

# PERHOSTEN MUNIEN KOKOON VAIKUTTAVAT TEKIJÄT

KATRI ANNALA

Pro gradu -tutkielma  
Itä-Suomen yliopisto  
Biologian laitos  
2012

ITÄ-SUOMEN YLIOPISTO

Biologian laitos

ANNALA, KATRI: Perhosten munien kokoon vaikuttavat tekijät.

Pro gradu –tutkielma, 36 s.

Toukokuu 2012

---

Tämä tutkielma käsittelee päiväaktiivisten perhosten munan koon lajienvälistä vaihtelua ja siihen vaikuttavia tekijöitä. Munan kokoon vaikuttavat geenien lisäksi monet eri tekijät, kuten naaraan koko, ravinto ja sääolosuhteet. Tässä tutkielmassa testattuja tekijöitä olivat: sukulaisuus, naaraan koko, ravintospesiaalisuus, sukupolvien määrä kesässä, elinympäristön avoimuus, ravintokasvin rakenne, talvehtimisaste, lentoajan huippu ja lajin yleisyys. Mittasin tiedot 32 perhoslajin aikuisen ja munien koosta (55 yksilöä), sekä kokosin tiedot lajien ekologiasta ja sukulaisuussuhteista käytettävissä olevasta kirjallisuudesta. Tässä tutkielmassa tutkituista tekijöistä ainoastaan sukulaisuus osoittautui tilastollisesti merkitseviksi munan kokoon vaikuttaviksi tekijöiksi. Lisäksi talvehtimisaste oli tilastollisesti merkitsevä munan kokoon vaikuttava tekijä, kun talvehtimisasteita yhdisteltiin niin, että saatiin kaksi luokkaa. Monet muutkin tekijät saattavat vaikuttaa munan kokoon, mutta lisätutkimuksia kaivattaisiin.

UNIVERSITY OF EASTERN FINLAND

Department of Biology

ANNALA, KATRI: Factors explaining egg size among Finnish butterfly and day-active moth species.

MSc. Thesis, 36 pp.

May 2012

---

This master`s thesis studies the interspecific variation in egg size among butterflies and day-active moths and the factors which explain these differences. Several factors affect egg size including the genes. The factors that are studied in this thesis were: phylogenetic relationship, the size of the female, food specialization, voltinism, habitat type, the structure of the food plant, overwintering stage, timing of peak flight, and the commonness/rarity of the species. During the field season (2010) I measured the female size and egg size of 55 individuals representing 32 species and collected information on the environmental and phylogenetic factors from literature. Based on my results, only phylogenetic relationship explained statistically significantly the egg size among the studied species. Additionally the egg size was correlated with genus, subfamily and superfamily taxonomic level. Overwintering stage explained statistically significantly the egg size, only when overwintering stages were divided into two classes. Many other factors may influence egg size, but more research is needed.

# SISÄLLYSLUETTELO

1 JOHDANTO	2
2 PERHOSTEN LISÄÄNTYMINEN	3
2.1 Parittelu	3
2.2 Muninta	4
2.3 Muna- ja toukkavaihe	6
2.4 Munien talvehtiminen	7
2.5 Naaraiden kokonaishedelmällisyys	7
3 JÄLKELÄISTEN KOON LAJIENVÄLINEN VAIHTELU	9
3.1 Sukulaisuuden vaikutus jälkeläisen kokoon	9
3.2 Aikuiskoon vaikutus jälkeläisen kokoon	10
3.3 Ympäristötekijöiden vaikutus jälkeläisen kokoon	10
4 JÄLKELÄISTEN KOON LAJINSISÄINEN VAIHTELU	11
5 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET JA HYPOTEESIT	16
6 AINEISTO JA MENETELMÄT	17
6.1 Aineiston keruu ja laskutoimitukset	17
6.2 Ekologiset muuttujat ja tilastolliset analyysit	18
7 TULOKSET	19
7.1 Munan koon suhde naaraan kokoon	19
7.2 Sukulaisuuden vaikutus munan kokoon	23
7.3 Ekologisten muuttujien vaikutus munan kokoon	25
8 TULOSTEN TARKASTELU	27
KIITOKSET	31
LÄHDELUETTELO	32

## 1 JOHDANTO

Tämä tutkielma käsittelee eri perhoslajien munien kokoa mahdollisesti selittäviä tekijöitä. Tällaisia tekijöitä ovat emoperhosen koko, lajien sukulaisuussuhteet ja monet ekologiset muuttujat. Näitä ekologisia muuttujia ovat perhoslajin sukupolvien määrä kesässä, elinympäristö, ravintospesifisyys, ravintokasvi, talvehtimisaste, lentoaika ja yleisyys. Lisäksi tutkielman teoriaosuudessa kerrotaan lajinsisäiseen munien koon vaihteluun vaikuttavista tekijöistä, kuten ravinto, lämpötila ja kuivuus. Tutkituimpia munan kokoon vaikuttavia tekijöitä ovat ravinto, lämpötila ja emoperhosen koko, joten näihin tekijöihin on paneuduttu eniten tämän tutkielman teoria-osuudessa. Täytyy kuitenkin muistaa, että yhden perhoslajin kokeiden tulokset eivät välttämättä päde kaikkiin lajeihin, vaan kyse voi olla lajikohtaisista ominaisuuksista. Suurin osa aineistona käyttämästäni artikkeleista käsittelevät yhden perhoslajin kokeita ja vain harvoissa oli vertailtu useita eri lajeja keskenään.

Tämän tutkielman kokeellisessa osiossa on selvitetty päiväaktiivisten perhoslajien munan kokoon vaikuttavia tekijöitä. Tästä ydinaiheesta oli varsin rajatusti tietoa saatavilla, eli vastaavanlaisia usean lajin tutkimuksia on tehty varsin vähän. Aineiston keräämisen ja tietojen tallentamisen jälkeen tehtiin tilastollisia analyyseja, joiden tuloksia ja tulosten tarkastelua käsitellään tämän tutkielman loppupuolella.

Erilaisia lisääntymisstrategioita on kehittynyt evoluution myötä eri lajeille tai joskus jopa saman lajin sisälle. Lisääntyminen on perhoslajeille tärkeä elämänvaihe, sillä sen onnistumisesta riippuu tuleva populaatiokokoo. Mitä pienemmäksi populaatio kutistuu sitä epävarmemmaksi sen säilyminen käy, sillä sisäsiittoisuus kutistaa geeniperimän monipuolisuutta ja sillä on myös muita negatiivisia vaikutuksia, joista enemmän kappaleessa 2.1. Kaikki lisääntymiseen liittyvät tekijät, kuten esim. munien koko ja määrä, ovat siis tärkeitä perhospopulaatioiden tulevaisuuden kannalta. Perhosten olemassaolo vaikuttaa moniin muihin lajeihin, kuten perhosia syöviin petoihin (mm. linnut), perhosten toukka-ajan ravintokasveihin ja niiden kanssa kilpaileviin kasveihin, sekä tietysti kukkakasveihin, joita perhoset pölyttävät. Täytyy muistaa, että suuret kokonaisuudet muodostuvat pienistä osatekijöistä.

Perhoset ovat myös hyviä ympäristön tilan muutoksen indikaattorilajeja eli perhoskantojen muutokset saattavat ennustaa vaihtelua myös muiden eliölajien kannoissa. Perhoset ovat siksi hyviä indikaattorilajeja, koska niillä on lyhyt sukupolvien väli ja yksilöiden siirtyminen uusille alueille on helppoa (Bobo et al. 2006; Brown & Freitas 2000). Koska perhoset ovat

hyviä indikaattorilajeja, ovat ne myös tärkeitä tutkimuskohteita. Lisääntymiseen vaikuttavat tekijät vaikuttavat osaltaan myös perhoskannan suuruuteen. Perhosten lisääntyminen ja muninta ovat perhosen elämänvaiheita, joista tiedetään melko vähän.

## 2 PERHOSTEN LISÄÄNTYMINEN

Perhoset käyvät elämänsä aikana läpi holometabolisen metamorfoosin eli täydellisen muodonvaihdoksen johon kuuluvat aikajärjestyksessä muna-, toukka-, kotelo- ja aikuisvaihe. Toukkavaiheita on monta, sillä toukan kasvaessa tapahtuu useita nahanluonteja. Aikuisvaiheessa perhoset etsivät vastakkaista sukupuolta olevan lajikumppanin, parittelevat ja munivat munia kasveille, joita munista kuoriutuvat toukat sitten syövät (Landman 1999: 19). Luonnonvalinta ei suosi suurinta munamäärää vaan määrää, joka johtaa jälkeläisten suurimpaan selviytymiseen sukukypsyyteen asti (Brown & Shine 2009). Ympäristötekijät ja genotyyppi vaikuttavat fenotyypin plastisuuteen, eli ilmiasun vaihtelukykyyneen ja sitä kautta myös lisääntymiseen (Begon et al. 2006: 124-125).

On olemassa kolme eri lisääntymiseen liittyvää yksilöiden käyttäytymistapaa: varman päälle pelaaminen, monipuolinen lisääntymistapa ja sattumanvarainen lisääntymistapa. Muuttumattomissa ympäristöolosuhteissa se lisääntymistapa voittaa, mikä tuottaa eniten selviäviä jälkeläisiä, eli evolutiivisesti vakaa lisääntymistapa on silloin yhtenäinen munarykelmä, jossa on mahdollisimman pieniä munia. Vaihtelevissa ympäristöolosuhteissa puolestaan on riskialtista tuottaa vain pieniä munia. Eliöt, joilla on lyhyt elinikä (mm. perhoset), tuottavat suuria munia ja niillä on suuresti vaihteleva lisääntymistapa munimiskertojen sisällä ja välillä (Olofsson et al. 2009). Yleisempiä lisääntymisstrategioita ovat K- ja r-strategiat, jotka vaihtelevat lajienvälisesti ja lajinsisäisesti. Strategia riippuu usein sen hetkisistä olosuhteista ja voi siis vaihdella esim. eri vuosien välillä (Tirri et al. 2006: 373, 617). Lisääntymisen muodosta riippumatta populaatioiden kasvuvauhdit olivat yksisoluisista nisäkkäisiin hyvin samalla tavoin riippuvaisia eliöiden massasta ja lämpötilasta, mikä viittaa siihen, että populaatioiden kasvuvauhdit ovat metaboliasta eli aineenvaihdunnasta riippuvaisia (Savage et al. 2004).

### 2.1 Parittelu

Parittelua edeltävä kumppanin valinta on monimutkainen prosessi, jossa naaraat ja koiraat varmistavat hajujen ja värien avulla, että kumppani kuuluu varmasti samaan lajiin. Tämän

jälkeen varsinainen parittelu voi alkaa. Parittelu voi kestää tunteja tai jopa vuorokauden. Sperman mukana naaras saa koiraalta proteiineja ja yleensä myös aromaattisia aineita, jotka tekevät naaraan vähemmän houkuttelevammaksi muille koiraille. Tämä puolestaan johtaa siihen, että koiraat parittelevat mieluummin parittelemattomien naaraiden kanssa (Landman 1999: 22). Parittelu ei ole lisääntymisen kannalta välttämätöntä ainakaan kaikilla perhoslajeilla, mutta se parantaa lisääntymismenestystä. Perhoset pystyvät siis lisääntymään partenogeneettisesti (Park et al. 1998). Parittelu ei ole välttämätöntä indusoimaan munien kehittymistä, mutta parittelu stimuloi munimista (Steigenga & Fischer 2007). Täpläpapurikolla (*Pararge aegeria*) munien kypsyminen oli nopeampi, jos naaraiden annettiin paritella ja munia (Berger et al. 2008). Sperma on siis tärkeä munienmuodostamiseen tarvittavan proteiinin lähde (Oberhauser 1997). Ensimmäisen spermapaketin ravinteet ovat peräisin toukka-ajalta (Cook & Wedell 1996). Perhosnaaraat saattavat kompensoida spermatoforien puutetta aikuisiän ravinnolla (Mevi-Schütz & Erhardt 2004). *Bicyclus anynana* -koiraat valitsivat mieluiten suuria naaraita parittelukumppaneikseen ja antoivat niille enemmän spermaa kuin pienille naaraille (Fischer et al. 2009).

Sperman määrä vaikuttaa munittavien munien määrään. Näin on esimerkiksi lanttuperhosella, mutta ei täpläpapurikolla tai jauhokoisalla (*Ephesia kuehniella*) (Wedell & Karlsson 2003; Xu & Wang 2011). Naaraat, jotka parittelivat parittelemattoman koiraan kanssa, parittelivat seuraavan kerran myöhemmin kuin naaraat, jotka parittelivat jo aiemmin paritelleen koiraan kanssa (monarkkiperhonen) (Oberhauser 1997). Spermapakettien koko ja sisältö vaihtelevat lajikohtaisesti, mutta yleisenä sääntönä voidaan pitää, että spermapakettien koko pienenee ensimmäisen parittelun jälkeen (Cook & Wedell 1996).

## 2.2 Muninta

Parittelun jälkeen koiras lähtee etsimään uusia naaraita ja naaras puolestaan etsii kasveja, joille se voisi munia munansa. Naaras tunnistaa toukille sopivat ravintokasvilajit jalkojensa aistinsukasten avulla. Munan halkaisija vaihtelee mikrometreistä melkein puoleen senttimetriin perhoslajista riippuen. Jotkin naaraat munivat munat rykelmiin ja jotkin yksitellen (Landman 1999: 23-24). Suuret perhoslajit munivat todennäköisemmin munat rykelmänä kuin yksittäin ja suuret naaraat munivat paljon suuria munia (García-Barros, 2000). Munien kypsyminen ja kypsien munien määrässä, sekä kypsyttömien munien määrässä voi esiintyä lajienvälistä vaihtelua. Tutkimuksessa kaaliperhoset tuottivat

suuria määriä kypsiä munia vasta kolme päivää kotelosta kuoriutumisen jälkeen. Kypsiä munien määrä kasvoi naaraan iän mukana, kun taas kypsymättömien munien määrä pysyi samana. Naurisperhosilla puolestaan oli muutamia kypsiä munia jo kuoriutuessaan kotelosta. Myös naurisperhosella kypsiä munien määrä kasvoi naaraan iän mukana, mutta kaaliperhosesta poiketen kypsymättömien munien määrä väheni (Soler et al. 2010).

Se muniiko perhonen kasvin ylä- vai alaosiin vaihtelee lajeittain. Kasvin alaosissa munien määrä oli suurempi kuin yläosissa *Zerynthia polyxena* -lajilla (Batáry et al. 2008). Virnaperhosen munimiskorkeus maanpinnasta mitattuna ei ole mikään vakio, vaan se riippuu ravintokasvin korkeudesta ja munat munitaan ylimpiin kasvinosiin (Clarke et al. 2011). Ravintokasvien tiheyden ei voida katsoa vaikuttaneen habitaatin valintaan munimistilanteessa *Z. polyxena* -lajilla, kun taas virnaperhosella munintakasvin valinta korreloi hyvin kasvin yleisyyden kanssa ja naaraat munivat eniten munia näille yleisille kasvilajeille (Batáry et al. 2008; Clarke et al. 2011).

On todennäköistä, että sääolosuhteet vaikuttavat eniten siihen, mikä on selviytymisen kannalta paras paikka munia ja sen vuoksi kannattaa munia olosuhteiltaan erilaisiin paikkoihin (Clarke et al. 2011). Eri aikaan ympäristö on erilainen ja turvallisin munimisaika vaihtelee vuodenajan mukaan (Fening et al. 2011). Habitaattityyppi vaikutti merkittävästi munien ryhmittelyyn munimistilanteessa (*Z. polyxena*). Luultavasti ratkaisevin ero habitaattityyppien välillä oli suoran auringonvalon määrässä sekä lämpötilassa (Batáry et al. 2008). Se sijaan virnaperhosilla avoimen maan tai varjoisuuden määrä eivät vaikuttaneet munintaan (Clarke et al. 2011).

