

# Pölyttäjäyhteisön vaikutus lapinvuokon siementuotantoon

**Mikko Tiusanen**  
**Ekologia ja evoluutiobiologia**  
**Biotieteiden laitos**  
**Syyskuu 2015**





Tiedekunta – Fakultet – Faculty Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta		Laitos – Institution– Department Biotieteiden laitos	
Tekijä – Författare – Author Mikko Tiusanen			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Pölyttäjyhteisön vaikutus lapinvuokon siementuotantoon			
Oppiaine – Läroämne – Subject Ekologia ja evoluutiobiologia			
Työn laji – Arbetets art – Level Pro gradu -tutkielma		Aika – Datum – Month and year Syyskuu 2015	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 58
Tiivistelmä – Referat – Abstract <p>Ihmistoiminta muuttaa elinympäristöjä maailmanlaajuisesti. Vaikutukset näkyvät niin yksittäisten lajien populaatioissa, lajien välisissä vuorovaikutuksissa kuin kokonaisten ekosysteemien toiminnassakin. Monimutkaisuutensa ja vaikean havainnoitavuutensa takia lajien väliset vuorovaikutukset ja erityisesti niiden yhteys ekosysteemien toimintaan tunnetaan osin huonosti. Ympäristömuutoksista ilmaston lämpeneminen vaikuttaa erityisen voimakkaasti arktisella alueella. Muuttuva ja yksinkertainen arktinen eliöyhteisö tarjoaakin loistavan malliekosysteemin lajien välisten vuorovaikutusten havainnoimiselle ja niiden rakenteen mallintamiselle. Tässä tutkielmassa selvitän pölyttäjyhteisön rakennetta ja toimintaa yhden kasvilajin, lapinvuokon <i>Dryas octopetala</i> × <i>integrifolia</i>, pölytyksessä. Lapinvuokko on runsain kukkakasvi monilla pohjoisilla alueilla, ja sitä voidaankin pitää avainlajina paikallisissa pölytysyhteisöissä.</p> <p>Liittääkseni pölyttäjyhteisön rakenteen lapinvuokon siementuotannon onnistumiseen havainnoin lapinvuokon pölyttäjyhteisön vaihtelua tilassa ja ajassa. Tähän käytin kukanmuotoisia liimapahvista valmistettuja pyydyksiä. Tein liimakukkapyntejä 21 koealalla Zackenbergin laaksossa Grönlannissa. Tutkin koealoilla lisäksi lapinvuokon siementuotantoa.</p> <p>Tutkimuksessani havaitsin, että lapinvuokon kukinnan ajoittumisessa on suurta alueellista vaihtelua. Ensimmäiset kukat puhkeavat heti päivien ilmestyessä ja viimeisten yksilöiden kukinta alkaa vasta juuri ennen ensilumia. Myös lapinvuokon siementuotannon onnistuminen vaihtelee paljon (12,7 – 52,7 % kukista) alueellisesti. Alueellinen vaihtelu siementuotannon onnistumisessa johtuu osittain ympäristöolosuhteista, mutta myös pölyttäjyhteisöllä on selvä vaikutuksensa. Lapinvuokolla tapahtuu itse- ja tuulipölytystä (8,6 % onnistuneesta siementuotannosta), mutta pölyttäjien läsnä ollessa siementuotanto on moninkertainen (33,7 %).</p> <p>Tutkimusalueellani Zackenbergissa maailmanlaajuisesti tärkeimmät pölyttäjät, mesipistiäiset, puuttuvat lähes tyystin. Runsaimpien pölyttäjien paikan ovat vallanneet karpäset erityisen runsaslukuisten sukaskarpästen johdolla. Havaintojeni perusteella sukaskarpästen runsaus selittääkin parhaiten lapinvuokon siementuotannon onnistumista. Kesän edetessä havaitsin pölyttäjyhteisön kasvavan huomattavasti sekä yksilö- että lajimäärältään.</p> <p>Pölyttäjyhteisön runsastuminen kasvukauden edetessä antaa olettaa, että lapinvuokon pölytys voi parantua ainakin lyhyellä aikavälillä. Ilmaston lämmetessä pölyttäjien esiintymisen on havaittu liukuvan aikaisemmaksi kasvien kukintaa nopeammin. Näin ollen aikaisin kukkivat kasvit kohtaavat yhä enemmän pölyttäjiä ja myöhäisimmätkin kasvit onnistuvat tuottamaan siemeniä ennen syksyä, kun niiden kukinta siirtyy absoluuttisesti aikaisemmaksi. Toisaalta sukaskarpästen määrän on havaittu vähenevän ilmaston lämmetessä. Tutkimukseni pohjalta sukaskarpäset ovat lapinvuokon tärkeimpiä pölyttäjiä, ja jos niiden väheneminen jatkuu, on lapinvuokon pölytys Zackenbergissa uhattuna.</p> <p>Kaiken kaikkiaan tutkimukseni viittaa siihen, että lapinvuokon pölytys voi lyhyellä aikavälillä parantua, mutta pitkällä aikavälillä muutokset pölyttäjyhteisössä uhkaavat lapinvuokon pölytyksen onnistumista. Lapinvuokko on arktisen alueen tärkeimpiä kasveja niin pölyttäjien kuin monien muidenkin hyönteisten ravintona. Siten muutokset sen menestyksessä heijastunevat koko pölyttäjien ja kukkakasvien muodostamaan yhteisöön.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords <i>Dryas octopetala</i> × <i>integrifolia</i> , Grönlanti, Zackenberg, arktinen alue, pölytysbiologia, pölytys, sukaskarpäset			
Ohjaaja tai ohjaajat – Handledare – Supervisor or supervisors Tomas Roslin			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited Viiikin tiedekirjasto, Ekologian ja evoluutiobiologian osaston käsikirjasto			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

## Sisältö

1. Johdanto .....	1
1.1. Eliöyhteisöjen rakenne ja toiminta.....	1
1.2. Pölytys on tärkeä ekosysteemipalvelu .....	2
1.3. Muuttuvan Arktiksen pölyttäjyhteisöt.....	3
1.4. Tutkielman tavoitteet ja tutkimushypoteesit .....	6
2. Aineisto ja menetelmät.....	7
2.1. Tutkimusalue.....	7
2.2. Lapinvuokko kohdelajina.....	7
2.3. Koealojen perustaminen.....	8
2.4. Lapinvuokon pölyttäjyhteisön selvittäminen .....	12
2.5. Lapinvuokon siementuotannon ja hyönteispölytyksen merkityksen selvittäminen.....	13
2.6. Pölyttäjien fenologian selvittäminen.....	15
2.7. Pölyttäjien määrittäminen.....	15
2.8. Tilastolliset menetelmät .....	16
3. Tulokset.....	21
3.1. Pölyttäjät lisäävät lapinvuokon siementuotantoa .....	22
3.2. Lapinvuokon siementuotanto vaihtelee alueellisesti ja vähenee korkeuden lisääntyessä...	23
3.3. Lapinvuokon pölyttäjyhteisö vaihtelee alueellisesti .....	24
3.4. Lapinvuokon tärkeimpiä pölyttäjiä ovat sukaskärpäset .....	27
3.5. Pölyttäjien yksilö- ja lajimäärä kasvaa kasvukauden edetessä .....	29
4. Tulosten tarkastelu .....	33
4.1. Pölyttäjyhteisö ja sen rakenteet vaikuttavat siementuotantoon.....	33
4.2. Sukaskärpäset ovat lapinvuokon tärkeimmät pölyttäjät.....	34
4.3. Pölyttäjyhteisö muuttuu nopeasti kesän edetessä.....	35
4.4. Menetelmällinen läpimurto .....	36
4.5. Johtopäätökset – Pölytyspalvelut muuttuvassa Arktiksessa.....	37
5. Kiitokset.....	38
6. Kirjallisuus .....	39
7. Liitteet .....	44

