



## Täpläverkkoperhosen metapopulaatio Ahvenanmaalla - populaatiobiologian hiukkaskiihdytin

Marko Nieminen



**Täpläverkkoperhoseen (*Melitaea cinxia*) kohdistuva tutkimus Ahvenanmaalla alkoi Helsingin yliopiston Metapopulaatiobiologian tutkimusryhmässä vuonna 1991 lajin perusbiologian selvityksellä ja merkintäjälleenpyyntityöllä. Jo tuolloin varmistui ennako-odotus siitä, että täpläverkkoperhonen on erittäin oivallinen tutkimuskohde, kun selvitetään pirstoutuneessa elinympäristössä elävän lajin ekologiaan liittyviä kysymyksiä. Itse asiassa se on Suomessa esiintyvistä eläinlajeista ehkä sopivin tällaiseen tutkimukseen.**



Täpläverkkoperhonen on sopiva *ekologinen hiukkaskiihdytin* siksi, että se elää selkeästi rajattavissa elinympäristölaikuissa, joita ovat kuivat kedoja ja niityt. Myös kaikki sen kehitysasteet kotelovaihetta lukuunottamatta ovat helposti löydettävissä. Hyvä havaittavuus mahdollistaa tutkimuksen tekemisen niinkin laajalla alueella kuin Ahvenanmaan pääsaarten noin 970 km<sup>2</sup> maapinta-ala on. Vuonna 1993 projekti laajentui kattamaan täpläverkkoperhosen koko metapopulaatiota Ahvenanmaalla eli kaikkia paikalliskantoja.



Metapopulaatiolla tarkoitetaan joukkoa paikalliskantoja, jotka ovat yhteydessä toisiinsa paikalliskantojen välillä liikkuvien yksilöiden (= migraation) välityksellä. Migraation lisäksi tärkeimmät metapopulaatioissa toimivat prosessit ovat paikalliskantojen häviämiset eli paikalliset sukupuutot sekä tyhjien laikkujen asuttamiset.



Täpläverkkoperhosmetapopulaatiossa kullakin lajin asuttamalla kedolla elää paikalliskanta, joita aika ajoin kuolee sukupuuttoon ja uusia syntyy tyhjiille kedoille. Näin laji säilyy alueellisesti, vaikka tietyn kedon paikalliskannalla onkin suuri riski kuolla sukupuuttoon. Metapopulaatiotutkimuksessa spatiaalisuus eli alueelliset tekijät ovat siis avainroolissa.



Täpläverkkoperhosprojektin päämääränä on tutkia elinympäristöjen pirstoutumisen ekologisia, evolutiivisia ja geneettisiä vaikutuksia. Projektissa tehdään paljon metapopulaatiobiologiaan liittyvää perustutkimusta: tarkastelemme esimerkiksi paikalliskantojen sukupuuttoihin ja uusien paikalliskantojen syntyä sekä elinympäristölaikkujen koon ja eristyneisyyden vaikutuksiin liittyviä kysymyksiä. Lisäksi migraation määrään vaikuttavat tekijät ovat jatkuvan mielenkiinnon kohteena. Näiden metapopulaatiobiologian peruskysymysten lisäksi ryhmässämme on tehty uraauurtavaa luonnonsuojelubiologian tutkimusta elinympäristöjen tuhoutumisen ja pirstoutumisen vaikutuksista populaatioiden ja lajien selviämiseen, esimerkiksi ns. sukupuuttovelan tutkiminen sekä teoreettisesti että empiirisesti. Empiirisen ja teoreettisen tutkimuksen yhdistäminen onkin metapopulaatiobiologian tutkimusryhmässä korostuva piirre ja erityinen vahvuus, sillä ekologian tutkimusryhmät keskittyvät usein vahvasti vain jompaan kumpaan.



Tässä kirjoituksessa kuvaan ensin lyhyesti täpläverkkoperhosen elinkierron ja keskeisimmät tutkimusaiheet, sitten selvitan lajin seurantaan Ahvenanmaalla liittyviä kysymyksiä ja lopuksi esittelen tarkemmin yhtä kokeellista tutkimusta eli sukusiitoksen vaikutuksia paikalliskantojen sukupuutoissa.