Sääolosuhteet voivat vaikuttaa myös munarykelmien koon vuosien väliseen vaihteluun (Saastamoinen 2007). Lämpötila ja valo rajoittavat munimisaikaa mm. lanttuperhosella (*Pieris napi*) ja täpläpaurikolla (Karlsson & Johansson 2008; Berger et al. 2008). Täpläpaurikolla huono sää vähensi munimista kaikilla, mutta erityisesti suurilla naarailla. Hyvät säät puolestaan suosivat suuria naaraita ja tällä voi olla evolutiivista merkitystä (Gotthard et al. 2007). Lisääntymisaika *Polygonia c-aureum* -lajilla riippuu valojaksoisuudesta, eli siitä onko aikuinen perhonen lyhyen vai pitkän päivän olosuhteissa (Fujita et al. 2009).

Myös hieman yllättävät tekijät voivat vaikuttaa munintaan, tällainen on esimerkiksi toukan ravintokasvin juurten herbivoria. Sekä kaali- että naurisperhosnaaraat valitsivat munimisaikakseen enemmän kasvin, jolla ei ollut juuria syöviä herbivoreja, kuin kasvin jolla oli herbivoreja. Naaraiden kantama munamäärä ei vaikuttanut valintaan. Kaaliperhoset (*Pieris brassicae*) munivat vähemmän munarykelmiä kasveille joilla oli juuriherbivoreja kuin



kasveille joilla ei ollut juuriherbivoreja, mutta tämä oli tilastollisesti merkitsevää ainoastaan naarailla, joilla oli vähän munia takaruumiissaan. Naurisperhosilla (*Pieris rapae*) ei ollut tällaista juuriherbivoriasta johtuvaa vaihtelua munittujen munien määrässä. Syy miksi juuriherbivoreja sisältäviä kasveja ei suosittu munintatilanteessa voi olla tällaisten kasvien alhaisempi ravinnollinen laatu perhosten toukille (Soler et al. 2010).

### 2.3 Muna- ja toukkavaihe

Munien koko ja ulkonäkö vaihtelee. Munien kuori on kova ja siinä voi olla uurteita tai koloja. Munien muodossa on paljon lajienvälistä vaihtelua, muna voi olla mm. pyöreä pallo, puolipallo, litteä diskus tai ellipsin muotoinen. Alkio kehittyy munan sisällä ja kehitys voi kestää päiviä tai jopa viikkoja. Munien väri yleensä muuttuu ennen kuoriutumista (Landman 1999: 23-24). Munan koko vaikuttaa moniin asioihin. Paksupäillä munista kuoriutuneiden toukkien pään koko oli sitä suurempi mitä suurempi muna oli. Sitkeitä ravintokasveja syödäkseen toukalla täytyi olla suuri pää (suuret leuat) (Nakasuji 1987).

Munavaiheen pituuteen ja munien kuoriutuvuusprosenttiin voivat vaikuttaa monet eri tekijät. Voi olla että suuremmat munat, joista tulisi suurempia toukkia, myös kuoriutuisivat hitaammin. Lajeilla, jotka lentävät useana sukupolvena kesässä, oli lyhempi munavaihe, joka viittaisi siihen, että tällaisten lajien on tuottoisampaa panostaa munan nopeaan kehitykseen kuin lyhempään toukkavaiheeseen (García-Barros & Munguira 1997). Se kuinka kauan munavaihe kesti, riippui siitä, oliko toukan ravintokasvi yksi- vai kaksisirkkainen (García-Barros & Munguira 1997). Pienillä naarailla oli pisin munien kehitysaika *B. anynana* –lajilla (Bauerfeind & Fischer 2007). Munien koko ei vaikuttanut munien kuoriutuvuusprosenttiin ainakaan *Lobesia botrana* –perhosella ja karttaperhosella (Torres-Vila & Rodríguez-Molina 2002; Mevi-Schütz & Erhardt 2005). Sitä vastoin täpläpurikon suurilla munilla oli suurempi kuoriutumisprosentti korkeassa lämpötilassa ja alhaisessa ilmankosteudessa. Kuoriutumisprosentti oli kuitenkin erittäin alhainen (20 %) korkeammassa lämpötilassa (Gibbs et al. 2010).

Munan koon vaikutuksesta toukkavaiheen pituuteen on saatu ristiriitaisia tuloksia. Suuremmat munat eivät lyhentäneet toukan kehitysaikaa *B. anynana* –lajilla, mutta päinvastaisia tuloksiakin on saatu (Bauerfeind & Fischer 2007; Fischer et al. 2003a). Suuremmista munista kuoriutui suurempia toukkia kuin pienemmistä ja ne todennäköisemmin saavuttivat sukukypsyyden (Fischer et al. 2003a, b). Suurista munista kuoriutuneet suuret toukat kestivät paremmin nälkää (Torres-Vila & Rodríguez-Molina 2002). Pienistä ja suurista

munista kuoriutuneet toukat erosivat toisistaan pään leveydeltään, painoltaan ja kuoriutumisajaltaan (lehtinunna)(Barbosa & Capinera 1978). Riikinkukkokehräajällä (*Saturnia pavonia*) aikuiset naaraat ovat suurempia kuin koiraat. Munan koko ei vaihdellut sen mukaan, oliko munan sisällä kehittymässä koiras- vai naarastoukka. Vasta toisen toukkavaiheen lopussa oli ensimmäisen kerran havaittavissa naarastoukkien olevan 12 % painavampia kuin koirastoukkien. Naarastoukilla tämä toinen toukkavaihe kesti pidempään kuin koirailta, jolloin painoero pääsi syntymään (Tammaru et al. 2009).

## 2.4 Munien talvehtiminen

Munana talvehtivien perhosten suvun jatkuminen riippuu siitä onko muniminen ajoitettu oikein ja selviävätkö munat talven yli. Suomalaisilla perhosilla on usein tärkeää ajoittaa muniminen ja talvehtiminen oikein, koska talvi on pitkä ja kesä lyhyt (Gemmill et al. 1999). Ruostenopsasiivellä (*Thecla betulae*) munien kuoriutuminen täytyy tapahtua juuri sopivaan aikaan, jotta toukat saisivat sopivaa ravintoa, eli oratuomen auenneita silmuja. Silmujen aukeamisen ajankohta riippuu kevään lämpötiloista (de Vries et al. 2011). Joidenkin perhosten munien talvehtimistä säätelee valojaksoisuus (*Bombyx mori* eli mulperiperhonen), mutta ei kaikkien (*Lambdina fiscellaria*). Lämpötila on myös yksi perhosten munien talvehtimistä säätelevä tekijä (Tsurumaki et al. 1999; Delisle et al. 2009). Myös geenit vaikuttavat perhosten talvehtimiseen (Delisle et al. 2009). *L. fiscellaria* –perhosen munilla on suuri alijäähtymiskapasiteetti (supercooling capacity) (-47 °C), mutta monet lajin munat kuolevat jo ennen jäätymistä. Munien selviytymiseen vaikutti sekä alhainen lämpötila, että alhaisen lämpötilan kesto. Laji kestää siis kylmää melko hyvin, mutta alijäähtymispiste ei kerro kylmänkestävyyden rajoja (Rochefort et al. 2011).

## 2.5 Naaraiden kokonaishedelmällisyys

Perhosilla naaraan kokonaishedelmällisyyteen, eli siihen, kuinka paljon munia se elinaikanaan tuottaa, vaikuttaa kaksi asiaa. Näistä ensimmäinen on se kuinka suuren munarykelmän perhonen munii kerralla ja toinen on naaraan elinikä eli se, kuinka monta rykelmää naaras ehtii elämänsä aikana munia. Suuremmat naaraat munivat enemmän munia kuin pienet naaraat. Tämä pätee mm. seuraavilla lajeilla: *Jalmenus evagoras*, *Cyclargus thomasi bethunebakeri*, karttaperhonen (*Araschnia levana*), lanttuperhonen, tummakultasiipi (*Lycaena tityrus*), ritariperhonen (*Papilio machaon*), ruostepapurikko (*Lasiommata megera*) ja

*Gonometa postica* (Hill & Pierce 1989; Trager & Daniels 2011; Bauerfeind & Fischer 2008; Mevi-Schütz & Erhardt 2003; Fening et al. 2011). Paksupäihin kuuluvan *Parnara guttata guttata* –perhosella hedelmällisyys oli vahvasti perinnöllistä (Seko et al. 2006).

Pitkäikäiset naaraat ovat kokonaisuudessaan hedelmällisempiä. Näin on mm. lanttuperhosella ja *C. t. bethunebakeri* –perhosella (Bauerfeind & Fischer 2008; Trager & Daniels 2011). Naaraan munarykelmien koko pienenee naaraan iän myötä ainakin täpläverkkoperhosella, ruostepapurikolla ja *B. anyana* –perhosella (Saastamoinen 2007; Mevi-Schütz & Erhardt 2003; Karl et al. 2007). Munarykelmä oli sitä suurempi mitä pidempi munintaväli oli, mutta tämä päti vain yhtenä tutkimusvuonna (Saastamoinen 2007). Kokonaismunamäärä voi vaihdella todella paljon sekä populaation sisällä että populaatioiden välillä (Fening et al. 2011; Fischer & Fiedler 2001). Perhoslajit, joilla on useampi sukupolvi kesässä tekevät enemmän jälkikasvua (García-Barros, 2000). Paremmin lentävät lanttuperhosyksilöt tuottivat vähemmän munia, mikä viittaisi allokaatiokustannukseen leviämiskyvyn ja munamäärän välillä (Karlsson & Johansson 2008).

Aikuisravinnon aminohappopitoisuus ei vaikuttanut naaraan pitkäikäisyyteen, mutta sen sijaan korkeampi sokeripitoisuus vaikutti positiivisesti naaraan pitkäikäisyyteen *Euploea core* –perhosella (Hill 1989). Naaraan pitkäikäisyyttä vähentävät koiraiden sperman sisältämät lisärauhasproteiinit (accessory gland proteins) jauhokoisalla (Xu & Wang 2011). Lisääntymisen ja pitkäikäisyyden välillä saattaa olla allokaatiokustannus. Pitkäikäiset naaraat eivät ehkä tuota kovin paljoa munia aikuisvaiheen alussa. Voi siis olla että perhonen käyttää samoja ravintovarastoja munien tuotantoon ja elintoimintojen ylläpitoon (Oberhauser 1997). Hedelmällisyyteen voi vaikuttaa myös esimerkiksi lämpötila. *B. anynana* –lajilla hedelmällisyys oli noin 22 % alhaisempi alhaisemmassa munimislämpötilassa kuin korkeammassa (Fischer et al. 2003a).

Jotkin perhoslajit pystyvät käyttämään aikuisvaiheen ravintoa munien muodostamiseen. Tällöin aikuisvaiheen ravinnon laatu ja määrä saattavat vaikuttaa munittavien munien määrään. *Heliconius charitonia* –perhonen käyttää aikuisena syömäänsä siitepölyä aminohappojen lähteenä munia muodostaessaan. Kokeessa noin 17 % munien välttämättömistä aminohapoista oli peräisin siitepölystä. Ei-välttämättömiä aminohappoja *H. charitonia* valmisti meden sokereista. Ruokavalio, joka sisältää meden lisäksi siitepölyä, voi taata aminohappojen runsaan ja jatkuvan saannin ja on siten parempi vaihtoehto kuin pelkkää mettä sisältävä ruokavalio (O'Brien et al. 2003). Glykogeenilla tai hiilihydraateilla ei ollut huomattavaa vaikutusta hedelmällisyyteen *B. anynana* –lajilla (Geister et al. 2008a).

Kaikki perhoset eivät kuitenkaan tarvitse aminohappoja aikuisvaiheen ravinnosta, esim. ruostepapurikolle mesijäljitelmän aminohapoilla ei ollut vaikutusta naaraan hedelmällisyyteen ja *E. core* –perhosella aikuisiän ravinnon aminohapot saattoivat vaikuttaa jopa negatiivisesti perhosten hedelmällisyyteen (Mevi-Schütz & Erhardt 2003; Hill 1989). Aikuisena perhosten ruokavalio on proteiiniköyhää, joten munien raaka-aine on yleensä peräisin toukka-ajalta (Fischer et al. 2004a). Karttaperhosille meden aminohapot eivät ole välttämättömiä hyvän lisääntymismenestyksen saavuttamiseksi, jos perhonen saa toukka-aikana laadukasta ruokaa. Toisaalta, jos perhonen ei toukkana saa tarpeeksi aminohappoja, se voi kompensoida tilannetta aikuisravinnolla (Mevi-Schütz & Erhardt 2005). Aikuisravinnon sokeripitoisuus ja ravinnon määrä vaikuttavat hedelmällisyyteen ainakin *J. evagoras* –perhosella ja ruostepapurikolla (Hill & Pierce 1989; Mevi-Schütz & Erhardt 2003). Toukka-aikana varastoimat ravinteet eivät vaikuttaneet hedelmällisyyteen monarkkiperhosella (Oberhauser 1997).

### 3 JÄLKEÄISTEN KOON LAJIENVÄLINEN VAIHTELU

Jälkeläisen tai munan kokoon voivat vaikuttaa monet eri tekijät ja eri eliöryhmissä nämä jälkeläisen kokoon vaikuttavat tekijät voivat olla aivan erilaisia. Perhosten munien koon ja määrän välillä voi olla allokaatiokustannus (trade-off), eli mitä enemmän munia, sitä pienempiä ne ovat (García-Barros 2000). Monilla muillakin eliöryhmillä (esim. nisäkkäillä) on todettu allokaatiokustannus jälkeläisten koon ja määrän välillä (Charnov & Ernest 2006). Yhdessä lisääntymiskerrassa vapautuva massa on vakio-osuus vanhempien painosta monilla kasvi- ja eläinlajeilla. Vanhemmat panostavat siemenen tai munan kokoon, mikäli sillä on vaikutusta jälkeläisen kohtaloon (Hendriks & Mulder 2008). Jälkeläisten syntymä koko voi siis vaihdella eri lajien välillä tai lajinsisäisesti. Yleinen sääntö on, että mitä pitempi nuoruusvaihe, sitä suurempi riski kuolla ennen lisääntymistä (Gemmill et al. 1999).

#### 3.1 Sukulaisuuden vaikutus jälkeläisen kokoon

Taksoneiden väliset erot lisääntymisessä ja jälkeläisten koossa voivat johtua lajien fylogeneettisestä historiasta tai esimerkiksi erilaisesta ravinnosta (Hayssen 2008; Huang et al. 2008). Mittareilla (Geometridae) fylogeniikka vaikutti erittäin vähän munan kokoon, mutta melko paljon emoperhosen kokoon. Emoperhosen kokoon vaikutti se, oliko perhosen toukka spesialisti vai generalisti ja se, söikö toukka ruoho- vai puukasveja, jotka vahvasti liittyvät

fylogeneettiseen historiaan (Davis et al. 2012). Kaloilla on evolutiivinen taipumus minimoida munien koko (Kamler 1992; Winemiller & Rose 1992). Valailla alalahkolla oli vaikutusta syntymäkokoon ja poikimisväliin (Huang et al. 2008). Erot lisääntymisessä eri oravalajien välillä johtuvat suurimmaksi osaksi fylogeneettisestä historiasta ja allometriasta (Hayssen 2008).

