

## Yhteiskuntapistiäisten tutkimuksen historiaa Suomessa

PEKKA PAMILO JA ILKKA TERÄS

**Yhteiskuntapistiäisten tutkimus Suomessa alkoi 1700-luvulla hyödyn aikana yhdessä mehiläistarhauksen kanssa. Mehiläisiä koskeva tutkimus on myöhemmin keskittynyt pesien kestävyteen ja tauteihin sekä mehiläisten rooliin erityisesti hyötykasvien pölyttäjinä. Kimalaisia ja ampiaisia koskeva tutkimus alkoi lajien levinneisyyttä koskevista raporteista, mutta 1900-luvun alussa huomio kiinnittyi myös kimalaisten ekologiaan ja niiden merkitykseen pölyttäjinä. Suomen monipuolinen kimalaislajisto on 1970-luvulta alkaen ollut vireän ekologisen tutkimuksen kohteena. Ampiaistutkimus on virinnyt vasta viime vuosina. Tutkituin yhteiskuntapistiäisten ryhmä Suomessa on muurahaiset. Keskeisiä tutkimuskohteita ovat olleet erityisesti muurahaisten sosiaalinen käyttäytyminen ja niiden merkitys metsäekosysteemeissä. Viime vuosina tutkijat ovat hyödyntäneet myös uuden genomitutkimuksen menetelmiä selvittäessään sosiaalisen elämän erityispiirteitä.**

**T**urun Akatemia perustettiin vuonna 1640. Ensimmäiset yhteiskuntapistiäisiä käsittelevät Akatemian tutkimukset julkaistiin 1700-luvulla ajan tavan mukaisesti väitöskirjoina ja niiden aiheet liittyivät mehiläishoitoon. Johannes Wanaeus (1680–1746) kuvasi työssään *De Melificio* (1704) mehiläisten ominaisuuksia, pesäpaikan valintaa, parvien karkaamisen estoa ja hunajan keruuta (Varis 1993). Myös kemian professori Pehr Adrian Gadd (1727–1797) sekä lääketieteen professorina ja Akatemian rehtorina toiminut Johan Leche (1704–1764) kirjoittivat mehiläishoidosta; Lechen käsikirjoitus mehiläishoidon edistämisestä tosin tuhoutui Turun palossa.

Suomalaisen hyönteistieteen lähtökohtana pidetään vuotta 1753, jolloin Isaac Uddman (1731–1781) julkaisi Turun Akatemiassa väitöskirjansa *Novae Insectorum Species* (Uddman 1753). Työssä kerrotaan Turun seuduilta löytyneen jo 1200 hyönteislajia, joista teoksessa tarkastellaan yksityiskohtaisesti sataa hyönteislajia (Mikkola 2004, Leikola 2011). Näiden joukossa on 18 pistiäislajia: kymmenen sahapisti-

äistä, kolme kätköpistiäistä ja viisi myrkkypistiäistä. Kolmesta pistiäislajista on myös esitetty piirroskuvat, joista on tunnistettavissa pilkkumäntypistiäinen (*Diprion pini*), katajapistiäinen (*Monoctenus juniperi*) ja kimalaispesissä loisiva miekkapistiäinen (*Mutilla europaea*). Yhteiskuntapistiäisistä ei kuitenkaan ole mainintaa. Isaac Uddman siirtyi väitöksensä jälkeen Uppsalaan Linnén oppilaaksi, väitteli lääketieteessä 1765 ja toimi sittemmin lääkärinä (Mikkola 2004).

1700-luvun lopussa ruotsalaissyntyinen, Kuninkaalliseen Tiedeakatemiaankin kutsuttu oululainen apteekkari Johan Jacob Julin (1752–1820) keräsi mittavat kokoelmat niin mineraaleja, kasveja kuin hyönteisiäkin. Hän kertoi (Julin 1791–1792) Pohjanmaalta – lähinnä Oulun seudulta – tallennetun 684 hyönteislajia; näistä pistiäisiä oli 115. Hänen luettelossaan on mainittu kolme yhteiskunta-ampiaislajia, neljä kimalaislajia ja viisi muurahaislajia. Julin julkaisi myös tietoja lentomuurahaisten massaesiintymistä.

1700-luvulla tutkittiin lähinnä pistiäislajien esiintymistä eri puolilla Suomea, minkä lisäksi tehtiin havaintoja eri lajien käyttäytymisestä

ja hyödyn aikakaudella pohdittiin lajien taloudellista merkitystä. Samaan aikaan eri puolilla Eurooppaa tutkijat kuvasivat Carl von Linnén (1707–1777) innoittamina tieteelle uusia pistiäislajeja. 1800-luvulla suomalaisetkin kunnostautuivat tällä alalla. Erityisen ansioitunut pistiäisten kuvaaja oli maamme ensimmäinen kasvitieteen professori William Nylander (1822–1899, Kuva 1). Hän valmistui Helsingin yliopistosta lääketieteen tohtoriksi 1847 ja toimi lääkärinä pari vuotta, mutta keskittyi sitten kasvitieteeseen ja saavutti maailmanmaineen jäkälätutkijana. Uransa alkupuolella Nylander kuitenkin perehtyi myrkkypistiäisiin ja julkaisi vuosina 1846–1856 kymmenen artikkelia lähinnä Pohjoismaiden, mutta myös Algerian lajistosta. Näissä töissään hän kuvasi tieteelle uusina 34 muurahais- ja 45 mesipistiäislajia, joista valtaosaa pidetään edelleen 'hyvinä lajeina'. Nylanderin kuvaamia mesipistiäisiä ovat muiden muassa pitkäsiipikimalainen (*Bombus sporadicus*) ja taigakimalainen (*Bombus patagiatus*), muurahaisia esimerkiksi karvaloviniska (*Formica exsecta*), norkomuurahainen (*Formicoxenus nitidulus*) ja ryppyviholainen (*Myrmica ruginodis*). Vuosisadan loppupuolella farmasian professori Ernst Edvard Sundvik (1849–1918) julkaisi havaintoja kimalaisvahan rakenteesta, *Volucella*-kukkakärpästen toukista kimalaispeissä sekä kimalaisten parittelusta.

Hyönteistieteen professori Johan (John) Reinhold Sahlberg (1845–1920) laati katsauksen Suomen kimalaisiin (Sahlberg 1902). Vastaavasti Otto Henrik Wellenius (1881–1976) laati vuonna 1904 Vanamon kirjasia -sarjaan kattavan selvityksen maamme muurahaislajistosta määrityskaavoineen ja lajikuvauksineen. Hän teki elämäntyönsä melisairaalan ylilääkärinä Tammisaarella, mutta ehti toimia myös Kuopion museon selkärangattomien kokoelman hoitajana 1916–1919. Eläkevuosinaan hän selvitti Azorien ja Madeiran (1949) sekä Kanarian saarten (1956) muurahaisia. Maamme varhaisista muurahaistutkijoista voi vielä mainita runoilijanakin tunnetun eläintieteen professori Odo



Kuva 1. Suomen lajistosta 23 mesipistiäistä ja 13 muurahaista on William Nylanderin tieteelle uusina kuvaamia. Lisäksi Nylanderin mukaan on nimetty muurahais-suku Nylanderia.

Reuterin (1850–1913), joka 1800-luvun lopussa julkaisi tutkielmia muurahaisten elämästä ja käyttäytymisestä. Vaikka Reuter teki pienimuotoisia kokeita muurahaisilla, hänen erikoisalaansa olivat luteet. Hänen viimeinen teoksensa *Hyönteisten elintavat ja vaistot, yhteiskunnallisten vaistojen sarastukseen saakka* ilmestyi ruotsiksi ja saksaksi vuonna 1913 sekä suomeksi 1919 (Reuter 1919). Suomenkielisestä painoksesta tosin jätettiin pois teoksen 65-sivuinen lähdeluettelo! Teoksen ja Reuterin arvostusta lisää se, että hän oli kirjaa laatiessaan jo sokeutunut. Teokselle oli alun perin suunniteltu jatko-osa otsikkonaan *Yhteiskunnittaisten hyönteisten elintavat ja vaistot*. Kirjansa johdannossa hän hieman raottaa suunnitelmaansa: "Verrattain harvoin tapaamme säännöllisten olojen vallitessa tekoja, joittenka pohjana on yksilön hankkima kokemus, ja sellaiset tapaukset kuuluvat ymmärrykseen perustuvain toimintain

piiriin. Vasta hyönteisten joutuessa tavallisesta elämästä poikkeaviin olosuhteisiin, monet niistä antavat merkittäviä näytteitä vaistomaisen toiminnan yläpuolelle kohoavasta sielunelämästä. Tätä osoittavia todisteita tahdon esittää jo aikaisemmin mainitsemaani toisessa osassa.” Valitettavasti suunnitelma jäi toteutumatta Reuterin kuollessa.

## Yhteiskunta-ampiaiset

Ampiaisia Suomessa on tutkittu niukasti ja varhaiset lajistospelvitykset keskittyivät pitkään eri lajien esiintymiseen maassamme. Fredrik Wilhem Woldstedt (1847–1884) julkaisi luettelon Suomen kultapistiäisistä, petopistiäisistä ja ampiaisista (Woldstedt 1875); artikkelissa mainitaan yhdeksän yhteiskunta-ampiaislajia. Pääosan töistään Woldstedt teki toimiessaan Pietarin Tiedeakatemian eläinmuseon konservatorina ja varsinaisesti hänet tunnetaan Suomen kätköpistiäislajiston selvittelijänä. Woldstedtin ampiaishavaintoja täydensi Luonnon Ystävän toimittajanakin vaikuttanut kuopiolainen Aulis Westerlund (1870–1898) julkaisussaan *Hymenopteroologia havainnoita Laatokan pohjoisrannalla* (Westerlund 1893).

Kattava esittely maamme ampiaisista, teki-jöinänsä sahapistiäistutkijana kuuluisuutta saavuttanut lääkäri Runar Forsius (1884–1935) ja tiepistiäistutkija lehtori Åke Nordström (1882–1965), ilmestyi 1920-luvun alkupuolella (Forsius & Nordström 1923). Selvityksen mukaan Suomesta oli siihen mennessä tavattu seitsemän Vespinae-alaheimon ampiaislajia ja yksi Polistinae-alaheimoon kuulunut paperiampiainen. Samojen tekijöiden vuonna 1935 laatimassa myrkkypistiäisluettelossa Vespinae-lajeja oli edelleen seitsemän, mutta nykyään omaksi lajikseen tunnustettu räystäämpiainen (*Dolichovespula saxonica*) oli katsottu norjanampiaisen (*D. norwegica*) muunnokseksi.

Seuraavaksi yhteiskunta-ampiaisten elintapoja, levinneisyyttä ja lajien tunnistamista selvitti dosentti Antti Pekkarinen (1941–2016)

1900-luvun jälkipuoliskolla. Suomessa tavattujen yhteiskunta-ampiaislajien lukumäärä oli noussut tusinaan (Pekkarinen 1973) ja kasvoi vielä yhdellä Vikbergin myrkkypistiäisluettelon ilmestyttyä 1986. Pekkarinen (1995) totesi tämän uusimman tulokkaan, taiga-ampiaisen (*Dolichovespula pacifica*), morfologisten mitausten perusteella levinneisyydeltään holarktiseksi. Myös norjanampiainen osoittautui hänen tutkimuksissaan holarktiseksi, mutta räystäämpiainen esiintyy pelkästään palearktisella alueella (nearktisella alueella elää sisarlaji). Pekkarinen tutki yhdessä tohtori Larry Huldénin (1949–2022) kanssa yksityiskohtaisemmin maamme yhteiskunta-ampiaisten levinneisyyttä, vuodenaikaista esiintymistä sekä levinneisyysalueen ja runsauden muutoksia (Pekkarinen & Huldén 1995). Selvityksen mukaan eri lajien kuningattaret lähtivät keväällä liikkeelle suunnilleen samaan aikaan toukokuussa, mutta isoja yhteiskuntia kasvattavien herhiläisten (*Vespa crabro*) ja piha-ampiaisten (*Vespula vulgaris*) työläiset ja koiraat lentelivät muita lajeja myöhemmin vielä lokakuussa. Pitkän ajan kannanmuutokset olivat vähäisiä lukuun ottamatta herhiläisen ja saksanampiaisen (*V. germanica*) runsastumista.

Maamme suurin ampiainen herhiläinen oli suhteellisen runsas 1930-luvun lämpiminä kesinä Kaakkois-Suomessa, mutta vuoden 1944 jälkeen sitä ei tavattu Suomessa vuosikymmeniin, kunnes 1990-luvulla havaintoja kuningattarista alkoi kertyä erityisesti hyönteisharrastajilta, joiden perhospyydyksiin öisinkin liikkuvat herhiläiset olivat eksyneet (Teräs ym. 2003). Pesiäkin löydettiin jo 2000-luvun alussa Kaakkois-Suomesta ja myöhempien kyselytutkimusten mukaan levinneisyysalue oli laajentunut jo Hämeeseen ja Varsinais-Suomeen (Jantunen & Saarinen 2007, Kuva 2). Herhiläisen levinneisyyttä rajoittavaksi tekijäksi on arveltu lajin suosituimman pesäpuun tammen levinneisyyttä, mutta Pekkarinen (1989) osoitti tämän koskevan vain Ruotsia. Sen sijaan hänen mukaansa herhiläisen levinneisyyden pohjoisraja ja hei-

näkuun 16 °C:n isotermin osuvat toisiinsa varsin selkeästi Pohjoismaissa, Britanniassa ja Venäjän Karjalassa.