### Täpläverkkoperhosen elinkierto



Täpläverkkoperhonen elää Ahvenanmaalla kuivilla kedoilla ja niityillä. Aikuiset perhoset lentävät kesäkuun alkupuolelta heinäkuun alkupuolelle ja huippulento ajoittuu juhannuksen tienoille. Naaraat munivat keskimäärin 160 munan ryhmiä kahdelle toukkien ravintokasville eli heinäratamolalle (*Plantago lanceolata*) tai tähkätädätykkeelle (*Veronica spicata*). Toukat kuoriutuvat pääasiassa heinäkuun kuluessa ja elävät ryhminä kutomassaan seittipesässä. Toukat luovat nahkansa ja siirtyvät neljänteen toukka-asteeseen elokuun lopussa tai syyskuun alussa. Tällöin ne kutovat hyvin tiivistä seittiä olevan talvipesän



ja aloittavat talvehtimisvaiheen (diapausin). Joinain poikkeusvuosina, kun ravinto-olot ovat erityisen suotuisat, toukat jatkavat syömistä ja talvehtivat vasta viidennessä asteessa. Talvehtimisen jälkeen toukat heräävät yleensä huhtikuun alussa. Ne pysyttelevät ryhmissä aina viimeiseen toukkavaiheeseen asti, jolloin ne hajaantuvat ympäri ketoa ja koteloituvat keskimäärin toukokuun puolivälissä.

Täpläverkkoperhosen toukat sisältävät ravintokasveista keräämiään kemikaaleja (iridoidiglykosideja), eivätkä ne kelpaa esim. lintujen ravinnoksi. Toukkia kuitenkin loisii kaksi niihin erikoistunutta loispistiäistä: *Hyposoter horticola* ja parvivainokaislaji *Cotesia melitaeorum*. Lisäksi selkärangattomat yleispedit, ainakin petoluteet sekä verkkosiipisten ja leppäkerttujen toukat, syövät munaryhmiä ja pikkutoukkia.

### Keskeisimmät tutkimusaiheet

Elinympäristön pirstoutumisen vaikutusten selvittämisessä on useita tutkimusaiheita. Täpläverkkoperhosen elinkierron avaintekijöiden alueelliset erot ovat yksi niistä. Elinkierron avaintekijöillä tarkoitetaan niitä tekijöitä, jotka aiheuttavat suurimman osan kuolleisuudesta tietyssä kehitysvaiheessa. Lisäksi voidaan tarkastella missä kehitysvaiheessa pääosa kuolleisuudesta esiintyy. Näissä tekijöissä näyttää olevan alueellisia eroja, mutta tarkempia tuloksia on odotettavissa vasta joidenkin vuosien kuluttua.

Toinen keskeinen tutkimuskohde on naarasperhosten munintakasvinvalinta ja siinä esiintyvä alueellisesti muuttuva preferenssi. Tiedämme, että läntisellä Ahvenanmaalla suositaan tähkätädyyttä ja muualla heinäratamaa, mutta edelleen on epäselvää miksi näin on.

Kolmantena keskeisenä tutkimusaiheena voi mainita loispistiäisten alueellisesti ja ajallisesti vaihtelevan vaikutuksen paikalliskantoihin. Parvivainokaisen on havaittu jopa hävittävän paikalliskantoja sukupuuttoon, mutta toisaalta sen esiintyminen on rajoittunut tietyille osa-alueille. Isomman loispistiäislajin *H. horticolan* esiintyminen on sen sijaan huomattavan tasaista ympäri Ahvenanmaata ja se loisii yleensä korkeintaan noin 1/3:n toukista.

Muita keskeisiä tutkimusaiheita ovat esimerkiksi: sukusiitoksen vaikutus (josta enemmän tuonnempana), mahdollinen lajien välinen kilpailu (ravintokasvin ja loissien sekä ravintokasvin ja siemeniä syövän kärsäkkään vuorovaikutukset) sekä migraation määrän mikroevoluutio eriasteisesti pirstoutuneissa ympäristöissä.

### Seuranta Ahvenanmaalla

Täpläverkkoperhoselle sopivan elinympäristön esiintyminen kartoitettiin vuonna 1993 Ahvenanmaan pääsaarilta sekä muilta isoilta saarilta, joilla lajin tiedetään esiintyvän. Elinympäristön kartoitus uusittiin vuosina 1998-99 ja lajille sopivia laikkuja on nyt tiedossa noin 4000. Laikut on jaettu noin 130 laikkuverkostoon, jotka ovat metapopulaatiodynaamisesti toisistaan suhteellisen riippumattomia. Vuonna 1998 aloitettiin myös laikkujen rajaaminen tarkkojen kriteerien pohjalta satelliittipaikannuslaittein (GPS). Noin metrin tarkkuusluokkaa olevat reunakoordinaatit ovatkin jo tiedossa suuresta osasta laikkuja. Laikkujen koordinaatit ja muu laikuista kertyvä tieto kerätään tietokantaan, joka on linkitetty paikkatietojärjestelmään (GIS). Tietokanta sisältää laikkujen sijaintitietojen lisäksi runsaasti tietoa esim. täpläverkkoperhosen esiintymispaikoista ja runsauksista niissä eri vuosina, ravintoverkon erityispiirteistä, paikalliskantojen genetiikasta, maisemarakenteesta laikkujen ympärillä, elinympäristön laadusta sekä sääatutkan tallettamista sademääristä.