## 1. Johdanto

Eliöyhteisöjen rakenteen suhdetta ekosysteemien toimintaan on viime vuosina tutkittu intensiivisesti (esim. Cardinale ym. 2012). Tiedämme biodiversiteetin tehostavan ekosysteemien toimintaan (*Biodiversity ecosystem functioning* eli BEF -hypoteesi, Schulze & Mooney 1994), mutta taustalla vaikuttavista mekanismeista tarvitaan lisää tietoa (Cardinale ym. 2012). Jotta ekosysteemien tulevia muutoksia pystyttäisiin todella arvioimaan, on tärkeää oppia tuntemaan ja mallintamaan lajien välisiä vuorovaikutuksia ja niiden käytännön vaikutuksia ekosysteemien toimintaan (Memmot 2009, Cardinale ym. 2012). Näitä lajien välisiä vuorovaikutuksia on tutkittu kohtuullisen paljon (Memmot 2009), mutta niiden muodostamien verkkojen rakenne ja toiminta tunnetaan kuitenkin edelleen puutteellisesti (Balvanera ym. 2006, Fontaine ym. 2011). Erityisen huonosti tunnetaan arktiset ekosysteemit (Høye ym. 2007a). Tässä tutkielmassa kuvaan lapinvuokon *Dryas octopetala* × *integrifolia* vuorovaikutuksia pölyttäjäyhteisön kanssa, ja näiden vuorovaikutusten kuvastumista ekosysteemin toimintaan. Tavoitteeni on selvittää, millainen on lapinvuokon pölyttäjäyhteisön koostumus ja miten tämä koostumus vaikuttaa lapinvuokon siementuotantoon.

### 1.1. Eliöyhteisöjen rakenne ja toiminta

Eliöyhteisöjen rakenteiden ja vuorovaikutusverkkojen tutkiminen sekä näiden rakenteiden vaikutusten arviointi ekosysteemien toiminnan kannalta on ollut viime vuosikymmenten keskeisiä aiheita ekologiassa (Hooper ym. 2005, Fontaine ym. 2011). Yleisesti on havaittu, että suurempi lajimäärä johtaa eliöyhteisön tehokkaampaan toimintaan (Tilman ym. 1997, Loreau ym. 2001, Tilman ym. 2001, Cardinale ym. 2012). Tämän arvellaan selittyvän joko lajiston täydentävyydellä, jolloin kasvava lajimäärä käyttää ekolokeroita yhä tehokkaammin, tai runsaamman lajimäärän kattavammasta otoksesta, eli suuren lajimäärän suuremmasta todennäköisyydestä sisältää ekosysteemin toimintaan voimakkaasti vaikuttavia lajeja (Tilman ym. 1997, Loreau ym. 2001, Hooper ym. 2005, Cardinale ym. 2012). Tiettyjen yksittäisten lajien tai toiminnallisten ryhmien esiintymisen on arveltu selittävän ekosysteemin toimintaa yksinkertaista laji- tai yksilömäärää paremmin (Tilman ym. 1997, Hooper ym. 2005, Cardinale ym. 2006, Slade ym. 2007).

Lajit voivat olla vuorovaikutuksessa toisiinsa joko suoraan tai epäsuorasti, kuten esimerkiksi yhteisen ravinnonlähteen kautta (Holt 1977, Faeth 1986, Wootton 1994, Roslin ym. 2013). Vuorovaikutusten yhtenäinen kudelma vaikuttaa eliöyhteisöjen ja ekosysteemien vakauteen

(May 1976, Montoya ym. 2006, Cardinale 2012). Tuntemalla esimerkiksi pölyttäjyhteisön rakenteen vaikutukset kasvien pölytykseen voisimme arvioida ihmisen aiheuttamien sukupuuttojen vaikutuksia pölytykseen tulevaisuudessa (esim. Bascombe & Jordano 2007, Kaiser-Bunbury ym. 2010). Vaikka monimutkaisten eliöyhteisöjen toiminnan arvioiminen niiden rakenteen pohjalta onkin vaikeaa, on se ensisijaisen tärkeää muuttuvassa maailmassa (Memmot 2009).

Tietämyksemme eliömaailman vuorovaikutusverkkojen rakenteesta ja toiminnasta on toki parantunut huomattavasti viime vuosina, mutta monilta osin tämä tietämys on edelleen teoriatasolla (Memmot 2009, Cardinale ym. 2012). Näitä teorioita eliöyhteisöjen rakenteista ei ole saatu liitettyä ekosysteemien toimintaan käytännössä (Hooper ym. 2005, Memmot 2009, Cardinale ym. 2012, mutta ks. esim. Peralta ym. 2014, Martínez-García ym. 2015).

## **1.2. Pölytys on tärkeä ekosysteemipalvelu**

Yksi maailmanlaajuisesti tärkeimmistä eliömaailman vuorovaikutuksista vallitsee kasvien ja niitä pölyttävien eläinten välillä (Proctor & Yeo 1973). Sekä kukkakasvit että niiden pölyttäjät ovat lajimäärältään valtavia ryhmiä. Esimerkiksi joillakin trooppisilla alueilla kukkakasveista jopa 99 prosenttia on eläinpölytteisiä ja vastaavasti suurin osa hyönteislajistosta on pölyttäjiä (Olesen & Jordano 2002). Pölytyksen arvo ihmiskunnalle on kaikilla tavoin mitattuna valtava: noin 35 % viljelysadosta on peräisin hyönteispölytteisistä kasveista (Klein ym. 2009). Kaiken kaikkiaan ihmiskunta ja ekosysteemit eivät selviäisi ilman pölyttäjähönteisten tarjoamaa ekosysteemipalvelua.

Kasvien ja niiden pölyttäjien väliset vuorovaikutukset ovat voimakkuudeltaan heikkoja (Jordano 1987), eivätkä useimmat lajit ole erikoistuneita tiettyihin vuorovaikutuskumppaneihin (Jordano 1987, Bluthgen ym. 2007, Olesen ym. 2007). Lajien väliset suhteet ovat lisäksi epäsymmetrisiä (Jordano 1987, Bascombe & Jordano 2007), eli yksittäinen kahden lajin välinen vuorovaikutus on usein tärkeämpi toiselle osapuolista.

Ilmastonmuutos vaikuttaa myös kasvien ja pölyttäjien väliseen vuorovaikutukseen, ja muutoksen nopeuden johdosta muutoksia pölytyksessä havaitaan tulevaisuudessa luultavasti erityisesti arktisilla alueilla (Hodkinson ym. 1998, Høye ym. 2007a, Hegland ym. 2009). Yleisellä tasolla tietämys muuttuvan ympäristön vaikutuksista eliöyhteisöihin, ekosysteemien toimintaan ja ekosysteemipalveluihin on vähäistä (Memmot 2009, Settele ym. 2014).

Yleensä pölytys mielletään lajien mutualistiseksi suhteeksi, jossa pölyttäjä saa ravinnokseen mettä ja siitepölyä pölytyspalvelua vastaan. Erityisesti kylmillä alueilla on havaittu, että kasvien kukat lämpenevät huomattavasti ympäristöään enemmän (Kevan 1972, Dietrich &

Körner 2014) ja pölyttäjät saattavat ravinnon lisäksi hakea kukista suojaa ja paikkaa, jossa lämmitellä ja paritella (Kevan 1972, Kevan 1975). Kukkat tarjoavat myös paikan saalistaa niissä vierailuvia hyönteisiä. Oli syy kukassa käyntiin mikä tahansa, jokainen kukkavierailija on mahdollinen pölyttäjä.

### **1.3. Muuttuvan Arktiksen pölyttäjäyhteisöt**

Maapallon ilmasto muuttuu, ja erityisen nopeaa muutos on ollut ja tulee olemaan pohjoisilla alueilla (ACIA 2005, Kattsov ym. 2005, Post ym. 2009). Arktinen jääpeite on pienentynyt jatkuvasti, ja esimerkiksi Grönlannin kesäisin paljaaksi sulava alue on levittäytynyt huomattavasti (Tedesco ym. 2010) ja kasvukausi pidentynyt (Høye ym. 2007a), mutta muutosten vaikutuksia eliöyhteisöjen toimintaan ei juuri tunneta (Høye ym. 2007a, Miller-Rushing ym. 2010).

