



**TURUN
YLIOPISTO**

Kimalaisten (*Bombus*) habitaatin valinnan riippuvuus fylogeniasta

Anna Valpas

Biologia
LuK-tutkielma
Laajuus: 6 op

Ohjaaja:
Jukka Suhonen

6.2.2024
Turku

Turun yliopiston laatujärjestelmän mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkastettu
Turnitin OriginalityCheck -järjestelmällä.

LuK-tutkielma

Oppiaine: Biologia

Tekijä: Anna Valpas

Otsikko: Kimalaisten (*Bombus*) habitaatin valinnan riippuvuus fylogeniasta

Ohjaaja: Jukka Suhonen

Sivumäärä: 14 sivua

Päivämäärä: 6.2.2024

Kimalaiset (*Bombus*) ovat monille kasveille tärkeitä pölyttäjähyönteisiä. Tähän lajirikkaaseen sukuun kuuluu maailmanlaajuisesti yli 300 lajia, joista Suomessa esiintyy vakituisesti 37. Kimalaisia tavataan hyvin vaihtelevissa elinympäristöissä, ja ne voivat elää aitososiaalisissa yksivuotisissa yhdyskunnissa tai loiskimalaisten (alasuku *Psithyrus*) tavoin pesäloisina. Kimalaiset voivat olla ravinnon suhteen niin oligolektisiä kuin polylektisiä, ja niiden ravintokasvien käyttö riippuu voimakkaasti suosien pituudesta. Tyypillisesti pitkät suosat mahdollistavat erikoistumisen ruokavalion suhteen. Niin suosien pituuden kuin tiettyjen kasviheimojen suosimisen tiedetään olevan evolutiivisesti konservoituneita ominaisuuksia. Tämän tutkielman tavoitteena oli selvittää, ovatko lajien sukulaisuussuhteet yhteydessä niiden suosimien habitaattien runsauteen siten, että lähisukuisten lajien välillä habitaattien runsaus eroaisi vähemmän kuin etäisempää sukua olevilla, ja lisäksi eroavatko *Psithyrus*-alansuvun loiskimalaiset muista alasuviista habitaattikirjonsa suhteen. Tutkimusaineistonani käyttämät tiedot kimalaisten suosimista habitaateista keräsin kirjallisuudesta. Näille habitaattitiedoille tein karkeamman luokittelun, jossa jaoin habitaatit viiteen eri luokkaan: avoimiin ympäristöihin, metsäympäristöihin, tunturiympäristöihin, karuihin ympäristöihin ja kulttuuriympäristöihin. Laskin kuinka monessa eri habitaattiluokassa kukin laji esiintyi, minkä jälkeen analysoin, voidaanko kimalaisten suosimien habitaattien määrissä havaita fylogeneettistä signaalia. Lisäksi vertailin, eroavatko loiskimalaisten ja muiden alasukujen suosimien habitaattien määrät toisistaan. Käyttämälläni luokittelulla suorittamani analyysin perusteella kimalaisten suosimien habitaattien runsaus ei riipu fylogeniasta, eivätkä myöskään *Psithyrus*-loiskimalaiset eroa muista alasuviista elinympäristöjen lukumäärän osalta. Koska keskenään läheistä sukua olevien lajien välillä resurssikilpailu on voimakkaampaa kuin kaukaisempaa sukua toiselleen olevien lajien välinen kilpailu, on mahdollista, että lajit eroavat elintavoiltaan toisistaan kilpailun välttämiseksi. Isäntälajin levinneisyyden taas tiedetään määrittävän loiskimalaisten levinneisyyttä, mikä voisi selittää sen, ettei eroa *Psithyrus*-alansuvun ja muiden alasukujen habitaattien kirjoissa havaittu.

Avainsanat: Kimalaiset, *Bombus*, loiskimalaiset, *Psithyrus*, habitaatin valinta, fylogeneettinen konservatismi

Sisällysluettelo

1	Johdanto	1
1.1	Suomalaisten kimalaisten ekologia ja merkitys pölyttäjinä	1
1.2	Kimalaiset fylogeneettisessä tutkimuksessa	2
1.3	Tutkimuksen aihe ja tavoitteet	4
2	Aineisto ja menetelmät	5
2.1	Tutkimusaineisto	5
2.2	Tilastolliset analyysit	5
3	Tulokset	7
4	Pohdinta	10
	Kiitokset	12
	Lähteet	13
	Liitteet	15

1 Johdanto

1.1 Suomalaisen kimalaisten ekologia ja merkitys pölyttäjinä

Luontokato on viime vuosiin asti saanut mediassa ilmastonmuutosta vähemmän huomiota, mutta se on aivan yhtä vakava uhka lukuisille eri ekosysteemeille niin terrestrisissä kuin akvaattisissakin ympäristöissä. Biodiversiteetin köyhtyminen uhkaa myös pölyttäjiä. Pölyttäjäkato on muun muassa ravinnontuotannon kannalta suuri huolenaihe. Viljellyistä ravintokasveista 75 % on hyönteispölytteisiä (Ruokavirasto, 2022). Suomalaisista luonnonvaraisista lajeista esimerkiksi kahden taloudellisesti tärkeimmän metsämarjan puolukan (*Vaccinium vitis-idaea*, Linnaeus 1753) ja mustikan (*Vaccinium myrtillus*, Linnaeus 1753) sato riippuu suurelta osin kimalaisten pölytyksestä (Luontoportti 2023). YK on asettanut tavoitteeksi, että luonnon monimuotoisuuden köyhtyminen pysäytetään vuoteen 2030 mennessä, ja mikäli tähän tavoitteeseen halutaan yltää, vaaditaan poikkeittieteellistä yhteistyötä ja huomattavia suojelullisia toimia. Suojelubiologisten toimien onnistumisen kannalta on kuitenkin välttämätöntä tuntea suojeltava laji ja sen ekologia mahdollisimman hyvin. Tällaista tietoa voidaan saada myös fylogeneettisellä tutkimuksella.