Täpläverkkoperhosen metapopulaatiota on seurattu Ahvenanmaalla vuodesta 1993 lähtien kahdesti vuodessa järjestettävissä kartoituksissa. Alkusyksyllä käydään parin viikon aikana läpi kaikki tunnetut täpläverkkoperhoselle sopivat laikut. Kartoituksen pääkohteena on luonnollisesti selvittää missä ja miten suuria ovat täpläverkkoperhosen paikalliskannat tietynä vuotena. Tämän lisäksi laikuilta kerätään tietoja ravintokasvien esiintymisestä, esim. ravintokasvilajien runsaudet ja laatu, ja laikkujen ominaisuuksista, kuten laidunnuksesta ja ympäröivistä elinympäristötyypeistä. Kaikella

kerättävällä tiedolla on tietysti jokin merkitys täpläverkkoperhosen biologiassa, esim. ympäröivä elinympäristötyyppi vaikuttaa sekä laikuilta poistuvien että laikuille saapuvien yksilöiden määrään.

Keväällä vapun tienoilla tarkastetaan kaikki edellisenä syksynä toukkapesiä sisältäneet laikut uudelleen ja toukkapesien, toukkien ja parvivainokaiskotelokehtojen lukumäärät lasketaan. Näistä tiedoista nähdään mm. toukkapesien selviytymisprosentti talven yli ja parvivainokaisen aiheuttama kuolleisuus.

### Täpläverkkoperhosen esiintymisen muutoksista

Kartoitustuloksia voidaan hyödyntää moniin tarkoituksiin, joista tarkastelen tässä esimerkkinä vuosien välisiä vaihteluita asuttujen laikkujen määrissä ja populaatiokoissa. Asuttujen laikkujen määrä pieneni ensin voimakkaasti, mutta on vuoden 1996 jälkeen pitkälti tasaantunut.



Toukkapesien määrä, joka siis kertoo koko Ahvenanmaalla elävän kannan suuruudesta, pieneni vastaavasti, mutta lähti nousuun vuonna 1998 ja oli vuonna 2000 suurempi kuin koskaan aiemmin kartoitusten aikana. Voimakas notkahdus niin asuttujen laikkujen kuin toukkapesien määrissä vuonna 1999 johtui erittäin pahasta kuivuudesta, joka tappoi suuren osan toukkapesistä, koska ravintokasvit kuivettuivat täysin monin paikoin. Hyvin sateinen kesä 1998 oli sen sijaan lisääntymisen kannalta paljon otollisempi, koska ravintokasvit säilyivät hyvälaatuisina. Toisaalta sateinen, mutta toistuvia aurinkoisia kausia sisältänyt kesä 2000 oli vieläkin parempi kuin 1998 ja se onkin selvästi paras kesä täpläverkkoperhosen kannalta vuodesta 1993 lähtien.

Täpläverkkoperhosen kannanvaihtelu on Ahvenanmaan osa-alueilla aika ajoitin hyvin voimakasta ja nopeata. Useimmiten läheisillä osa-alueilla muutos on samansuuntaista eli alueellisesti korreloitunutta. On kuitenkin myös tavallista, että vierekkäisillä osa-alueilla muutos on eri suuntiin tietynä vuotena. Molemmista tapauksista löytyy esimerkkejä. Populaatiokoot pienenivät lähes joka puolella Ahvenanmaata syksystä 1998 syksyyn 1999, mutta etenkin Ahvenanmaan keskiosissa oli alueita, joilla populaatiokoot kasvoivat. Syksystä 1999 syksyyn 2000 tilanne oli lähes täysin päinvastainen ja populaatiokoot kasvoivat miltei kaikkialla. Populaatiokoot kuitenkin pienenivät esim. samoilla Keski-Ahvenanmaan alueilla, missä oli nousua edellisenä vuotena, sekä Etelä-Ahvenanmaan Lemlandissa. Edellä on jo pohdittu säätekijöiden vaikutusta näihin muutoksiin ja ne näyttävätkin pitkälti selittävän tällaiset nopeat muutokset.