### 3.2 Aikuiskoon vaikutus jälkeläisen kokoon

Aikuiskoko on yksi merkittävä munan kokoon vaikuttava tekijä. Heinäperhosten (Satyrinae) alaheimoon kuuluvilla perhosilla naaraan koko vaikutti merkittävästi munan kokoon lajienvälisessä vertailussa. Suuremmat lajit munivat siis suurempia munia kuin pienemmät lajit (García-Barros 1994). Myös paksupäillä (Hesperiidae) suuremmat lajit munivat suurempia munia (Nakasuji 1987). Munien koko korreloi positiivisesti aikuiskoon kanssa myös 253 perhoslajin (päiväperhoset ja paksupäät) tutkimuksessa (García-Barros & Munguira 1997). Myös monilla nisäkkäillä, kuten valailla, oravilla ja maaoravilla, suuret naaraat tekevät suurempia poikasia (Huang et al. 2008; Hayssen 2008). Suuret vesikirppulajit pystyvät sijoittamaan suhteellisesti enemmän kasvuun ja lisääntymiseen kuin pienet lajit. Kun ruokaa on niukasti tarjolla vesikirpuilla, muut tekijät kuin ruumiin koko (esim. ruoansulatuksen tehokkuus) voivat nousta merkitsevämmiksi jälkeläispanostukseen vaikuttaviksi tekijöiksi (Dudycha & Lynch 2005). Emoperhosen koko selitti yli 50 % munan koon vaihtelusta mittareilla (Geometridae). Emoperhosen koon ja munan koon välillä oli positiivinen korrelaatio ja niiden välinen suhde oli negatiivisesti allometrinen (Davis et al. 2012). Negatiivisella allometrialla tarkoitetaan sitä, että suhteen arvot ovat pienempiä kuin isometria ennustaisi (tässä tapauksessa  $< 0.9$ ) (Christian & Garland 1996).

### 3.3 Ympäristötekijöiden vaikutus jälkeläisen kokoon

Perhosten toukkavaiheen ravintokasvin ominaisuuksista osa vaikuttaa munan kokoon ja osa ei. Munien koko ei korreloinut ravintokasvin rakenteen kanssa 253 perhoslajin tutkimuksessa. Yksisirkkaisilla kasveilla toukkana ruokailevilla lajeilla oli suuremmat munat kuin kaksisirkkaisilla kasveilla ruokailevilla (García-Barros & Munguira 1997). Paksupäälajit (Hesperiidae), jotka syövät toukkana sitkeitä ruohokasveja munivat aikuisena suurempia munia kuin muunlaisia kasveja syövät paksupäät (Nakasuji 1987).

Leveysasteet voivat vaikuttaa jälkeläisten kokoon ja määrään. Heinäperhosten munat olivat suurempia suurilla leveysasteilla kuin pienemmillä, joka puolestaan viittaisi lämpötilan merkitykseen munien kokoa määräävänä tekijänä (García-Barros 1994). Joillakin oravalajeilla poikueet ovat suurempia korkeammilla leveysasteilla. Leveysasteilla ja ilmastolla ei ole kuitenkaan kovin suurta vaikutusta oravien lisääntymiseen (Hayssen 2008). Kaloilla munan kokoon vaikuttavat leveysaste ja kututapa. Merikaloilla, jotka kutevat uppoavia munia, munien koko kasvaa leveysasteen mukana. Alhaisilla leveysasteilla keskimääräinen munankoko uppoavia ja kelluvia munia laskevilla kaloilla on samanlainen, mutta korkeammilla leveysasteilla uppoavat munat ovat suurempia kuin kelluvat munat (Thresher 1988).

Talven pituus ja sukupolvien määrä kesässä voivat vaikuttaa jälkeläisen kokoon. Munana talvehtiminen ei vaikuttanut munan kokoon perhosilla. Yhtenä sukupolvena kesässä lentävillä perhoslajeilla oli suuremmat munat kuin kahtena tai useampana sukupolvena lentävillä (García-Barros & Munguira 1997). Luonnonvalinta on merkittävä raskauden pituuteen ja jälkeläisen syntymäpainoon vaikuttava tekijä oravilla. Oravien lisääntymistä ei niinkään rajoita ruoka, kalorit, kivennäisaineet tai vesi vaan se, kuinka kauan kyseistä resurssia on saatavilla. Resurssien saatavuutta voi rajoittaa esim. pitkä talvi. Talvehtivat Marmotiniheimon oravat eivät ehdi tekemään kuin yhden poikueen vuodessa (Hayssen 2008).

#### 4 JÄLKEÄISTEN KOON LAJINSISÄINEN VAIHTELU

Luonnossa yksilön koko voi olla merkittävä tekijä. Pedot huomaavat helpommin suuret yksilöt, toisaalta suuret yksilöt mahtuvat harvempien petojen suuhun (Begon et al. 2006: 110). Vaihtelevat ympäristöolot aiheuttavat populaatiossa hajottavan valinnan ja tästä syystä populaatiossa säilyy vaihtelua, joka mahdollistaa selviytymisen vaihtelevissa olosuhteissa (Hanski & Mononen 2011). Suuret yksilöt saavat yleensä enemmän jälkeläisiä, toisaalta suuret yksilöt tarvitsevat enemmän resursseja. Suuremmat toukat ovat parempia kilpailijoita, joten niillä on paremmat mahdollisuudet selviytyä (Begon et al. 2006: 110-111). Suuret munat kehittyvät hitaasti, niiden toukkavaihe on pitkä ja niistä kehittyvät suuria aikuisia. Kun aikuiskoko kasvaa, kasvaa myös kuoriutuneen toukan ja täysikasvuisen toukan painojen erotus, joka aiheuttaa suurempia kustannuksia suurille lajeille viileässä ilmastossa (García-Barros, 2000).

Munan koko ei riipu naaraan ruumiin koosta ainakaan täpläpapurikolla, karttaperhosella, lanttuperhosella, tummakultasiivellä ja *B. anynana* -lajilla (Bauerfeind & Fischer 2007; Bauerfeind & Fischer 2008; Karl et al. 2007). Joissakin tutkimuksissa on kuitenkin löydetty

viitteitä ruumiin koon vaikutuksesta munan kokoon *B. anynana* –lajilla (Fischer et al. 2006; Fischer et al. 2009). Munien koko vaihteli ketokultasiivillä paljon ruumiin koosta riippumatta (Fischer & Fiedler 2001). Toisilla lajeilla puolestaan suuremmat naaraat munivat suurempia munia. Tällaisia lajeja ovat ritariperhonen, monarkkiperhonen ja *B. anynana* (Bauerfeind & Fischer 2008; Oberhauser 1997; Fischer et al. 2002).

Selkärankaisilla se vaihtelee, korreloiko naaraan koko munan koon kanssa. Joillakin kalalajeilla munan koko ja naaraan koko eivät korreloineet keskenään, kun taas toisilla kalalajeilla ne korreloivat keskenään (Duarte & Alcaraz 1989; Mann & Mills 1985). Kahdella sammakkolajilla (*Physalaemus biligonigerus* ja *P. gracilis*) jälkeläisiin panostaminen kasvoi naaraan kasvaessa suuremmaksi. *P. gracilis* –laji panosti sekä munasolujen kokoon että määrään naaraan ruumiin koon kasvaessa, mutta *P. biligonigerus* –laji tuotti joko paljon pieniä munia tai vähän suuria munia (Camargo et al. 2008). Kahdella gekkolajilla (*Gehyra dubia* ja *Gehyra variegata*) naaraan koko ja munan koko korreloivat positiivisesti keskenään. Eräs munien koon kasvua rajoittava tekijä gekoilla voi olla naaraan koko ja nimenomaan naaraan lantion koko (Doughty 1996). Tästä voisi päätellä, että perhosilla munan kokoa rajoittaisi genitaalien (sukupuolielinten) koko, sillä täytyyhän munan mennä niiden läpi munimistilanteessa. Genitaalien koossa kuitenkin hyvin vähän lajinsisäistä vaihtelua ainakaan yöperhosilla, sen sijaan genitaalien rakenne saattaa vaihdella hyvinkin paljon lajinsisäisesti ja lajienvälisesti. Yleensä kuitenkin ruumiin koko korreloi positiivisesti genitaalien koon kanssa. Eri lajeilla sukupuolielimet saattavat olla rakenteeltaan samanlaiset, vaikka lajinsisäistä vaihtelua esiintyisikin (Mutanen 2006).

Munan koon periytyvyys vaihteli paljon eri perhoslajien välillä ja sisällä. Kaiken kaikkiaan munan koko oli kuitenkin heikosti periytyvä ominaisuus (Bauerfeind & Fischer 2008). *B. anynana* –perhosella munien koon periytyvyys vaihtelee vähäisestä kohtalaiseen (Fischer et al. 2004; Steigenga et al. 2005). *B. anynana* ruumiin koko pystyi selittämään vain 1 %:n munan koon vaihtelusta, joten se ei ole kovin huomattava munan kokoon vaikuttava tekijä kyseisellä lajilla (Fischer et al. 2002). Munan koon periytyvyys oli korkeampaa pienillä *B. anynana* –naarilla. Ruumiin koko kertoo siis fitnessistä paremmin kuin munan koko tai ympäristötekijät vaikuttavat vähemmän munan kokoon kuin ruumiin kokoon (Bauerfeind & Fischer 2007). Paksupäihin kuuluvan *P. g. guttata* –perhosella puolestaan munan koko oli vahvasti perinnöllistä (Seko et al. 2006). Ruostepapurikolla munien paino määräytyi perhosen sukujuurten (esiäitien) mukaan (Mevi-Schütz & Erhardt 2003). Villakehrääjiin kuuluvalla lehtinunnalla (*Lymantria dispar*) suurista munista kuoriutuneet naaraat tuottivat merkittävästi suurempia munia kuin pienistä munista kuoriutuneet. Tämä ero voi johtaa siihen, että pienistä

munista kuoriutuneet naaraat tuottavat enemmän paikallisia jälkeläisiä, kun taas suurista munista kuoriutuneet naaraat tuottavat kauemmas leviäviä jälkeläisiä (Barbosa & Capinera 1978).

Allokaatiokustannuksesta munien määrän ja koon välillä on löytynyt viitteitä karttaperhosella, mutta ei kaikissa tutkimuksissa (Bauerfeind & Fischer 2008, Mevi-Schütz & Erhardt 2005). Myös ketokultasiivellä ja *P. g. guttata* –perhosella tulokset viittasivat allokaatiokustannukseen munien koon ja määrän välillä (Fischer & Fiedler 2001; Seko et al. 2006). Sen sijaan *B. anynana* –perhosella, täpläpapurikolla, tummakultasiivellä ja lanttuperhosella ritariperhosella ei ole havaittu munien koon ja määrän välistä allokaatiokustannusta (Bauerfeind & Fischer 2007; Bauerfeind & Fischer 2008; Karl et al. 2007; Karlsson & Johansson 2008). Munien koko ja määrä korreloivat positiivisesti keskenään lanttuperhosella (Bauerfeind & Fischer 2008).

Eräs munan kokoon vaikuttava tekijä monilla perhoslajeilla on naaraan ikä. Munien paino pieneni perhosen iän myötä täpläpapurikolla, ruostepapurikolla (*Lasiommata megera*), monarkkiperhosella ja *B. anynana* –lajilla (Gibbs et al. 2010; Mevi-Schütz & Erhardt 2003; Oberhauser 1997; Karl et al. 2007). *L. botrana* –perhosella naaraan ikä paritteluhetkellä vaikutti munan kokoon (Torres-Vila & Rodríguez-Molina 2002). Munien koko pienentyi munintakauden loppua kohti *H. charitonia* -perhosella ja *L. botrana* –perhosella (Mevi-Schütz & Erhardt 2005; Torres-Vila & Rodríguez-Molina 2002). Heinäperhosilla munan painoon vaikutti se, kuinka pitkän aikaa naaras oli aiemmin muninut. Pitkän aikaa munineen naaraan munat olivat pieniä (García-Barros 1994). Naaraan parittelussa saaman sperman määrä ei vaikuttanut munittavien munien kokoon ainakaan muninnan ensimmäisenä päivänä (Torres-Vila & Rodríguez-Molina 2002). Ravinteiden sijoittaminen muniin ei vähentynyt naaraan iän myötä, mutta ensimmäiset munat sisälsivät vähemmän lipidejä ja enemmän glykogeenia kuin viimeiset munat *B. anynana* –perhosella (Karl et al. 2007).

Erilaiset stressitekijät voivat vaikuttaa munien vesipitoisuuteen. Lentämään pakotetut täpläpapurikkonaaraat munivat kevyempiä munia, joissa oli suhteellisesti vähemmän vettä, kuin naaraat joita ei pakotettu lentämään. Lennon vaikutus munan painoon oli suurinta alhaisemmassa lämpötilassa, kun taas korkeammassa lämpötilassa vaikutus oli vähäistä, mikä viittaa siihen, että korkeammassa lämpötilassa muniin panostetaan muutenkin mahdollisimman vähän (Gibbs et al. 2010). Ruokastressi vähensi munien proteiinin määrää suhteessa glykogeenin määrään ja lisäsi vesipitoisuutta. Suuria munia muniviin naarasiin ruokastressi vaikutti enemmän kuin pieniä munia muniviin (Karl et al. 2007).



Munan koko voi vaihdella eri populaatioiden välillä. Näin on esim. *Papilio polyxenes* –perhosella ja *P. g. guttata* –perhosella (Blau 1981; Seko et al. 2006). Populaatioiden välillä oli havaittavissa eroja munien koossa, määrässä ja munimisvauhdissa *P. polyxenes* –lajilla. Nämä erot voivat johtua perhosten sopeutumisesta erilaisiin ympäristöihin (Blau 1981). *P. g. guttata* –perhosella optimaalisen munan koon populaatioiden välinen vaihtelu voi vaikuttaa munan koon geneettiseen vaihteluun (Seko et al. 2006). Kaloilla munan koko voi vaihdella jopa populaation sisällä eri vuosien välillä (Mann & Mills 1985).

Lämpötila vaikuttaa lisääntymiseen ja erityisesti munien määrään ja kokoon. Munien määrä kasvoi ja koko pieneni lämpötilan kasvun mukana lanttuperhosella, *B. anynana* –perhosella ja täpläpapurikolla (Karlsson & Johansson 2008; Steigenga & Fischer 2007; Geister et al. 2008; Gibbs et al. 2010). Alhaisemmassa lämpötilassa naaraiden elinikä oli noin 41 % pidempi ja eliniän hedelmällisyys 36 % alhaisempi. Alhaisemmassa lämpötilassa oosyytit (munasolujen emosolut) olivat keskimäärin suurempia ja alhaisemmassa lämpötilassa kehittyvillä munilla alkion kehitys oli hitaampaa. Jälkikasvun selviytymisen kannalta naaraiden kannattaisi munia suuria munia korkeammassa lämpötilassa, mutta ilmeisesti perhoset eivät kykene tähän (Gibbs et al. 2010). *Parnara guttata* –lajilla munien koko vaihteli vuodenajan mukaan, kesällä munitut munat olivat suurempia kuin syksyllä munitut (Nakasuji 1987). Lanttuperhosella kesäsukupolven naaraat munivat merkittävästi vähemmän munia kuin kevätsukupolven, mutta munien koossa ei havaittu eroja sukupolvien välillä (Karlsson & Johansson 2008).

Munien koko ei kerro munien energiasisällöstä. Suuremmat munat sisälsivät suhteellisesti enemmän tyyppiä, mutta eivät hiiltä tai vettä täpläpapurikolla (Gibbs et al. 2010). Veden puute aiheutti munien koon pienenemisen *L. botrana* –perhosella. Oosyytit eli munasolun emosolut sisälsivät vähemmän ruskuaista tai vettä ja munat olivat siis pienempiä. Vesi on siis erittäin tärkeä tekijä oosyyttien kehityksessä ja munien kypsyntävauhdissa. Veden puutteesta kärsivät naaraat munivat pienempiä munia (Torres-Vila & Rodriguez-Molina 2002). Munan koko ei kerro munan laadusta ainakaan *B. anynana* –lajilla (Bauerfeind & Fischer 2007). Suuret munat sisälsivät enemmän lipidejä ja vettä, mutta vähemmän proteiinia kuin pienet munat. Myös glykogeenia ja hiilihydraatteja oli enemmän isoissa kuin pienissä munissa. Suuret munat sisälsivät suhteellisesti vähemmän energiaa kuin pienet munat, mutta kokoerosta johtuen energian kokonaismäärä oli suurissa munissa suurempi kuin pienissä (Karl et al. 2007).