Kimalaisten (*Bombus*) lajirikkaaseen sukuun kuuluu maailmanlaajuisesti yli 300 tunnettua lajia, joista Suomessa tavataan säännöllisesti 37:ää (Söderman & Leinonen 2003). Sekä maailmanlaajuisesti että suomalaisittain kimalaisia tavataan lukuisissa eri habitaateissa (Arbetman ym. 2017; Söderman & Leinonen 2003). Loiskimalaisia (alasuku *Psithyrus*) lukuun ottamatta nämä mesipistiäiset elävät yksivuotisissa yhteiskunnissa, eli niitä pidetään alkeellisesti aitososiaalisina hyönteisinä (Parkkinen ym. 2018). Talvehtinut kuningatar perustaa keväällä uuden kimalaiskolonian sopivaan paikkaan, kuten maakoloon tai vanhaan jyräjän pesään. Ensimmäisen työläissukupolven kuningatar kasvattaa itse, minkä jälkeen työläiset huolehtivat toukista, ravinnonhankinnasta ja muista pesän ylläpitoon liittyvistä tehtävistä. Loiskimalaiset ovat inkviliinejä eli yhteiskuntaloisia, ja ne tuottavat sekä lisääntyviä naaraita että koiraita eivätkä lainkaan työläisiä. Sen sijaan loiskimalaisnaaras surmaa isäntälajin kuningattaren ja valtaa pesän, minkä jälkeen pesän työläiset kasvattavat loiskuningattaren jälkeläiset täysikasvuiseksi.

Riippuen elinkiertonsa vaiheesta kimalaiset käyttävät ravintonaan mettä sekä siitepölyä (Parkkinen ym. 2018). Morfologia – erityisesti kielen pituus, joka on evolutiivisesti voimakkaasti konservoitunut ominaisuus – vaikuttaa kimalaislajin ravintokasvien valintaan,

minkä lisäksi lajien välillä on eroja myös habitaatin valinnan suhteen (Arbetman ym. 2017; Parkkinen ym. 2018). Esimerkkinä niin ravinnon kuin elinympäristökin suhteen erikoistuneesta lajista mainittakoon ukonhattukimalainen (*Bombus consobrinus*, Dahlbom 1832), joka on tiukasti oligolektinen, eli se on sopeutunut käyttämään ravintonaan vain yhden kasviheimon: ukonhattujen (*Aconitum*), mettä ja siitepölyä. Näin ollen ukonhattukimalainen lentää vain ukonhattulehdoissa tai niiden läheisyydessä (Parkkinen ym. 2018; Söderman & Leinonen 2003). Tällä lajilla on myös erittäin pitkä kieli. Kuningattarilla suuosien pituus on keskimäärin 17,3 mm, kun lasketaan prementumin ja glossan yhteispituus (Thøstesen ja Olesen, 1996). Vastaava mitta työläisille on keskimäärin 15,2 mm. Nämä pitkät suosat mahdollistavat meden saamisen ukonhatusta. Ukonhattukimalaisen lisäksi kotimaisista lajeista vain tarhakimalainen (*Bombus hortorum*, Linnaeus 1761), joka on hyvä esimerkki polylektisestä lajista, voi pölyttää ukonhattuja (Parkkinen ym. 2018). Sekä ukonhattukimalainen että tarhakimalainen kuuluvat *Megabombus*-alasukuun, jonka lajeille pitkät suosat ovat tyypillisiä (Wood ym. 2021). *Megabombus*-alasukuvun lajit ovat enimmäkseen tarhakimalaisen tavoin ravintonsa suhteen generalisteja, joten ukonhattukimalainen on ravinnonkäytöltään mielenkiintoinen poikkeus muista alasukuvun lajeista.

1.2 Kimalaiset fylogeneettisessä tutkimuksessa

Fylogeneettisellä tutkimuksella on oma erikoistermistönsä, jota käsittelen tässä alaluvussa. Useille fylogeneettisille termeille ei ole vakiintuneita suomennoksia, joten olen itse kääntänyt näitä termejä suomeksi. Näistä termeistä esittelen alkuperäisen englanninkielisen termin, mutta käytän tässä tutkielmassa omia suomennoksiani.

Fylogeneettisen vaikutusta kimalaisten ravintokasvien valintaan on tutkittu jonkin verran. Muun muassa Wood kollegoineen (2021) on vertaillut molekyyliogeneettisesti museonäytteistä kerättyjä siitepölyjämiä ja havainnut evoluutiivista konservatismia kimalaisten ravintokasvien valinnassa. He havaitsivat tutkimuksessaan fylogeneettisen signaalin erityisesti hernekasvien (*Fabaceae*) osuudessa kimalaisten ruokavaliossa. Tällä fylogeneettisellä signaalilla tarkoitetaan, että keskenään läheistä sukua olevat lajit muistuttavat tarkasteltavan ominaisuuden suhteen toisiaan enemmän kuin satunnaisesti samasta sukupuusta valittuja lajeja, ja se onkin siis eräänlainen yhä havaittavissa oleva jälki evoluutiosta sekä lajien yhteisestä alkuperästä (Nunn 2011; Münkemüller ym. 2012). Fylogeneettisen signaalin voimakkuutta voidaan laskennallisesti arvioida useilla erilaisilla menetelmillä, joista jatkuville ominaisuuksille tavallisimmat ovat Blombergin K ja Pagelin λ . Erilaiset indeksit mittaavat fylogeneettistä

signaalia eri tavoin ja antavat myös keskenään ristiriitaisia tuloksia, mutta sopivan menetelmän valitsemiseen ei ole yksiselitteistä tapaa. Tässä tutkielmassa fylogeneettisen signaalin mittaamisen käytetty indeksi on Pagelin λ , joka perustuu havaittujen ominaispiirteiden fylogeneettisen riippuvuuden mittaamiseen.