### Lisääkö sukusiitos paikalliskantojen häviämrisriskiä?



Seuraavaksi esitän yhden täpläverkkoperhoseen kohdistuneen luonnonsuojelullisestikin uutta tietoa tuoneen esimerkitutkimuksen. Sukusiitos eli sisäsiitos aiheuttaa sukulaisten paritumisesta johtuvaa populaatiossa olevan perinnöllisen muuntelun vähenemistä, mikä puolestaan johtaa usein kelpoisuuden (engl. *fitness*) alenemiseen. Sukusiitos ilmenee tyypillisesti alentuneena jälkeläisten määränä tai menestyvyytenä. Täpläverkkoperhosella sukusiitoksen on laboratoriossa havaittu johtavan munien alentuneeseen kuoriutuvuuteen, toukkien alentuneeseen selviytymiseen ja aikuisten perhosten lyhentyneeseen elinikään. Kelpoisuuden aleneminen johtuu lähinnä lisääntyneen homotsygotian aiheuttamasta haitallisten resessiivisten (eli väistyvien) alleelien ilmenemisestä.

Luonnossa sukusiitoksen aiheuttama lisääntymiskyvyn lasku voi johtaa kasvaneeseen pienten, korkeintaan muutamia kymmeniä yksilöitä sisältävien, populaatioiden häviämrisriskiin. Isoissa populaatioissa sukusiitos jää käytännössä aina merkityksettömän vähäiseksi. Koska pienten populaatioiden häviämrisriskiin vaikuttaa monta muutakin satunnaista tekijää, sekä biologista että ympäristötekijää, on usein epäilty sukusiitoksen olevan vailla merkitystä luonnon populaatioiden häviämisesessä. Toisaalta laboratoriotutkimuksissa, eläintarhoissa sekä viljelykasvien ja kotieläinten jalostuksessa on havaittu sukusiitoksella olevan hyvin voimakkaita epäedullisia vaikutuksia jo ensimmäisissä sukusiitotuisissa jälkeläispolvissa, joten ainakin periaatteessa sukusiitoksen haitallinen vaikutus voisi ehtiä ilmetä myös luonnossa. Tästä ei kuitenkaan ole vakuuttavaa kokeellista näyttöä.





Täpläverkkoperhosella on edellä mainittujen laboratorionkokeiden lisäksi havaittu sukusiitoksen haitallinen vaikutus luonnossa: pienet populaatiot, joissa perinnöllinen muuntelu oli vähäistä, hävisivät todennäköisemmin sukupuuttoon kuin pienet populaatiot, joissa perinnöllisen muuntelun määrä oli suurempaa. Jotta näytöstä saataisiin mahdollisimman vakuuttava, testasimme sukusiitoksen vaikutusta luonnonpopulaatioiden häviämisiin myös kokeellisesti.



### Kokeellinen sukusiitostutkimus Ahvenanmaalla






Kokeeseen kerättiin naarasperhosia kahdesta eri puolilla Ahvenanmaata olevasta populaatiosta Hammarlandin ja Kumlingen kunnista. Näiden yksilöiden jälkeläiset paritettiin samasta populaatiosta peräisin olevien yksilöiden kanssa. Seuraavan sukupolven jälkeläisistä osa paritettiin sisarusten kanssa (sukusiitetyt yksilöt) ja osa toisesta populaatiosta olevien yksilöiden kanssa (ristisiitetyt yksilöt). Koska käyttökelpoisten istutusketojen määrä on rajallinen, emme voineet ottaa mukaan ristisiitoksia saman populaation yksilöiden kesken. Toisista töistä tiedämme kuitenkin, että molemmilla mahdollisilla tavoilla ristisiitetyt yksilöt tuottavat kuoriutuvuudeltaan merkitsevästi parempia munia kuin sukusiitetyt yksilöt, mutta eri ristisiitostapojen välillä ei ole eroa munien kuoriutuvuudessa.



Seuraava vaihe kokeessa oli, että seurasimme sukusiitettujen ja ristisiitettujen perhosten tuottamien toukkaryhmien selviytymistä eri kehitysvaiheissa. Sukusiitetyt toukat tekivät huonompilaatuisia pesiä ja kärsivät huomattavasti suuremmasta kuolleisuudesta talvehtimisen aikana kuin ristisiitetyt toukat. Korkean talvehtimiskuolleisuuden vuoksi vakioimme toukkien määrän ennen niiden istutusta sopiville, mutta lajista tyhjiille kedoille Ahvenanmaalle keväällä 1998. Istutuksia tehtiin 12 kedolle, joista puoleen siirrettiin sukusiitettuja toukkia ja puoleen ristisiitettuja toukkia.