Arktinen eliöstö on lajimäärältään niukka (Pianka 1966, McArthur 1972, Wright 1983, Allen 2002) ja sen takia ekologiset vuorovaikutusverkot ovat matalia leveysasteita suppeampia ja yksinkertaisempia (Pianka 1966, Oksanen & Oksanen 2000, Lewinsohn & Roslin 2008). Vaikka viimeaikaiset tutkimukset ovat osoittaneet arktisten vuorovaikutusverkkojen olevan aiemmin kuviteltua monimutkaisempia (Hodkinson & Coulson 2004, Várkonyi & Roslin 2013, Wirta ym. 2015a), suhteellisen vähälajiset arktiset eliöyhteisöt tarjoavat loistavan mallisysteemin lajien välisten vuorovaikutusten tutkimiselle (Wirta ym. 2015a).

Pohjoisessa myös pölyttäjäyhteisöt ovat lämpimiä seutuja yksinkertaisempia (Pianka 1966, Olesen & Jordano 2002), sillä sekä kukkakasvien että niiden pölyttäjien lajimäärät ovat pienehköjä (esim. Lundgren & Olesen 2007). Lisäksi pohjoisessa huomattava osa hyönteislajistosta vierailee kukissa (Hocking 1968, Lundgren & Olesen 2007). Siten kasvien ja niiden pölyttäjien väliset vuorovaikutukset ovat muita alueita helpommin havainnoitavissa ja tutkittavissa. Tällaisessa yksinkertaisessa mutta tiiviissä vuorovaikutusverkossa on kohtuullisella pyyntiponnistuksella mahdollista saada luotettava kuva useimmista pölyttäjälajeista ja niiden vuorovaikutuksista pölytettävien kasvien kanssa. Tätä ei eliöyhteisötutkimuksissa tavallisesti saavuteta (Petanidou ym. 2008).

Arktinen ympäristö on karu, ja monet lajit osoittavat huomattavaa sopeutumista selviytyäkseen siellä (Scholander ym. 1950, Bliss 1962, Addo-Bediako ym. 2002). Lyhyessä kesässä kasvit joutuvat kypsyttämään siemenensä vauhdilla, jolloin myöhästynyt kukinta tai pölytys saattaa johtaa epäonnistumiseen (Thórhallsdóttir 1998). Pienetkin muutokset elinolosuhteissa, esimerkiksi ilmaston lämpeneminen, voivat vaikuttaa paljon yksittäisten lajien selviytymiseen

(Hodkinson ym. 1998, Post ym. 2009). Kun jokin laji hyötyy tai kärsii muuttuvista olosuhteista, vaikuttaa tämä epäsuorasti myös muihin yhteisön eliöihin (Miller-Rushing ym. 2010, Evans ym. 2013). Esimerkiksi jonkin lajin katoaminen saattaa hävittää eliöyhteisöstä myös muita sen kanssa tiiviissä vuorovaikutuksessa eläviä lajeja (Memmott 2004).

Ilmaston lämpeneminen vaikuttaa lajien fenologiaan, paikalliseen runsauteen ja levinneisyysalueisiin (Høye ym. 2007a, Hegland ym. 2009, Høye ym. 2013, Wheeler ym. 2015). Kasveihin ilmaston lämpeneminen vaikuttaa suoraan. Kasvukauden pidentyessä ja sen lämpösunnan kasvaessa kasvien biomassassa ja tuottavuus kasvavat (Hill & Henry 2011), ja pitkällä aikavälillä parhaiten pitkään kesään sopeutuneet lajit yleistyvät (Sturm ym. 2001). Eteläisten lajien yleistyessä pohjoisimpien ja haastavimpien kasvupaikkojen lajit joutuvat antamaan niille tilaa (Sturm ym. 2001). Yksinkertaistetusti voidaan ajatella, että lajien esiintymisalueet liukuvat kohti pohjoista, vaikka monimutkaisissa vuorovaikutusverkoissa tämä ei olekaan koko totuus (Hodkinson ym. 1998, Post ym. 2009).

Kasvukauden pidentyminen ja kosteusolosuhteiden muutokset vaikuttavat suoraan paitsi kasveihin myös niiden pölyttäjiin. Kaksisiipisten pölyttäjien toukkakehityksessä ja menestyksessä voi olla suurta vaihtelua maaperän kosteuden mukaan (Kevan 1972). Esimerkiksi monilla alueilla pohjoisessa tärkein pölyttäjärühmä on sukaskärpäset (heimo Muscidae; McAlpine 1965, Mosquin & Martin 1967, Kevan 1972, Kearns 1992, Pont 1993, Elberling & Olesen 1999). Ilmaston lämmitessä ja kosteusolosuhteiden muuttuessa sukaskärpäset saattavat korvautua ainakin osittain etelämpänä vallitsevilla surviaissääskillä (heimo Chironomidae; Pont 1993, Hodkinson ym. 1996, Smol ym. 2005). Lajistollinen pohjois–etelä-suuntainen vaihtuminen voidaan havaita pienemmässä mittakaavassa korkeuserojen aiheuttamana (Walker & Mathewes 1989, Kearns 1992, Pont 1993, Elmendorf ym. 2015).

Surviaissääskien kyvyn kantaa kasvien siitepölyä mukanaan on havaittu olevan huomattavasti tehokkaita sukaskärpäsiä pienempi (Kearns 1992, Nielsen 2013, Schmidt ym. arvioitavana). Tehokkaiden pölyttäjien lajimäärän pieneneminen saattaa vaikuttaa oleellisesti kukkakasvien pölytyksen onnistumiseen ja siementuotantoon (Kaiser-Bunbury ym. 2010), erityisesti lyhyessä arktisessa kesässä. Niveljalkaisyhteisö joutuu sopeutumaan muuttuvan ilmaston lisäksi muutoksiin ravintoa tarjoavassa kasviyhteisössä. Jonkin pölyttäjän mielellään käyttämän kasvilajin väheneminen saattaa esimerkiksi hävittää myös pölyttäjän, jos tälle pölyttäjälle ei ole enää tarjolla riittävästi mettä ja siitepölyä ravinnoksi.

Arktisen kesän lämmitessä kasvien ja pölyttäjien väliset vuorovaikutukset joutuvat mukautumaan myös lajien vuodenaikaisuudessa tapahtuviin muutoksiin (Hodkinson ym. 1998, Miller-Rushing ym. 2010, Høye ym. 2013). Jotta pölytys voisi tapahtua, on kukinnan ja pölyttäjien



kohdattava ajallisesti (Burkle & Alarcón 2011). On mahdollista, että tulevaisuudessa pölyttäjien esiintyminen ja kasvien kukkiminen eivät osu ajassa yhtä hyvin yhteen kuin nykyisin (Hegland ym. 2009, Miller-Rushing 2010, Høye ym. 2013, Schmidt ym. arvioitavana). Kaiken kaikkiaan kevään on havaittu aikaistuneen Grönlannissa (Høye ym. 2007a, Høye ym. 2013), mutta hyönteiset ja kasvit vastaavat tähän eri tavoin.

Hyönteisten esiintymisajat ja yksilömäärät riippuvat arktisilla ja alpiinisilla alueilla voimakkaasti lämpötilasta (Totland 1994, Hodkinson ym. 1998, Høye ym. 2007a) ja lumien sulamisesta (Høye ym. 2007a, Nielsen 2013, Schmidt ym. arvioitavana). Arktisten kasvien kukinta puolestaan ajoittuu kertyvän lämpösumman (Welker & Molau 1997, Thórhallsdóttir 1998, Høye ym. 2007b) ja lumien sulamisen (Høye ym. 2007b) mukaan. Pölyttäjien ja kukkakasvien vuodenaikaisrytmit ovatkin arktisella alueella ajautumassa erilleen (Høye ym. 2013, Schmidt ym. arvioitavana). Muualla muutosten kasvien kukkimisen ajoittumisessa on havaittu vaikuttavan pölyttäjien vierailumääriin kukissa (Rafferty & Ives 2011). Tulevaisuudessa osa Arktiksen pölyttäjistä saattaa jäädä ilman kukkien tarjoamaa ravintoa ja osa kasvilajeista puolestaan ilman pölytystä (Høye ym. 2013). Jo nyt havaittu arktinen lämpeneminen (ACIA 2005) voi vaikuttaa merkittävästi kasvi-pölyttäjä-yhteisön ekologiseen toimintaan.