Hieman toisenlaisia tuloksia saatiin eri tutkimuksessa, pienemmissä munissa oli suhteellisesti enemmän vettä, hiilihydraatteja, glykogeenia ja proteiineja, mutta vähemmän

lipidejä kuin suuremmissa munissa (Geister et al. 2008). Munan koko ei riippunut lisääntymispanostuksesta. Munien suhteellinen vesipitoisuus ei vaihdellut eri linjojen välillä, mutta suurin vesipitoisuus oli munimiskauden alussa munituissa munissa (Bauerfeind & Fischer 2007). *B. anynana* -naaraiden munat sisältävät suurimmaksi osaksi vettä (84 %), proteiineja ja lipidejä. Perhoset kykenevät korvaamaan lipideillä typen puutetta munia tuottaessaan. Munan koko korreloi merkittävästi munien energiasisällön kanssa, joka viittaisi siihen, että munan koko on energeettinen sijoitus. Banaania tai vitamiini-mineraalisokeriliuosta syöneiden naaraiden munissa oli enemmän energiaa kuin muiden perhosten (Geister et al. 2008a).

Toukan ravintokasvin ominaisuudet voivat vaikuttaa munan kokoon epäsuorasti. Isäntäkasvin kunto (lehtien sitkeys) voi vaikuttaa munan koon geneettiseen vaihteluun *P. g. guttata* -perhosella. Ympäristötekijät, kuten valojaksoisuus ja lämpötila, vaikuttavat lehtien sitkeyteen ja munan kokoon. *P. g. guttata* -perhonen on siis sopeutunut lehtien sitkeyden vaihteluun tuottamalla suurempia munia, kun kasvit ovat sitkeitä (Seko et al. 2006). *L. botrana* -perhosella ravintokasvin fenologia vaikutti kasvia syöneiden toukkien munan kokoon aikuisena. Toukat ruokailivat siis eri kehitysvaiheessa olevilla viiniköynnöksillä joko kukinnan, raakojen rypäleiden tai kypsien rypäleiden aikaan. Viiniköynnöksen fenologia vaikutti munan kokoon todennäköisesti allometrian kautta, eli ravinto vaikutti naaraan kokoon ja munan koko oli suoraan suhteessa naaraan kokoon (Torres-Vila & Rodríguez-Molina 2002).

Joidenkin perhoslajien naaraat eivät syö aikuisena mitään tai ainakaan mitään proteiinipitoista. Tällöin munien muodostamiseen tarvittavat proteiinit ovat peräisin toukka-aikana syödystä ravinnosta (mm. Mevi-Schütz & Erhardt 2003, Wheeler et al. 2000). Toiset lajit kykenevät käyttämään aikuisiän ravintoa munien raaka-aineeksi (O'Brien et al. 2003). Ruostepapurikolla toukan tyypipitoisuudella ei ollut merkitystä toukan jälkeläisiin, mutta kun myös näille jälkeläisille syötettiin vähätyppisiä kasvin lehtiä, niiden kotelopaino oli tavallista pienempi (Mevi-Schütz & Erhardt 2003).

Perhoset voivat käyttää sekä toukkavaiheen että aikuisvaiheen ravintoa munien muodostamiseen. Varastoidun proteiinin määrä nousi kaalikoinaarailla (*Plutella xylostella*) heti kotelosta kuoriutumisen jälkeen. Tämä viittaa siihen, että aikuiset naaraat kykenevät syntetisoimaan heksameriineistä aminohappoja. Heksameriinin synteesi ja hajotus ovat tärkeitä ravinteiden varastoinnissa ja vapauttamisessa esimerkiksi metamorfoosissa eli muodonvaihdoksessa ja munantuotannossa (Wheeler et al. 2000). Radioaktiivisten merkkiaineiden avulla yritettiin selvittää munien muodostamiseen tarvittavien glukoosin ja

aminohappojen alkuperää *Euphydryas editha* ja *Speyeria mormonia* –perhosilla. Perhoset käyttivät ensisijaisesti aikuisiän ravinnosta runsaasti saamia ravinteita ja varastoituja ravinteita vasta toissijaisesti. Sellaisia ravinteita, joita aikuisiän ravinnossa oli vain vähän, perhoset käyttivät toukka-aikana muodostamastaan varastosta koko aikuisvaiheen ajan ja perhoset käyttivät myös aikuisiän ravinnon sisältämät ravinteet, mikäli niitä oli saatavilla. Naaraiden koirailta parittelussa saamat ravinteet käytettiin heti munantuotantoon (Boggs 1997). Jos *B. anynana* –naaras ei saa oikeanlaista ravintoa aikuisena, se käyttää toukka-aikana varastoimaansa ravintoa muuhunkin kuin munien muodostamiseen ja silloin sitä ei riitä niin paljon munia varten (Bauerfeind et al. 2007). Aikuisvaiheen ruoka oli kokeessa vähätyppistä, joten perhonen käytti aikuisravintoon hiilen lähteenä ja toukka-ajan ravintoon mm. typen lähteenä munia muodostaessaan (Fischer et al. 2004a).

Toukka- tai aikuisvaiheen ravinto ei vaikuttanut munan painoon karttaperhosella. Munien painon pienentyminen oli hitaampaa naarailta, jotka söivät aminohappoja sisältävää mettä (Mevi-Schütz & Erhardt 2005). Tutkimuksessa ei havaittu selvää aikuisiän ravinnon vaikutusta munien painoon *E. core* –perhosella, mutta munien paino kasvoi tutkimuksen loppua kohden naarailta, jotka saivat aminohappopitoista 25 % sokeriravintoa, aminohappopitoista 1 % sokeriravintoa tai aminohapotonta 1 % sokeriravintoa. Naarailta, jotka saivat aminohapotonta 25 % sokeriravintoa, munien paino pysyi melko samana (Hill 1989). *J. evagoras* –perhosella aikuisravinto ei vaikuttanut munien painoon (Hill & Pierce 1989). Naaraan ruokavalio ei vaikuttanut munien kokoon *B. anynana* –lajilla eräässä tutkimuksessa, mutta toisenlaisiakin tuloksia on saatu (Geister et al. 2008a; Bauerfeind et al. 2007). Monarkkiperhosella toukka-ajan ravintovarastot saattoivat vaikuttaa munan kokoon (Oberhauser 1997).

## 5 TUTKIMUKSEN TAVOITTEET JA HYPOTEESEIT

Tavoitteena tässä tutkimuksessa oli selvittää munien koon lajienvälinen vaihtelu suomalaisilla päiväaktiivisilla perhoslajeilla. Lisäksi selvitettiin ekologisia munien kokoon vaikuttavia tekijöitä, kuten emoperhosen koko ja heimo. Kirjallisuudesta (Mikkola et al. 1979; Mikkola et al. 1985; Mikkola et al. 1989; Marttila et al. 1990) kerättyjen ekologisten muuttujien vaikutus munan kokoon selvitettiin. Tutkimuskohteena olivat nimenomaan luonnossa elävät perhoset. Tutkimuksessa oli yhteensä yhdeksän hypoteesia. Ensimmäisenä hypoteesina oli, että munien koko vaihtelee taksonomisten ryhmien välillä, sillä lähisukuiset lajit ovat ominaisuuksiltaan lähempänä toisiaan kuin kaukaisempaa sukua olevat. Toisena hypoteesina oli, että suuret

perhoslajit munivat suurempia munia kuin pienet, sillä munan koon ja naaraan koon välillä on allometrinen suhde (mm. García-Barros 1994, García-Barros & Munguira 1997). Kolmantena hypoteesina oli, että ravintogeneralistit munivat suurempia munia kuin ravintospesialistit, sillä suuremmilla leuoilla toukka pystyy syömään useammanlaisia kasvilajeja kuin pienillä ja suuret leuat eivät mahdu pieniin muniin (Nakasuji 1987). Neljäntenä hypoteesina oli, että yhtenä sukupolvena kesässä lentävät perhoset munivat suurempia munia kuin useampana sukupolvena kesässä lentävät, sillä pienemmät munat kehittyvät nopeammin, joka mahdollistaa usean sukupolven kesässä (García-Barros 2000).

Viidentenä hypoteesina oli, että elinympäristön avoimuus vaikuttaa munan kokoon, sillä elinympäristön avoimuus vaikuttaa valon määrään ja ilman lämpötilaan (Batáry et al. 2008), jotka puolestaan voivat vaikuttaa munan kokoon (mm. Karlsson & Johansson 2008, García-Barros 1994). Kuudentena hypoteesina oli, että toukan ravintokasvin rakenne vaikuttaa munan kokoon, sillä kovia tai sitkeitä ravintokasveja syöville toukilla täytyy olla suuret leuat, joiden vuoksi munankin täytyy olla suuri, jotta pää mahtuisi munan sisälle. Seitsemäntenä hypoteesina oli, että perhosen talvehtimisvaihe vaikuttaa munan kokoon, sillä kasvien sitkeys vaihtelee vuodenajan mukaan, joten talven jälkeen tarvitaan suuret leuat sitkeiden kasvien syömiseen ja tämä aiheuttaa suuremman munan koon munana talvehtivilla lajeilla (Nakasuji 1987). Kahdeksantena hypoteesina oli, että lentoajan huippu vaikuttaa munan kokoon, sillä talvehtimisvaihe vaikuttaa vahvasti siihen, milloin laji saavuttaa lentoajan huippunsa. Yhdeksäntenä hypoteesina oli, että lajin yleisyys vaikuttaa munan kokoon, sillä yleiset lajit ovat yleensä suuria ja siten helposti uusille alueille leviäviä ja suuret lajit munivat suurempia munia (mm. García-Barros 1994, Seko et al. 2006).

## 6 AINEISTO JA MENETELMÄT

### 6.1 Aineiston keruu ja laskutoimitukset

Tutkimuksessa kerättiin päiväaktiivisia perhosnaaraita haavilla Itä-Suomen alueelta kesällä 2010. Perhosyksilöitä saatiin kerättyä yhteensä 138 yksilöä, joista 55 kelpasi aineistoksi. Nämä 55 yksilöä kuuluivat 32 eri lajiin ja kahdeksaan eri heimoon (Taulukko 1). Yksilöt, jotka eivät kelvanneet aineistoksi, olivat joko koiraita tai kaikki munansa jo munineita naaraita. Kustakin kerätyistä perhosyksilöistä merkittiin ylös pyydystyspaikka, päivämäärä ja perhoslaji. Perhosen kunto luokiteltiin. Perhoset lopetettiin joko laittamalla lasipurkkiin, jonka kannessa oli etyyliasettaattia tai pakastamalla muovirasiassa. Kaikki perhoset säilytettiin

pakkasessa seuraavaan käsittelyyn asti, maksimissaan noin viikon ajan, etteivät ne ehtisi kuivua. Perhosen siivet, keskiruumis, pää, jalat ja takaruumis irrotettiin toisistaan pinsettien ja kirurginveitsen avulla. Perhosen vasen (tai parempikuntainen) etusiipi laitettiin kahden piirtoheitinkalvon väliin ja siivestä otettiin valokopio kopiokoneella, jonka jälkeen siiven kuva leikattiin valokopiosta irti ääri viivoja pitkin. Etusiiven pituus mitattiin mikroskoopin avulla ja siipipinta-ala mitattiin pinta-alamittarilla perhosen siiven kuvasta. Siiven pituus mitattiin siiven uloimmasta kärjestä siiven sisänurkkaan asti. Kustakin siiven kuvasta pinta-ala mitattiin vähintään kolmeen kertaan ja lopuksi laskettiin siiven pinta-alan keskiarvo näistä kolmesta mittauksesta. Perhosten takaruumiita kovetettiin denaturoimattomassa etanolissa eppendorf-putkissa 2 – 4 tuntia.

Perhosten takaruumiit avattiin kirurginveitsen, pinsettien ja perhosneulojen avulla ja munat otettiin yksitellen erilleen perhosesta. Kypsien munien määrä laskettiin mikroskoopin avulla ja munien väri ja muoto merkittiin ylös. Kultakin naaraalta mitattiin kolmen munan korkeus ja leveys ja laskettiin niiden tilavuudet ja tilavuuksien keskiarvot. Munan tilavuuden laskukaava riippui siitä, oliko muna muodoltaan lähimpänä palloa, puolipalloa, ellipsiä vai diskusta (kiekkoa). Ellipsin muotoisilla munilla tilavuudet laskettiin kaavalla  $(0,5236 \times w^2 \times h)^{1/3}$ , missä  $h$  = korkeus ja  $w$  = leveys (García-Barros 2000). Pallon muotoisten munien tilavuudet puolestaan laskettiin kaavalla  $\frac{4}{3} \times \pi \times r^3$ , missä  $r$  = leveys/2 ja puolipallon muotoisten munien tilavuudet laskettiin samalla kaavalla, mutta tulos jaettiin lopuksi kahdella. Diskuksen muotoisten munien tilavuus laskettiin kaavalla:  $\frac{4}{3} \times \pi \times (h/2)^2 \times (w/2)$ , jossa  $w < h$ . Keskiruumiit pakastettiin eppendorf-putkissa ja niiden kuivapaino punnittiin lopuksi. Jokaiselta perhoslajilta laskettiin siiven pituuden, siiven alan, keskiruumiin painon ja munan tilavuuden keskiarvot. Näitä keskiarvoja käytettiin myöhemmin tilastollisissa analyyseissa.

## 6.2 Ekologiset muuttujat ja tilastolliset analyysit

Kirjallisuudesta kerättiin tieto aineistoon saatujen perhoslajien sukupolvien määrästä kesässä, elinympäristöistä, ravintospesifisyydestä, ravintokasvista, talvehtimisvaiheista, lentoajoista ja yleisyydestä. Perhosten sukupolvien määrän mukaan perhoset luokiteltiin kahteen luokkaan, niihin joilla on vain yksisukupolvi kesässä ja niihin, jotka joinakin kesinä tai joka kesä lentävät kahtena sukupolvena. Elinympäristöluokkia oli myös kaksi, puoliavoin ja avoin ympäristö. Perhoset luokiteltiin ravintospesifisyyden mukaan kahteen luokkaan, spesialisteihin ja generalisteihin. Spesialisteihin luokiteltiin sellaiset lajit, jotka toukkana syövät vain yhden lajin tai suvun kasveja Suomessa ja generalisteihin luokiteltiin kaikki

jäljellejäävät. Perhoset luokiteltiin myös kolmeen luokkaan sen mukaan, syökö perhoslaji toukkana ruoho- tai varpukasveja (luokka 1), puita tai pensaita (luokka 2) vai molempien edellä mainittujen luokkien kasveja (luokka 3). Talvehtimisvaiheiden luokkia olivat muna (luokka 1), pieni toukka (luokka 2), toukka (luokka 3) ja kotelo (luokka 4). Lentoajan huipun ajoittumisen mukaan perhoset luokiteltiin kahteen luokkaan, niihin joiden lentoajan huippu on alkukesästä (kesäkuussa) ja niihin joilla se on loppukesästä (heinäkuussa). Perhosten yleisyydessä puolestaan oli kolme luokkaa, jokseenkin yleinen, yleinen ja erittäin yleinen. Kaikki tiedot tilastoitiin Excel -taulukkoon. Tilastoiduista tiedoista tehtiin tilastoanalyysyjä, joilla tutkittiin miten hyvin eri muuttujat selittävät munien kokoa.

Aluksi tutkittiin naaraan koon vaikutusta munien kokoon. Tämän jälkeen tutkittiin, korreloiko jäljelle jäävä vaihtelu joidenkin ekologisten muuttujien kanssa. Tutkittavat muuttujat muutettiin logaritmiseen muotoon ennen analyysyjä. Ensin testattiin munien koon (tilavuuden) riippuvuutta siiven pituudesta, siiven pinta-alasta ja keskiruumiin kuivapainosta lineaarisen regression avulla. Tämän jälkeen aineistosta poistettiin päiväaktiiviset yöperhoset ja tehtiin lineaarinen regressio pelkällä päiväperhosaineistolla. Kaikki edellä mainitut testit tehtiin SPSS Statistics 17.0 -tietokoneohjelmalla. Seuraavaksi selvitettiin perhosen sukulaisuussuhteiden vaikutusta munan kokoon Moran's I -korrelaatiokertoimella R-ohjelmalla. Siinä aluksi verrattiin munan kokoa suoraan sukulaisuussuhteisiin, sitten munan suhteellista kokoa eli munan ja siiven pituuden lineaarisen regressiosuoran residuaaleja verrattiin sukulaisuussuhteisiin. Ekologisten muuttujien vaikutusta suhteelliseen munan kokoon testattiin usean selittävän muuttujan ANOVAlla SPSS -ohjelmalla.