Kuva 2. Herhiläistyöläisten (*Vespa crabro*) hyörinää ulkorakennuksen kattoon rakennetun pesän ympärillä. Pesän pohjassa on laaja suuaukko ja pesän pinnalla erottuvat herhiläispesille tyypilliset piippumaiset rakennelmat. Kuva: Pertti Huttunen.

Saksanampiaisen mainittiin Suomessa tavatuksi jo Woldstedtin (1875) luettelossa, mutta yksilöä on epäilty ulkomailta keräytyksi (Pekkarinen & Huldén 1995). Niinpä ensimmäisenä maastamme todettuna yksilönä pidetään Ahvenanmaan Finströmistä vuonna 1948 löydettyä kuningatarta. Sen jälkeen tehtiin hajavaintoja myös Manner-Suomesta, ja 1996 löytyi talvehtinut kuningatar Turusta (Johansson & Pekkarinen 2000). Hajalöytöjä saattaa selittää ampiaiskuningattarien keväinen vaellushalu, jota osoittavat professori Kauri Mikkolan (1938–2014) havainnot puna-ampiaisten (*Vespula rufa*) ja räystäampiaisten (sekä kimalaisten) rantaviivaa noudattelevasta massamuutosta maamme etelärannikolla. Suomenlinnassa tunnin aikana vaeltaneiden ampiaisten enimmäislukumääräksi arvioitiin 23 000 (Mikkola 1978). Vaeltavia ampiaisia on tavattu myös ylittämässä Suomenlahtea (Mikkola 1984). Varsinaisesti saksanampiaisen runsastuminen Suomen ete-

lärannikolla alkoi 2000-luvulla (Sorvari 2013).

Suomen yhteiskunta-ampiaisista on tehty myös geneettisiä tutkimuksia. Pekkarinen, Pekka Pamilo ja Sirkka-Liisa Varvio-Aho tutkivat 1980-luvun alussa lajien välisen pesäloisinnan evoluutiota. Eräillä ampiaislajeilla ei ole lainkaan työläiskastia, vaan kuningatar valtaa toisen ampiaislajin pesän munien sinne. Entsyymityöt vahvistivat jo rakennetutkimuksissa todetun havainnon, että nämä ampiaisten yhteiskuntaloiset ovat evolutiivisesti läheistä sukua isäntälajilleen. Anu Sirviön väitöskirjaan (2010) sisältyy tutkimus piha-ampiaisen rekombinaatiotaajuuksista. Rekombinaatio eli vastinkromosomien välinen tekijänvaihto luo olemassa olevasta perinnöllisestä muuntelusta uusia yhdistelmiä lisäten siten jälkeläisgenotyyppien kirjoa. Yhteiskuntapistiäisillä on havaittu poikkeuksellisen korkeita rekombinaatiotaajuuksia (ensin mehiläisellä ja muurahaisilla ja mainitussa työssä myös ampiaisilla). Ilmiön syytä ei tiedetä, mutta se lisää yhteiskunnan geneettistä monimuotoisuutta.

Dosentti Perttu Seppä on tutkinut useissa julkaisuissaan paperiampiaisten (*Polistes*) ja herhiläisten genetiikkaa ja yhteiskuntien geneettistä rakennetta. Hän on muun muassa osoittanut, että paperiampiaisnaaraat hakeutuvat keväisin toisten naaraiden, usein sisartensa, perustamiin pesiin, jos oman pesän perustaminen epäonnistuu. Usean paperiampiaiskuningattaren pesässä kuningattaret eivät kuitenkaan tunnu suosivan omia jälkeläisiään. Seppä on myös kartoittanut pintakerroksen (kutikulan) lipidejä, jotka saattaisivat auttaa sukulaisten tunnistuksessa; herkemmin paperiampiaisilla, joiden pesässä voi olla useita lisääntyviä kuningattaria, kuin herhiläisillä. Hän on myös todennut, että herhiläiskuningattaret pariutuvat useimmiten vain kerran ja että useamman kerran paritelleen herhiläiskuningattaren jälkeläisistä 80 % on peräisin yhden koiraan siittiöistä. Fylogeneettisen vertailun perusteella taipumus pariutua usean koiraan kanssa kehittyi useampaan otteeseen eräiden muiden ampiaisten kehityslinjoissa.



Kuva 3. Herhiläistyöläisen kokonais pensasampiais (*Dolichovespula media*) kuningattaren rakentama pienhkö pesä riippuu oksasta tai räystäslaudasta. Pesän laajetessa työläiset repivät rikki suuaukon piippumaisen putken. Kuva: Ilkka Teräs.

Ampiaisiin kohdistuva ekologinen tutkimus on aktivoitunut viime vuosina (Komonen & Sorvari 2023). Jouni Sorvarin (Luonnonvarakeskus) tutkimusryhmä on selvittänyt ympäristömuutosten (ilmastomuutoksen ja metallisaasteiden) vaikutusta ampiaisten morfologiaan ja väritykseen. Työt kytkeytyvät myös ampiaisten immunipuolustukseen, sillä tummaa melaniinia käytetään sekä väritykseen että vieraspartikkelien kuten bakteerien ja metallihiukkasten eristämiseen. Atte Komonen (Jyväskylän yliopisto) on puolestaan tutkinut ampiaislajien ajallista ja paikallista esiintymistä. Ampiaiset ovat petoja, ja ravinnossa olevien hiilen ja typen isotooppien perusteella ampiaislajit näyttävät erikoistuneet erilaisiin saaliseläimiin. Isotooppien runsaussuhteet vaihtelevat kasvien, kasvinsyöjien ja petojen välillä. Herhiläisen ja suuria maapesiä rakentavan piha-ampiaisen ja sen meille hiljattain levinneen sisarlajin saksanampiaisen ravinnossa on runsaasti kasvinsyöjiä. Riippuvia pesiä rakentavat *Dolichovespula*-ampiaiset (kuten pensasampiainen ja räystäsampiainen) saalistavat yleisemmin ravintoverkossa korkeammalla olevia petoja, kuten hämähäkkejä (Kuva 3).

## Tarhamehiläinen

Tutkituin yhteiskuntahyönteinen niin meillä kuin muuallakin on eittämättä tarhamehiläinen (*Apis mellifera*). Arkeologiset tutkimukset, joihin suomalaisetkin arkeologit ovat osallistuneet, ovat löytäneet jo Euroopan neoliittisten ihmisten käyttämistä saviruukuista jäänteitä mehiläisvahasta. Vanhimmat löydöt ovat noin 9 000 vuotta vanhoja ja laajemmin Euroopassa niitä alkoi ilmetä 7 000 vuotta sitten. Pohjoisimmat löydöt ovat Tanskasta, mutta Fennoskandia oli mehiläiselle ilmastoltaan sopimatonta aluetta. Mehiläisten tarhaus maassamme alkoi 1700-luvulla, jolloin myös Turun Akatemian alaa koskivat ensimmäiset tutkimusjulkaisut ilmestyivät.

Turun Akatemian aikoina mehiläishoitoa kokeilivat 1760-luvulla Virossa tuoduilla mehiläisillä esimerkiksi Turun piispa Carl Fredrik Mennander (1712–1786) ja professori Pietari Kalm (1716–1779), mutta varsinainen edistymisen tapahtui vasta 1800-luvun alussa, jolloin Suomen Talousseura kamarineuvos A. O. Winterin johdolla tuotti mehiläisiä Ruotsista. Winter julkaisi myös ruotsinkielisen mehiläishoidon oppaan 1818; suomenkielistä mehiläishoidon oppikirjaa saatiin odottaa vuoteen 1839, jolloin ilmestyi mietoislaisen puutarhurin Anders Lindgrenin (1775–1852) teos *Lyhyt Neuwoit Ulkomaan-Mesiäisten- eli Biin hyödyttäväisestä kaitsemisesta ja wiljelemisestä Suomessa*. Aluksi käytössä olivat olkipesät, mutta 1867 pastori Johan E. Åberg toi Keski-Euroopan matkaltaan saksalaisen Johannes Dzierzonin (1811–1906) irtokehärakenteisen pesämallin. Irtokehän ansiosta saatettiin luopua mehiläisten tappamisesta hunajaa kerätessä, mikä kerrottiin Åbergin laatimassa hoito-oppaassa (Kuva 4). Åberg mainitsi myös, että toistaiseksi käytössä olleen tumman pohjoismaisen rodun (*Apis mellifera mellifera*) rinnalle tuotaisiin italialaisia mehiläisiä (*A. m. ligustica*) (Varis 1993.) Kuitenkin 1900-luvun alussa krainilainen rotu (*A. m. carnica*) oli italialaista suositumpi (Laine 2012 b).



Kuva 4. Olkipesistä siirryttiin 1800-luvun lopulla mehiläispesiiin, joissa mehiläiskennot olivat nostettavissa kehissä (yleisimpinä malleina Langstroth ja Farrar) ja pesälaatikoita saattoi pinota päällekkäin. Kuva: Ilkka Teräs.

Mehiläishoito keskittyi pitkään sääoloiltaan edulliseen Varsinais-Suomeen, mutta kokeiluja tehtiin Oulua myöten. Varsinaisen sysäyksen mehiläishoidon kehittämiseksi ja hoitoalueen laajenemiselle antoivat kirkkoherra Alfred Mäkisen (1869–1955) pitämät kuukauden mittaiset kurssit (mehiläishoitokoulut) vuosina 1902–1917 ensin Asikkalassa ja sitten Somerniemellä (Laine 2012 a). Mehiläishoidon uhaksi muo-

dostui 1910-luvulla tarhoihin levinnyt vakava nosema-tauti, joka levisi kaikkialle Suomeen ja hiipui vasta 1920-luvulla. Toisaalta tarhaajat pääsivät nauttimaan taloudellisesta menestyksestä 1918, kun hunajan hinnat nousivat huipulukemiin.

Nykyisin mehiläistarhaajia Suomessa on reilut 3000, mehiläispesiä yli 50 000, ja vuosittain tuotetaan pari miljoonaa kiloa hunajaa. (Huipuvuonna 2022 saatiin peräti 3,3 miljoonan kilon hunajasato.) Samalla mehiläisistä kertyy huomattava määrä tietoa, jota Luonnonvarakeskus (ennen Maatalouden Tutkimuskeskus eli MTTK) ja alan toimijat ovat keränneet. MTTK:n tutkija Seppo Korpela vastasi pitkään alan tutkimuksista ja selvitti *Varroa destructor* -punkin, *Nosema*-sienten (Microsporidia) ja vakavaa esikotelomätää aiheuttavan *Paenibacillus*-bakteerien esiintymistä, leviämistä ja vaikutusta mehiläispesiiin (esim. Korpela ym. 1992, Kuva 5). Vuosituhannen vaihteessa kerätyistä näytteistä selvisi sekin, että aasialaiselta mehiläislajilta (*Apis cerana*) tunnettu loissieni *Nosema ceranae* oli ilmaantunut Suomeen ainakin jo vuonna 1998 ja sen jälkeen levinnyt nopeasti aiheuttaen tarhamehiläisissä suurempaa kuolleisuutta kuin



Kuva 5. Tutkija Seppo Korpela on kerännyt kukkavaihtoehoja tarhamehiläisten ruokintaa varten. Kuva: Ilkka Teräs.

niiden aiempi loinen *N. apis* (Paxton ym. 2007). Seppo Korpela ja Lauri Ruottinen aloittivat myös maanlaajuiset kesänaikaiset hunajasato-seurannat vaakapesien avulla vuonna 2001.

Suomalaiset tutkijat osallistuivat 2000-luvulla maailmanlaajuisen mehiläiskadon selvittämiseksi perustettuihin laajoihin eurooppalaisiin yhteishankkeisiin (EPILOBEE, COLOSS), joissa kartoitettiin yhteiskuntien selviytymistä, erityisesti talvikuoilleisuutta sekä loisien ja tautien esiintymistä. Merkittävin kuolleisuuden aiheuttaja oli *Varroa*-punkki. Yhteiskunnat, joiden kuningatar oli peräisin samalta alueelta, selvisivät paremmin kuin yhteiskunnat, joiden kuningatar oli tuotettu muualta. Tulos korostaa geneettisen diversiteetin merkitystä mehiläiskantojen hoidossa. Ruokaviraston Kuopion yksikkö on yksi eurooppalaisista referenssilaboratoristoista mehiläistautien tutkimuksessa.