Arktisella alueella pölytys on vuodenajan lisäksi myös säästä riippuvainen ilmiö (Høye ym. 2008, Wheeler ym. 2015). Hyönteispölyttäjien aktiivisuus riippuu lämpötilasta ja auringonpaisteesta, eivätkä hyönteiset liiku huonolla säällä (McAlpine 1965, Kevan & Baker 1983, Totland 1994, Hodkinson ym. 1996, Thórhallsdóttir 1998, Høye ym. 2008). Lisäksi on havaittu, että eniten vierailuja tapahtuu alkukesästä, kun noin puolet kukkakasveista on kukassa (Totland 1994). Kukinnan aikaan osuva alhainen lämpötila laskee myös kasvien kykyä hedelmöittyä ja tuottaa siemeniä (Wada 1999). Huonon sääjakson osuminen alkukesään voikin heikentää huomattavasti kasvien kukintamenestystä (Wheeler ym. 2015). Kevään aikaistuminen puolestaan lisää sään ääri-ilmiöiden, esimerkiksi hallan, mahdollisuutta, kun kukat ovat jo puhjenneet ja hyönteiset kuoriutuneet (Wheeler ym. 2015).

Kaiken kaikkiaan arktinen alue muuttuu nopeasti, ja tämä muutos tuottaa haasteita siellä eläville lajeille sekä näiden lajien välisille vuorovaikutuksille (Post ym. 2009, Høye ym. 2013). Vähälajisten arktisten eliöyhteisöjen ekologinen toiminta kestänee muutoksia matalia leveysasteita huonommin, sillä runsaassa lajimäärässä on enemmän joustavuutta sopeutua muuttuviin olosuhteisiin (Hooper ym. 2005, Thébault & Fontaine 2010). Siten on luultavaa, että arktinen eliöstö ja erityisesti sen ekologinen toiminta tulee muuttumaan lähitulevaisuudessa voimakkaasti.



#### 1.4. Tutkielman tavoitteet ja tutkimushypoteesit

Lapinvuokot suvussa *Dryas* kuuluvat pohjoisen tundran runsaimpiin kukkakasveihin. Lajien kukinta ajoittuu alkukesään, jolloin laajat alueet maastossa ovat valkoisenaan kukkivia kasveja. Lapinvuokon on oletettu olevan hyönteispölytteinen (Hocking & Sharplin 1965, Kevan 1972, Visakorpi 2014), ja kasvilajiston valtalajina lapinvuokko toimii merkittävänä ravinnonlähteenä pölyttäjille (Lundgren & Olesen 2005, Olesen ym. 2008, Rasmussen ym. 2013) sekä lehtiä syöville hyönteisille (Roslin ym. 2013). Lapinvuokkoja voikin pitää arktisten eliöyhteisöjen ja erityisesti pölytysyhteisöjen avainlajeina.

Tässä tutkielmassani selvitän pölyttäjyhteisön vaikutusta lapinvuokon siementuotantoon. Tutkin, mitkä pölyttäjälajit vierailevat lapinvuokon kukissa ja kuinka runsaina. Havaintoni pölyttäjyhteisön rakenteesta yhdistän mittauksiin lapinvuokon siementuotannon onnistumisesta. Tällä tavoin pystyn arvioimaan eri pölyttäjärühmien suhteellista merkitystä pölytyksessä ja ekologista toimintaa. Tutkimani kysymykset ovat:

1. Mikä merkitys pölyttäjillä on lapinvuokon pölytykseen?
2. Miten lapinvuokon pölyttäjyhteisö vaihtelee alueellisesti ja ajallisesti?
3. Miten lapinvuokon siementuotanto vaihtelee alueellisesti?
4. Miten lapinvuokon pölyttäjyhteisö vaikuttaa sen siementuotantoon?

Aiemman tutkimustiedon valossa loin seuraavat *a priori* -hypoteesit:

1. Lapinvuokko on hyönteispölytteinen, ja sen siementuotanto ja pölyttäjyhteisö vaihtelevat alueellisesti (Kevan 1972).
2. Pölyttäjien lajimonimuotoisuus vaihtelee alueellisesti, ja suurempi monimuotoisuus lisää pölytyksen onnistumista (esim. Tilman ym. 1997, Tilman ym. 2001).
3. Lajimäärän vaikutus pölytykseen ei perustu vain lajimäärään itsessään vaan tehokkaampien pölyttäjälajien sisällyttämiseen suurempaan lajijoukkoon (Tilman ym. 1997, Cardinale ym. 2006, Slade ym. 2007).
4. Lapinvuokon tärkeimpiä pölyttäjiä ovat sukas- ja kukkakärpäset, jotka tiedetään runsaiksi, kookkaiksi ja aktiivisiksi kukkavierailijoiksi (McAlpine 1965, Mosquin & Martin 1967, Kevan 1972, Kearns 1992, Elberling & Olesen 1999, Nielsen 2013, Orford ym. 2015, Schmidt ym. arvioitavana).

## 2. Aineisto ja menetelmät

Selvittääkseni lapinvuokon pölyttäjyhteisön rakenteen ja merkityksen pölytyksessä alueellisesti ja ajallisesti perustin Koillis-Grönlannissa sijaitsevaan Zackenbergin laaksoon koealoja. Näillä aloilla havainnoin lapinvuokon kukinnan ajoittumista, etenemistä ja siementuotannon onnistumista sekä pyydystin lapinvuokon pölyttäjiä kukinnan eri vaiheissa. Tarkastellakseni lapinvuokon mahdollista itse- ja tuulipölytystä sekä alueellista vaihtelua ympäristöoloissa estin hyönteispölyttäjien pääsyn osaan kukista.

### 2.1. Tutkimusalue

Tutkimusalueenani toimi Zackenbergin laakso Koillis-Grönlannissa (74° 30' N, 21° 00' W). Ilmastoltaan ja kasvillisuudeltaan alue kuuluu arktiseen tundraan. Kuukausittaiset keskilämpötilat ovat -20...+7 °C ja vuotuinen sadanta noin 260 mm (Sigsgaard ym. 2008). Matalan tundrakasvillisuuden peittämää maastoa kirjoavat suoalueet, pienet purot sekä roudan ja eroosion aiheuttamat paljaat mineraalimaalaukut. Laakso avautuu etelään, ja siellä maaperässä on runsaasti kalkkia, joten se on kasvillisuudeltaan ympäristöönsä rehevämpi. Lumipeitteen paksuuden ja lumen sulamisajan vaihtelut, virtaava vesi sekä jyrkät maastonpiirteet tekevät alueen kasvillisuudesta monimuotoisen mosaiikin (esim. Bay 1998).