## 7 TULOKSET

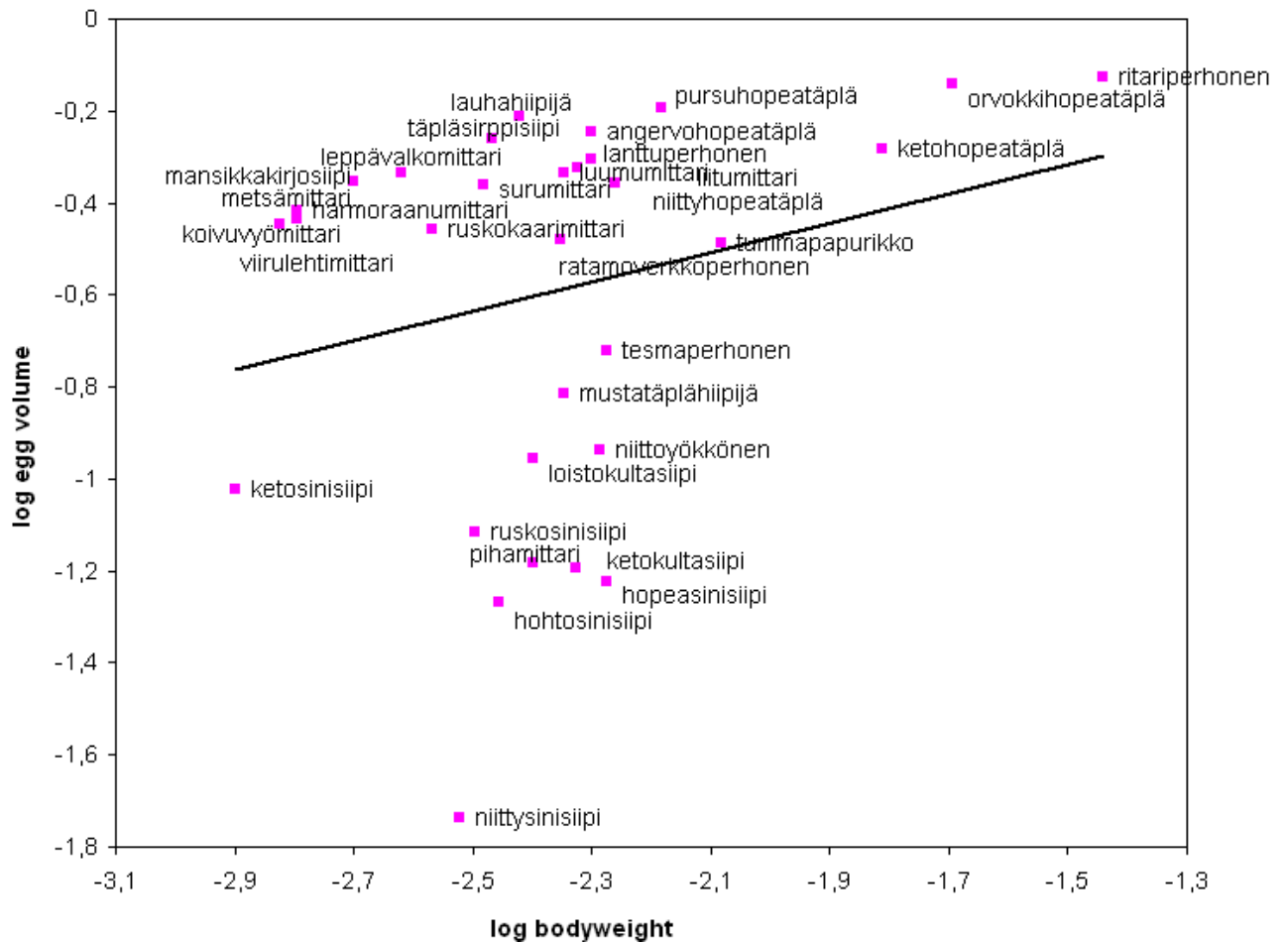
### 7.1 Munan koon suhde naaraan kokoon

Siiven pituuden ja munien koon välillä oli tilastollisesti lähes merkitsevä positiivinen suhde [ $\log(\text{eggvolume}) = -1,917 + 1,054 \times \log(\text{winglength})$ ]; ( $p = 0.052$ ,  $F = 4.096$ ,  $df = 31$ ). Munien koon arvojen suhde siiven pinta-alaan ei noudattanut merkitsevästi lineaarista regressiosuoraa [ $\log(\text{eggvolume}) = -0,632 + 0,432 \times \log(\text{wingarea})$ ]; ( $p = 0.114$ ,  $F = 2.652$ ,  $df = 31$ ). Munien koon suhde keskiruumiin painoon ei myöskään noudattanut lineaarista regressiosuoraa [ $\log(\text{eggvolume}) = 0,164 + 0,32 \times \log(\text{bodyweight})$ ]; ( $p = 0.176$ ,  $F = 1.919$ ,  $df = 31$ ). Residuaalit olivat siis suurimpia munien koon ja keskiruumiin painon suhteessa. Erityisesti munien koon ja keskiruumiin kuivapainon suhdetta kuvaavassa kuvassa omaksi ryhmäksi

erottuivat mittarit (Geometridae), eli niiden arvot olivat lähellä toisiaan (Kuva 1). Myös muissa kuvissa (munien koon suhde siiven pituuteen ja munien koon suhde siiven pinta-alaan) mittareiden arvot olivat melko lähellä toisiaan.

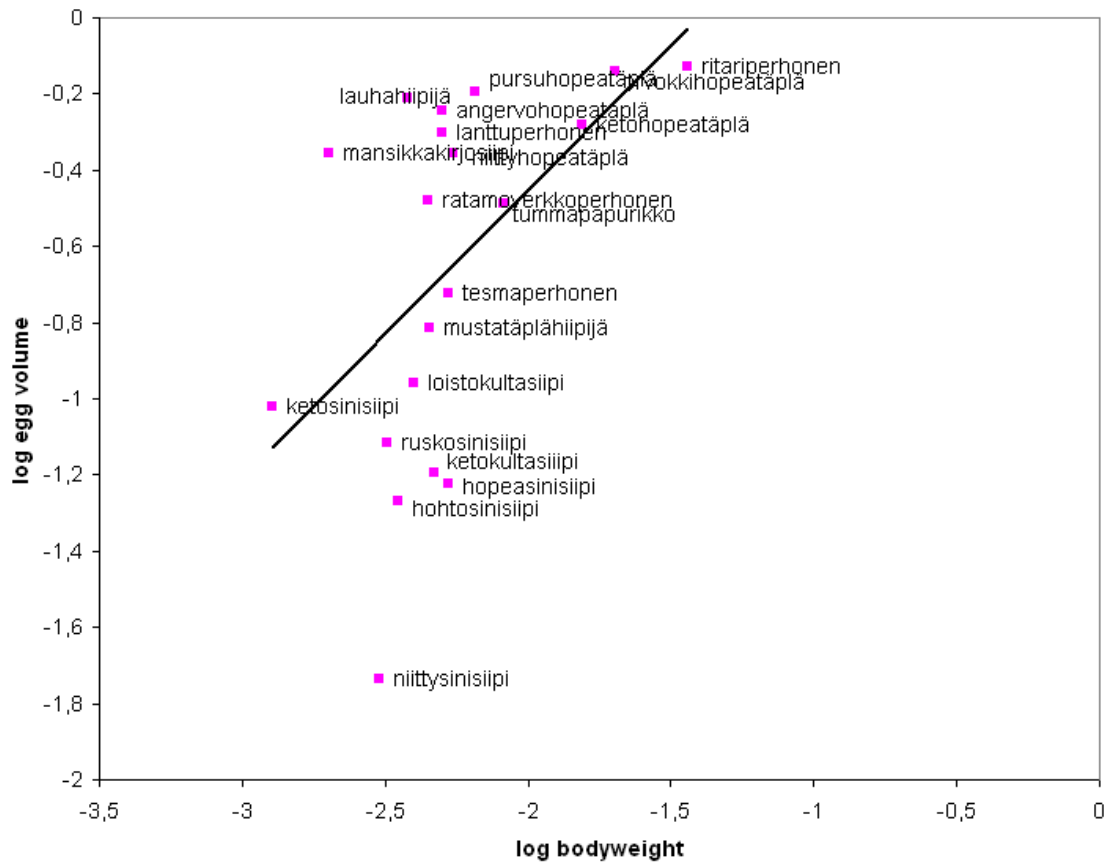
Kun aineistosta poistettiin Geometridae, Drepanidae ja Noctuidae heimojen edustajat ja aineistoon jätettiin vain varsinaiset päiväperhoset, saatiin paremmin lineaarista regressiosuoraa noudattavia arvoja (Kuva 2). Siiven pituus ja munan koko noudattivat lineaarista regressiosuoraa tilastollisesti merkitsevästi [ $\log(\text{eggvolume}) = -2.705 + 1.591 \times \log(\text{winglength})$ ]; ( $p = 0.023$ ,  $F = 6.156$ ,  $df = 19$ ). Siiven pinta-ala ja munan koko noudattivat lineaarista regressiosuoraa myös tilastollisesti merkitsevästi [ $\log(\text{eggvolume}) = -0.769 + 0.711 \times \log(\text{wingarea})$ ]; ( $p = 0.049$ ,  $F = 4.447$ ,  $df = 19$ ). Ja aiemmista tuloksista poiketen keskiruumiin painon ja munien koon suhde noudatti parhaiten lineaarista regressiosuoraa [ $\log(\text{eggvolume}) = 1.056 + 0.754 \times \log(\text{bodyweight})$ ]; ( $p = 0.017$ ,  $F = 6.856$ ,  $df = 19$ ).

Pelkkien yöperhosten munien koon suhteet keskiruumiin painoon eivät noudattaneet tilastollisesti merkitsevästi lineaarista regressiosuoraa [ $\log(\text{eggvolume}) = -1.612 + (-0.437) \times \log(\text{bodyweight})$ ]; ( $p = 0.307$ ,  $F = 1.157$ ,  $df = 11$ ). Tosin niittoyökkönen ja pihamittari saivat melko poikkeavia arvoja (Kuva 3), joten ilman näitä kahta lajia yöperhosten arvot noudattaisivat paljon paremmin lineaarista regressiosuoraa ( $p = 0.018$ ,  $F = 8.730$ ,  $df = 9$ ).

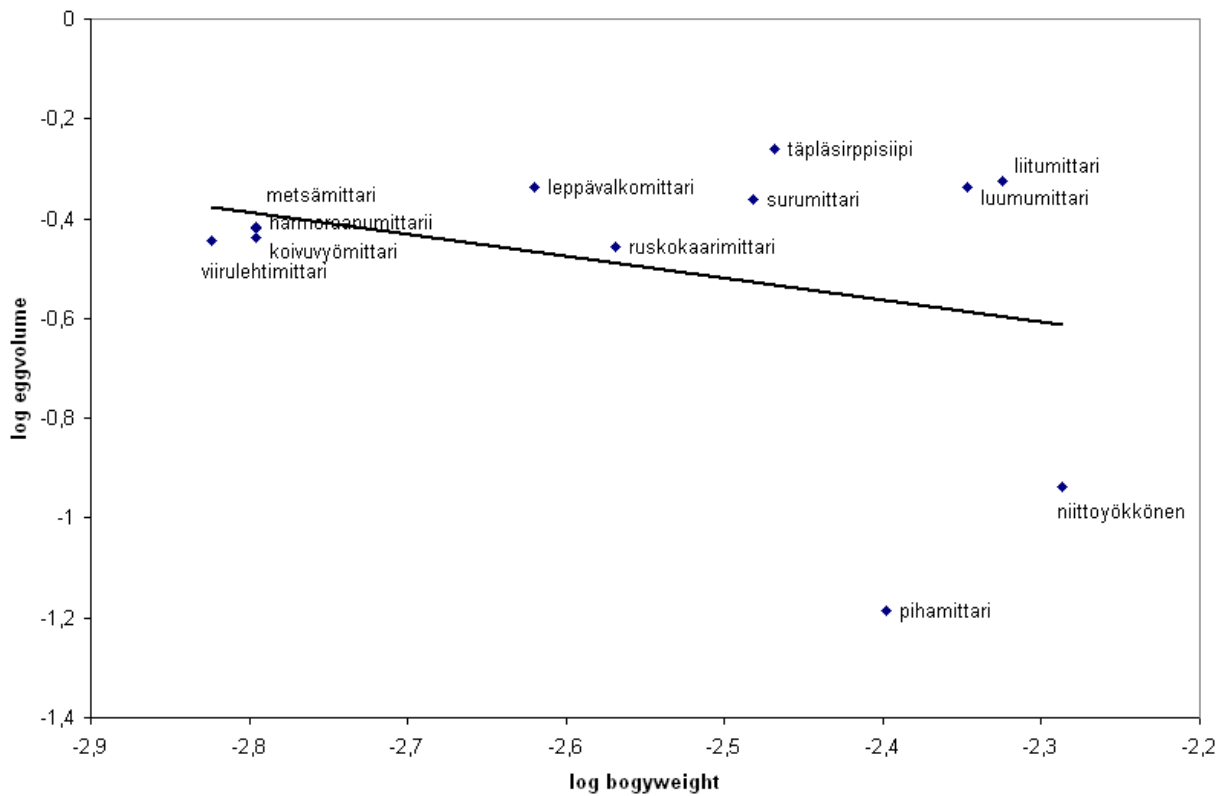


Kuva 1. Munien koon suhde keskiruumiin kuivapainoon. Vaaka-akselilla keskiruumiin kuivapaino, pystyakselilla munan tilavuus. Molempien akseleiden arvoille on tehty log-muunnokset. Melkein kaikkien Geometridae-heimon lajien arvot ovat lähellä toisiaan.





Kuva 2. Päiväperhosten munien koon suhde keskiruumiin kuivapainoon.

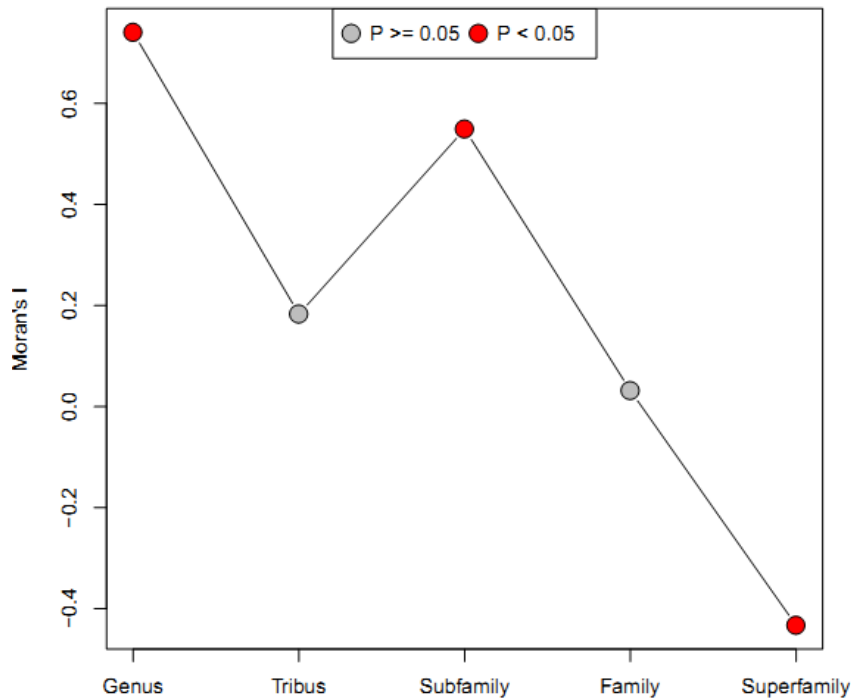


Kuva 3. Yöperhosten munien koon suhde keskiruumiin kuivapainoon.