Brownin liike (engl. Brownian motion) tunnetaan myös nimellä satunnaiskävely (engl. random walk). Se on malli, joka kuvaa partikkelin satunnaista ja sattumanvaraista liikettä. Se on tärkeä malli muun muassa hiukkasfysiikassa ja fysikaalisessa kemiassa, mutta sitä voidaan soveltaa hyvin mallintamaan evolutiivisia tapahtumia (Nunn 2011). Brownian motion evolution, josta jatkossa käytän termistä suomennosta satunnainen evolutiivinen muutos, on yksi yleisesti käytetty evoluutiomallinnus. Tämän mallin keskeinen oletus on, että mikään ulkopuolinen tekijä ei aiheuta valintapainetta, vaan ominaisuuden evolutiiviset muutokset tapahtuvat sattumanvaraisesti eivätkä ole riippuvia aiemmista muutoksista.

Englanninkieliselle termille ”Phylogenetic niche conservatism” ei ole vakiintunutta suomennosta. Käytän siitä jatkossa omaa suomennostani fylogeneettinen ekolokeroisuus. Sukulaislajien ekolokerot ovat usein säilyneet samankaltaisina, jolloin ne esimerkiksi suosivat samoja habitaatteja tai muistuttavat toisiaan muuten ekologisilta ominaisuuksiltaan (Harvey ja Pagel 1991). Tämä fylogeneettinen ekolokeroisuus on seurausta siitä, että alun perin vapaat ekolokerot on todennäköisimmin miehittänyt laji, joka on ollut parhaiten sopeutunut kyseiseen lokeroon. Uudet lajit todennäköisemmin levittäytyvät sellaisiin vapaisiin ekolokeroihin, jotka muistuttavat niiden kantalajin lokeroa, tai ne eivät pääse valtaamaan uusia ekolokeroita, sillä usein lokerot on jo miehittänyt niihin hyvin sopeutunut laji. Nämä kaksi tekijää tyypillisesti johtavat fylogeneettiseen ekolokeroisuuteen. Pellesier ja kollegat (2012) ovat tutkineet kimalaisyhteisöjen rakennetta voimakkaan korkeuseron aiheuttamalla ympäristögradientilla. Heidän havaintojensa perusteella korkeammalla merenpinnasta, jossa lämpötilat ovat alahaisempia ja kasvillisuuden monimuotoisuus vähäisempää kuin lähempänä merenpinnan tasoa, kimalaisyhteisöt esiintyivät ryppäinä ja koostuvat pääosin generalistilajeista, joilla on lyhyet suuosat. Sen sijaan vähemmän äärevissä olosuhteissa kimalaisyhteisöt ovat hajanaisempia. Näiden yhteisöjen lajisto ovat myös tyypillisesti specialistilajeja, joiden suuosat ovat pitkät. Fylogeneettisellä ekolokeroisuudella voidaan selittää lähempänä merenpintaa elävien kimalaisyhteisöjen rakennetta.

1.3 Tutkimuksen aihe ja tavoitteet

Kandidaatintutkielmassani tutkin suomalaisten kimalaislajien habitaatin valinnan riippuvuutta fylogeniasta. Fylogeneettisen signaalin tutkiminen voi antaa tietoa lajien evoluutiohistoriasta sekä myös selittää lajin ominaisuuksia. Lisäksi fylogeneettisen signaalin selvittäminen on nykyisin keskeistä monissa tutkimuksissa, joissa tarkastellaan useita keskenään läheistä sukua olevia lajeja, muun muassa tilastollisten testien kannalta. Mikäli jonkin tarkasteltavan ominaisuuden suhteen havaitaan fylogeneettinen signaali, se on huomioitava tilastollisissa analyyseissä sopivin korjauksin, jotta tulokset ovat luotettavia. Tässä tutkimuksessa on tavoitteena selvittää, voidaanko Suomen kimalaislajien suosimien elinympäristöjen runsaudessa havaita fylogeneettistä ekolokeroisuutta. Lisäksi vertailen, eroavatko loiskimalaisten alasukuun kuuluvat lajit habitaattiansa runsauden suhteen muista kimalaislajeista.

Koska aiemmissa tutkimuksissa on havaittu, että kimalaisten ravintokasvien valinta on evolutiivisesti konservatiivista, hypoteesini on, että samankaltainen fylogeneettinen signaali voidaan havaita habitaatin valinnassakin. Toisaalta on myös mahdollista, että sukulaislajit suosivatkin erityyppisiä habitaatteja välttääkseen keskinäistä kilpailua.

Loiskimalaisia koskevassa hypoteesissani oletan, että tämän alasukun lajien suosimien habitaattien määrä eroaa muiden kimalaislajien elinympäristöjen lukumäärästä. Suhonen kollegoineen (2016) osoittaa tutkimuksessaan, että maantieteellisesti laajalle levinneellä isäntäkimalaislajilla on enemmän pesäloisia kuin suppeammalla levinneisyysalueella elävällä isäntälajilla. Lisäksi Antonovics ja Edwards (2011) ovat havainneet tutkiessaan kimalaisten isäntä-pesälois-dynamiikkaa, että isäntälajin maantieteellinen levinneisyys määrittää loislajin levinneisyyttä. Näiden tutkimuksien perusteella vaikuttaisi, että loiskimalaisten habitaattikirjo olisi suppeampi kuin muilla kimalaisilla. Toisaalta loiskimalaisilla saattaa olla useampia isäntälajeja. Esimerkiksi mantuloiskimalainen (*Psithyrus bohemicus*, Seidl 1837) loisii kaikkia *Bombus*-alasukun lajeja, ja näin ollen voisikin olla mahdollista, että loiskimalaiset viihtyvät useammassa eri habitaateissa kuin muut alasukut.