### 2.2. Lapinvuokko kohdelajina

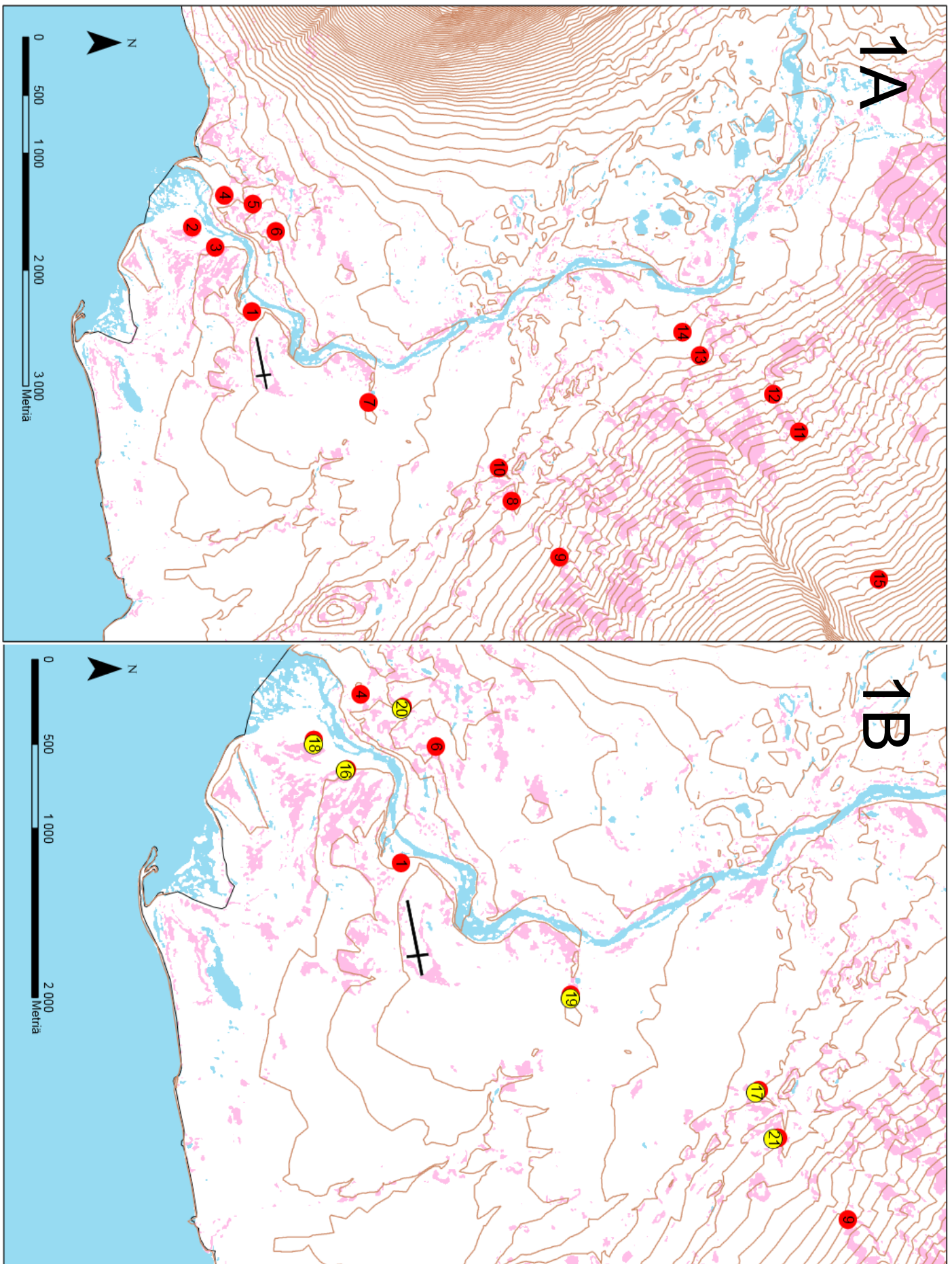
Lapinvuokot ovat kasveiksi erittäin pitkäikäisiä ja voivat ylittää sadan vuoden iän (Kevan 1972). Ne tarvitsevat selviytyäkseen pölyttäjiä, sillä itse- tai tuulipölytystä ei käytännössä tapahdu (Hocking & Sharplin 1965, Kevan 1972, Visakorpi 2014, mutta ks. Wada 1999, Lundemo & Totland). Lajit risteytyvät keskenään, ja esimerkiksi Koillis-Grönlannissa tavataan eurooppalaisen ja pohjois-amerikkalaisen lajin välimuotoa *Dryas octopetala* × *integrifolia* (ks. Elkington 1965, Philipp & Siegismund 2003). Lapinvuokon kukissa on tutkimusalueellani Koillis-Grönlannissa aiemmin havaittu vieraillevan 30 pölyttäjälajia (Olesen ym. 2008). Lapinvuokkoja pidetäänkin yksinä pohjoisten pölyttäjyhteisöjen tärkeimmistä kasvilajeista (Kevan 1972, Lundgren & Olesen 2005, Olesen ym 2008, Rasmussen ym. 2013).

### 2.3. Koealojen perustaminen

Havaitakseni pölyttäjyhteisön vaikutuksen lapinvuokon siementuotannolle perustin Zackenbergin laaksoon 15 koealaa (kuva 1; taulukko 1). Jotta aineistooni sisältyisi vaihtelua lapinvuokon kukinnan ajoittumisen, ympäristöolosuhteiden ja pölyttäjälajiston suhteen, sijoitin koealat laajalti eri puolille laaksoa (kuva 1). Laaksosta tehdyn kasvillisuuskartan (Bay 1998) pohjalta suunnittelin koealojen sijoittelun ja sopivien koealojen etsinnän alueille, joilla kasvaa runsaasti lapinvuokkoa. Tein lopullisen koealojen valinnan kuitenkin maastossa lapinvuokon kukkien esiintymisen perusteella.

Taulukko 1. Tutkimieni koealojen tunnusluvut: korkeus merenpinnasta, sijainti (karttaprojektiossa WGS 1984, UTM zone 27) sekä päivämäärät liimakukkien maastoon viemiselle ja sieltä noudolle. Pyysin pölyttäjiä liimakukilla 15 koealalla alkukesästä ja 6 koealalla loppukesästä. Perustin loppukesän koealat alkukesän koealojen läheisyyteen paikkoihin, joissa yhä kukki lapinvuokkoa (Koealaparit: 2 & 18; 3 & 16; 5 & 20; 7 & 19; 8 & 21; 10 & 17).

	Koeala	Korkeus meren- pinnasta (m)	Länsi- koordinaatti	Pohjois- koordinaatti	Liimakukkien vienti	Liimakukkien nouto
Alkukesä	1	29	512628	8264359	25.6.	28.6.
	2	11	511887	8263837	25.6.	28.6.
	3	18	512082	8264051	20.6.	26.6.
	4	25	511630	8264121	21.6.	26.6.
	5	37	511698	8264370	28.6.	2.7.
	6	41	511933	8264557	25.6.	28.6.
	7	42	513403	8265359	29.6.	4.7.
	8	85	514269	8266601	29.6.	4.7.
	9	147	514732	8267005	26.6.	29.6.
	10	68	513975	8266485	24.6.	27.6.
	11	214	513664	8269063	27.6.	30.6.
	12	167	513344	8268847	27.6.	30.6.
	13	104	513004	8268211	27.6.	30.6.
	14	86	512810	8268052	30.6.	3.7.
	15	397	514925	8269732	30.6.	5.7.
Loppukesä	16	25	512075	8264025	10.7.	13.7.
	17	71	513981	8266462	11.7.	17.7.
	18	13	511920	8263839	11.7.	17.7.
	19	49	513427	8265361	12.7.	19.7.
	20	30	511711	8264359	12.7.	19.7.
	21	92	514257	8266563	17.7.	21.7.



Kuva 1. Kartta tutkimusalueesta: A) alkukesän koealat ja B) loppukesän koealat. Alkukesän koealat on kuvattu punaisilla ympyröillä ja loppukesän koealat keltaisilla ympyröillä. Alueiden numerointi vastaa taulukossa 1 esitettyä. Sinisellä värillä on kuvattu vesistöt ja vaaleanpunaisella alueet, joilla lapinvuokko kasvaa valtalajina. Zackenbergin tutkimusaseman kiitorata on kuvattu mustaksi ristiksi. Korkeuskäyrät on piirretty 50 metrin välein.

Seuratakseni lapinvuokon kukintaa rajasin alojen perustamisen yhteydessä kullekin koealoista viisi 1 m × 1 m -kokoista tutkimusruutua (A, B, C, D & E) kohtiin, joissa kasvoi runsaasti lapinvuokkoa (vähintään n. 50 kukkaa/m<sup>2</sup>). Keskityin korkeisiin kukkatiheyksiin, jotta sain riittävästi erottelukykyä koealojen välisen kukinnan onnistumisen vertailuun (eli tarpeeksi suuren nimittäjän suhdelukuihin). Merkitsin ruutujen kulmat puutikuista ja ilmastointiteipistä valmistetuin lipuin (kuva 2A). Ruudut sijaitsivat vähintään 2 metrin päässä toisistaan, jotta niillä tehtävä pölyttäjien pyytäminen ei häiriintyisi liian lähekkäisistä ruuduista.