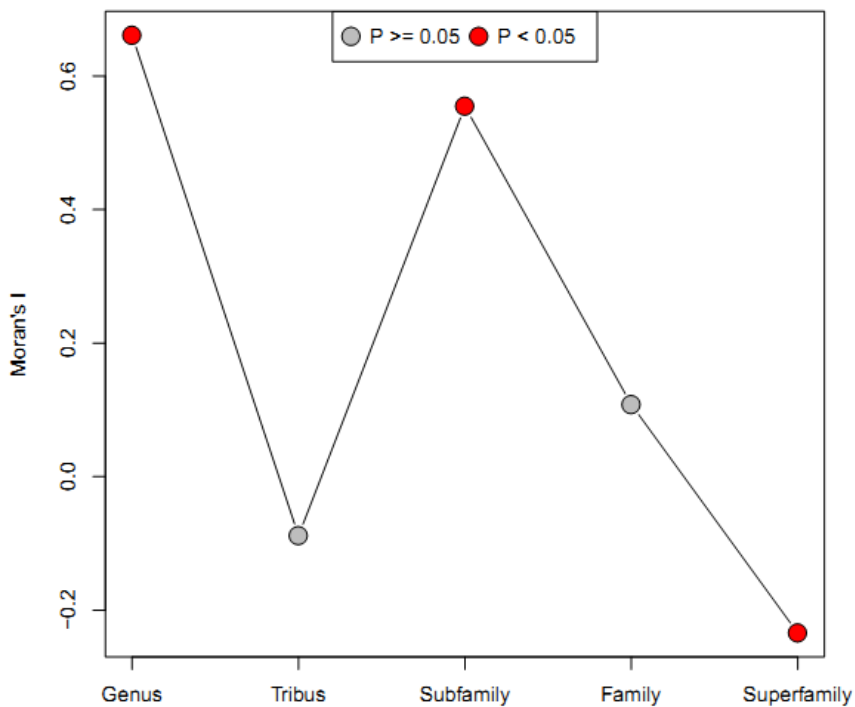
## 7.2 Sukulaisuuden vaikutus munan kokoon

Munan koko vaihteli lajien välillä melko paljon [keskiarvo (ka) = 0.346 mm<sup>3</sup>, keskivirhe (SE) = 0.038, keskihajonta = 0.216] (Taulukko 1). Tilavuudeltaan suurimmat munat olivat ritariperhosella (0.75 mm<sup>3</sup>) ja orvokkiohopeatäplällä (*Argynnis aglaja*; 0.72 mm<sup>3</sup>). Nämä lajit olivat suurimpien lajien joukossa tässä tutkimuksessa. Pienimmät munat puolestaan olivat niittysinisiivellä (*Plebeius semiargus*; 0.018 mm<sup>3</sup>) ja toiseksi pienimmät hohtosinisiivellä (*Plebeius icarus*; 0.054 mm<sup>3</sup>). Ritariperhosen munat olivat pallon muotoisia, orvokkiohopeatäplällä puolestaan ellipsin muotoisia. Kaikilla sinisiivillä munat olivat diskuksen muotoisia. Monilla läheistä sukua toisilleen olevilla lajeilla oli samanmuotoiset munat.

Kun fylogeneettistä autokorrelaatiota (Moran's I) eli suvun (Genus), tribuksen, alaheimon (Subfamily), heimon (Family) ja yläheimon (Superfamily) vaikutusta munan kokoon testattiin koko aineistolla (n = 32), huomattiin, että suku (p = 0.020), alaheimo (p = 0.009) ja yläheimo (p < 0.001) selittivät merkitsevästi munan kokoa (Kuva 4). Tilastollisen analyysin suorittamisessa käytettiin R ohjelman (R Development Core Team 2008) versio 2.12.0 pakettia 'ape' (Paradis 2012). Kun taas testattiin munan suhteellisen koon, eli munan koon ja siiven pituuden muodostaman lineaarisen regressiosuoran residuaalien, suhdetta samoihin sukulaisuustekijöihin, havaittiin suvun (p = 0.036), alaheimon (p = 0.008) ja yläheimon (p = 0.009) tilastollinen merkitsevyys (Kuva 5). Eli saman suvun perhosilla munien suhteellinen koko on samankaltainen, samaan alaheimoon kuuluvilla perhosilla munien suhteellinen koko on samankaltainen ja samaan yläheimoon kuuluvilla perhosilla munien suhteellinen koko on samankaltainen. Suku, alaheimo ja yläheimo (Kuva 6) näyttäisivät siis vaikuttavan munien suhteelliseen kokoon tilastollisesti merkitsevästi.

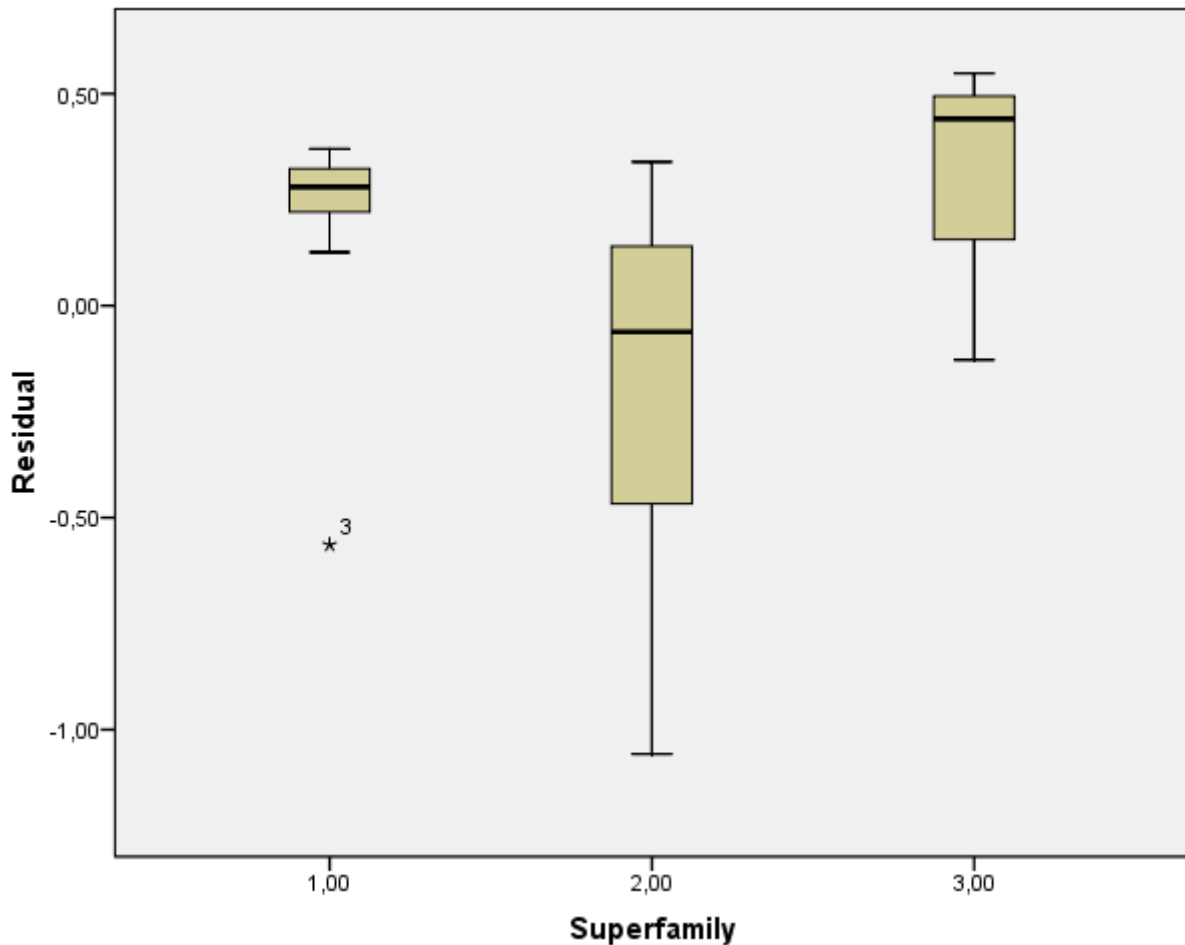


Kuva 4. Vaaka-asteikolla on perhoslajien taksonomiset tasot. Pystyasteikolla se, kuinka merkittävästi sukulaisuus korreloi munan koon kanssa Moran's I –korrelaatiokertoimen mukaan. Punaiset pallot tarkoittavat, että sukulaisuussuhde (esim. alaheimo) korreloi tilastollisesti merkitsevästi munan koon kanssa. Harmaat pallot tarkoittavat, että sukulaisuussuhde (esim. tribus) ei korreloi merkitsevästi munan koon kanssa.



Kuva 5. Vaaka-asteikolla on perhoslajien taksonomiset tasot. Pystyasteikolla se, kuinka merkittävästi sukulaisuus korreloi suhteellisen munan koon kanssa Moran's I –korrelaatiokertoimen mukaan. Punaiset pallot tarkoittavat, että sukulaisuussuhde korreloi

tilastollisesti merkitsevästi suhteellisen munan koon kanssa. Harmaat pallot tarkoittavat, että sukulaisuussuhde ei korreloi merkitsevästi suhteellisen munan koon kanssa.



Kuva 6. Yläheimon (superfamily) vaikutus suhteelliseen munan kokoon. Suhteellista munan kokoa tässä ilmentävät munan koon ja siiven pituuden lineaarisen regressiosuoran residuaaliarvot. Yläheimo no. 1 = Geometroidea, no. 2 = Papilionoidea, no. 3 = Hesperioidea. (Yläheimojen Drepanoidea ja Noctuoidea edustajia oli vain yksi molempia, joten ne jätettiin pois tästä kuvasta.)

### 7.3 Ekologisten muuttujien vaikutus munan kokoon

Ekologisten muuttujien vaikutusta suhteelliseen munan kokoon testattiin usean selittävän muuttujan ANOVAlla. Munien koon keskiarvo ei eronnut yhden (luokka 1) tai useita (luokka 2) sukupolvia muodostavien lajien välillä [luokan 1 ka = 0.005, SE = 0.084; luokan 2 ka = -0.005, SE = 0.111;  $p = 0.319$ ]. Tässä käytetty munan koko tarkoittaa munien tilavuuden ja siiven pituuden muodostaman lineaarisen regressiosuoran residuaaliarvoja. Eli yhtenä sukupolvena lentävien lajien munan koko ei eronnut merkittävästi kahtena sukupolvena lentävien lajien munan koosta. Myökään sillä oliko perhoslajin toukka generalisti (luokka 1) vai spesialisti (luokka 2) ei ollut merkitystä munan kokoon [luokan 1 ka = -0.015, SE = 0.082;

luokan 2 ka = -0.024, SE = 0.130; p = 0.388]. Ravintokasvin rakenne ei vaikuttanut munan kokoon (p = 0.152). Ravintokasvin rakenne oli luokiteltu kolmeen eri luokkaan, luokka 1 ruoho- ja varpukasvit (ka = -0.132, SE = 0.020), luokka 2 puut ja pensaat (ka = 0.230, SE = 0.061), luokka 3 sisälsi molempien edellisten luokkien kasvit (ka = 0.276, SE = 0.051), eli luokan 3 kasveja syövät perhostoukat olivat siis lähes kaikkiruokaisia.

Lentokauden huipulla ei myöskään ollut vaikutusta munan kokoon [luokka 1 alkukesä, ka = 0.076, SE = 0.097; luokka 2 loppukesä ka = -0.076, SE = 0.096; p = 0.719]. Lajin yleisyydelläkään ei ollut vaikutusta munan kokoon [luokka 1 jokseenkin yleinen, ka = 0.001, SE = 0.103; luokka 2 yleinen, ka = 0.057, SE = 0.139; luokka 3 erittäin yleinen, ka = -0.069, SE = 0.120; p = 0.788]. Edes elinympäristötyyppi ei vaikuttanut munan kokoon (p = 0.846). Elinympäristötyypin luokat olivat puoliavoin maasto (luokka 1; ka = 0.015, SE = 0.119) ja avoin maasto (luokka 2; ka = -0.010, SE = 0.085). Talvehtimisvaihe ei vaikuttanut tilastollisesti merkitsevästi munan kokoon (luokka 1, muna, ka = -0.005, SE = 0.277; luokka 2, pieni toukka, ka = -0.258, SE = 0.401; luokka 3, toukka, ka = -0.019, SE = 0.112; luokka 4, kotelo, ka = 0.226, SE = 0.058; p = 0.498), mutta kun talvehtimisasteita yhdisteltiin niin, että saatiin kaksi luokkaa, tuli talvehtimisasteesta tilastollisesti merkitsevä munan kokoon vaikuttava tekijä (p = 0.015). Nämä kaksi luokkaa olivat munana ja toukkana talvehtivat perhoset (luokka 1, ka = -0.118, SE = 0.090) ja kotelona talvehtivat perhoset (luokka 2, ka = 0.226, SE = 0.058). Aikuisena talvehtivia perhoslajeja ei tutkimuksessa ollut lainkaan. On hieman yllättävää, ettei mikään muu edellä mainituista tekijöistä vaikuttanut merkitsevästi munan kokoon, mutta se voi johtua aineiston pienestä koosta. Myöskään poistamalla aineistosta heimojen Geometridae, Drepanidae ja Noctuidae edustajat ei saatu tilastollisesti merkitseviä tuloksia.

Taulukko 1. Yhteenveto tutkittujen lajien mitoista. Ensimmäisessä sarakkeessa vasemmalla perhoslajin tieteellinen nimi, toisessa munan tilavuus (mm<sup>3</sup>), kolmannessa siiven pituus (mm), seuraavassa siiven pinta-ala (mm<sup>2</sup>) ja viimeisessä keskiruumiin kuivapaino (mg).

Tieteellinen nimi	Muna	Siiven		Keskir.
		Siiven p.	ala	
<i>Ematurga atomaria</i>	0,383	13,5	0,68	1,6
<i>Drepana falcataria</i>	0,550	20,0	1,31	3,4
<i>Angerona prunaria</i>	0,461	24,0	2,18	4,5
<i>Scotopteryx chenopodiata</i>	0,065	17,0	1,11	4,0
<i>Scopula immorata</i>	0,358	13,3	0,58	1,5
<i>Siona lineata</i>	0,473	19,7	1,43	4,7
<i>Spargania luctuata</i>	0,434	14,8	0,90	3,3
<i>Cyclophora albipunctata</i>	0,366	14,0	0,65	1,6
<i>Cabera pusaria</i>	0,461	15,0	0,95	2,4
<i>Epirrhoe alternata</i>	0,381	11,8	0,51	1,6
<i>Macaria notata</i>	0,350	15,0	0,80	2,7
<i>Euclidia glyphica</i>	0,115	14,3	0,76	5,2
<i>Pieris napi</i>	0,497	25,0	2,44	5,0
<i>Pararge maera</i>	0,326	26,0	2,80	8,3
<i>Melitaea athalia</i>	0,332	20,0	1,54	4,5
<i>Aphantopus hyperantus</i>	0,190	22,0	1,89	5,3
<i>Papilio machaon</i>	0,746	48,0	7,65	36,3
<i>Pyrgus malvae</i>	0,443	11,6	0,46	2,0
<i>Thymelicus lineola</i>	0,613	12,5	0,57	3,8
<i>Carterocephalus silvicola</i>	0,154	14,8	0,70	4,5
<i>Brenthis ino</i>	0,568	21,0	1,67	5,0
<i>Boloria selene</i>	0,440	20,0	1,45	5,5
<i>Argynnis adippe</i>	0,524	29,0	3,12	15,4
<i>Argynnis aglaja</i>	0,722	29,0	3,15	20,3
<i>Boloria euphrosyne</i>	0,638	20,5	1,57	6,6
<i>Plebeius idas</i>	0,095	12,3	0,62	1,3
<i>Plebeius amandus</i>	0,060	18,0	1,22	5,3
<i>Plebeius icarus</i>	0,054	15,7	0,99	3,5
<i>Plebeius eumedon</i>	0,077	16,0	0,93	3,2
<i>Plebeius semiargus</i>	0,018	15,0	0,95	3,0
<i>Lycaena hippothoe</i>	0,064	17,0	1,32	4,7
<i>Lycaena virgaurea</i>	0,110	16,0	1,14	4,0

## 8 TULOSTEN TARKASTELU

Perhosen sukulaisuus ja talvehtimisvaihe (kun vain kaksi luokkaa) osoittautuivat tilastollisesti merkitseväksi munan kokoon vaikuttavaksi tekijäksi. Muut hypoteesit eivät osoittautuneet tosiksi. Naaraan koko, ravintospesifisyys, ravintokasvin rakenne, lentoaika, yleisyys, sukupolvien määrä kesässä tai elinympäristö eivät siis vaikuttaneet munan kokoon tilastollisesti merkitsevästi.