2 Aineisto ja menetelmät

2.1 Tutkimusaineisto

Tutkimusaineiston tiedot Suomessa tavattavien kimalaisten habitaateista olen kerännyt kirjallisuudesta. Käyttämäni luokittelu on tehty Södermanin ja Leinosen (2003) teoksen ”Suomen mesipistiäiset ja niiden uhanalaisuus” habitaattiluokittelun perusteella. Teoksessa esitellyistä 40 kimalaislajista kaksi: taigakimalainen (*Bombus patagiatus*, Nylander 1848) ja isokimalainen (*Bombus magnus*, Vogt 1911), oli jätettävä tutkimuksen ulkopuolelle, sillä näiden lajien biologia tunnetaan vaivaltaisesti, eikä niistä ollut riittäviä habitaattitietoja. Koska lähde teoksen habitaattiluokittelussa oli jonkin verran epätarkkuutta, tein tutkimusaineiston 38 lajin habitaateille karkeamman luokituksen. Teoksessa luetellut elinympäristöt luokittelin viiteen eri tyyppiin. Avoimia ympäristöjä ovat muun muassa pellot, erityyppiset niityt ja hakamaat. Karun, kasvillisuudeltaan niukan habitaattiluokan elinympäristöjä edustavat muun muassa ulkosaaristo ja hiekkarannat. Kaikki erityyppiset tunturiympäristöt on luokiteltu samaan habitaattiluokkaan. Kulttuuriympäristöluokkaan kuuluvat kaupunkiluonnon elinympäristöt. Viimeisessä habitaattiluokassa ovat kaikki metsäiset ympäristöt. Näitä viittä habitaattiluokkaa olen käyttänyt aineiston tilastolliseen analysointiin.

Kimalaisten sukulaissuhteiden tilastollisessa käsitellyssä käytetyn fylogeneettisen sukupuun olen saanut Jaakko Ilvoselta Suomen ympäristökeskuksesta (Suhonen ym. 2019). Alun perin sukupuu on Cameronin ja kollegoiden (2007) julkaisema. He ovat tuottaneet sukupuun tuman geenien opsiinin, EF-1 α :n, arginiinikinaasi:n ja PEPCK:n sekä mitokondriaalisen 16S-geenin sekvenssien perusteella käyttäen bayesilaista analyysimenetelmää.

2.2 Tilastolliset analyysit

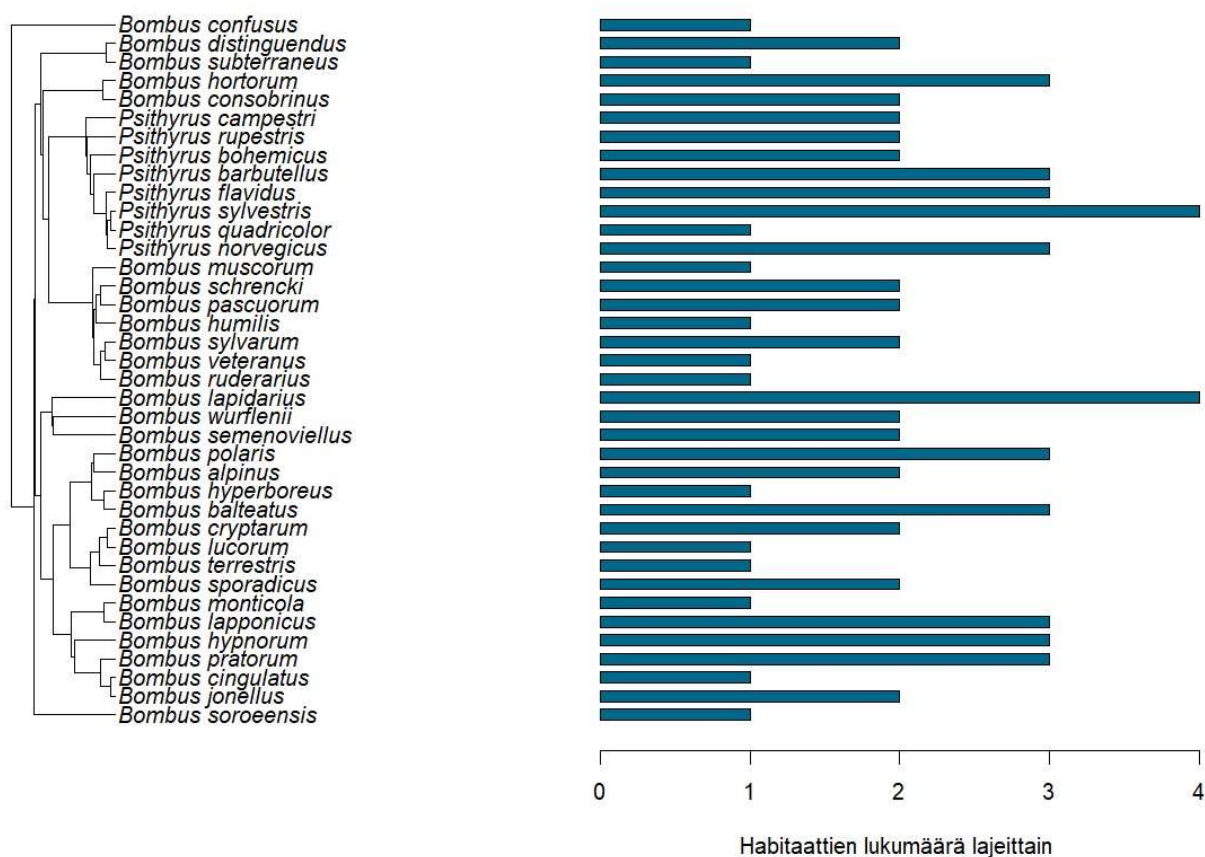
Aineiston fylogeneettiset analyysit tehtiin RStudio-ohjelmalla (v. 2023.09.1+494). Sukupuun käsittelemiseen ja piirtämiseen käytettiin ape-, caper-, geiger- ja ggplot2-paketteja. Fylogeneettinen signaali laskettiin phytools-paketin physig-funtiolla, joka mittaa sitä Pagelin λ :lla. Tämä indeksi saa arvoja nolasta yhteen (Nunn 2011; Pagel 1999). λ :n arvo nolla tarkoittaa, että ominaisuus vaihtelee fylogeniasta riippumatta, eli fylogeneettistä signaalia ei ole, kun taas λ :n arvo yksi viittaa ominaisuuden evoluutiohistorian olevan seurausta satunnaisesta

evoluutiivisesta muutoksesta, joka on tapahtunut ajassa tasaiseen tahtiin, mistä seuraa voimakas fylogeneettinen signaali.