Tarkastelin itse- ja tuulipölytyksen merkitystä lapinvuokon pölytyksessä asettamalla jokaiseen koeruutuun kaksi tyllikankaasta (Eurokangas, Marley T300, tuotetunnus 5510296, solmuväli 0,2 mm, langanpaksuus 0,05 mm) valmistettua pölytyksenestotelttä. Ne olivat katkaistun kartion mallisia (pohjan halkaisija 18 cm, katon halkaisija 13 cm, korkeus 20 cm) ja niissä oli paksusta rautalangasta taivutettu runko (kuva 2A). Kankaan liepeet kiinnitettiin tiiviisti maata vasten puutikkujen avulla, jotta pölyttäjät eivät pääsisi teltan sisään ja teltta pysyisi pystyssä kovallakin tuulella (kuva 2A). Valitsin telttakankaan materiaalin hyvin valoa ja ilmaa läpäiseväksi, jotta sen alla kasvavien lapinvuokkojen kasvu ei häiriintyisi ja tuulipölytys ei estyisi. Kankaan väri valittiin maltilliseksi, jotta se ei houkuttelisi pölyttäjiä tutkimusruudun muihin kukkiin.





Kuva 2. Kokeen rakenne: A) tutkimusruutu ja B) kukan muotoinen liimapahvipyydys. Tutkimusruudussa näkyy kaksi turkoosia itse- ja tuulipölytyksen tarkastelussa käytettyä pölytyksenestotellettä. Neljän grillitikusta ja ilmastointiteipistä tehdyn  $1\text{ m} \times 1\text{ m}$  -tutkimusruudun rajat on piirretty kuvaan oranssilla. Liimapahvipyydykset asetettiin oikeiden lapinvuokon kukkien lomaan.

## 2.4. Lapinvuokon pölyttäjyhteisön selvittäminen

Kuvatakseni paikallista ja ajallista vaihtelua lapinvuokon pölyttäjyhteisössä pyydystin lapinvuokon pölyttäjiä liimapahvisten tekokukkien avulla (kuva 2B). Käyttämäni liimapahvimateriaalit on suunniteltu hyönteistuholaisten torjuntaan esimerkiksi kasvihuoneissa. Valmistin liimapahvikukat lapinvuokon näköisiksi: ne olivat valkoisia ja pyöreitä, halkaisijaltaan 30 mm (Sticky Roll, Barretine Environmental Health, Barretine Group, Warmley, Bristol, Iso-Britannia) ja niissä oli halkaisijaltaan 8 mm:n keltainen keskusta (Yellow Sticky Board, Barretine Environmental Health, Barretine Group, Warmley, Bristol, Iso-Britannia). Kiinnitin kukkaosan rautalankaan, jonka avulla asetin kukat maastoon. Pyyntimenetelmän toimintaa oli testattu Zackenbergissa maastokaudella 2013, jolloin liimapahvikukkien havaittiin pyytävän tehokkaasti pölyttäjiä. Lisäksi keinokukissa havaittiin vierailevan yhtä paljon hyönteisiä kuin oikeissakin lapinvuokon kukissa (Visakorpi ym. 2014).

Ajoitin tämän liimakukilla tehtävän pyynnin lapinvuokon alkukesäiseen kukintahuippuun viemällä kukat koealoille aina, kun noin puolet koealan kukista oli auennut. Tällöin pyydystetty pölyttäjyhteisö kuvaa todennäköisesti parhaiten koealan pölytykseen todellisuudessa osallistuvaa lajistoa. Asetin 20 liimapahvista kukkaa jokaiselle tutkimusruudulle eli yhteensä 100 kappaletta koealaa kohden. Pidin liimapahvikukkia pyynnissä kullakin koealalla kolme säältään kelvollista päivää, jotta kukat olisivat kaikilla koealoilla yhtä pitkän pölyttäjien liikkumisen soveltuvan ajanjakson. Katsoin sään kelvolliseksi pölyttäjien liikkumiselle, jos oli sateetonta ja tuuli alle 5 m/s, ja jos sinistä taivasta oli nähtävissä. Alkukesän pölyttäjäpyynnit tehtiin välillä 20.6. – 5.7. (painotettu keskiarvo kesäkuun 28. päivä; keskihajonta 3,0 vrk; vrt. taulukko 1). Pyyntijakson jälkeen keräsin liimapahvikukat ja niissä kiinni olevat hyönteiset talteen ja kuljetin ne sellaisinaan Helsinkiin jatkotoimenpiteitä varten.



## 2.5. Lapinvuokon siementuotannon ja hyönteispölytyksen merkityksen selvittäminen

Lapinvuokon siementuotannon selvittämiseksi laskin koealalla kasvaneiden lapinvuokkojen kukinnan onnistumisen. Määritin jokaisen tutkimusruudun lapinvuokkojen kukinnan tilan ja lukumäärän kahdesti. Ensimmäinen määrittäminen tehtiin, kun noin puolet lapinvuokon kukista oli auennut ja lähes kaikki kukkavanat voitiin jo havaita (ts. samalla kun vein liimapahvikukat koealoille, ks. kohta 2.4.). Ensimmäisellä kerralla määritin ja laskin lapinvuokon kukkavanat luokkiin ”tumma nappu”, ”vaalea nappu”, ”kukkiva kukka”, ”kukkinut kukka”, ”heteetön kukka” ja ”syöty kukka” (kuva 3).

Toisen määrittämyksen tein kasvukauden lopulla, kun kukinta oli edennyt niin pitkälle, että kukista näki, tuottivatko ne siemeniä vai eivät. Toisella määrittämyskerralla laskin kukkavanat luokkiin ”kuivunut”, ”siilimäinen”, ”soihtumainen” ja ”pilvimäinen” kukkavana (kuva 3). Sekä ensimmäisellä että toisella kerralla määritin erikseen pölytyksenestotelttoissa kasvaneiden lapinvuokon kukkavanojen tilan.

Hyönteispölytyksen roolin lapinvuokon kukinnan onnistumiselle selvitin vertaamalla pölytyshäkkien sisä- ja ulkopuolista kukinnan onnistumista keskenään. Pölytyshäkkien sisältä laskettu kukinnan onnistuminen toimi lisäksi itse- ja tuulipölytyksen perustasona. Tämä perustaso kuvasi, miten hyvin lapinvuokko tuottaa siemeniä ilman pölyttäjiään, kun arvioin pölyttäjäyhteisön merkitystä siementuotannolle.



Kuva 3. Lapinvuokon A) kukinnan etenemisen ja B) siementuotannon onnistumisen seuraamiseen käyttämäni luokat. A) Lapinvuokon kukinta etenee tummasta nupusta (1) vaaleaan nuppuun (2), kukkivaan kukkaan (3) ja edelleen jo kukkineisiin kukkiin. Osalta kukista puuttui emi luonnostaan (4), ja osa oli ainakin osittain syöty. Tummissa nupuissa näkyivät ainoastaan verholehdet. Katsoin nupun vaaleaksi, jos valkoiset terälehdet näkyivät verholehtien alta, ja kukkivaksi, jos keltaiset heteet ja emit näkyivät terälehtien välistä. Laskin kukkineiksi kukiksi kukkavanat, jotka pystyin määrittämään siementuotannon onnistumista kuvaaviin luokkiin. Emittömistä kukista emit puuttuivat ja syötyjä kukkia oli selvästi syöty. B) Kun arvioin siementuotannon, laskin kuivuneiksi kukiksi kukkavanat, joissa ei kuivuneiden ruskeiden osien lisäksi näkynyt harmaaksi kuivuneita emiön osia (1). Siilimäisiksi määritin kukkavanat, joissa näkyi harmaaksi kuivuneita emiön osia (2). Soihtumaisissa kukkavanoissa oli vähintään yksi lenninhaituvan kasvattanut siemen (3), ja pilvimäisissä kukkavanoissa lenninhaituvalliset siemenet olivat osin irti kukkapohjasta (4).