Syksyllä 1998 tarkastimme eri koepopulaatioiden lisääntymismenestyksen. Kaikki ristisiitetyt koepopulaatiot olivat tuottaneet 1-5 toukkapesää, mutta vain kaksi sukusiitettua koepopulaatiota oli tuottanut yhden toukkapesän kumpikin, mikä on tilastollisesti merkitsevästi vähemmän kuin ristisiitetyillä. Sukusiittoisuus siis lisäsi merkittävästi pienten täpläverkkoperhospopulaatioiden häviämisen riskiä luonnossa.



Mitä nämä tulokset mahdollisesti merkitsevät yleisemmin? Koska kaikki elinympäristöt ovat nykyisin enemmän tai vähemmän pirstoutuneita, niin hyvin monet lajit elävät tilanteessa, missä sukusiitosta mitä todennäköisimmin esiintyy. Monet näistä lajeista ovat aiemmin eläneet huomattavasti yhtenäisemmässä elinympäristössä, joten on todennäköistä, että sukusiitoksen vaikutus on niiden pienissä populaatioissa jopa voimakkaampi kuin täpläverkkoperhospopulaatioissa. Täpläverkkoperhonenhan on Ahvenanmaalla elänyt vähintään muutama sata vuotta pirstoutuneessa elinympäristössä ja tällöin sukusiitoksen haitallinen vaikutus metapopulaatioissa on yleensä pienempää kuin vastikään pirstoutuneissa elinympäristöissä. Etelä-Ranskassa täpläverkkoperhonen esiintyy hyvin laajoilla yhtenäisillä niittymäisillä alueilla ja sieltä kerätyn vertailuaineiston onkin laboratoriossa havaittu kärsivän huomattavasti voimakkaammasta munien kuoriutuvuuden pienenemisestä kuin ahvenanmaalaisten täpläverkkoperhosten. Tämä tarkoittaa, että eteläranskalaiset täpläverkkoperhoset olisivat pirstoutuneessa ympäristössä huomattavan alttiita sukusiitoksen haitallisille vaikutuksille.

### Opettavaiset tulokset



Täpläverkkoperhosen metapopulaation tutkimus Ahvenanmaalla on laajuudeltaan ainutlaatuinen maailmassa. Spatiaalisen ekologian prosessit tapahtuvat laajoilla alueilla ja esimerkiksi vuosittain muuttuvan alueellisen korrelaation laajuuden ja voimakkuuden muutoksia ei pysty tutkimaan pienillä alueilla. Tällaisen tiedon saaminen jo yhdestäkin esimerkilajista on kuitenkin ensiarvoisen tärkeää paitsi perustutkimukselle, myös vaikkapa biologisen monimuotoisuuden suojelun kannalta, sillä tulokset ovat erittäin opettavaisia ja todennäköisesti laajalti sovellettavissa pirstoutuneissa elinympäristöissä eläviin lajeihin.



#### KIRJALLISUUTTA:

Hanski, I. (1998): Metapopulation dynamics. *Nature* 396:41-49.

Hanski, I. (1999): *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, Oxford.

Kuussaari, M. (1998): *Biology of the Glanville fritillary butterfly (Melitaea cinxia)*. Väitöskirja, Ekologian ja systematiikan laitos, Helsingin yliopisto.

Nieminen, M., Singer, M.C., Fortelius, W, Schöps, K. & Hanski, I. (2001). Experimental confirmation that inbreeding depression increases extinction risk in butterfly populations. *American Naturalist*, painossa.

Saccheri, I., Kuussaari, M., Kankare, M., Vikman, P., Fortelius, W. ja Hanski, I. (1998): Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392:491-494.

Wahlberg, N., Moilanen, A. ja Hanski, I. (1996): Predicting the occurrence of endangered species in fragmented landscapes. *Science* 279:1536-1538.

*Kirjoittaja on FT, joka toimii tutkijana metapopulaatiobiologian tutkimusryhmässä Helsingin yliopiston Ekologian ja systematiikan laitoksen Populaatiobiologian osastolla.*

[marko.nieminen@helsinki.fi](mailto:marko.nieminen@helsinki.fi)