Viime vuosina tautikestävyuden tutkimuksessa on ruvettu kiinnittämään huomiota resistenssin ja immunitetin molekyylibiologiseen taustaan. Jarkko Routtu (Martin-Luther yliopisto Saksassa) on tutkinut mehiläisen geneettisiä puolustusmekanismeja *Varroa*-infektioissa. Helsingin yliopistossa työskennelleet tutkijat Dalial Freitak ja Heli Salmela kehittivät esikotelomätää aiheuttavaa *Paenibacillus* -bakteeria vastaan maailman ensimmäisen mehiläisrokotteen, jolle vuoden 2023 alussa myönnettiin kansainvälinen patentti. Hyönteisten immuunijärjestelmä ei muodosta vasta-aineita, mutta kuningattarelle ravinnon mukana syötetty bakteerivalmiste parantaa jälkeläistoukkien immuunipuolustusta. Freitak ja Salmela ovat useissa julkaisuissa tutkineet vitellogeniini-proteiinin osuutta tämän sukupolvien välisen immunitetin muodostumiseen (Salmela ym. 2015). Vitellogeniini on ruskuaisen esiaste ja tärkeä hyönteisten lisääntymiseen liittyvä proteiini, mutta mehiläisellä se vaikuttaa myös työmehiläisten käyttäytymiseen, työnjaon määrääntymiseen, kuningattaren elinikään ja immunitettiin. Vitellogeniini sitoutuu infektoituneessa yksilössä bakteereihin ja voi siirtää

immuunivasteen syntymisen kannalta oleellisia bakteerifragmentteja kuningattaresta muniin tai kuningattarelle syötetyn emomaidon (royal jelly) mukana työläisistä kuningattareen ja toukkiin. Mehiläisen genomissa on kolme muuta geenin kahdentumisen kautta syntynyttä vitellogeniinin kaltaista geeniä, joiden merkitystä ei tunneta vielä tarkemmin.

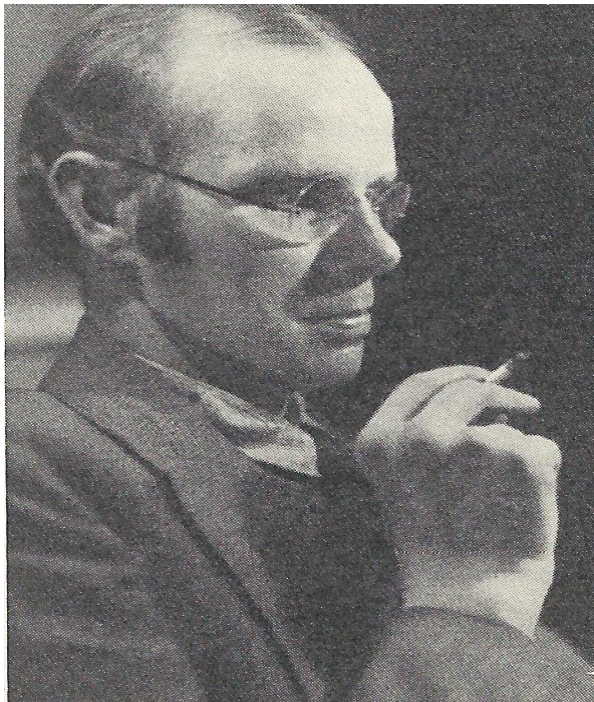
Muiden mesipistiäisten tapaan tarhamehiläinen on tärkeä pölyttäjä. Niinpä monet tutkijat ovat Turun Akatemian ajoista alkaen kohdistaneet mielenkiintonsa pölytykseen ja hunajan laatuun. Professori Anna-Liisa Varis tutki mehiläisten ja kimalaisten roolia eräiden viljelykasvien pölyttäjinä. Tutkimuksissa tunnistettiin mikroskopoimalla, mistä kasveista hunajassa olevat siitepölyhiukkaset olivat peräisin (Varis ym. 1982). Viime vuosien tutkimuksissa siitepölynäytteiden mikroskopointi on korvattu DNA-analyyseillä, jotka paljastavat myös mehiläisten roolin erilaisten mikrobien kantajina ja siirtäjinä kasvien välillä. Helena Wirran tutkimusten mukaan hunajan DNA:sta noin 40 % on peräisin mehiläisen harmittomista viruksista, 17 % bakteereista ja vajaa 10 % kasveista (Wirta ym. 2021). Seppo Salmisen tutkimusryhmä Turun yliopiston funktionaalisten elintarvikkeiden kehittämisyksikössä on selvitelty hunajasta ja itse mehiläisistä tavattuja fruktoosia hyödyntäviä maitohappobakteereita mahdollisina probiootteina. Tarhamehiläistä on hyödynnetty myös tuholaistorjunnassa: Heikki Hokkanen työryhmineen kehitti 2000-luvun alkupuolella menetelmän, jossa mehiläiset vievät mansikkaa ja vadelmaa vaivaavan harmaahomeen (*Botrytis cinerea*) torjunta-aineen mukanaan kukkiin.

Myöskään mehiläisten ihmiselle aiheuttamat kiusat eivät ole jääneet vaille tutkijoiden huomiota. 1990-luvulla Ilkka Annila (1999) tutki väitöskirjatyössään mehiläisen pistoille altistuneiden tarhaajien reaktioita ja allergioita.



## Kimalaiset

Lajikuvausten sekä lajien biologian ja levinneisyystietojen selvittämisen ohella tutkijoita alkoivat 1900-luvun alussa kiinnostaa myös yhteiskuntapistiäisten ekologiaan liittyvät kysymykset. Ensimmäiseksi meillä keskityttiin pölyttäjähönteisten kukkakäynneihin, joista kustos Robert Bertil Poppius (1876–1916) ja metsänhoitaja Fritiof Silén (1839–1912) tekivät tarkkoja havaintoja. Myös professori Viljo Kujala (1891–1977) julkaisi tietoja kimalaisten pölytystyöstä (Kujala 1925). Samaten Olavi Hulkkosen (1905–1937) tutkimuskohteena olivat kimalaiset, joiden kukkakäynneistä ja imukärsän pituuden vaikutuksesta kukkalajivalintaan hän julkaisi vuonna 1928 perusteellisen selvityksen *Zur Biologie der Südfinnischen Hummeln*; artikkeli luetaan edelleen kukkabiologian perusteosten joukkoon (Kuva 6).



Kuva 6. Olavi Hulkkosen seikkaperäinen tutkimus (1928) kimalaisten kukkakäynneistä valotti kielenpituuden tärkeää merkitystä mettä keräävien yksilöiden kasvilajivalinnassa.

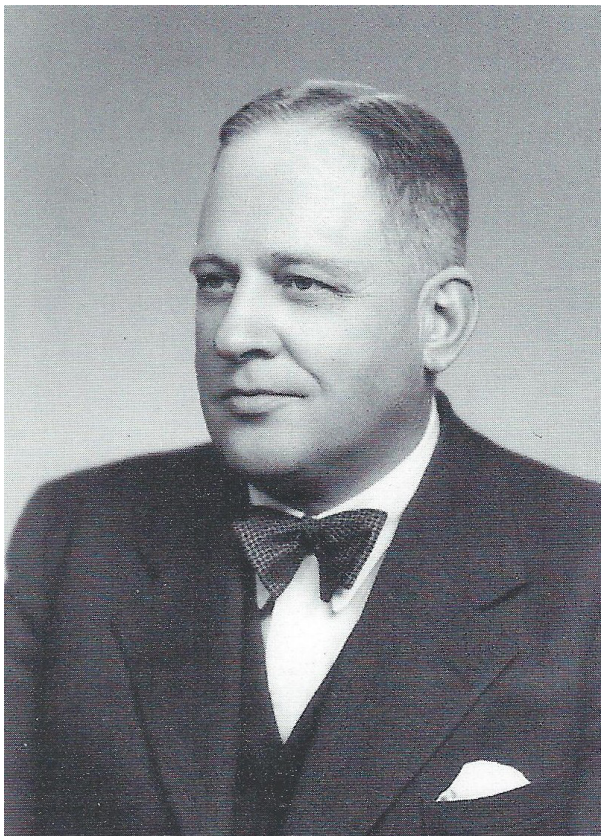
1930-luvulla tarkasteltiin tarhamehiläisten ja kimalaisten merkitystä puna-apilan pölyttäjänä. Hankkijan kasvinjalostuslaitoksen johtajana ja sittemmin Maatalouskoelaitoksen kasvinviljelyosaston professorina toiminut Otto Valle (1899–1969) osoitti tutkimuksissaan, että kimalaiset olivat pitemmän imukärsänsä ansiosta tarhamehiläisiä tehokkaampia pölyttäjiä erityisesti tetraploidisella puna-apilalla; itse asiassa tarhamehiläiset näyttäytyivät puna-apilapelloilla vain tilapäisesti. Valle kokeili ensimmäisenä Suomessa kimalaisten keinopesintää ja onnistuikin kokeissaan hyvin (Kuva 7).



Kuva 7. Professori Otto Vallin kimalaiskasvatuksissaan käyttämä pesälaatikko. Etusivun aukkoon sijoitetaan sokerivettä sisältävä putki, josta pesän perustava kuningatar saa meden korviketta. Työläisten synnyttyä aukko avataan ja työläiset pääsevät hakemaan ravintoa itsenäisesti. Kuva: Ilkka Teräs.

Kasvinjalostajana aloittanut, mutta myöhemmin kasvipatologian ja kasvibiologian professoriksi nimitetty Onni Pohjakallio (1903–1965) tutki niin ikään kimalaisia puna-apilan pölyttäjänä, samoin Laukaan tutkimusaseman johtaja Pertti Hänninen (1919–1966). Näissä töissä tärkeimmäksi puna-apilan pölyttäjäksi osoittautui tarhakimalainen (*Bombus hortorum*), kun taas mantukimalainen (*B. lucorum*) ryösti meden kukkatorveen puremastaan reistä heteet ja emit ohittaen.





Kuva 8. Metsänhoitaja Rabbe Elfving tutki innokkaasti Suomen mesipistiäisiä, erityisesti kimalaisia, ja löysi maamme ensimmäisen uralinkimalaisen (*Bombus semenoviellus*) Parikkalasta vuonna 1964. Kuva: Kuopion museo.

Oulun yliopiston eläintieteen professori Lauri Siivonen (1912–1998) tunnetaan lintu- ja nisäkästutkijana, mutta 1940-luvulla hän tutki myös muurahaisia sekä kimalaiskuningattarien keväistä heräämistä (Siivonen 1942). Siivosen mukaan ensimmäiset kuningattaret näyttäytyvät silloin, kun on kulunut kolme viikkoa lämpötilan noususta yli nolla-asteen ja keskilämpötila on +4 °C. Metsänhoitaja Rabbe Elfving (1899–1966, Kuva 8) julkaisi kaksi ansiokasta pistiäisjulkaisua, toisen kimalaisista ja niiden tunnistamisesta (Elfving 1960) ja toisen maamme mesipistiäislajien käyttämistä ravintokasveista (Elfving 1968). Antti Pekkarinen ja Ilkka Teräs puolestaan kirjoittivat Luonnon Tutkijaan laajan artikkelin Suomen kimalaisista ja loiskimalaisista. Julkaisussa (Pekkarinen & Teräs 1977) esiteltiin kimalaisten elintapoja, vihollisia ja loisia, erityisesti yhteiskuntiin tunkeutuvia

loiskimalaisia, sekä kukkien pölytystä. Mukana ovat myös määrityskaavat lajien tunnistamiseksi sekä alustavat tiedot lajien levinneisyydestä; tarkemmat levinneisyyskartat ilmestyivät muutama vuosi myöhemmin (Pekkarinen ym. 1981). Parkkinen ym. (2018) ovat hiljattain koonneet yhteen tietopaketin kimalaisten biologiasta määritysohjeineen ja lajikuvauksineen.

Helsingin yliopistossa julkaistiin 1970–1980-lukujen taitteessa kolme kimalaisväitöskirjaa. Antti Pekkarinen väitteli 1979 Fennoskandian ja Tanskan kimalaisten värien, morfometrian ja entsyymien muuntelusta (Pekkarinen 1979). Väitöskirjassaan Pekkarinen vahvisti laskemiensa mittaindeksien avulla monet toisiaan muistuttavat lajiparit erillisiksi lajeiksi. Hän myös totesi Karjalan ukonhattukimalaisten (*Bombus consobrinus*) imukärsät keskimäärin lyhyemmiksi kuin Skandinavian ukonhattukimalaisten imukärsät ja vastaavasti näiden kimalaisten tärkeimmän ravintokasvin lehtoukonhatun (*Aconitum lycoctonum*) kukkatorvet olivat Karjalassa lyhyempiä ja leveämpiä kuin Skandinaviassa. Pekkarinen selvitti Pekka Pamilon ja Sirkka-Liisa Varvio-Ahon kanssa kimalaisten entsyymipolymorfiaa, geneettistä muuntelua, lajikysymyksiä (muun muassa mantukimalaisesta ja sen lähisukulaisista) ja kehityshistoriaa. Yhteistyössä Ilkka Teräksen kanssa hän tutki Luoteis-Euroopan kimalaislajien levinneisyyttä (muun muassa kimalaisten ja niiden yhteiskuntaloisten esiintymisalueiden päällekkäisyyttä) sekä kimalaisten melanismia: tummuneiden yksilöiden osuus osoittautui kasvavan kylmien kevätpäivien määrään lisääntyessä. Pekkarinen ja Teräs tutkivat myös kimalaisten (ja muiden mesipistiäisten) ravinnonhankintaa ja pölytystyöskentelyä sekä pölyttäjien uhanalaisuutta (Kuva 9).