## 2.6. Pölyttäjien fenologian selvittäminen

Pölyttäjälajiston muuttumista kasvukauden edetessä selvitin tekemällä uuden näytteenoton liimapahvikukilla kasvukauden loppupuolella (taulukko 1). Kohdistin tämän loppukesän pölyttäjien pyynnin kuuden alkuperäisen koealan (koealat 2, 3, 5, 7, 8 ja 10) välittömään läheisyyteen paikkoihin, joissa kukki edelleen lapinvuokkoa (kuva 1). Sijoitin kukat jälleen 20 kappaleen ryhmissä viidelle tutkimusruudulle (= 100 kpl/koeala) ja annoin niiden olla pyynnissä kolme säältään kelvollista päivää (kuten alkukesän pölyttäjäpyynneissä, ks. kohta 2.4.). Loppukesän pölyttäjäpyynnit tein aikavälillä 10. – 21.7. (painotettu keskiarvo heinäkuun 15. päivä; keskihajonta 2,5 vrk; vrt. taulukko 1). Niiden kuuden alkukesän pölyttäjäpyyntialan, joilla oli vastinala loppukesän pölyttäjäpyynneissä, pyynti tehtiin välillä 20.6. – 4.7. (painotettu keskiarvo kesäkuun 28. päivä; keskihajonta 5,6 vrk; vrt. taulukko 1). Alku- ja loppukesän pölyttäjäpyynneillä oli ajallisesti eroa 17 vuorokautta. Keräsin liimapahvikukat ja niissä kiinni olevat pölyttäjät talteen ja kuljetin ne Helsinkiin jatkotoimenpiteitä varten.

## 2.7. Pölyttäjien määrittäminen

Koska tutkielmani tavoitteena oli selvittää pölyttäjäyhteisön rakenteen vaikutuksia lapinvuokon siementuotannon onnistumiselle mahdollisimman yksityiskohtaisesti, jokainen pyydystetty pölyttäjäyksilö piti määrittää mahdollisimman tarkasti. Näin suuren ja taksonomisesti laajan aineiston määrittäminen morfologisesti olisi erittäin haastavaa, sillä se edellyttäisi kymmenien kansainvälisten asiantuntijoiden panosta. Tästä johtuen pyytämäni pölyttäjät määritettiin sytokromioksidaasi 1 -entsyymiä (cytochrome oxidase 1, CO1) koodaavan mitokondrionaalisen DNA-sekvenssin avulla (Hebert ym. 2003). Lähes kaikilla Zackenbergin alueen pölyttäjillä oli jo valmiiksi olemassa DNA-viivakoodi (Wirta ym. 2015b), johon näytteideni sekvenssejä pystyi vertaamaan.

Sekvensointia varten otin jokaisesta pyydystetystä pölyttäjistä kudosnäytteen Kanadan DNA-viivakoodauskeskuksen protokollan mukaisesti (Canadian Centre of DNA Barcoding, CCDB, <http://ccdb.ca/resources.php>). Etiketöin niveljalkaiset yksilöllisesti hyönteisneulojen avulla liimapahvikukkiin, jotta pölyttäjäyksilöt voidaan tarvittaessa yhdistää niistä saataviin sekvensseihin.

Itse sekvensointi tehtiin Ontarion monimuotoisuuskeskuksessa Kanadassa (Biodiversity Institute of Ontario, Guelphin yliopisto) *Global Malaise Trap Program* -protokollan

mukaan (<http://globalmalaise.org/about/>). Sekvensointi tehtiin CO1-sekvenssin 5'-päästä ja valmistuneet sekvenssit ja lajimääritykset lisättiin BOLD-tietokantaan (*The Barcode of Life Data Systems*, Ratnasingham & Hebert 2007, [www.barcodinglife.org](http://www.barcodinglife.org)), jonka kautta aineistoa pystyy hallinnoimaan ja analysoimaan.

Yksilöiden lajimääritys sekä määritetyn aineiston tarkastelu ja tilastollinen analysointi tehtiin BINien (*The Barcode Index Number*, Ratnasingham, S., & Hebert, P. D. 2013) perusteella. BIN on eläinlajeilla CO1-geenin tietyille emäsjärjestyksen joukolle annettu nimi, joka muodostuu kolmesta kirjaimesta ja neljästä numerosta (juokseva numerointi, esim. AAA0000). Yksittäinen BIN voidaan emäsjärjestykseltään erottaa muista BINeistä eli saman geenin muista tunnetuista emäsjärjestyksistä. Useimmissa tapauksissa yksi BIN vastaa yhtä biologista lajia, joskin tästä esiintyy toki Zackenberginkin lajistossa muutamia poikkeuksia (Wirta ym. 2015).

## 2.8. Tilastolliset menetelmät

### 2.8.1. Pölytyksen merkitys lapinvuokon siementuotannolle ja siementuotannon alueellinen vaihtelu

Hyönteispölytyksen merkitystä lapinvuokolle selvitin tilastollisesti vertaamalla pölytyksenestoteltojen sisäistä siementuotantoa niiden ulkopuoliseen siementuotantoon. Määritin jokaisen tutkimusruudun ( $n = 75$ ) ja pölytyksenestoteltan ( $n = 150$ ) sisällä siementuotannon onnistumisen laskemalla havaintoyksikön (tutkimusruutu tai pölytyksenestotelta) siemeniä tuottaneiden kukkavanojen (luokat soihtu ja sateenvarjo) osuuden kaikista kukkavanoista (luokat kuiva, siili, soihtu, sateenvarjo). Lopuksi vertasin keskenään tutkimusruuduilla ja pölytyksenestoteltoissa kasvaneiden lapinvuokkojen siementuotantoa.

Rakensin aineistolle yleistetyn lineaarisen sekamallin (*generalised linear mixed-effects model*, GLMM), jossa kukkien sijaitseminen tutkimusruuduilla tai pölytyksenestoteltoissa muodosti siementuotannon onnistumista selittävän kiinteän vaikutuksen. Huomioidakseni alueellisen vaihtelun siementuotannon onnistumisessa käytin koealaa ja tutkimusruutua koealan sisällä mallin satunnaisvaikutuksena. Koska vaste oli osuus, oletin mallissa logit-linkkifunktion ja binomiaalisen virhejakauman.

Jotta pölyttäjyhteisön vaikutuksessa lapinvuokon siementuotannon onnistumiseen olisi mitään selitettävää, täytyi sekä siementuotannossa että pölyttäjyhteisössä olla alueellista vaihtelua. Tutkiakseni alueellista vaihtelua lapinvuokon siementuotannon onnistumisessa mallinsin

siementuotannon vaihtelua koealojen välillä erikseen tutkimusruuduissa ja pölytyksenestoteltojen sisäpuolella. Rakensin aineistolle yleistetyn lineaarisen sekamallin, jossa koeala toimi siementuotannon onnistumista selittävänä kiinteänä vaikutuksena. Koska vaste oli osuus, oletin mallissa logit-linkkifunktion ja binomiaalisen virhejakauman.

Jotta tietäisin, liittyykö siementuotannon onnistuminen koealan korkeuteen merenpinnasta, testasin koealan korkeuden merenpinnasta vaikutusta siementuotannolle erikseen tutkimusruuduissa ja pölytyksenestoteltojen sisäpuolella. Rakensin aineistolle yleistetyn lineaarisen sekamallin, jossa koealan korkeus merenpinnasta toimi siementuotannon onnistumista selittävänä kiinteänä vaikutuksena. Otin koealan korkeudesta merenpinnasta luonnollisen logaritmin. Koeala toimi mallissa satunnaisvaikutuksena. Koska vaste oli osuus, oletin mallissa logit-linkkifunktion ja binomiaalisen virhejakauman. Sovitin kaikki mallit *Windows*-pohjaisella *SAS Systems* -ohjelmistolla (versio 9.4, proc glimmix, SAS Institute Inc., Cary, Pohjois-Carolina, USA).