Lisäksi analysoin, onko inkveniilien ja työläisiä tuottavien kimalaisten habitaattiansa runsaudessa eroa. Näiden kahden elintavoiltaan erilaisen ryhmän vertailumenetelmänä käytettiin t-testiä, sillä Shapiro-Wilkin testin perusteella aineisto täytti normaalisuusoletukset.

3 Tulokset

Yksikään lajeista ei esiintynyt kaikissa viidessä habitaattiluokassa, mutta kahta lajia tavataan neljässä eri habitaattiluokassa (kuva 1). Nämä generalistilajit olivat kivikkokimalainen (*Bombus lapidarius*, Linnaeus 1758) ja pensasloiskimalainen (*Psithyrus sylvestris*, Lepeletier 1852) (liite 1). Kahta runsaslajista alasukua: *Psithyrus* ja *Pyrobombus*, elää kaikissa elinympäristöluokissa (taulukko 1; kuva 1). Tosin habitaattien runsauden tarkastelu alasuviittain on hieman epätarkkaa, sillä lajien määrä eri alasuviissa vaihtelee yhdestä kahdeksaan (taulukko 1).

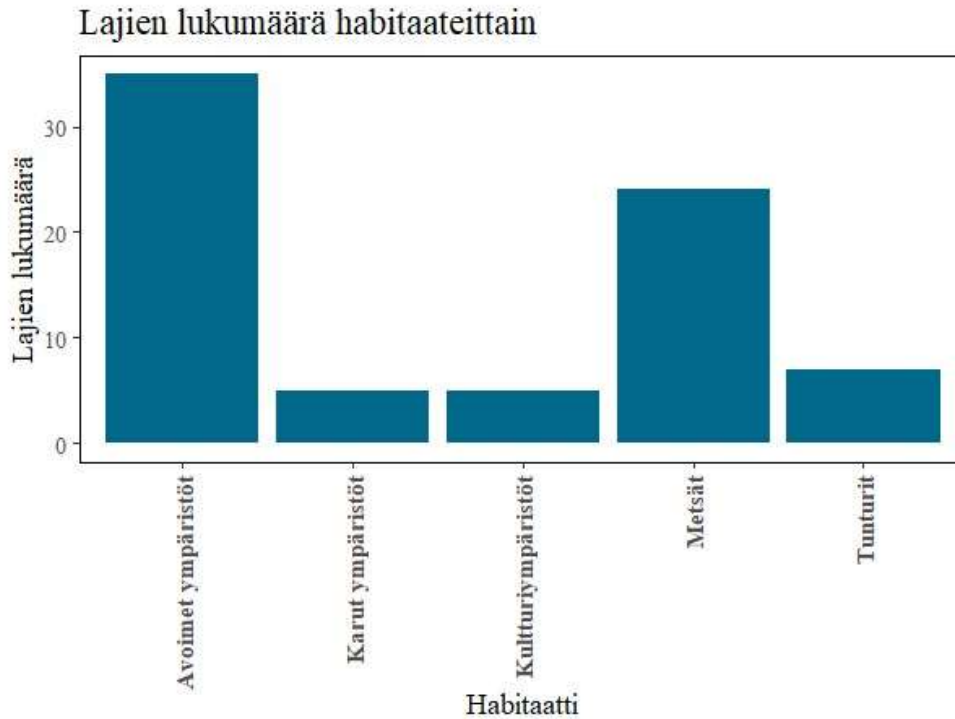


Kuva 1. 38 kimalaislajin fylogeneettinen sukupuu ja habitaattien määrä lajeittain vaakapylväskaaviona esitettyinä. Loiskimalaisista on muista alasuviista poiketen käytetty sukunimen sijaan alasuviun nimeä *Psithyrus*.

Taulukko 1. Kimalaisten lajimäärä ja habitaattien runsaus alasuviittan.

Alasuku	Lajimäärä	Habitaattien lukumäärä
<i>Alpigenobombus</i>	1	2
<i>Kallobombus</i>	1	1
<i>Bombus</i>	4	2
<i>Cullumanobombus</i>	1	2
<i>Pyrobombus</i>	6	5
<i>Melanobombus</i>	1	4
<i>Alpinobombus</i>	4	3
<i>Megabomus</i>	2	3
<i>Confusibombus</i>	1	1
<i>Thoracobombus</i>	7	2
<i>Subterraneobombus</i>	2	2
<i>Psithyrus</i>	8	5
Yhteensä	38	

Habitaattiluokista runsaslajisin oli avointen ympäristöjen luokka, jossa tavataan lähes kaikkia lajeja. Avoimissa ympäristöissä esiintyy suomalaisista kimalaislajeista 35 (kuva 2). Vuoristokimalainen (*Bombus monticola*, F. Smith 1849) ja tundrakimalainen (*Bombus hyperboreus*, Schönherr 1809) olivat ainoat lajit, joita ei tavata lainkaan avoimissa ympäristöissä, vaan ne lentävät ja ruokailevat pelkästään tunturiympäristöissä (liite 1). Tutkimuslajeista 24 eli hieman alle kaksikolmasosaa elää metsäympäristössä (kuva 2). Loput kolme habitaattiluokkaa ovat selvästi niukkalajisempia. Tunturiympäristöissä tavattavia lajeja on seitsemän, ja kulttuuriympäristöissä samoin kuin karuissa niukkakasvisissa habitaateissa esiintyy kummassakin viittä lajia (kuva 2). Tunturiympäristöjen luokka oli ainoa, jossa esiintyy lajeja, joita muissa habitaattiluokissa ei tavata.



Kuva 2. Kimalaislajien määrä kussakin habitaattiluokassa.