Esa Ranta (1953–2008) tarkasteli väitöstyössään Pohjois-Euroopan kimalaisyhteisöjen lajirunsautta ja ekolokeroita sekä kielenpituuden merkitystä yhteisörakenteiden muodostumiseen (Ranta 1981). Yhteisöjen noin kymmenestä lajista pitkäkielisiä oli vain 1–2, minkä perusteella rakenteellinen erilaisuus ei selittänyt laji-



Kuva 9. Antti Pekkarinen pitämässä puhetta pohjois-mais-balttilaisen hyönteiskongressin illanvietossa Uppsalassa 2007. Kuva: Ilkka Teräs.

määrän runsautta, vaan ajallinen ja alueellinen heterogeenisyys mahdollisti oletuksia useamman lajin yhteiselon. Myös akateemikko Ilkka Hanski (1953–2016) tutki kimalaisyhteisöjen rakennetta ja totesi niiden noudattavan kehittämänsä ydin–satelliitti-hypoteesin ennustuksia (Hanski 1982 a, b): yhteisöissä on alueellisesti yleisiä ja paikallisesti runsaita ydinlajeja ja toisaalta alueellisesti ja paikallisesti harvinaisia satelliittilajeja.

Ilkka Teräksen väitöskirjassa Etelä-Suomen kimalaisten ravintokasveista ja kukkakäynneistä (Teräs 1985) todettiin kukkakäyntien määrissä suurta vaihtelua vuosien välillä niin kimalaiskastien, kimalaislajien kuin myös vierailtujen kasvilajien kohdalla. Kuningattarissa oli enemmän medenkerääjiä kuin siitepölynkerääjiä, työläisissä kummankin ravintokohteen kerääjiä oli suunnilleen yhtä paljon. Suosituimmat siitepölylähteet pysyivät samoina vuodesta toiseen, sen sijaan mesilähteet vaihtelivat. Kimalaisten

käyttäytyminen kukinnoissa tai kasvilaikuissa ei noudattanut optimaalisen ravinnonhankinnan teorian ennusteita, sillä esimerkiksi mettä keräävät yksilöt liikkuvat eri tavalla kuin siitepölyä keräävät. Myöhemmissä töissään Teräs tarkasteli kimalaisten merkitystä muun muassa puna-apilan, mustikan, puolukan ja vieraslaji komealupiinin pölytyksessä (Kuva 10).



Kuva 10. Kivikkokimalainen (*Bombus lapidarius*) keräämässä siitepölyä puna-apilan kukinnoista. Kuva: Ilkka Teräs.

Vuosituhaten vaihteessa myös viranomaiset kiinnostuivat kimalaisista. Suomen ympäristökeskus selvitti Guy Södermanin johtamissa tutkimuksissa pölyttäjähönteisten yhteisöjä ja kannanvaihteluita Suomessa, Venäjän Karjalassa ja Baltiassa. Useiden viranomaisten yhteistyönä on Juha Tiaisen ja Mikko Kuussaaren johdolla tutkittu kimalaisten tärkeää osaa maatalousympäristön monimuotoisuudessa: erityisesti on tarkasteltu pellonpientareita, paketti- ja luomupeltoja sekä perinnebiotooppeja. Aihepiiristä julkaistiin myös kolme väitöskirjaa (Johan Ekroos 2010, Eeva-Liisa Korpela 2014 ja Marjaana Toivonen 2016).

Mehiläisten tanssi, jolla ne tiedottavat pesäkumppaneilleen ravintolähteiden sijainnin, on klassinen esimerkki hyönteisten viestimiskyvyistä. Viime vuosina Olli Loukola Oulun yliopis-

tosta on tutkinut puolestaan kimalaisten kognitiivisia kykyjä ja osoittanut, kuinka ne pystyvät ratkaisemaan monimutkaisia ongelmia tarkkailemalla toisiaan (Loukola ym. 2017, Loukola 2023). Tutkimuksessa mm. palkittiin kimalaisia siitä, että ne siirsivät pieniä palloja haluttuihin kohteisiin. Novisiit oppivat tämän ottamalla mallia kokeneiden kimalaisten tekemisistä, mutta hoksasivat myös nopeampia kuljetusreittejä eli paransivat suoritusta oivaltavasti. Loukolan tutkimukset liittyvät myös maailmanlaajuiseen pölyttäjien vähenemistä koskevaan ongelmaan.

Kimalaisten kasvatusta keinopesissä on kehitetty 1800-luvulta lähtien ja viime vuosikymmeninä kasvatuksesta on tullut kaupallisesti kannattavaa toimintaa erityisesti Alankomaissa ja Belgiassa. Suomessa Erkki Kaarnama on perehtynyt kasvatukseen syvällisimmin. Kontukimalaisen (*Bombus terrestris*) kasvatusta onnistuu varmimmin ja paitsi pölytykseen lajia on kasvatettu laboratorioihin koe-eläimeksi moniin tutkimustarkoituksiin. Jouko Silvola tutki 1984 lämpötilan vaikutusta kontukimalaisen hengitystihyteen ja totesi levossa ja munien haudonnan aikana tiheyden nousevan lämpötilan laskiessa, mutta lämpötilan muutoksella ei ollut juurikaan vaikutusta lentävän kimalaisen hengitystihyteen. Salla-Riikka Vesterlund tarkkaili väitöskirjatyössään (2015) diapaussin aikaisen lämpötilan vaikutusta kimalaiskuningattarien menestykseen talvehtimisessä ja pesän perustamisessa. Talvesta selvisivät hengissä 400 mg:n painoiset ja sitä painavimmat kuningattaret. Isojen kuningattarien menestys talvehtimisen jälkeen korostui, jos talviolot olivat poikkeuksellisen lämpimät (mihin päädytään ilmaston lämmetessä); nykyään vallitsevissa talvilämpötiloissa tällaista kokoon perustuvaa etua ei ilmennyt. Pitemmän päälle tarkasteltuna kuningattaren isosta koosta ja lisääntyneen lämmön siivittämästä yhteiskunnan nopeasta kehityksestä voi aiheutua myös haittaa: pesät tuottavat runsaasti työläisiä ja koiraita, mutta vähemmän uusia kuningattaria.

## Muurahaistutkimuksen vaiheita Suomessa

Suomalaisen muurahaistutkimuksen ensi askeleet 1800-luvulla kohdistuivat lajien ja lajiston kuvaukseen. Otto Welleniuksen kirjoittamassa maamme muurahaisten ensimmäisessä määrittelysoppaassa (Wellenius 1904) listattiin 31 muurahaislajia, joista 13 oli William Nylanderin kuvaamia. Nykytietojen mukaan maassamme elää 54 muurahaislajia sekä niiden lisäksi muutama satunnainen vieraslaji. Varsinainen muurahaisten biologian tutkimus käynnistyi 1950-luvulta alkaen aiheinaan muurahaisten merkitys metsäekosysteemeissä sekä kekomuurahaisten ravinnonhakupölytyminen. Tutkimus vilkastui ja laajeni vuosituhannen loppua kohden ja edelleen 2000-luvulla. Tutkimuksen laajuudesta kertoo se, että muurahaisaiheisia tieteellisiä julkaisuja on yli 500 ja suomalaistutkijoiden ohjaamia väitöskirjojakin yli 40 (luettelo oheisessa tietolaatikossa). Väitöskirjojen määrä on kasvanut vuosien myötä: 1970-luvulla 1, 1980-luvulla 2, 1990-luvulla 5, 2000-luvulla jo 14, 2010-luvulla 16 ja 2020-luvun parina ensimmäisenä vuotena 3.

Tässä esitellään niitä teemoja, joihin tutkijat ja tutkimusryhmät ovat paneutuneet, ja tuodaan esille joitain keskeisiä tuloksia ja lähestymistapoja. Tärkeitä aihepiirejä ovat olleet muurahaisten sosiaalisen elämän evoluutio, lajien välinen kilpailu ja sen vaikutus paikalliseen muurahaislajistoon, muurahaisten rooli metsäekosysteemin ravintoverkossa ja ravinteiden kierrossa sekä metsänhoitotoimenpiteiden vaikutus erityisesti kekomuurahaisten populaatioihin. Tämän hetken tutkimuksissa voi tunnistaa (muita unohtamatta) kaksi keskeistä aihealuetta: miten metsänkäsittely ja ilmastonmuutos vaikuttavat muurahaispopulaatioihin ja -lajeihin, sekä mitä uusi genomitutkimus kertoo muurahaisten sosiaalisen elämän evoluutiosta ja toiminnasta (Hakala ym. 2023).

## Varhainen muurahaistutkimus

Vaikka Suomen muurahaislajisto Nylanderin ja Welleniuksen töiden perusteella olikin verraten hyvin tunnettu, varsinainen tieteellinen muurahaistutkimus käynnistyi vasta 1900-luvun puolivälin jälkeen. Osaltaan tätä vauhdittivat ulkomaisten tutkijoiden Suomen muurahaista tekemät työt. Saksalaisten sotajoukkojen lääkäri Karl Hölldobler, joka oli myös tunnustettu muurahaistutkija, julkaisi sota-aikana keräämiään tietoja Itä-Karjalan muurahaista. Hänen poikansa Bert Hölldobler on yksi maailman johtavia muurahaistutkijoita, joka yhdessä Edward Wilsonin (1929–2021) kanssa julkaisi 1990 Pulitzer-palkitun laajan tietoteoksen *The Ants* (Hölldobler & Wilson 1990). Sen pohjalta he laativat myös suppeamman yleistajuisen esityksen, joka on julkaistu suomeksi nimellä *Muurahaiset*. Bert Hölldoblerin laajan julkaisu-luettelon ensimmäinen artikkeli on Suomessa vietetyn kesän jäljiltä laadittu katsaus Suomen muurahaista vuodelta 1960.

Italialainen, Sveitsissä uransa tehnyt Cesare Baroni Urbani ja britti Cedric Collingwood (1919–2016) julkaisivat 1977 yhteenvedon pohjoisen Euroopan (ja siten myös Suomen) muurahaisten levinneisyyksistä. Collingwood (1979) laati myös sangen tarpeellisen ja paljon käytetyn määrittämissä Fennoskandian muurahaislajistosta laajuuksineen ja levinneisyyskarttoineen.

Uudemman suomalaisen muurahaistutkimuksen aloittajia olivat Eino Oinonen (1915–1976) ja Rainer Rosengren (1934–2004). Oinonen oli metsätieteilijä, joka julkaisi 1956 laajan, yli 200-sivuisen, väitöskirjatutkimuksen muurahaisten merkityksestä kallioalueiden metsittymisessä. Kasaamalla ja lajittelemalla maa-ainesta muurahaiset luovat edellytyksiä taimien kasvulle ja edistävät siten alueiden metsittymistä. Oinonen julkaisi tutkimuksensa suomeksi, joskin siinä oli 29-sivuinen englanninkielinen tiivistelmä. Kesti muutaman vuosikymmenen, ennen kuin tutkijat palasivat selvittämään

muurahaisten ekologista merkitystä metsäluonnossamme. Viisikymmentäviisi vuotta Oinosen tutkimuksen jälkeen, Kilpeläinen ym. (2011) katsoivat aiheelliseksi julkaista katsauksen Oinosen alkuperäisestä työstä.

## Käyttäytymistutkimus yhdistyy genetiikkaan

Rainer Rosengren teki uransa Helsingin yliopiston eläintieteen laitoksella, jonka ruotsinkielisellä osastolla oli vankka perinne eläinten käyttäytymisen ja aistifysiologian tutkimuksissa. Hänen tutkimuksensa suuntautuivat muurahaisten käyttäytymisen ja käyttäytymisekologian alueille. Väitöskirjatyössään vuonna 1971 hän selvitti kekomuurahaisten ravinnonhaku-käyttäytymistä ja suunnistautumista. Tutkimus osoitti, että ravinnon haussa olevat muurahaiset ovat polku-uskollisia (eli muurahainen lähtee keosta aina samaa polkua) ja käyttävät suunnistautumisessa näköaistia ja visuaalisia maamerkkejä. Työtä varten hän muun muassa eristi aitaamalla kallion laella olevan keon siten, että muurahaiset eivät pystyneet näkemään ympäristössä olevien puiden muodostamia maamerkkejä, vaan tukeutuivat aitauksen sisäpuolelle asetettuihin merkkeihin, joiden paikkoja tutkija saattoi vaihdella. Työmuurahaiset säilyttivät muistijäljen polkujen suunnista talven yli. Jatkotyöt osoittivat, että kekomuurahaiset käyttävät suunnistautumiseensa pimeään aikaan myös hajujälkiä ja että metsän hakkuu poistaa muurahaisten käyttämät visuaaliset merkit, jolloin polku-uskollisuus merkittävästi heikkenee (Kuva 11).