Perhosen taksonominen ryhmä vaikutti munan kokoon tilastollisesti merkitsevästi, eli hypoteesi, että sukulaisuus vaikuttaa munan kokoon, oli tosi. Tämä poikkeaa aiemmista

mittareilla (Geometridae) tehdyistä tutkimuksista, joissa fylogeniikka vaikutti hyvin vähän munan kokoon (Davis et al. 2012). Suku, alaheimo ja yläheimo selittivät tilastollisesti merkittävästi niin suoranaista munan kokoa kuin suhteellista munien kokoa. Se miksi lähisukuisilla lajeilla on samankaltainen munan koko, johtuu todennäköisesti siitä, että lähisukuiset lajit ovat lajiutuneet vähemmän aikaa sitten kuin kaukaisempaa sukua olevat ja siksi niiden geenitkin ovat samankaltaisempia. Lähisukuiset lajit saattavat myös elää tai ainakin munia melko samanlaisissa olosuhteissa, jolloin munan kokoon vaikuttavat ympäristötekijätkin ovat samat. Lähisukuisten lajien ekologiset lokerot ovat siis samankaltaisempia kuin kaukaisempaa sukua olevien. Koska munan kokoon vaikuttavat sekä geenit, että ympäristötekijät, näiden molempien ollessa samankaltaiset eri lajeilla, myös munan koko on samankaltainen.

Suvun ja alaheimon merkittävyys munien kokoon vaikuttavana tekijänä ei tullut yllätyksenä, sillä sen näki jo perhosten takaruumiita aukaistessa, kuinka samannäköisiä ja -kokoisia lähisukuisten perhosten munat olivat. Esimerkiksi eri sinisiipilajien munat olivat lähestulkoon identtisiä keskenään. Munien väritys saattoi kuitenkin vaihdella lajien välillä tai jopa sisällä esimerkiksi keltaisesta tummanvihreään. En tiedä onko tätä munien väri vaihtelua tutkittu, mutta olisi mielenkiintoista tietää mistä moinen johtuu. Ehkä syynä voisi olla naaraan toukka- tai aikuisvaiheen ravinto tai munien ravintosisältö.

Talvehtimisvaihe oli tilastollisesti merkittävä munan kokoon vaikuttava tekijä, kun talvehtimisvaiheet oli jaettu kahteen luokkaan, munana ja toukkana talvehtiviin (luokka 1), sekä kotelona talvehtiviin (luokka 2). Tämä poikkeaa aiemmasta tutkimuksesta, jossa perhosen talvehtimisvaihe ei vaikuttanut munan kokoon (García-Barros & Munguira 1997).

Se, miksi kirjallisuudesta saaduista ekologisista tekijöistä vain sukulaisuussuhde ja talvehtimisvaihe (kaksi luokkaa) olivat tilastollisesti merkittäviä munan kokoon vaikuttavia tekijöitä, saattoi johtua monesta eri syystä. Aineiston pienuus oli yksi syy ja toinen oli se, että ekologisten muuttujien ryhmittely erilaisiin luokkiin oli vaikeaa ja hieman keinotekoisia jakoja oli pakko tehdä. Pienimmät luokat oli pakko yhdistää osaksi suurempaa, jotta tilastollisia menetelmiä pystyttiin käyttämään. Myöskään käytettyjen alkuperäisten lähteiden tiedot eivät olleet absoluuttisia totuuksia, eivätkä välttämättä ajan tasalla, sillä uutta tietoa perhosista tulee koko ajan ja esim. ilmastonmuutoksen myötä voi ilmetä lisää kahtena sukupolvena kesässä lentäviä lajeja.

Mikään emoperhosen kokoa ilmentävä muuttuja ei vaikuttanut tilastollisesti merkittävästi munan kokoon, vaikka siiven pituus lähentelikin tilastollisen merkittävyyden rajaa ( $p = 0.052$ ). Tämä poikkeaa aiemmista tutkimuksista, joissa on todettu suurten perhoslajien

munivan suurempia munia kuin pienten. Tällaisia tuloksia on saatu mm. paksupäillä, heinäperhosilla, päiväperhosilla ja mittareilla (García-Barros 1994; Nakasuji 1987; García-Barros & Munguira 1997; Davis et al. 2012). Se, että siiven pituus noudatti perhosen koon mitoista parhaiten munan koon suhteen kanssa lineaarista regressiosuoraa, ei ollut kovin yllättävää, sillä siiven pituus on melko paljon käytetty perhosen kokoa symboloiva muuttuja. Toisaalta olisin odottanut, että keskiruumiin kuivapaino ( $p = 0.176$ ) olisi ollut tilastollisesti merkittävämpi munan kokoon vaikuttava tekijä. Ilman yöperhosaineistoa tehdyt tilastolliset analyysit osoittivatkin keskiruumiin kuivapainon olevan tilastollisesti merkittävin munan kokoon vaikuttava perhosen kokoa ilmentävä muuttuja ja muutkin tekijät (siiven pituus ja siiven ala) olivat tilastollisesti merkitseviä. Ilman heimojen Geometridae, Drepanidae ja Noctuidae edustajia aineisto on kuitenkin varsin pieni, jonka vuoksi tulokset voivat vääristyä.

Hypoteesi, että suuret perhoslajit munivat suurempia munia kuin pienet, ei ole tosi koko aineistolla, mutta poistamalla aineistosta yöperhoset hypoteesi on tosi. Päiväperhosilla ja yöperhosilla munan koon suhde ruumiin kokoon on niin erilainen, että samaan aineistoon yhdistettynä munan koon ja ruumiin koon suhde ei ole enää merkitsevää. Uskon, että molemmat siiven pituus ja keskiruumiin kuivapaino selittävät munan kokoa jonkin verran, sillä on täysin järkeenkäyvää, että pieneen perhoseen ei mahdu kovin suuria munia. Koska suurien munien kuoriutumisosuus on yleensä korkeampi kuin pienten, on suurten perhosten tuottavampaa munia suuria munia.

Monet ekologiset muuttujat eivät vaikuttaneet munan kokoon tässä tutkimuksessa. Hypoteesi, jonka mukaan ravintogeneralistit munivat suurempia munia kuin ravintospesialistit, ei jäänyt tilastollisten analyysien jälkeen voimaan. Se, oliko perhonen toukkana generalisti vai spesialisti, ei siis vaikuttanut munan kokoon tilastollisesti merkitsevästi. Toukka-ajan ravinnon lajinsisäisistä ja lajienvälisistä vaikutuksista munan kokoon on tehty varsin vähän tutkimusta ja eri tutkimuksessa on keskitytty ravinnon eri ominaisuuksiin, joten tutkimusten välisiä vertailuja on vaikea tehdä. Myöskään ravintokasvin rakenne ei osoittautunut tilastollisesti merkitseväksi munan kokoon vaikuttavaksi tekijäksi, kuten joissakin aiemmissakin tutkimuksissa on todettu, mutta ei kaikissa (García-Barros & Munguira 1997; Nakasuji 1987). Yhtenä sukupolvena kesässä lentävät perhoset eivät munineet suurempia munia kuin useampana sukupolvena lentävät, vaikka aiemmissa tutkimuksissa tällaisia tuloksia oli saatu (García-Barros & Munguira 1997).

Osa aineistoon naaraina kerätyistä yksilöistä paljastui takaruumiin aukaisun yhteydessä koiriaiksi sellaisilla lajeilla, joilla naaraat ja koiraat ovat ulkoisesti samannäköisiä. Jotkin varmoina naaraina pitämäni pulleat nokkosperhoset olivatkin ylensyöneitä koiraita, jotka



hädin tuskin jaksoivat edes lentää. Näistä syistä johtuen keräämistäni 138 yksilöstä vain 55 kelpasi aineistoon. Monet perhoslajit tuottavat munia jatkuvasti, eli takaruumiissa on yhtä aikaa sekä kypsiä munia, että pienempiä kehitykseltään keskeneräisiä pehmeitä munia (Soler et al. 2010). Tällaisia keskeneräisiä munia löytyi takaruumiiden avauksissa, mutta niitä ei otettu mukaan tähän tutkimukseen, vaan ainoastaan kypsiä kovakuorisista munia. Parhaimmaksi etanolissa pito ajaksi ilmeni 2 - 4 tuntia tähän tarkoitukseen, koska lyhemässä ajassa munat eivät ehtineet kovettua tarpeeksi mittaamista varten. Huomattavasti pitemmän aikaa (yön yli) etanolissa pidettynä koko takaruumis kovettui tiiviiksi massaksi, josta oli miltei mahdotonta saada munia erilleen.

Munien tilavuuksien laskemiseen käytettiin erilaisia kaavoja riippuen munan muodosta. Pallon ja diskuksen muotoisten munien tilavuus oli paljon pienempi kuin ellipsin muotoisilla munilla ja tämä sai minut hieman epäilemään kaavojen oikeellisuutta, mutta koska sain samanlaisia tuloksia muita kaavoja testaamalla, täytyi minun uskoa, ettei kaavoissa ollut virhettä. Joidenkin perhossukujen munien koko poikkesi huomattavasti aiemmassa tutkimuksessa (García-Barros 2000) saaduista tuloksista, mutta tämä johtunee siitä, että tuossa tutkimuksessa käytettiin vain yhtä munan tilavuuden kaavaa (ellipsi), olipa muna sitten minkä muotoinen tahansa. Itse käytin eri kaavoja sen mukaan minkä muotoinen muna oli.

Lajien jaottelu generalisteihin ja spesialisteihin oli ongelmallista, sillä joidenkin lajien kohdalla toukkien ravintokasveista ei tiedetä juuri mitään tai sitten tiedetään, että laji syö ulkomailla monien eri kasviheimojen lajeja, mutta Suomessa sen ei tiedetä syövän kuin yhden kasviheimon kasveja. Tässä törmätään siihen ongelmaan, että laji on ulkomailla generalisti, mutta Suomessa spesialisti. Herää epäily, johtuuko tällainen tulos puutteellisesta tutkimuksesta vai aiheuttaako Suomen olosuhteet ja erot ulkomaisen ja suomalaisen kasvilajiston välillä todella tällaisen vaihtelun lajin ravintokasveissa.

Kuten monissa tutkimuksissa on todettu, munan koko ei kerro munan laadusta, eli siitä mitä muna sisältää. Munien koon lajienvälinen vertailu ei siis ole kaikissa tapauksissa kovin relevanttia. Munan kokoon ja sisältöön vaikuttavat monet tekijät, joista kaikkia ei välttämättä edes tunneta ja lajinsisäistäkin munan koon vaihtelua esiintyy. Kuitenkin esimerkiksi sukulaisuuden vaikutus munan kokoon on aivan selvä, sitä ei voi kieltää. Kaiken kaikkiaan munan kokoon vaikuttavat sekä geenit, että ekologiset muuttajat.

Laajemmalla pelkkiä todellisia päiväperhosia sisältävällä aineistolla olisi todennäköisesti saanut tilastollisesti merkitsevempiä tuloksia. Tiettyjä trendejä oli kuitenkin nähtävissä tälläkin aineistolla. Toisaalta mielenkiintoista oli huomata sekin, kuinka päivällä liikkuvien yöperhosten arvot poikkesivat todellisten päiväperhosten arvoista. Päiväperhosten ja

yöperhosten välillä on siis eroja siinä, minkä kokoisia munia ne tekevät ja kuinka paljon mikäkin tekijä munien kokoon vaikuttaa. Mittareihin kuuluvat perhoset poikkeavat jo ulkonäöltäänkin päiväperhosista, ne ovat sirorakenteisempia ja pienempiä. Toisaalta munien suhteellisen koon mittauksessa suljetaan pois emoperhosen koosta johtuva munankoko. Vaikka tässä tutkielmassa ei munien määrää tutkittukaan, luulisin että mittarit tuottavat paljon enemmän munia kuin päiväperhoset, tosin sitä ei tiedä moniko näistä hyvin pienistä munista selviytyy aikuiseksi perhoseksi asti.

Lisätutkimuksia aiheesta tarvittaisiin ja erityisesti lajienvälisiä vertailuja. Suomalaisten päiväperhosten munien kokoa ei ole juurikaan tutkittu, kuin ei myöskään lajikohtaista munien muotoa ja sitä mitkä lajit munivat yksitellen ja mitkä rykelminä. Myös se mille kasveille munat munitaan ja mitä kaikkia kasveja perhoset toukkana Suomessa syövät ovat melko vähän tutkittuja asioita. Samoin suomalaisten päiväperhosten geneettisiä sukulaisuussuhteita on melko vähän tutkittu. Olisi ollut mielenkiintoista laatia tutkimuksessa olleista lajeista fylogeneettinen puu, mutta valitettavasti kaikista lajeista ei ollut saatavilla fylogeneettistä taustatietoa.

Tutkimuksen yhdeksästä hypoteesista vain kaksi osoittautuivat todeksi, eli munien koko todellakin vaihtelee taksonomisten ryhmien välillä ja talvehtimisvaihe vaikuttaa munan kokoon. Se, etteivät muut seitsemän hypoteesia osoittautuneet tässä tutkimuksessa todeksi, ei tarkoita sitä, etteivät ne joissakin tapauksissa voisi pitää paikkaansa. Suuremmalla aineistolla olisi saattanut tulla erilaisia tuloksia. Tämän tutkimuksen tulokset ovat siis korkeintaan suuntaa-antavia ja lisätutkimuksia aiheesta kaivattaisiin.

## KIIITOKSET

Erityiskiitokset pro gradu tutkielmani ohjaajille Anu Valtoselle ja Heikki Roiniselle, jotka auttoivat kaikissa työvaiheissa. Lisäksi kiitos Tommi Nymanille, joka auttoi muutamissa käytännön asioissa. Kiitokset metsätieteiden tiedekunnalle pinta-alamittarin ja työtilojen lainaamisesta, sekä Maini Monoselle pinta-alamittarin käyttöön perehdyttämisestä.

Kiitokset vertaistuesta kaikille opiskelukavereilleni, myös jo alaa vaihtaneille! Erityiskiitokset Sanna Koskelalle, Tiina Nukariselle, Katja Naumaselle ja Taija Koposelle, jotka taistelivat kanssani samojen opiskeluasioiden parissa.

Kiitokset taustatukena toimineille vanhemmilleni ja siskoilleni Marjalle ja Merjalle. Kiitos myös rakkaalle Kimmolle kaikesta!