Habitaattien runsaudessa ei havaittu selkeää fylogeneettistä signaalia (Pagelin $\lambda = 0,31$, $p = 0,36$). Siten vaikuttaisi, ettei lajin generalistisuus tai specialistisuus elinympäristöjen suhteen ole kimalaisilla samankaltaisempaa lähisukuisilla kuin etäisempää sukua olevilla lajeilla.

Loiskimalaisten alasuovassa keskimääräinen (\pm keskihajonta) elinympäristöjen lukumäärä määrä oli 2,5 (0,9), ja muilla alasuovuilla habitaatteja oli keskimäärin 1,9 (0,8). Näiden yhdyskunnissa elävien kimalaisten, joita oli 29 lajia, ja kahdeksan loiskimalaislajin habitaattien lukumäärät eivät eronneet tilastollisesti merkitsevästi toisistaan (t-testi: $t = -1,74$, $df = 10,46$, $p = 0,11$). Loiskimalaisten alasuovun lajeilla oli kuitenkin vaihtelua habitaattien lukumäärässä. Osa alasuovun lajeista on habitaattien suhteen hyvin erikoistuneita ja osa taas habitaattigeneralisteja. Esimerkiksi kirjoloiskimalaisen (*Psithyrus quadricolor*, Lepeletier 1832) esiintyy vain yhdessä habitaattiluokassa, kun taas pensasloiskimalaisen suosimia habitaattiluokkia on peräti neljä (kuva 1; liite 1). Muilla alasuovun lajeilla elinympäristöjen lukumäärä oli kaksi tai kolme.

4 Pohdinta

Toisin kuin hypoteesissani oletin, Suomessa tavattavien kimalaisten habitaatin valinnan ja fylogenen välillä ei vaikuttaisi olevan korrelaatiota. Selityksiä voimakkaan fylogeneettisen signaalin puuttumiselle voi olla useita. Pellesierin ja kollegoiden (2012) tekemät havainnot yhteisöjen fylogeneettisen sukulaisuuden ylihajonnasta lauvoissa ja kasvillisuudeltaan monimuotoisissa olosuhteissa osoittavat, että jotkin fylogeneettisesti konservoituneet ominaisuudet saattavat vaikuttaa lajien väliseen kilpailuun. Näin ollen onkin mahdollista, etteivät läheistä sukua keskenään olevat kimalaislajit suosi samoja elinympäristöjä, tai ne saattavat jopa suosia erityyppisiä habitaatteja. Resurssikilpailu on voimakkaampaa lähisukulaislajien kuin kaukaisempaa sukua olevien lajien välillä, joten onkin mahdollista, että evolutiivisena adaptaationa kilpailun välttämiseksi keskenään läheistä sukua olevat lajit saattavat suosia erityyppisiä elinympäristöjä (Webb ym. 2002).

Vaikka aiemmissa tutkimuksissa on havaittu lähisukuisten lajien samankaltaisuutta kimalaisten ravintokasvien käytössä ja suosien morfologiassa sekä toisaalta niiden vaikutuksesta lajienväliseen kilpailuun ja edelleen kimalaisyhteisöjen rakenteeseen, siitä huolimatta on mahdollista, että habitaatin valinnan evoluutio on edennyt eri tekijöiden vaikutuksesta ja eri tavoin. Toisaalta käyttämäni habitaattiluokitus saattoi olla liian karkea fylogeneettisen signaalin havaitsemiseksi, ja luokittelun olisi pitänyt olla tarkempi ja hienovaraisempi. Olisikin mielenkiitoista selvittää, olisiko esimerkiksi avoimissa ympäristöissä elävillä lajeilla havaittavissa fylogeneettistä signaalia erilaisten avoimien habitaattityyppisen suosimisessa. Kuitenkin käyttämäni aineiston tiedoissa kimalaisten elinympäristöistä oli jonkin verran epätarkkuuksia, joten tämän käyttämäni habitaattiluokittelun tarkkuus oli käytännössä toteuttamiskelpoinen.

Toisaalta on mahdollista, että tässä tutkimuksessa fylogeneettinen signaali kimalaisten habitaatin valinnassa jäi havaitsematta. Tutkimuksen otoskoko oli kohtuullisen pieni, sillä Suomessa on tavattu 40 kimalaislajia. Näistä Suomessa elävistä lajeista ja satunnaisesti havaituista lajeista vain 38:n biologia tunnetaan riittävän hyvin, jotta niitä saatettiin käyttää tutkimusaineistossa. Vaikka otoskoko oli pienehkö, sen kuitenkin pitäisi olla riittävän suuri fylogeneettisen signaalin laskemiseen, sillä Nunnin (2011) mukaan jo 20 lajia on riittävä koko aineistolle fylogeneettisessä analyysissä.

Tämä otoskoko saattoi kuitenkin olla liian pieni tehokkaaseen vertailuun t-testillä, jolla vertailin kahta ryhmää: loiskimalaisia ja muita Suomessa tavattavia kimalaisten alasukuja. Suurempi lajimäärä kummassakin ryhmässä olisi lisännyt tilastollisen testin tehokkuutta. Saamani tilastollisen tuloksen perusteella loiskimalaisten ja muiden alasukujen habitaattien runsaudessa ei ollut eroa, mille voi olla useita mahdollisia selityksiä. Pienen otoskoon lisäksi vertailtavien ryhmien koot erosivat toisistaan varsin paljon. Loiskimalaislajeja oli vain kahdeksan, kun taas yhteiskunnissa elävistä kimalaisista koostuneessa ryhmässä lajeja oli 29. T-testi olettaa vertailtavien ryhmien olevan suunnilleen samankokoiset, vaikkei tämä olekaan testin ehdoton vaatimus. Kuitenkin t-testi on herkkä otoskoon eroille, jolloin erikokoisten ryhmien vertailu saattaa vaikuttaa tulokseen ja heikentää testin tehokkuutta.