Rosengren oli hyvin laaja-alaisesti kiinnostunut muurahaisten biologiasta ja käytti kekseliäitä koejärjestelyjä testatessaan tutkimushypoteeseja. 1970-luvun alkupuolella hän yhdessä Kari Vepsäläisen kanssa päätti ryhtyä tutkimaan kekomuurahaisten ongelmalliseksi tiedettyä taksonomiaa geneettisin menetelmin. He ehdottivat tätä aihetta opinnäytetyöksi Pekka Pamilolle, joka proteiinielektroforeesia käyttäen



Kuva 11. Rainer Rosengren (vasemmalla) ja Pekka Pamilo seuraamassa Rosengrenin tutkimuskekoa, joka oli aidattu siten, että muurahaiset pystyivät kulkemaan maastoon vain muutaman sillan kautta. Näiltä Rosengren ja Lotta Sundström keräsivät näytteet muurahaisten saaliskohteiden selvittämiseksi. Kuva: Pekka Pamilo.

pyrki selvittämään lajien välisiä eroja entsyymi-geenien muuntelussa. Työ osoittautui käytettävissä olevilla menetelmillä hankalaksi, mutta johti Rosengrenin ja Pamilon pitkäaikaiseen yhteistyöhön, jossa käyttäytymisen, ekologian ja genetiikan keinoin tutkittiin muurahaisyhteiskuntien koostumusta ja toimintaa. Tästä syntyi tutkimustraditio, jota heidän oppilaansa ovat jatkaneet ja joka on tuottanut jo 30 väitöskirjaa Helsingin, Oulun ja Uppsalan yliopistoissa toimineissa tutkimusryhmissä.

Rosengrenin ja Pamilon tutkimusten keskeinen aihe oli muurahaisten yhteiskuntaelämän evoluutio. Jo Darwin käsitteli tätä kysymystä, koska lisääntymättömän työläiskastin evoluutio muodosti ensisilmäyksellä ongelman luonnonvalintaan perustuvalla evoluutionäkemykselle. Darwin esitti, että valinnan täytyy kohdistua koko yhteiskuntaan, mikä mahdollistaa myös lisääntymättömien työmuurahaisten ominaisuuksien kehittymisen ja siirtymisen seuraaville

sukupolville. William Hamilton (1936–2000), joka tutkimusansioistaan nimitettiin Suomesakin akateemikoksi, esitti 1960-luvulla matemaattisen teorian sille, miten sosiaaliseen käyttäytymiseen vaikuttavat geenimuodot siirtyvät seuraavaan sukupolveen paitsi yksilön omissa jälkeläisissä, myös niissä sukulaisissa, joiden syntymiseen ja elossa säilymiseen yksilö vaikuttaa. Teoria tunnetaan yleisesti sukulaisvalinnan teoriana. Australialaisen ohjaajansa ja kollegansa Ross Crozierin (1943–2009) kanssa Pamilo kehitti tilastollisen menetelmän teoriaa keskeisen sukulaisuusasteen mittaamiseksi, ja elektroforeettisesti tutkittavaa entsyymigeenien muuntelua käyttäen hän alkoi selvittää Rainer Rosengrenin kanssa muurahaisyhteiskuntien geneettistä koostumusta ja yksilöiden välisiä geneettisen sukulaisuuden asteita.



## Muurahaisten sosiaalinen elämä

Keskeisiksi tutkimusteemoiksi Rosengrenin ja Pamilon tutkimusryhmässä nousivat laajojen pesäverkostojen kehittyminen sekä yhteiskunnan jäsenten väliset konfliktit. Monille Suomessa eläville muurahaislajeille on luonteenomaista, että ne muodostavat verkostoja, joissa pesät ovat yhteydessä toisiinsa ja joissa voi olla satoja tai jopa tuhansia lisääntyviä kuningattaria. Mikä sai yhteiskunnat muodostamaan tällaisia verkostoja ja miten ne toimivat? Yleisempää mielenkiintoa kysymys sai siitä, että monet maailmalla leviävät haitalliset muurahaislajit (esimerkiksi argentiinanmuurahainen *Linepithema humile*) tyypillisesti esiintyvät tällaisina verkostoina.

Geneettiset konfliktiteoriat kehittyivät osaksi sukulaivalinnan teoriaa 1970-luvulla, kun tutkijat havahtuivat siihen, että yhteiskunnan jäsenten väliset sukulaisuusasteet vaihtelevat ja sen seurauksena yksilöiden välillä on erilaisia intressejä siinä, millaisia jälkeläisiä pesä tuottaa ja mitkä geenit siirtyvät seuraavaan sukupolveen. Paljolti omiin töihinsä perustuen Crozier ja Pamilo kokosivat yhteen hyönteisyhteiskuntien evoluutiota käsittelevän teorian ja empiiriset tulokset teokseen *Evolution of social insect colonies: sex allocation and kin selection* (Crozier & Pamilo 1996). Rosengrenin ja Pamilon tutkimusryhmän ensimmäisten väitöskirjatyöntekijöiden (Lotta Sundström, Wille Fortelius, Perttu Seppä) työt keskittyivät pääasiassa näihin kysymyksiin. Tutkimusryhmän kenttätöitä keskitettiin Tvärminnen eläintieteelliselle asemalle (Kuva 12).

Perttu Sepän työt kohdistuivat aluksi vihoilaisten (suku *Myrmica*) yhteiskuntien ja populaatioiden sosiaalisen ja geneettisen rakenteen tutkimiseen. Myöhemmin työt ovat laajentuneet muihin lajeihin. Suomessa tavataan useita *Myrmica*-suvun lajeja ja useimmilla niistä pesässä voi olla monta lisääntyvää kuningattarta. Kuningattarien vaihtuvuus voi geneettisten tutkimusten perusteella olla nopeaa, koska



Kuva 12. Kun työmuurahainen (kuvassa kantomuurahainen *Formica truncorum*) käsittelee munia ja pieniä toukkia, ei voi olla varma hoitaako se niitä, aikooko se eliminoida liiat koirastoukat vai pyrkiikö se vaikuttamaan siihen, kehittykö naarastoukka työläiseksi vai uudeksi kuningattareksi. Kuva: Lotta Sundström.

pesän työläisten genotyypit eivät aina vastanneet senhetkisten kuningarten genotyyppiä. Kuningattaret näyttävät kuitenkin olevan sukua keskenään, eli pesät rekrytoivat tuottamiaan naaraita uusiksi kuningattariksi. Sepän geneettiset työt osoittivat, että kuningarten mahdollisuus jäädä kotipesäänsä vähentää niiden liikkuvuutta eli populaatioiden geenivirtaa. Tämä näkyy myös uusien alueiden, kuten hakkuualueiden asuttamisessa. Alkuvaiheessa alueen pesissä on yleensä vain yksi kuningatar, mutta ajan myötä monikuningattaristen pesien osuus kasvaa. Vertaamalla molemmilta vanhemmilta periytyvien geenien ja vain kuningattarelta periytyvän mitokondrion DNA-sekvenssin muuntelua, Seppä on *Formica*-suvun muurahaisilla arvioinut, että lähipopulaatioiden välisestä geenivaihdosta pääosa selittyy koiraiden liikkumisesta. Hänen töissään on painottunut myös yhteiskuntien sosiaalisen rakenteen vaikutus populaatioiden geneettiseen erilaistumiseen ja elinvoimaisuuteen sekä uhanalaisten lajien kohdalla lajien suojelun tarve.



## Miten muurahaisten yhteiskunnat toimivat?

Muurahaisilla tehdyt tutkimukset olivat 1990-luvun alkupuolelle asti pääosin deskriptiivisiä, eli niissä kuvattiin geneettisen muuntelun avulla yhteiskuntien koostumusta ja populaatioiden erilaistumista. Näiden tietojen perusteella arvioitiin pesissä olevien lisääntyvien yksilöiden lukumäärää ja sukulaisuutta sekä alueellista liikkuvuutta eli geenivirtaa. Lotta Sundströmin tutkimukset kohdistuivat sen sijaan selvemmin funktionaalisiin kysymyksiin, yhteiskuntien toiminnan selvittämiseen. Hän yhdisteli genetiikan ja ekologian lähestymistapoja ja selvitti, miten muurahaisyhteiskunnat toimivat ja miten niissä esiintyvät geneettiset konfliktitilanteet ratkaistiin. Väitöskirjatyössään hän osoitti ensimmäistä kertaa pitävän tutkimusnäytön sille, että lisääntymättömät työmuurahaiset voivat edistää omia geneettisiä intressejään muokkaamalla pesän jälkeläistuottoa. Hänen tutkimustuloksensa osoittivat, että kantomuu-

rahaisten (*Formica truncorum*) pesissä on yksi kuningatar. Muurahaiskoiraat (kuten kaikki pistiäiskoiraat) ovat geneettisesti haploideja eli ne kehittyvät hedelmöittymättömistä munista ja niillä on yksinkertainen kromosomisto. Niinpä kaikki kuningattaren tuottamat koirasjälkeläiset ovat pesän työläisille geneettisesti samanarvoisia, mutta diploidien naarasjälkeläisten sukulaisuusaste vaihtelee sen mukaan, kuinka monen koiraan kanssa kuningatar on aikanaan pariutunut.

Sundströmin työ osoitti, että pesät, joissa kuningatar oli pariutunut vain kerran eli kaikki naarasjälkeläiset olivat täyssisaria, tuottivat enimmäkseen uusia kuningattaria, muiden pesien tuottaessa pääosan populaation koiraista. Tulos vastasi täysin sukulaisvalinnan teorian ennustetta tilanteessa, jossa työmuurahaiset kontrolloivat seksuaaliyksilöiden tuottoa. Hie- man myöhemmin hän yhteistyökumppanien- sa kanssa osoitti työläisten määräävän aseman myös toisella *Formica*-suvun lajilla, karvalovi-



Kuva 13. Liselotte Sundström (vasemmalla) tutkijassa loviniskan (*Formica exsecta*) kekoa Tvärminnen saaristos- sa Unni Pulliaisen kanssa. Kyseinen saaristopopulaatio on yksi maailman parhaiten tunnettuja muurahaispopu- laatioita. Kuva: Katja Bargum.

niskalla (*F. exsecta*). Jatkotöissä he selvittivät edelleen, että työmuurahaiset muokkaavat seksuaalituotantoa eliminoimalla valikoivasti koirastoukkia pesissä, joissa kuningatar on pariutunut vain yhden koiraan kanssa (Kuva 13).

Väitöskirjatyön ja postdoc-kauden jälkeen Sundström perusti Helsingin yliopistoon tutkimusryhmän, joka keskittyi tutkimaan sukulaisvalintateorian ennusteita ja mekanismeja, erityisesti kysymystä, miten muurahaiset tunnistavat toisiaan ja miten tuo tunnistus vaikuttaa niiden käyttäytymiseen. Havainto, että työmuurahaiset pystyvät tunnistamaan pesässä varttuvien toukkien joukosta geneettisesti läheisimmät sukulaisensa johti tunnistuksessa käytettävien hiilivety-yhdisteiden tutkimiseen. Tutkimuksen edetessä ja erityisesti genomitutkimuksen menetelmien kehittyessä, työt suuntautuivat laajemminkin muurahaisten biologiaan, elinkiertoihin, immuunipuolustukseen sekä sukusiitoksen ja muiden stressitekijöiden vaikutuksiin. Keskeiset kohdelajit olivat kantomuurahainen, karvaloviniska ja mustamuurahainen (*Formica fusca*). Pitkäaikaiset tutkimukset Tvärminnen saariston karvaloviniskoilla ovat tehneet siitä yhden maailman parhaiten tunnetuista muurahaispopulaatioista, jossa Sundström ja hänen oppilaansa Emma Vitikainen ovat geneettisiä menetelmiä hyödyntämällä selvittäneet pesien sukupuita eli mistä pesän perustanut kuningatar ja sen kanssa pariutunut koiras ovat lähtöisin ja kuinka etäälle kuningatar on syntymäpesästään siirtynyt (Sundström & Vitikainen 2022).

Sundströmin tutkimusryhmästä Heikki Helanterä on ansiokkaasti jatkanut omien oppilaidensa kanssa muurahaisyhteiskuntien toimintaa koskevaa evoluutiobiologista tutkimusta. Hän on Pamilon tavoin myös kehittänyt alan teoriaa. Hänen empiiristen töidensä aihepiirit ovat käsitelleet esimerkiksi sitä, miten työmuurahaiset osallistuvat koiraiden tuottamiseen. Pistiaisten koiraat kehittyvät hedelmöittämättömistä haploideista munista, joita myös työläiset pystyvät munimaan. Työläisten rooli koiraiden tuottajina kuitenkin vaihtelee suuresti

lähisukuistenkin lajien välillä. Helanterän työryhmän tutkimukset ovat kohdistuneet myös sukulaisten kemialliseen tunnistamiseen ja osoittaneet, että jo toukilla on kyky tunnistaa sukulaisuusasteita. Toukat harjoittavat kannibalismia ja syövät pesässä olevia munia, kuitenkin valikoivasti siten, että syödyiksi tulevat herkimmin munat, jotka eivät ole sukua toukalle. Yhdessä Katja Bargumin kanssa hän on kirjoittanut muurahaisten biologiaa ja muurahaistutkimuksia käsittelevän teoksen *Suuri suomalainen muurahaiskirja* (Bargum & Helanterä 2019).

