 1990.** Behavioural decisions made under the risk of predation—a review and prospectus. – *Canadian Journal of Zoology* 68: 619-640.
- Mangel S.B. & Munch M. 2005.** A life-history perspective on short- and longterm consequences of compensatory growth. *American Naturalist* 166: 155-176.
- Metcalf N.B. & Monaghan P. 2001.** Compensation for a bad start: Grow now, pay later? – *Trends in Ecology and Evolution* 16: 254-260.

- Nilsson-Ortman V., Stoks R., De Block M. et al. 2012.** Generalists and specialists along a latitudinal transect: patterns of thermal adaptation in six species of damselflies – *Ecology* 93: 1340–1352.
- Nygren G.H., Bergström A. & Nylin S. 2008.** Latitudinal body size clines in the butterfly *Polyommatus icarus* are shaped by gene-environment interactions – *Journal of Insect Science* 8: 47.
- Ozanne S.E. & Hales C.N. 2005.** Poor fetal growth followed by rapid postnatal catch-up growth leads to premature death. – *Mechanisms of Ageing and Development* 126: 852-854.
- Pöykkö H. & Tammaru T. 2010.** Countergradient vs. cogradient variation in growth and diapause in a lichen feeding moth, *Eilema depressum* (Lepidoptera: Arctiidae). *Journal of Evolutionary Biology* 23: 1278-1285.
- Pöykkö H. 2005.** Host Range of Lichenivorous Moths with special reference to nutritional quality and chemical defence in lichens. *Phd Dissertation. Oulu University Press*
- Rommel T., Davison J. & Tammaru T. 2011.** Quantifying predation on folivorous insect larvae: The perspective of life-history evolution. – *Biological Journal of the Linnean Society* 104: 1-18
- Roff D. 1980.** Optimizing development time in a seasonal environment: the ‘ups’ and ‘downs’ of clinal variation. – *Oecologia* 45: 202-208.
- Sastre J., Pallardo F.V. & Vina J. 2000.** Mitochondrial oxidative stress plays a key role in aging and apoptosis. – *International Union of Biochemistry and Molecular Biology Life* 49: 427–435.
- Scriber J.M. & Slansky F.Jr. 1981.** The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology* 26: 183–211.

- Shama L.N.S., Campero-Paz M., Wegner K.M. et al. 2011.** Latitudinal and voltinism compensation shape thermal reaction norms for growth rate – *Molecular Ecology* 20: 2929–2941.
- Stillwell R.C. 2010.** Are latitudinal clines in body size adaptive? – *Oikos* 1993: 1378–1390.
- Stockhoff B.A. 1991.** Starvation resistance of gypsy moth, *Lymantria dispar*(L.) (Lepidoptera: Lymantriidae): tradeoffs among growth, body size, and survival *Oecologia* 88: 422-429
- Stoks R. & De Block M. 2011.** Rapid growth reduces cold resistance: evidence from latitudinal variation in growth rate, cold resistance and stress proteins – *Plos one* 6.
- Stoks R., De Block M., Van De Meutter F. & Johansson F. 2005.** Predation cost of rapid growth: behavioural coupling and physiological decoupling. *Journal of Animal Ecology* 74: 708-715.
- Stoks R., Swillen I. & De Block M. 2012.** Behaviour and physiology shape the growth accelerations associated with predation risk, high temperatures and southern latitudes in *Ischnura* damselfly larvae – *Journal of Animal Ecology* 81: 1034–1040.
- Šniegula S., Johansson F. & Nilsson-Ortman V. 2012.** Differentiation in developmental rate across geographic regions: a photoperiod driven latitude compensating mechanism? – *Oikos* 121: 1073–1082.
- Šniegula S., Nilsson-Örtman V. & Johansson F. 2012.** Growth pattern responses to photoperiod across latitudes in a northern damselfly – *Plos one* 7.
- Tammaru T. & Esperk T. 2007.** Growth allometry of immature insects: larvae do not grow exponentially. *Functional Ecology* 21: 1099-1105

- Tammaru T., Nylin S., Ruohomäki K. & Gotthard K. 2004.** Compensatory responses in lepidopteran larvae: a test of growth rate maximisation. *Oikos* 107: 352-362.
- Telfer M.G. & Hassall M. 1999.** Ecotypic differentiation in the grasshopper *Chorthippus brunneus*: life history varies in relation to climate – *Oecologia* 121: 245–254.
- Walters R.J. & Hassall M. 2006.** The temperature size-rule in ectotherms: may a general explanation exist after all? – *American Naturalist* 167: 510–523.
- Van Doorslaer W. & Stoks R. 2005.** Growth rate plasticity to temperature in two damselfly species differing in latitude: contributions of behaviour and physiology – *Oikos* 111: 599–605.
- Välimäki P., Kivela S.M., Carrasco D, Mäenpää M.I. & Tammaru T. 2013.** Latitudinal clines in alternative life histories in a geometrid moth – *Journal of Evolutionary Biology* 26: 118–129.

**Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele
kättesaadavaks tegemiseks**

Mina

Kerly Niinep
(*autori nimi*)

(sünnikuupäev: 30.10.1989)

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose

Populatsioonidevahelised erinevused kasvukiirustes putukatel,
(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja on

Toomas Tammaru,
(*juhendaja nimi*)

- 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.

Tartu, **23.05.2013**