On myös todennäköistä, ettei vastoin hypoteesiani inkveniilien lajien ja yhdyskunnissa elävien lajien habitaattikirjoissa ei ole eroja. Isäntälajin levinneisyys rajoittaa loiskimalaisen levinneisyyttä (Suhonen ym. 2016). Vaikka loiskimalaisella olisi useampia isäntälajeja, se ei välttämättä ole levittäytynyt kaikkiin isäntälajien habitaatteihin, vaan saattaa esiintyä vain joissakin isäntälajien elinympäristöistä. Isäntälajin ja pesäloisen välinen suhde on seurausta koevoluutiosta (Suhonen ym. 2019). Tällaisessa evolutiivisessa vuorovaikutuksessa loiselle kehittyy uusia sopeumia isäntälajin adaptaatioihin, jotka heikentävät sen kelpoisuutta. Tästä seuraa evolutiivinen kilpavarustelu, jossa isäntä pyrkii parantamaan suojaustaan loisinnalta, kun taas pesäloinen pyrkii mahdollisimman suureen jälkeläistuottoon ja siten adaptoitumaan mahdollisimman tehokkaasti isännän puolustusmekanismeihin. Näin lajien välinen vuorovaikutus säilyy ennallaan, vaikka kummallekin lajille kehittyy uusia sopeumia. Koska loiskimalaisen lisääntyminen riippuu isäntälajista, loiselle on edullista mukaila mahdollisimman tarkasti isäntälajin levinneisyyttä. Näin ollen voisi olla mahdollista, että lajit, joilla on vain yksi isäntä, olisivat sopeutuneita kaikkiin tai useimpiin isäntälajin suosimista habitaateista, kun taas lajit, jotka loisivat useampaa isäntää, voisivat esiintyä vain tietyissä isäntälajien habitaateissa.

Kiitokset

Kiitokset ohjaajalleni Jukka Suhoselle, joka ideoi tämän mielenkiintoisen aiheen LuK-tutkielmalleni, ja joka oli suureksi avuksi kaikissa tutkielman vaiheissa – niin sen suunnittelussa, toteuttamisessa kuin viimeistelyssäkin. Lisäksi haluan kiittää Jaakko Ilvosta, jolta sain käyttämäni kimalaisten sukuun, ja joka oli korvaamattomana apuna fylogeneettisten analyysien laatimisessa.

Lähteet

Antonovics, J., & Edwards, M. (2011). Spatio-temporal dynamics of bumblebee nest parasites (*Bombus* subgenus *Psythirus* ssp.) and their hosts (*Bombus* spp.). *Journal of Animal Ecology*, 80(5), 999–1011. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01846.x>

Arbetman, M. P., Gleiser, G., Morales, C. L., Williams, P., & Aizen, M. A. (2017). Global decline of bumblebees is phylogenetically structured and inversely related to species range size and pathogen incidence. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1859). <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0204>

Cameron, S. A., Hines, H. M., & Williams, P. H. (2007). A comprehensive phylogeny of the bumble bees (*Bombus*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 91(1), 161–188. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00784.x>

Harvey, P., Pagel, M. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford University Press, Oxford. 38–41.

LuontoPortti (2021). Mustikka. <https://luontoportti.com/t/176/mustikka> [Luettu 10.1.2024]

LuontoPortti (2021). Puolukka. <https://luontoportti.com/t/178/puolukka> [Luettu 10.1.2024]

Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffrers, K., & Thuiller, W. (2012). How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(4), 743–756. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00196.x>

Nunn, C. (2011). *The Comparative Approach in Evolutionary Anthropology and Biology*. The University of Chicago Press, Chicago. 112–115.

Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature* 401 (6756), 887–884. <https://doi-org.ezproxy.utu.fi/10.1038/44766>

Parkkinen, S., Paukkunen, J., Teräs, I. (2018). *Suomen kimalaiset*. Docendo Oy, Jyväskylä.

Pellissier, L., Pradervand, J. N., Williams, P. H., Litsios, G., Cherix, D., & Guisan, A. (2013). Phylogenetic relatedness and proboscis length contribute to structuring bumblebee communities in the extremes of abiotic and biotic gradients. *Global Ecology and Biogeography*, 22(5), 577–585. <https://doi.org/10.1111/geb.12026>

Ruokavirasto (2022). Pölyttäjät ja hyötyhyönteiset. <https://www.ruokavirasto.fi/tuet/maatalous/luonnon-monimuotoisuus-maatilalla/maatalousluonnon-monimuotoisuuden-oppaat/polyttajat-ja-hyotyhyonteiset/polyttajat-ja-hyotyhyonteiset/> [Luettu 17.12.2023]

- Suhonen, J., Ilvonen, J. J., Nyman, T., & Sorvari, J. (2019). Brood parasitism in eusocial insects (Hymenoptera): Role of host geographical range size and phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 374(1769). <https://doi.org/10.1098/rstb.2018.0203>
- Suhonen, J., Rannikko, J., & Sorvari, J. (2016). Species richness of cuckoo bumblebees is determined by the geographical range area of the host bumblebee. *Insect Conservation and Diversity*, 9(6), 529–535. <https://doi.org/10.1111/icad.12196>
- Söderman, G., Leinonen, R. (2003). Suomen mesipistiäiset ja niiden uhanalaisuus. Tremex Press Oy, Helsinki. 285–334.
- Thøstesen, A. M., & Olesen, J. M. (1996). Pollen removal and deposition by specialist and generalist bumblebees in *Aconitum septentrionale*. *Oikos* 77(1), 77–84. <https://www.jstor.org/stable/3545587>
- Webb, C. O., Ackerly, D. D., McPeck, M. A., & Donoghue, M. J. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475–505. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150448>
- Wood, T. J., Ghisbain, G., Rasmont, P., Kleijn, D., Raemakers, I., Praz, C., Killewald, M., Gibbs, J., Bobiwash, K., Boustani, M., Martinet, B., & Michez, D. (2021). Global patterns in bumble bee pollen collection show phylogenetic conservatism of diet. *Journal of Animal Ecology*, 90(10), 2421–2430. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13553>

Liitteet

Liite 1. Taulukko tutkielman kimalaislajeista ja niiden habitaattitiedoista.