### Muurahaislajit kilpailevat keskenään

On arvioitu, että maailmassa elää noin 20 tuhatta biljoonaa ( $2 \times 10^{16}$ ) muurahaista eli kaksi ja puoli miljoonaa jokaista ihmistä kohden. Lajeja tunnetaan noin 15 000 ja tuhansia on varmasti vielä nimeämättä. Muurahaisten suuri määrä tarkoittaa, että ne joutuvat kilpailemaan keskenään tilasta ja ravinnosta. Sekä lajien sisäinen että niiden välinen kilpailu vaikuttavat pesien sijaintiin ja pesätiheyteen. Kari Vepsäläinen erotti puolalaisen kollegansa Bohdan Pisarskin (1928–1992) kanssa muurahaislajien välisessä kilpailussa kolme tasoa. Alimmalla tasolla toimivat lajit puolustavat omaa pesäänsä, keskitasolla lajit puolustavat myös ravintoresurssejaan ja korkeimman tason dominoivat lajit puolustavat koko aluetta, jolla ne liikkuvat ravinnon haussa. Ylempien tasojen lajit yleensä syrjäyttävät toisensa, mutta alimman tason syrjään vetäytyvät lajit pystyvät elämään kilpailuhierarkiassa korkeammalla olevien lajien elinpiirissä. Täten kilpailu säätelee sitä, millaiset lajit pystyvät elämään rinnan ja millaiseksi alueen lajikoostumus muodostuu (Kuva 14).

Yhdessä Riitta Savolaisen kanssa Vepsäläinen on testannut kilpailuhierarkian ennusteita ja kilpailun vaikutusta lajikoostumukseen useissa tutkimuksissa sekä keräämällä ravinnon haussa olevia työmuurahaisia että tarkastelemalla niiden esiintymistä maastoon asetetuilla syöteillä. Odotusten mukaisesti dominoivat la-





Kuva 14. Kari Vepsäläinen ihastelee tammen rungossa pesivää paperimuurahaisen (*Lasius fuliginosus*) pesää. Paperimuurahainen voi olla muurahaisten kilpailuhierarkiassa ylimmällä tasolla ja säädellä alueen muuta lajistoa. Kuva: Riitta Savolainen.

jit vaikuttavat muuhun lajistoon ja vaikuttavat myös hierarkian alimmalla tasolla olevien lajien ravinnonhakukäyttäytymiseen. Muita välttelevät lajit valitsevat keskimäärin pienempiä saalis kohteita tai saalistavat karikkeen seassa dominoivan lajin yksilöitä vältellen.

Vepsäläinen on jatkanut aktiivisesti yhteistyötään puolalaisten kollegoiden kanssa, sen tuloksena syntyi myös laaja opaskirja *Ants of Poland* (Czechowski ym. 2012).

Kilpailun ohella paikalliseen lajistoon vaikuttavat luonnollisesti myös lajien maantieteellinen levinneisyys ja niiden elinympäristövaatimukset. Pekka Punntila aloitti muurahaistyönsä Helsingin yliopistossa Yrjö Hailan hankkeessa, jossa tutkittiin luonnon monimuotoisuutta eri ikäisissä metsissä. Myöhemmin Punntila on jatkanut tutkimuksia Suomen ympäristökeskuksessa ja myös yhteistyössä muiden tutkimus-

ryhmien kanssa. Avohakkuiden jälkeen häiriöalueen kolonisoivat nopeimmin lajit, joilla yksinäinen kuningatar pystyy perustamaan pesän. Ajan myötä alueelle saapuu muita lajeja, mutta ne tarvitsevat pesän perustamisvaiheessa toisten lajien apua, sillä ne valtaavat toisen lajin pesän käyttöönsä. Vähitellen lajisto muuttuu siten, että dominoivat lajit muodostavat alueelle pesäverkoston, jossa ensimmäisen pesän muurahaisten rakentavat lähistölle uusia pesiä, joissa on useita kuningattaria. Lopulta dominoivat lajit säätelevät koko alueen lajikoostumusta.

### Lajikysymykset

Erityisen mielenkiinnon kohteena suomalaisten tutkijoiden listalla on ollut kekomuurahaisten esiintyminen, koska kyse on koko muurahaistolajistoa säätelevistä dominoivista lajeista. Eräät muutkin lajit rakentavat kekoja, mutta varsinaisia neulaskekoja tekeviä *Formica rufa* -ryhmän lajeja metsissämme tavataan viisi. Kekojen kartoitus on ollut osana myös valtakunnallisissa metsäinventoinneissa ja tästä aineistosta on saatu hyvä käsitys lajien maantieteellisestä levinneisyydestä ja elinympäristövaatimuksista. Jouni Sorvarin kansalaistieteen avulla kokoama aineisto antaa vastaavan käsityksen. Yleisin kekomuurahaisemme on tupsukekomuurahainen (*Formica aquilonia*), joka esiintyy koko maan alueella. Laji muodostaa laajoja pesäverkostoja, missä keot ovat yhteydessä toisiinsa poluin ja lisääntyviä kuningattaria voi yhdessä keossa olla satamäärin.

Kekomuurahaisten on useissa tutkimuksissa havaittu taksonomisesti hankalaksi ryhmäksi, ja DNA-tason työt osoittavat lajien olevan verrattain nuoria. Morfologisten tuntomerkkien tarkastelu ja DNA-sekvenssien siirtyminen lajista toiseen viittaavat lajien myös risteytyvän keskenään. Jonna Kulmunin geneettiset tutkimukset ovat paljastaneet mielenkiintoisen risteymähistorian kahden kekomuurahaistolajin, tupsukekomuurahaisen (*Formica aquilonia*) ja kaljukekomuurahaisen (*F. polycytena*) välillä. Tvärminnen

eläintieteellisen aseman läheisyydessä on populaatio, jossa kaikki muurahaiset vaikuttavat näiden lajien hybrideiltä kuitenkin siten, että hybridit jakautuvat kahteen geneettisesti erilliseen ryhmään. Risteymien ongelmista kieli se, että naarasyksilöillä (sekä kuningattarilla että työmuurahaisilla) esiintyy geenimuotoja eli alleleita, joita ei havaita koiraisissa. Ilmeisesti risteytymisen tuloksena syntyvillä koirailta, jotka pistiäiskoiraiden tapaan ovat haploideja, on haitallisia geeniyhdistelmiä, jotka johtavat yksilönkehityksen ongelmiin ja varhaiseen kuolemaan. Diploidit hybridinaaraat sen sijaan saattavat jopa hyötyä kahden lajin geeniaineksen yhdistymisestä, joten koiraille haitalliset alleelit säilyvät populaatiossa. Tvärminnen kekomuurahaiset tarjoavat erinomaisen mahdollisuuden tapaustutkimukselle, jonka avulla voidaan tutkia yhtä keskeistä evoluutiobiologian kysymystä, miten lähisukuisten lajien risteytyminen vaikuttaa lajinmuodostukseen ja sen geneettisiin mekanismeihin (Kuva 15).



Kuva 15. Tupsukekomuurahaisen (*Formica aquilonia*) pesässä voi olla kymmeniä tai satoja kuningattaria, jotka varhain keväällä nousevat työläisten kanssa keon pinnalle auringonpaisteeseen. Kuningattaret erottuvat suuren kokonsa ja kiiltävän takaruumiinsa perusteella. Kuva: Pekka Pamilo.

Toinen lajinmuodostuksen kannalta mielenkiintoinen suku on *Myrmica* eli viholaiset. Suomessa tavataan 13 lajia, joista viisi on William Nylanderin aikanaan kuvaamia. Muurahaisissa on useita lajeja, jotka käyttävät toisia hyväkseen. Kekomuurahaisten kuningattaret eivät pysty yksinään perustamaan uutta pesää, vaan ne tunkeutuvat toisen lajin, esimerkiksi mustamuurahaisen (yleisemmin alasuku *Serviformica*), pesään, syrjäyttävät alkuperäisen kuningattaren ja antavat mustamuurahaisten kasvattaa ensimmäiset jälkeläiset. Tässä pesäloisinnan muodossa on kyse siten väliaikaisesta, pesän perustamisvaiheeseen liittyvästä parasitismista. Verimuurahaiset (*Formica sanguinea*) puolestaan tekevät ryöstöretkiä läheisten *Serviformica*-alasuvun pesiin ja kantavat sieltä toukkia ja koteloita omaan pesäänsä saaden näin ylimääräistä työvoimaa. *Myrmica*-suvun viholaisista puolestaan tunnetaan useita lajeja, joilta oma työläiskasti on jäänyt kokonaan pois ja kuningattaret loisivat käen tavoin toisen lajin pesissä. Riitta Savolaisen tutkimusryhmässä Helsingin yliopistossa on selvitetty, miten tämä yhteiskuntaloisinta (englanniksi *inquilism*) on kehittynyt. Onko loismainen elämäntapa kehittynyt yhdessä evoluutiolinjassa, vai onko jokainen yhteiskuntaloinen erillisen evoluutio- ja lajiutumisprosessin tulos? Savolaisen ryhmän tulokset osoittavat, että yhteiskuntaloisinta on kehittynyt *Myrmica*-suvussa useita kertoja siten, että parasitainen laji on usein hyvin läheistä sukua isäntälajilleen. Monet suvun lajit ovat myös väliaikaisia parasitteja eli käyttävät isäntälajia hyväkseen vain pesän perustamisvaiheessa. Näiden lajien kohdalla parasitiin ja isännän sukulaisuus on vaihtelevampi osoittaen, että loismainen elämäntapa on voinut kehittyä eri reittejä.

### Muurahaiset osana ravintoverkkoa

Muurahaisia on lukumääräisesti paljon ja niiden biomassa on suuri. Tropiikissa on arvioitu, että muurahaisten biomassa ylittää selkärankaisten



tutkimusryhmä on löytänyt kymmeniä lajeja. Kun avohakkuut vaikuttavat kekojen kosteusolosuhteisiin, myös näiden seuralaislajien elinolosuhteet muuttuvat ja niiden esiintyminen vaarantuu.

Myös mikrobiyhteisöt – bakteerit ja sienet – eroavat muurahaiskekojen ja ympäröivän maaperän välillä, kuten Lotta Sundströmin ryhmän työt osoittavat. Sienten lajisto vaikuttaa muuttuvan ajallisesti herkemmin, mutta näiden mikrobien ja muurahaisten välisten yhteyksien luonnetta ei tarkemmin tunneta.

### **Myös taudit viihtyvät pesissä**

Kaikilla eläimillä on loisensa ja tautinsa. Suuri yksilötiheys muurahaisyhteiskunnissa tarjoaa otollisen tilaisuuden epidemioiden leviämiseksi, etenkin kun saman pesän yksilöt ovat yleensä geneettisesti sukua toisilleen. Rainer Rosengren epäili jo 1970-luvulla, että ns. sylkirauhastauti, joka saa työmuurahaisen keskiruumiin kehittymään siten, että se muistuttaa kuningatarta, voisi olla viruksen aiheuttama vaiva. Muurahaisten taudinaiheuttajista ei toistaiseksi tiedetä paljon. Tutkijoiden huomio onkin keskittynyt paljolti siihen, miten muurahaisten immuunipuolustus toimii ja miten eri stressitekijät vaikuttavat puolustukseen.

Muurahaisten immuunipuolustuksessa voidaan tunnistaa yksilöiden oma fysiologinen puolustus ja hygieeniseen käyttäytymiseen perustuva sosiaalinen puolustus. Jouni Sorvari yhteistyökumppaneineen on selvittänyt yksilöiden puolustusreaktioita sijoittamalla lyhyen nailonsiiman palan muurahaisen takaruumiin, jolloin muurahaiset eristävät tunnistamansa vierasesineen ympäröimällä sen melaniinilla – samaan tapaan kuin ne eristäisivät jonkun taudinaiheuttajamikrobin. Sundströmin ja Lumi Viljakaisen ryhmissä on puolustusreaktioita ryhdytty tutkimaan myös mittaamalla immuunijärjestelmään kuuluvien geenien aktivoitumista, kun muurahaisia infektoidaan potentiaalisilla taudinaiheuttajilla. Tulokset osoittavat

muurahaisen kastin sekä sisäsiittoisuuden ja ympäristötekijöiden aiheuttaman stressin vaikuttavan puolustusreaktion voimakkuuteen.

Sundströmin tutkimusryhmässä suunniteltiin Dalia Freitakin johdolla myös koe, jossa muurahaisia altistettiin patogeeniseksi tiedetyllä *Beauveria*-sienellä. Altistetuille muurahaisille tarjottiin ravintovaihtoehtoja, joista toiseen oli lisätty vetyperoksidia. Muurahaiset valitsivat sieni-infektion uhatessa ravintoa, jossa on reaktiivisia happiradikaaleja, jotka aineenvaihdunnassa auttavat tuhoamaan taudin aiheuttajia. Muurahaiset pystyvät siis tarvittaessa lääkitsemään itseään!