## LÄHDELUETTELO

- Barbosa, P. & Capinera, J.L. 1978: Population quality, dispersal and numerical change in the gypsu moth, *Lymantria dispar* (L.). – *Oecologia* 36: 203-209.
- Batáry, P., Örvössy, N., Kőrösi, Á. & Peregovits, L. 2008: Egg distribution of the southern festoon (*Zerynthia polyxena*) (Lepidoptera, Papilionidae). – *Acta zoologica academiae scientiarum Hungaricae* 54: 401-410.
- Bauerfeind, S. S. & Fischer, K. 2007: Maternal body size as an evolutionary constraint on egg size in a butterfly. – *Evolution* 61: 2374-2385.
- Bauerfeind, S.S., Fisher, K., Hartstein, S., Janowitz, S. & Martin-Creuzburg, D. 2007: Effects of adult nutrition on female reproduction in a fruit-feeding butterfly: The role of fruit decay and dietary lipids. – *Journal of insect physiology* 53: 964-973.
- Bauerfeind, S.S. & Fischer, K. 2008: Maternal body size as a morphological constraint on egg size and fecundity in butterflies. – *Basic and applied ecology* 9: 443-451.
- Begon, M; Colin, R; Townsend, J ja Harper J.L. 2006: Ecology: from individuals to ecosystems. – 738 s. Blacwell publishing. Singapore.
- Berger, D., Walters, R. & Gotthard, K. 2008: What limits insect fecundity? Body size- and temperature-dependent egg maturation and oviposition in a butterfly. – *Functional ecology* 22: 523-529.
- Blau, W.S. 1981: Life history variation in the black swallowtail butterfly.- *Oecologia* 48: 116-122.
- Bobo, K.S., Waltert, M., Fermon, H., Njokagbor, J. & Muhlenberg, M. 2006: From forest to farmland: butterfly diversity and habitat associations along a gradient of forest conversion in Southwestern Cameroon. – *Journal of insect conservation* 10: 29-42.
- Boggs, C.L. 1997: Dynamics of reproductive allocation from juvenile and adult feeding: radiotracer studies. – *Ecology* 78: 192-202.
- Brown, G.P. & Shine, R. 2009: Beyond size-number trade-offs: clutch size as a maternal effect. – *Philosophical transactions of the royal society B-biological sciences* 364: 1097-1106.
- Brown, K.S. & Freitas, A.V.L. 2000: Atlantic forest butterflies: Indicators for landscape conservation. – *Biotropica* 32: 934-956.
- Camargo, A., Sarroca, M. & Maneyro, R. 2008: Reproductive effort and the egg number vs. size trade-off in *Physalaemus* frogs (Anura: Leiuperidae). – *Acta oecologica* 34: 163-171.
- Charnov, E.L. & Ernest, S.K. 2006: The offspring-size/clutch-size trade-off in mammals. – *The American naturalist* 167: 578-582.
- Christian, A. & Garland, T., Jr. 1996: Scaling of limb proportions in monitor lizards (Squamata: Varanidae). – *Journal of herpetology* 30: 219-230.
- Clarke, S.A., Green, D.G., Joy, J., Wollen, K. & Butler, I. 2011: *Leptidea sinapis* (wood white butterfly) egg-laying habitat and adult dispersal studies in Herefordshire. – *Journal of insect conservation* 15: 23-35.
- Cook, P. A. & Wedell, N. 1996: Ejaculate dynamics in butterflies: a strategy for maximizing fertilization success? – *Proceedings of the royal society of London series B-biological sciences* 263: 1047-1051.
- Davis, R.B., Javoš, J., Pienaar, J., Öunap, E. & Tammaru, T. 2012: Disentangling determinants of egg size in the Geometridae (Lepidoptera) using an advanced phylogenetic comparative method. – *Journal of evolutionary biology* 25: 210-219.
- De Vries, H.H., Ens, S.H., de Graaf, G., Teunissen, L., van der Velde, R., Vogelaar, L., Winterink, A. & Visser, M.E. 2011: Synchronisation of egg hatching of brown hairstreak

- (*Thecla betulae*) and budburst of blackthorn (*Prunus spinosa*) in a warmer future. – Journal of insect conservation 15: 311-319.
- Delisle, J., Royer, L., Bernier-Cardou, M., Bauce, E. & Labrecque, A. 2009: The combined effect of photoperiod and temperature on egg dormancy in an island and a mainland population of the hemlock looper, *Lambdina fiscellaria*. – Entomologia experimentalis et applicata 133: 232-243.
- Doughty, P. 1996: Allometry of reproduction in two species of gekkonid lizards (*Gehyra*): effects of body size miniaturization on clutch and egg sizes. – Journal of zoology 240: 703-715.
- Duarte, C.M. & Alcaraz, M. 1989: To produce many small or few large eggs: a size-independent reproductive tactic of fish. Oecologia 80: 401-404.
- Dudycha, J.L. & Lynch, M. 2005: Conserved ontogeny and allometric scaling of resource acquisition and allocation in the Daphniidae. – Evolution 59: 565-576.
- Fening, K. O., Kioko, E. N., Mueke, J. M. & Raina, S. K. 2011: Oviposition preferences of the african wild silkmoth, *Gonometa postica* walker (Lepidoptera: Lasiocampidae) on different substrates. – Journal of insect behaviour 24: 1-10.
- Fischer, K. & Fiedler, K. 2001: Egg weight variation in the butterfly *Lycaena hippothoe*: more small or fewer large eggs? – Population ecology 43: 105-109.
- Fischer, K., Zwaan, B.J. & Brakefield, P.M. 2002: How does egg size relate to body size in butterflies? – Oecologia 131: 375-379.
- Fischer, K., Brakefield, P.M. & Zwaan, B.J. 2003a: Plasticity in butterfly egg size: why larger offspring at lower temperatures? – Ecology 84: 3138-3147.
- Fischer, K., Bot, A.N.M., Brakefield, P.M. & Zwaan, B.J. 2003b: Fitness consequences of temperature-mediated egg size plasticity in a butterfly. – Functional ecology 17: 803-810.
- Fischer, K., Bot, A.N.M., Zwaan, B.J. & Brakefield, P.M. 2004: Genetic and environmental sources of egg size variation in the butterfly *Bicyclus anynana*. – Heredity 92: 163-169.
- Fischer, K., O'Brien, D.M. & Boggs, C.L. 2004a: Allocation of larval and adult resources to reproduction in fruit-feeding butterfly. – Functional ecology 18: 656-663.
- Fischer, K., Bauerfeind, 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.
- Fischer, K., Zimmer, K. & Wedell, N. 2009: Correlated responses to selection on female egg size in male reproductive traits in a butterfly. – Evolutionary ecology 23: 389-402.
- Fujita, K., Inoue, M., Watanabe, M., Islam, A.T.M.F., Shahjahan, R.M., Endo, K. & Yamanaka, A. 2009: Photoperiodic regulation activity in summer- and autumn-morph butterflies of *Polygonia c-aureum* L. – Zoological studies 48: 291-297.
- García-Barros, E. 1994: Egg size variation in european satyrine butterflies (Nymphalidae, Satyrinae). – Biological journal of the linnean society 51: 309-324.
- García-Barros, E. 2000: Body size, egg size, and their interspecific relationships with ecological and life history traits in butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperioidea). – Biological journal of the linnean society 70: 251-284.
- García-Barros, E. & Munguira, M.L. 1997: Uncertain branch lengths, taxonomic sampling error, and the egg to body size allometry in temperate butterflies (Lepidoptera). – Biological journal of the linnean society 61: 201-221.
- Geister, T.L., Lorenz, M.W., Hoffman, K.H. & Fischer, K. 2008a: Adult nutrition and butterfly fitness: effects of diet quality on reproductive output, egg composition, and egg hatching success. – Frontiers in zoology 5:10.
- Geister, T.L., Lorenz, M.W., Meyering-Vos, M., Hoffman, K.H. & Fischer, K. 2008: Effects of temperature on reproductive output, egg provisioning, juvenile hormone and vitellogenin titres in the butterfly *Bicyclus anynana*. – Journal of insect physiology 54: 1253-1260.

- Gemmill, A.W., Skorping, A. & Read, A.F. 1999: Optimal timing of first reproduction in parasitic nematodes. – *Journal of evolutionary biology* 12: 1148-1156.
- Gibbs, M., Van Dyck, H. & Karlsson, B. 2010: Reproductive plasticity, ovarian dynamics and maternal effects in response to temperature and flight in *Pararge aegeria*. – *Journal of insect physiology* 56: 1275-1283.
- Gotthard, K., Berger, D. & Walters, R. 2007: What keeps insects small? Time limitation during oviposition reduces the fecundity benefit of female size in a butterfly. – *The American naturalist* 169: 768-779.
- Hanski, I. & Mononen, T. 2011: Eco-evolutionary dynamics of dispersal in spatially heterogeneous environments. – *Ecology letters* 14: 1025-1034.
- Hayssen, V. 2008: Reproductive effort in squirrels: ecological, phylogenetic, allometric, and latitudinal patterns. – *Journal of mammalogy* 89: 582-606.
- Hendriks, A.J. & Mulder, C. 2008: Scaling of offspring number and mass to plant and animal size: model and meta-analysis. – *Oecologia* 155: 705-716.
- Hill, C.J. & Pierce, N.E. 1989: The effect of adult diet on the biology of butterflies. – *Oecologia* 81: 249-257.
- Hill, C.J. 1989: The effect of adult diet on the biology of butterflies. – *Oecologia* 81: 258-266.
- Huang, S-L., Ni, I-H. & Chou, L-S. 2008: Correlations in cetacean life history traits. – *The raffles bulletin of zoology, supplement no. 19*: 285-292.
- Kamler, E. 1992: Early life history of fish. Chapman & Hall. London.
- Karl, I., Lorenz, M.W. & Fischer K. 2007: Energetics of reproduction: consequences of divergent selection on egg size, food limitation, and female age for egg composition and reproductive effort in a butterfly. – *Biological Journal of the Linnean society* 91:403-418.
- Karlsson, B. & Johansson, A. 2008: Seasonal polyphenism and developmental trade-offs between flight ability and egg laying in a pierid butterfly. – *Proceedings of the royal society of London series B-biological sciences* 275: 2131-2136.
- Landman, W. 1999: Butterfly encyclopaedia. – 272 s. Rebo production ltd. The Netherlands.
- Mann, R.H.K. & Mills, C.A. 1985: Variations in the sizes of gonads, eggs and larvae of the dace, *Leuciscus leuciscus*. *Environmental biology of fishes* 13: 277-287.
- Marttila, O., Haahtela, T., Aarnio, H. & Ojalainen P. 1990: Suomen päiväperhoset. – 362 s. Kirjayhtymä Helsinki. Rauma.
- Mevi-Schütz, J. & Erhardt, A. 2003: Effects of nectar amino acids on fecundity of the wall brown butterfly (*Lasiommata megera* L.). – *Basic applied ecology* 4: 413-421.
- Mevi-Schütz, J. & Erhardt, A. 2004: Mating frequency influences nectar amino acid preference of *Pieris napi*. – *Proceedings of the royal society of London series B-biological sciences* 271: 153-158.
- Mevi-Schütz, J. & Erhardt, A. 2005: Amino acids in nectar enhance butterfly fecundity: a long-awaited link. – *The American naturalist* 165: 411-419.
- Mikkola, K. & Jalas, I. 1979: Suomen perhoset: Yökköset 2. – 304 s. Otava. Keuruu. s.226-227.
- Mikkola, K., Jalas, I. & Peltonen, O. 1985: Suomen perhoset: Mittarit 1. – 260 s. Tampereen Kirjapaino Oy Tamprint. Tampere.
- Mikkola, K., Jalas, I. & Peltonen, O. 1989: Suomen perhoset: Mittarit 2. – 280 s. Hangon Kirjapaino. Hanko.
- Mutanen, M. 2006: Genital variation in moths – evolutionary and systematic perspectives. *Acta universitatis Ouluensis, a scientiae rerum naturalium* 459. - 50s. Oulu university press. Oulu.
- Nakasuji, F. 1987: Egg size of skippers (Lepidoptera: Hesperidae) in relation to their host specificity and to leaf toughness of host plants. – *Ecological research* 2: 175-183.

- O'Brien, D.M., Boggs, C.L. & Fogel, M.L. 2003: Pollen feeding in the butterfly *Heliconius charitonia*: isotopic evidence for essential amino acid transfer from pollen to eggs. – Proceedings of the royal society of London series B-biological sciences 270: 2631-2636.
- Oberhauser, K.S. 1997: Fecundity, lifespan and egg mass in butterflies: effects of male-derived nutrients and female size. – Functional ecology 11: 166-175.
- Olofsson, H., Ripa, J. & Jonzén, N. 2009: Bet-hedging as an evolutionary game: the trade-off between egg size and number. – Proceedings of the royal society of London series B-biological sciences 276: 2963-2969.
- Paradis E 2012. Package 'ape'. <http://cran.r-project.org/web/packages/ape/ape.pdf> (Luettu18.3.1012)
- Park, Y.I., Ramaswamy, S.B. & Srinivasan, A. 1998: Spermatophore formation and regulation of egg maturation and oviposition in female *Heliothis virescens* by the male. – Journal of insect physiology 44: 903-908.
- R Development Core Team (2008) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Rocheftort, S., Berthiaume, R., Hébert, C., Charest, M. & Baucé, É. 2011: Effect of temperature and host tree on cold hardiness of hemlock looper eggs along a latitudinal gradient. – Journal of insect physiology 57: 751-759.
- Saastamoinen, M. 2007: Life-history, genotypic, and environmental correlates of clutch size in the Glanville fritillary butterfly. – Ecological entomology 32: 235-242.
- Savage, V.M., Gillooly, J.F., Brown, J.H., West, G.B. & Charnov, E.L. 2004: Effects of body size and temperature on population growth. – The american naturalist 163: 429-441.
- Seko, T., Miyatake, T., Fujioka, S. & Nakasuji, F. 2006: Genetic and environmental sources of egg size, fecundity and body size in the migrant skipper, *Parnara guttata guttata* (Lepidoptera: Hesperidae). – Population ecology 48: 225-232.
- Soler, R., Harvey, J.A., Rouchet, R., Schaper, S.V. & Bezemer, T.M. 2010: Impacts of belowground herbivory on oviposition decisions in two congeneric butterfly species. – Entomologia experimentalis et applicata 136: 191-198.
- Steigenga, M. J., Zwaan, B. J., Brakefield, P. M. & Fischer, K. 2005: The evolutionary genetics of egg size plasticity in a butterfly. – Journal of evolutionary biology 18: 281-289.
- Steigenga, M.J. & Fischer, K. 2007: Ovarian dynamics, egg size, and egg number in relation to temperature and mating status in a butterfly. – Entomologia experimentalis et applicata 125: 195-203.
- Tammaru, T., Esperk, T., Ivanov, V. & Teder, T. 2009: Proximate sources of sexual size dimorphism in insects: locating constraints on larval growth schedules. – Evolutionary ecology 24: 161-175.
- Thresher, R.E. 1988: Latitudinal variations in egg size of tropical and sub-tropical North Atlantic shore fishes. Environmental biology of fishes 21: 17-25.
- Tirri, R., Lehtonen, J., Lemmetyinen, R., Pihlakaski, S. & Portin, P. 2006: Biologian sanakirja. – 888 s. Otavan kirjapaino Oy. Keuruu.
- Torres-Vila, L.M. & Rodriguez-Molina, M. C. 2002: Egg size variation and its relationship with larval performance in the Lepidoptera: the case of the European grapevine moth *Lobesia botrana*. - *Oikos* 99: 272-283.
- Trager, M.D. & Daniels, J. C. 2011: Size effects on mating and egg production in the Miami blue butterfly. – Journal of insect behavior 24: 34-43.
- Tsurumaki, J., Ishiguro, J., Yamanaka, A. & Endo, K. 1999: Effects of photoperiod and temperature on seasonal morph development and diapause egg oviposition in a bivoltine race (Daizo) of the silkworm, *Bombyx mori* L. – Journal of insect physiology 45: 101-106.

- Wedell, N. & Karlsson, B. 2003. Paternal investment directly affects female reproductive effort in an insect. – Proceedings of the royal society of London series B-biological sciences 270: 2005-2071.
- Wheeler, D.E., Tuchinskaya, I., Buck, N.A. & Tabashnik, B.E. 2000: Hexameric storage proteins during metamorphosis and egg production in the diamondblack moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera). – Journal of insect physiology 46: 951-958.
- Winemiller, K.O. & Rose, K.A. 1992: Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. Canadian journal of fisheries and aquatic sciences 49: 2196-2218.
- Xu, J. & Wang, Q. 2011: Seminal fluid reduces female longevity and stimulates egg production and sperm trigger oviposition in a moth. – Journal of insect physiology 57: 385-390.