Suku	Alasuku	Laji	Yleiskielinen nimi	Avoimet ympäristöt	Kulttuuriympäristöt	Karut ympäristöt	Tunturit	Metsät	Habitaattien lukumäärä
<i>Bombus</i>	<i>Alpigenobombus</i>	<i>wurflenii</i>	Vuorimetsäkimalainen	1	0	0	0	1	2
<i>Bombus</i>	<i>Kallobombus</i>	<i>soroensis</i>	Sorokimalainen	1	0	0	0	0	1
<i>Bombus</i>	<i>Bombus</i>	<i>terrestris</i>	Kontukimalainen	1	0	0	0	0	1
<i>Bombus</i>	<i>Bombus</i>	<i>lucorum</i>	Mantukimalainen	1	0	0	0	0	1
<i>Bombus</i>	<i>Bombus</i>	<i>cryptarum</i>	Kangaskimalainen	1	0	0	0	1	2
<i>Bombus</i>	<i>Bombus</i>	<i>sporadicus</i>	Pitkäsiipikimalainen	1	0	0	0	1	2
<i>Bombus</i>	<i>Cullumanobombus</i>	<i>semenoviellus</i>	Uralinkimalainen	1	0	0	0	1	2
<i>Bombus</i>	<i>Pyrobombus</i>	<i>pratorum</i>	Pensaskimalainen	1	0	0	1	1	3
<i>Bombus</i>	<i>Pyrobombus</i>	<i>jonellus</i>	Kanervakimalainen	1	0	1	0	0	2
<i>Bombus</i>	<i>Pyrobombus</i>	<i>lapponicus</i>	Lapinkimalainen	1	0	0	1	1	3
<i>Bombus</i>	<i>Pyrobombus</i>	<i>monticola</i>	Vuoristokimalainen	0	0	0	1	0	1
<i>Bombus</i>	<i>Pyrobombus</i>	<i>hypnorum</i>	Kartanokimalainen	1	1	0	0	1	3
<i>Bombus</i>	<i>Pyrobombus</i>	<i>cingulatus</i>	Korpikimalainen	0	0	0	0	1	1
<i>Bombus</i>	<i>Melanobombus</i>	<i>lapidarius</i>	Kivikkokimalainen	1	1	1	0	1	4
<i>Bombus</i>	<i>Alpinobombus</i>	<i>alpinus</i>	Alppikimalainen	1	0	0	0	1	2
<i>Bombus</i>	<i>Alpinobombus</i>	<i>hyperboreus</i>	Tundrakimalainen	0	0	0	1	0	1
<i>Bombus</i>	<i>Alpinobombus</i>	<i>polaris</i>	Tunturikimalainen	1	0	0	1	1	3
<i>Bombus</i>	<i>Alpinobombus</i>	<i>balteatus</i>	Pohjankimalainen	1	0	0	1	1	3
<i>Bombus</i>	<i>Megabomus</i>	<i>hortorum</i>	Tarhakimalainen	1	1	0	0	1	3
<i>Bombus</i>	<i>Megabomus</i>	<i>consobrinus</i>	Ukonhattukimalainen	1	0	0	0	1	2

<i>Bombus</i>	<i>Confusibombus</i>	<i>confusus</i>	Samettikimalainen	1	0	0	0	0	1
<i>Bombus</i>	<i>Thoracobombus</i>	<i>pascuorum</i>	Peltokimalainen	1	0	0	0	1	2
<i>Bombus</i>	<i>Thoracobombus</i>	<i>muscorum</i>	Sammalkimalainen	1	0	0	0	0	1
<i>Bombus</i>	<i>Thoracobombus</i>	<i>humilis</i>	Juhannuskimalainen	1	0	0	0	0	1
<i>Bombus</i>	<i>Thoracobombus</i>	<i>sylvarum</i>	Ketokimalainen	1	0	0	0	1	2
<i>Bombus</i>	<i>Thoracobombus</i>	<i>veteranus</i>	Hevoskimalainen	1	0	0	0	0	1
<i>Bombus</i>	<i>Thoracobombus</i>	<i>runderarius</i>	Mustakimalainen	1	0	0	0	0	1
<i>Bombus</i>	<i>Thoracobombus</i>	<i>schrencki</i>	Kaakonkimalainen	1	0	0	0	1	2
<i>Bombus</i>	<i>Subterraneobombus</i>	<i>subterraneus</i>	Maakimalainen	1	0	0	0	0	1
<i>Bombus</i>	<i>Subterraneobombus</i>	<i>distinguendus</i>	Kirjokimalainen	1	0	0	0	1	2
<i>Bombus</i>	<i>Psithyrus</i>	<i>rupestris</i>	Kivikkoloiskimalainen	1	0	1	0	0	2
<i>Bombus</i>	<i>Psithyrus</i>	<i>campestris</i>	Peltoloiskimalainen	1	0	0	0	1	2
<i>Bombus</i>	<i>Psithyrus</i>	<i>barbutellus</i>	Tarhaloiskimalainen	1	1	0	0	1	3
<i>Bombus</i>	<i>Psithyrus</i>	<i>bohemicus</i>	Mantuloiskimalainen	1	0	0	0	1	2
<i>Bombus</i>	<i>Psithyrus</i>	<i>quadricolor</i>	Kirjoloiskimalainen	1	0	0	0	0	1
<i>Bombus</i>	<i>Psithyrus</i>	<i>sylvestris</i>	Pensasloiskimalainen	1	0	1	1	1	4
<i>Bombus</i>	<i>Psithyrus</i>	<i>flavidus</i>	Kanervaloiskimalainen	1	0	1	0	1	3
<i>Bombus</i>	<i>Psithyrus</i>	<i>norvegicus</i>	Kartanoloiskimalainen	1	1	0	0	1	3