Geenien toimintaan perustuvat menetelmät immuunipuolustuksen voimakkuuden mittaamisessa edellyttävät, että immuunipuolustukseen osallistuvat geenit ja niiden emäsjärjestys tunnetaan. Kun seitsemän muurahaislajin perimät selvitettiin vuosina 2010–2011, Lumi Viljakainen Oulun yliopistosta osallistui niiden immuunijärjestelmän geenien tunnistamiseen. Omissa tutkimuksissaan hän havaitsi, että muurahaisten immuunipuolustuksen proteiinit ovat evoluution aikana muuttuneet nopeammin kuin vertailugeenit tai banaanikarpäsen immuunipuolustuksen geenit. Tulokset kielivät immuunijärjestelmän ja tautien suuresta merkityksestä muurahaisten elämässä. Viimeaikaisissa töissään Viljakainen on sekvenssiaineistojen perusteella tunnistanut muurahaisten viruksia ja osoittanut, että virusten aiheuttamat taudit ovat suurelta osin isäntäspesifisiä.

### **Metsät ja muurahaiset**

Eino Oinonen havaitsi 1950-luvulla, että muurahaiset muokkaavat maa-ainesta vaikuttaen sitä kautta puuntaimien kasvuun. 2000-luvun alussa Leena Finérin johtama, usean yliopiston ja tutkimuslaitoksen tutkijoista koostuva yhteishanke kohdisti uudelleen katseensa kekomuurahaisten merkitykseen metsämaan muokkaamisessa ja ravinteiden kierrätyksessä eri-ikäisissä (5, 30, 60 ja 100 vuotta) kuusikoissa.

Kekotiheys vaihtelee suurestikin paikallisesti, mutta valtakunnanlaajuisten inventointien mukaan kekoja on keskimäärin 3–4 metsähehtaarilla. Vanhoissa metsissä keot ovat suurempia ja suuren biomassansa johdosta muurahaisilla on merkittävä rooli ravinteiden, etenkin typen ja fosforin, kiertokulussa metsäekosysteemeissä. Vaikka kekojen osuus metsämaan sisältämästä hiilen kokonaismäärästä on verraten pieni, keoissa voi olla varastoituneena parisataa kiloa hiiltä metsähehtaaria kohden. Siten muurahaiset voivat saada aikaan hiili- ja ravinnevarastojen keskittymiä metsässä ja hylätyistä keoista vapautuvat ravinteet edistävät tutkimuksen mukaan puiden ohutjuurien kasvua.

Jos muurahaiset vaikuttavat metsäekosysteemin toimintaan, vastakkainen vaikutus on vielä kohtalokkaampi, sillä metsänhoitotoimet vaikuttavat merkittävästi muurahaislajistoon ja -populaatioihin. Heikki Wuorenrinne (1933–2003) tutki 1970-luvulla kekomuurahaisien esiintymiseen vaikuttavia tekijöitä Espoon kaupunkimetsissä. Rosengren ja Pamilo totesivat, että avohakkuu vaikeuttaa kekomuurahaisien suunnistautumista ja johtaa olemassa olevien kekojen jakautumiseen useiksi pieniksi keoiksi. Turun yliopiston tutkijat Jouni Sorvari ja Harri Hakkarainen (1966–2014) havaitsivat 2000-luvulla hakkuiden vaikuttavan monin tavoin kekomuurahaisien elämään. Hakkualueiden työmuurahaiset olivat aiempaa pienikokoisempia ja – ilmeisesti ravintokilpailun takia – entistä aggressiivisempia lajitovereitaan kohtaan. Pesät tuottivat vähemmän uusia kuningattaria ja koiraita, ja erityisesti koirasjälkeläisten osuus laski. Haitallisten tekijöiden yhteisvaikutuksesta kekomuurahaisien populaatiokokoa pieneni. Viimeaikaisissa tutkimuksissaan Sorvari on havainnut avohakkuiden vaikuttavan kekojen kosteus- ja lämpöolosuhteisiin lisäten muurahaisien talvikuolettaisuutta ja aiheuttaen yhteiskuntien kuolemista.

Myös Pekka Punntila on tutkimuksissaan paneutunut metsänhoidon vaikutuksiin. Hänen saamansa tulokset näyttävät selvästi, miten

avohakkuut vaikuttavat kekomuurahaisien elämään ja miten lajisto muuttuu metsien ikääntyessä ja metsäalueiden pirstoutuessa. Vanhoissa kuusikoissa vallitsevat monikuningattarisia ja monipesäisiä yhteiskuntia rakentavat lajit, jotka kärsivät voimakkaasti avohakkuista. Metsän sukkession alkuvaiheessa alueelle leviävät ensimmäisinä lajit, jotka rakentavat yksikuningattarisia pesiä. Vie aikansa, ennen kuin metsä on sopiva ympäristö monikuningattarisille kekomuurahaisyhteisöille. Muurahaislajiston muuttamista hidastaa myös se, että kuningattaret ovat hyvin pitkäikäisiä ja yhteiskuntien kasvu voi olla verkkaista.

### **Auttaako genomitieto ratkomaan muurahaisiin liittyviä kysymyksiä?**

Biotieteiden kehitys mahdollistaa eliöiden koko perimän kartoittamisen ja toimivien geenien tunnistamisen. Kuten edellä todettiin, Lumi Viljakainen oli mukana selvittämässä immuunijärjestelmän geenejä ensimmäisistä muurahaisgenomeista ja Lotta Sundströmin ryhmä selvitti vuonna 2019 meillä paljon tutkitun karvaloviniskan (*Formica exsecta*) perimän ja tunnisti siitä 13 767 proteiinia koodaava geeniä. Erilaisia transkription tuotteita on tätä enemmän, koska osaa geeneistä luetaan eri tavoin. Lajiristeymiä tutkiva Jonna Kulmunin ryhmä on määrittänyt geenejä kekomuurahaisen (*F. aquilonia* × *F. polyctena* risteymä) perimästä. Tietoa muurahaisien perimästä karttuu koko ajan lisää, mutta mitä se kertoo niiden biologiasta? (Kuva 17.)

Työryhmien tuloksista huomataan etenkin kommunikaatioon liittyvien kemiallisten yhdisteiden valmistamiseen ja tunnistamiseen liittyvien geeniperheiden nopea evoluutio. Tämä kertoo hajumaailman keskeisestä roolista muurahaisien elämässä. Edellä kerrottiin jo immuunijärjestelmän geenien nopeasta evoluutiosta. Genomitason tutkimus on vasta alkuvaiheessa, mutta kertoo jo nyt perimässä tapahtuneista muutoksista ja siitä, mihin toimintoihin on kehittynyt uusia geenejä ja mitä geenejä valinta-

paineet ovat muuttaneet.

Suomalaisten tutkimusryhmien yksi pitkäaikainen kiinnostuksen kohde on ollut pesäverkostojen eli superkolonioiden muodostuminen. Jakautuminen yksittäisiin, yhden kuningattaren perustamiin pesiin ja monikuningattariin superkolonioihin koskee usein kahta lähisukuista lajia, mutta joskus vastaavan eron voi havaita lajin sisällä kahden populaation välillä. Sundströmin ja Helanterän ryhmät osallistuvat kansainväliseen hankkeeseen, jossa selvisi, että näiden sosiaalisten muotojen taustalla on



Kuva 17. Loviniskakuningatar parveilulennolle lähdössä. Tvärminnen saaristossa tehty tutkimus on osoittanut, että kuningattaret perustavat uuden pesän keskimäärin noin 60 metrin päähän syntymäpesästään. Ekologian lisäksi myös lajin genomi on hyvin tutkittu. Kuva: Lotta Sundström.

perinnöllinen ero usean geenin muodostamassa laajassa supergeenissä, kromosomialueessa, jossa tapahtuu rekombinaatiota vain harvoin. Useilla *Formica*-suvun lajeilla havaittu sama kromosomiero näiden sosiaalisten muotojen välillä kertoo siitä, että muotojen eriytyminen on tapahtunut miljoonia vuosia sitten ja säilynyt siitä lähtien eri kehityslinjoissa.

Suuri mielenkiinto genomissa tapahtuneiden muutosten ohella kohdistuu siihen, miten geenit viime kädessä toimivat. Selvittämällä transkriptomia eli sitä, mitä lähetti-RNA -molekyyliä solut tuottavat, saadaan selville, mitkä

geenit ovat olleet erityisen aktiivisia. Tätä menetelmää tutkimusryhmät ovat hyödyntäneet esimerkiksi immuunivasteen tutkimisessa. Yksi muurahaisten biologian ja evoluution keskeinen kysymys on, mikä saa yksilön kehittymään työmuurahaiseksi tai kuningattareksi. Perimältään ne ovat samanlaisia diploideja yksilöitä, mutta joku muu tekijä ratkaisee yksilönkehityksen suunnan ja yksilön tulevan kastin. Millaisia eroja eri tavoin kehittyvien toukkien geenitoiminnassa näkyy? Verratessaan useiden lajien transkriptomeja eri kasteista, Heikki Helanterän ja Lotta Sundströmin tutkimusryhmässä työskennellyt Claire Morandin pystyi osoittamaan, että kastinmääräytymisen taustalla on useiden geenien muodostamia toiminnallisia verkostoja, joista on hankala nimetä yhtään yksittäistä kastia määräävää geeniä.

Genomitason tutkimukset ovat jo paljastaneet mielenkiintoisella tavalla piirteitä muurahaisten yhteiskuntaelämän taustoista, ja tämä työ on vasta alkuvaiheissaan. Yksi tulevaisuuden työkalu tällä alueella on myös geenimuokaus (Konu 2023). Viljakainen ja Kulmuni valitsivat kohteeksi muurahaisten silmän väripigmenttiä tuottavan geenin ja kohdistivat siihen mutaatioita geenisaksien avulla. Tuloksena syntyi poikkeava silmänväri. Kun kohteeksi valitaan joku sosiaaliseen elämään vaikuttava geeni, menetelmä avaa mielenkiintoisia näkymiä uusille tutkimuksille.

## Kiitokset

Kiitämme Pasi Reunasta, Heikki Helanterää ja Lotta Sundströmiä hyödyllisistä kommentista, jotka auttoivat selkeyttämään esitystä. Kiitämme myös Lotta Sundströmiä, Pertti Huttusta, Veijo Seppästä, Katja Bargumia, Riitta Savolaista ja Kuopion museota käyttöömmme saamistamme valokuvista.

*Emeritusprofessori Pekka Pamilo on johtanut yhteiskuntahyönteisten evoluutiobiologian tutkimusryhmiä Helsingin, Uppsalan ja Oulun yliopistoissa.*

*Dosentti Ilkka Teräs on toiminut suunnittelijana Helsingin yliopiston bio- ja ympäristötieteellisessä tiedekunnassa. Hän on kiinnostunut pölyttäjähyönteisistä, erityisesti myrkkypistiäisistä, sarvijääristä ja kukkakärpäisistä, sekä Suomen hyönteistieteen historiasta.*



Kuva 18. Ilkka Teräs esittelee löytämänsä kankuria (*Lamia textor*) Suomen Hyönteistieteellisen Seuran kevätretkellä Inkoossa. Kuva: Veijo Seppänen.



## Kirjallisuus

- Annala I 1999 Bee venom allergy in beekeepers. Väitöskirja, Acta Universitatis Tamperensis.
- Bargum K & Helanterä H 2019 Suuri suomalainen muurahaiskirja. Minerva, Helsinki.
- Collingwood CA 1979 The Formicidae (Hymenoptera) of Fennoscandia and Denmark. Fauna Entomol Scand Vol 8. Scandinavian Science Press, Klampenborg, Denmark.
- Crozier RH & Pamilo P 1996 Evolution of social insect colonies: sex allocation and kin selection. Oxford Univ Press, Oxford.
- Czechowski W, Radchenko A, Czechowska W & Vepsäläinen K 2012 The ants of Poland with reference to the myrmecofauna of Europe. Natura Optima Dux Foundation, Varsova.
- Elfving R 1960 Die Hummeln und Schmarotzerhummeln Finnlands. Fauna Fennica 10: 1–45.
- Elfving R 1968 Die Bienen Finnlands. Fauna Fennica 21: 1–69.
- Forsius R & Nordström Å 1923 Zur Kenntnis der Vespiden Finnlands. Notulae Entomol 3: 1–9.
- Hakala SM, Kulmuni J & Helanterä H 2023 Evoluutio vaikuttaa muurahaisten tulevaisuudennäkymiin. Luonnon Tutkija 1: 24–38.
- Hanski I 1982 a Communities of bumblebees: testing the core-satellite species hypothesis. Ann Zool Fenn 19: 65–73.
- Hanski I 1982 b Structure in bumblebee communities. Ann Zool Fenn 19: 319–326.
- Hölldobler B & Wilson EO 1990 The ants. Harvard Univ Press, Cambridge, MA.
- Jantunen J & Saarinen K 2007 Herhiläisen esiintyminen Etelä- ja Itä-Suomessa. Sanomalehtikyselyt vuonna 2007. Etelä-Karjalan Allergia- ja Ympäristöinstituutti.
- Johansson K & Pekkarinen A 2000 Saksanampiainen (*Vespula germanica*) löytynyt talvelta Turusta (Hymenoptera, Vespidae). Sahlbergia 5: 49.
- Julin J 1791-1792 Bref til Herr Intendenten Fischerström, om de uti Österbotten, sårdeles omkring Uleåborg samlade Naturalier.

- Ny J Hushålln 14: 266–293, 15: 3–34, 55–73, 105–137.
- Kilpeläinen J, Niemelä P & Kuuluvainen T 2011 A review of the study of Oinonen (1956) on ants on rocks and their contribution to forest regeneration in southern Finland. *Scand Forest Res* 26: 72–80.
- Komonen A & Sorvari J 2023 Yhteiskunta-ampiaisista Suomessa. *Luonnon Tutkija* 1: 14–23.
- Konu M 2023 Pihamauriaisien geenimuokkaus CRISPR-Cas9-tekniikalla. *Luonnon Tutkija* 1: 39–42.
- Korpela S, Aarhus A, Fries I & Hansen H 1992 *Varroa jacobsoni* Oud. in cold climates: population growth, winter mortality and influence on the survival of honey bee colonies. *J Apicult Res* 31: 157–164.
- Kujala V 1925 Kimalaiset eräitten kukkien pölyttäjinä. *Luonnon Ystävä* 29: 104.
- Laine K 2012 a Menneiden aikojen mehiläishoitoa osa 3: Mehiläishoitokoulu. *Mehiläinen* 3/2012: 84–85.
- Laine K 2012 b Menneiden aikojen mehiläishoitoa osa 4: Kansainvälistä surinaa. *Mehiläinen* 5: 148.
- Leikola A 2011 History of zoology in Finland 1828-1918. *Soc Scient Fennica, Sastamala*.
- Loukola OJ 2023 Mesipistiäisten älykkyydestä. *Luonnon Tutkija* 1/2023: 4–13.
- Loukola OJ, Solvi C, Coscos L & Chittka L 2017 Bumblebees show cognitive flexibility by improving on an observed complex behavior. *Science* 355: 833–836.
- Mikkola K 1978 Spring migrations of wasps and bumble bees on the southern coast of Finland (Hymenoptera, Vespidae and Apidae). *Ann Entomol Fenn* 44: 10–26.
- Mikkola K 1984 Migration of wasps and bumblebee queens across the Gulf of Finland (Hymenoptera: Vespidae and Apidae). *Notulae Entomol* 64: 125–128.
- Mikkola K 2004 Onko Isaac Uddmanin ja hänen aikaistensa perhosia jäljellä? *Luonnon Tutkija* 108: 84–90.
- Parkkinen S, Paukkunen J & Teräs I 2018. Suomen kimalaiset. *Docendo, Jyväskylä*.
- Paxton RJ, Klee J, Korpela S & Fries I 2007 *Nosema ceranae* has infected *Apis mellifera* in Europe since at least 1998 and may be more virulent than *Nosema apis*. *Apidologie* 38: 558–565.
- Pekkarinen A 1973 Suomen yhteiskunta-ampiaisista (Vespidae). *Luonnon Tutkija* 77: 12–19.
- Pekkarinen A 1979 Morphometric, colour and enzyme variation in bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus*) in Fennoscandia and Denmark. *Acta Zool Fenn* 158: 1–60.
- Pekkarinen A 1989 The hornet (*Vespa crabro* L.) in Finland and its changing northern limit in northwestern Europe. *Entomol Tidskr* 110: 161–164.
- Pekkarinen A 1995 Geographic variation and taxonomy of *Dolichovespula* species in the boreal zone of the Holarctic region (Hymenoptera, Vespinae). *Acta Zool Fenn* 199: 61–70.
- Pekkarinen A & Huldén L 1995 Distribution and phenology of the Vespinae and Polistinae species in eastern Fennoscandia (Hymenoptera: Vespidae). *Sahlbergia* 2: 99–111.
- Pekkarinen A & Teräs I 1977 Suomen kimalaisista ja loiskimalaisista. *Luonnon Tutkija* 81: 1–24.
- Pekkarinen A, Teräs I, Viramo J & Paatela J 1981 Distribution of bumblebees (Hymenoptera, Apidae: *Bombus* and *Psithyrus*) in eastern Fennoscandia. *Notulae Entomol* 61: 71–89.
- Ranta E 1981 Structure of bumblebee communities in Northern Europe. *Väitöskirja, Helsingin yliopisto*.
- Reuter OM 1919. Hyönteisten elintavat ja vaistot, yhteiskunnallisten vaistojen sarastukseen saakka (S ja KH Hällströmin suomenos). *Otava, Helsinki*.
- Sahlberg J 1902 Yleiskatsaus Suomen *Bombus*-lajeihin. *Luonnon Ystävä* 6: 188–193.
- Salmela H, Amdam GV & Freitak D 2015 Transfer of immunity from mother to offspring is



mediated via egg-yolk protein vitellogenin. *PLoS Pathol* 11, e1005015.

Siivonen L 1942 Zur Phänologie des Frühjahrauftretens der Hummel (*Bombus*, Hym., Apidae). *Ann Entomol Fenn* 8: 83–102.

Sorvari J 2013 Social wasp (Hymenoptera: Vespidae) beer trapping in Finland 2008-2012: a German surprise. *Entomol Fennica* 24: 156–164.

Sundström L & Vitikainen E 2022 The life history of *Formica exsecta* (Hymenoptera, Formicidae) from an ecological and evolutionary perspective. *Myrmecol News* 32: 23–40.

Teräs I 1985 Food plants and flower visits of bumblebees (*Bombus*: Hymenoptera, Apidae) in southern Finland. *Acta Zool Fenn* 179: 1–120.

Teräs I, Jantunen J, Pekkarinen A, Saarinen K & Sorjonen J 2003 Herhiläisen uusi tuleminen. *Luonnon Tutkija* 107: 168–176.

Uddman I 1753 *Novae Insectorum species*. Jacob Merckell, Aboae.

Varis A-L 1993 Suomen mehiläishoito mennei-

syydestä nykypäivään. *Luonnon Tutkija* 97: 184–187.

Varis A-L, Helenius J & Koivulehto K 1982 Pollen spectrum of Finnish honey. *J Scient Agric Soc Finland* 54: 407–420.

Vesterlund S-R 2015 *Bumblebees in a Changing Climate: Evaluating the Effects of Temperature on Queen Performance*. Väitöskirja, Turun yliopisto.

Wellenius O 1904 Suomen myrkkypistiäiset. Hymenoptera Aculeata I. Muurahaiset – Heterogyna. *Vanamon kirjasia* 2: 1–24.

Westerlund A 1893 Hymenopterologisia havainnoita Laatokan pohjoisrannikolta. *Acta Soc Fauna Flora Fennica* 9, 30 sivua.

Wirta H, Abrego N, Miller K, Roslin T & Vesterinen E 2021 DNA traces the origin of honey by identifying plant, bacteria and fungi. *Sci Rep* 11: 4798.

Woldstedt FW 1875 Förteckning öfver några finska guld- och rofsteklar samt getingar. *Notiser ur sällskapet Pro Fauna et Flora Fennica förhandlingar*. Vol 14, s 344–439.



© Lotta Sundström 2016

Lotta Sundströmin tutkimusryhmä (kuvassa) järjesti 2016 Helsingissä yhteiskuntahyönteisten biologian kansainvälisen kongressin (IUSSTI eli International Union for the Study of Social Insects). Kuva: Lotta Sundström.

## Tietolaatikko

Muurahaistutkimuksia käsittelevä osuus perustuu suurelta osin seuraaviin suomalaisten tutkijoiden ja heidän oppilaidensa tekemiin väitöskirjoihin:

- Oinonen EA 1956 Kallioiden muurahaisista ja niiden osuudesta kallioiden metsittymiseen Etelä-Suomessa. Helsingin yliopisto. Acta Entomol Fenn 12: 1–212.
- Rosengren R 1971 Route fidelity, visual memory and recruitment behaviour in foraging wood ants of the genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). Helsingin yliopisto. Acta Zool Fenn 133: 1–106.
- Pamilo P 1982 Population genetics of *Formica* ants. Helsingin yliopisto.
- Savolainen R 1989 Ant communities in the taiga biome: testing the structuring role of interference competition. Helsingin yliopisto.
- Sundström L 1994 Intraspecific variation in sociogenetic organisation and worker-queen conflict in the ant *Formica truncorum*. Helsingin yliopisto.
- Seppä P 1994 Social and genetic structure of *Myrmica* populations. Helsingin yliopisto.
- Fortelius W 1994 Reproductive biology in the wood ant genus *Formica* (Hymenoptera, Formicidae). Helsingin yliopisto.
- Walén L 1997 Colony characteristics and worker-queen conflicts in *Myrmica* ants. Helsingin yliopisto.
- Aho T 1997 Determinants of breeding performance of the Eurasian treecreeper. Jyväskylän yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-951-39-9050-3>
- Laakso J 1998 Sensitivity of ecosystem functioning to changes in the structure of soil food webs. Jyväskylän yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-951-39-8779-4>
- Gertsch P 2000 Adaptive significance of queen mating frequency in ants. Uppsalan yliopisto.
- Hannonen M 2002 Proximate and ultimate determinants of reproductive skew in the polygyne ant *Formica fusca*. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:952-10-0728-1>
- Gyllenstrand N 2002 Effects of social organisation on spatial genetic structures in *Formica* ants. Uppsalan yliopisto.
- Päivinen J 2003 Distribution, abundance and species richness of butterflies and myrmecophilous beetles. Jyväskylän yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:951-39-1532-8>
- Goropashnaya A 2003 Phylogeographic structure and genetic variation in *Formica* ants. Uppsalan yliopisto. <http://www.diva-portal.org/smash/record.jsf?pid=diva2%3A163745&dsid=4602>
- Helanterä H 2004 Kinship and conflicts over male production in *Formica* ants. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:952-10-2162-4>
- Sorvari J 2005 Anthropogenic effects on immune function, reproduction and nestmate recognition in *Formica* ants. Turun yliopisto.
- Trontti K 2006 Population structure and evolution in the ant *Plagiolepis pygmaea* and its two social parasites *Plagiolepis xene* and *Plagiolepis grassei*. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:952-10-3170-0>
- Bargum K 2007 Kin selection, social polymorphism, and reproductive allocation in ants. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-10-3795-5>
- Mäki-Petäys H 2007 Conservation and management of populations in a fragmented forest landscape. Oulun yliopisto. <http://urn.fi/urn:isbn:9789514283482>
- Viljakainen L 2008 Evolutionary genetics of immunity and infection in social insects. Oulun yliopisto. <http://herkules oulu.fi/isbn9789514289286/>
- Kilpeläinen J 2008 Wood ants (*Formica rufa* group) in managed boreal forests: implications for soil

- properties and tree growth. Joensuun yliopisto. <https://doi.org/10.14214/df.66>
- Bernasconi C 2009 Integrative taxonomy of the *Formica rufa* group (Hymenoptera: Formicidae). Lausannen yliopisto.
- Jansen G 2009 Phylogenetics of *Myrmica* ants and their social parasites. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-10-5577-5>
- Vitikainen E 2010 Causes and consequences of inbreeding in the ant *Formica exsecta*. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-10-6179-0>
- Sirviö A 2010 The role of factors promoting genetic diversity within social insect colonies. Oulun yliopisto. <http://herkules oulu.fi/isbn9789514262074/>
- Leppänen J 2012 Phylogeography and population genetics of social parasitism in *Myrmica* ants. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-10-8420-1>
- Chernenko A 2012 Recognition and social behaviour in *Formica* ants. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-10-8035-7>
- Kulmuni J 2013 Genetic differences between species and their implications for speciation and adaptation in ants. Oulun yliopisto.
- Schultner E 2014 Cannibalism and conflict in *Formica* ants. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-951-51-0251-5>
- Morandin C 2015 To be or not to be a queen – Caste-specific gene expression patterns in ants. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-951-51-1327-6>
- Wolf JI 2016 Genetic and behavioural divergence of queen size morphs in the red ant *Myrmica ruginodis*. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-951-51-2454-8>
- Ozan M 2016 Reproductive partitioning in the polygynous black ant *Formica fusca*. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-951-51-2212-4>
- Stucki D 2017 Individual stress-resistance in the ant *Formica exsecta*. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-951-51-3571-1>
- Härkönen SK 2017 Guest ants and ant guests in red wood ant nests. Turun yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-951-29-7042-1>
- Skaldina O 2017 Social insects in biomonitoring: use of colouration traits to indicate environmental stress. Itä-Suomen yliopisto. <https://urn.fi/urn:isbn:978-952-61-2436-0>
- Dhaygude K 2019 Meta-omics approach to explore microbial community of the wood ant *Formica exsecta*. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-951-51-5600-6>
- Pulliaainen U 2019 The scent of brood recognition in *Formica* ants. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-951-51-5608-2>
- Elo RA 2019 Hidden diversity of moss mites (Acari: Oribatida) unveiled with ecological and genetic approach. Turun yliopisto. <https://urn.fi/URN:ISBN:978-951-29-7539-6>
- Lindström S 2019 The bacterial and fungal communities in the nests of the ant *Formica exsecta*. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-951-51-5414-9>
- Punntila P 2020 Ant community structure in successional mosaics of boreal forests. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-951-51-6162-8>
- Hakala S 2020 Social polymorphism and dispersal in *Formica* ants. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-951-51-5973-1>
- Beresford J 2021 The role of hybrids in the process of speciation; a study of naturally occurring *Formica* wood ant hybrids. Helsingin yliopisto. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-951-51-7556-4>