### **2.8.2. Pölyttäjyhteisön alueellinen vaihtelu**

Jotta pölyttäjyhteisön vaikutuksessa lapinvuokon siementuotannon onnistumiseen olisi mitään selitettävää, täytyi sekä siementuotannossa että pölyttäjyhteisössä olla alueellista vaihtelua. Testasin tätä tilastollisesti tutkimalla koealojen välistä vaihtelua pölyttäjien yksilö- ja lajimäärissä. Tein vasteille varianssianalyysin, jossa koealojen sisäisen vaihtelun muodostivat kunkin koealan viisi tutkimusruutua ( $n = 70$ ), joita vertasin koealojen ( $n = 14$ , koeala 14 jätettiin huomioimatta sen eroavan pyyntiponnistuksen takia) väliseen vaihteluun. Mallissa selitin koealalla ensin havaittua yksilömäärää ja sitten lajimäärää. Sovitin mallit *Windows*-pohjaisella *SAS Systems* -ohjelmistolla (versio 9.4, proc anova, SAS Institute Inc., Cary, Pohjois-Carolina, USA).

Saadakseni pölyttäjyhteisön alueellisesta vaihtelusta tarkemman kuvan, tutkin sitä myös pääkomponenttianalyysillä (*principal component analysis*, PCA). Vertailin alojen välistä vaihtelua sekä heimo- että lajitasolla. Käytin analyysissä varianssi-kovarianssimatriisia, jolloin malli antaa suuremman painoarvon lajeille ja heimoille, joiden yksilömäärä on suuri. Tein aineistolle Hellinger-muunnoksen, jota pidetään hyvin toimivana tämän tyyppiselle aineistolle (Legendre & Gallagher 2001), jossa havaintoina on lukuisten lajien yksilömääriä ja lisäksi paljon nollahavaintoja. Lisäksi sovitin pääkomponenttianalyysiin ympäristömuuttujista pyyntijakson ajankohdan, koealan korkeuden merenpinnasta sekä lapinvuokon onnistuneen siementuotannon. Käytin analyysin tekemiseen *Linux*-pohjaista *R*-ohjelmistoa (Oksanen ym. 2008: the vegan package; R-Core Team, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <http://www.R-project.org/>).

### 2.8.3. Eri pölyttäjryhmien merkitys lapinvuokon siementuotannolle

Pyrin tilastollisesti selittämään koealojen välistä vaihtelua pölytyksen onnistumisessa pölyttäjälajiston avulla. Ilmiön kuvaamiseksi rakensin yleistetyn lineaarisen mallin (*generalised linear model*, GLM). Selittävien muuttujien roolia arvioin kulmakerroinestimaatin,  $\chi^2$ -arvon ja *p*-arvon avulla. Tarkastelin ilmiötä koealatasolla, sillä pölyttäjät liikkuvat niin paljon, ettei yksittäisen koealan tutkimusruutujen välille muodostu todellista eroa pölyttäjälajistossa. Koeala 14 jätettiin huomioimatta (ks. kohta 2.8.2.). Määritin selitettäväksi muuttujaksi siementuotannon onnistumisen koealoittain laskemalla havaintoyksikön (kaikki koealan tutkimusruudut) siemeniä tuottaneiden kukkien (luokat soihtu ja sateenvarjo; vrt. kuva 3) osuuden kaikista kukista (luokat kuiva, siili, soihtu, sateenvarjo; vrt. kuva 3).

Ensin tutkin ympäristömuuttujien vaikutusta lapinvuokon siementuotantoon. Laskin koealan korkeudeksi merenpinnasta koealan tutkimusruutujen korkeustietojen keskiarvon. Lisäksi laskin itse- ja tuulipölytystä kuvaavan ympäristömuuttujan pölytyksenestoissa onnistuneesta siementuotannosta. Saman koealan ja jopa saman tutkimusruudun pölytyksenestoteltojen välillä oli suuria eroja kukkien määrissä ja siementuotannon onnistumisessa, joten yksittäisten poikkeavien havaintojen vaikutuksen välttämiseksi laskin kunkin koealan kaikkien pölytyksenestoteltojen siementuotannoista keskiarvon. Sovitin malliin molempia ympäristömuuttujia erikseen.

Kun tutkin pölyttäjyhteisön vaikutusta siementuotantoon, lisäsin malliin ensin kaikkien pyydystettyjen pölyttäjien yksilömäärän ja lajimäärän vaikutuksen. Tällä tavoin testaan

BEF -hypoteesia (*Biodiversity ecosystem functioning*), jonka mukaan eliöyhteisön monimuotoisuus tehostaa sen toimintaa ekosysteemissä.

Saadakseni tarkemman kuvan eri pölyttäjärühmien vaikutuksesta pölytykselle tutkin yksittäin suurimpien (yli 150 yksilöä) lahkojen (pistiäiset Hymenoptera, kärpäset Diptera), alalahkojen (sääsket Nematocera, kärpäset Brachycera) ja heimojen (surviaissääsket Chironomidae, juurikärpäset Anthomyiidae, sukaskärpäset Muscidae, kukkakärpäset Syrphidae, vainopistiäiset Braconidae) vaikutusta siementuotantoon. Sovitin malliin ensin taksonomisesti suurimpia ryhmiä ja etenin edelleen näiden alaryhmiin.

Lopuksi pyrin rakentamaan tutkituista ja merkitseviksi todetuista muuttujista yhteismallin, joka selittäisi lapinvuokon pölytyksen onnistumista parhaiten. Tarkastelin muuttujien selitysvoimaa niiden  $\chi^2$  -suureen avulla. Tämä suure kuvaa sitä, miten paljon mallin devianssi vähenee, kun kyseinen muuttuja lisätään malliin. Aloitin mallin rakentamisen laittamalla selittäviksi muuttujiksi kaikki merkitseviksi havaitut pölyttäjäheimot ja ympäristömuuttujat. Poistin mallista muuttujia yksitellen paremmuusjärjestyksessä. Aina kun kaikki jonkin merkitseväksi todetun ryhmän alaiset taksonit oli poistettu, lisäsin sen malliin. Kun kaikki taksoniset tasot oli käyty läpi, lisäsin poistamiani ryhmiä poistojärjestyksessä uuteen tyhjään malliin, kunnes lisätty muuttuja ei enää ollut merkitsevä ( $p > 0,05$ ) pölytyksen onnistumisen kannalta.

Koska selitettävä muuttuja oli suhdeluku (siemeniä tuottaneet kukat / kaikki kukat), käytin mallissa logistista linkkifunktiota ja binomiaalista virhejakaumaa. Oletin, että selittävien muuttujien suuruusluokan vaihtelut selittäisivät niiden suhdetta siementuotannon onnistumiseen parhaiten, joten tein niille luonnollisen logaritimuunnoksen. Käytin mallien rakentamiseen *Windows*-pohjaista *SAS Systems* -ohjelmistoa (versio 9.4, proc genmod, SAS Institute Inc., Cary, Pohjois-Carolina, USA).

#### **2.8.4. Fenologian merkitys pölyttäjäyhteisölle**

Tutkin fenologian vaikutusta pölyttäjälajistoon vertaamalla kuuden tutkimusalueen pölyttäjälajistoa lapinvuokon kukintahuipun (koealat 2, 3, 5, 7, 8 ja 10) ja myöhäisimpien lapinvuokkojen kukinnan (vastaavasti koealat 18, 16, 20, 19, 21 ja 17) välillä. Selvittääkseni muuttuvatko pölyttäjärühmien runsaudet järjestelmällisesti kasvukauden edetessä tein parittaisen *t*-testin, jossa vertasin samojen alueiden aikaisempia ja myöhempiä liimakukkapyntejä keskenään. Testasin vaihtelua pölyttäjien yksilö- ja lajimäärissä sekä yksilömäärältään suurimmissa (yhteensä yli 150 pölyttäjäyksilöä alkukesän pyynnissä) pölyttäjärühmissä (lahkot: kaksisiipiset, pistiäiset; alalahkot: sääsket,



kärpäset; heimot: surviaissääsket, juurikärpäset, sukaskärpäset, kukkakärpäset, vainopistiäiset). Tein testin *Windows*-pohjaisella *SAS Systems* -ohjelmilla (versio 9.4, proc ttest, SAS Institute Inc., Cary, Pohjois-Carolina, USA).

Saadakseni pölyttäjyhteisön ajallisesta vaihtelusta tarkemman kuvan, tutkin sitä myös pääkomponenttianalyysillä (*principal component analysis*, PCA). Vertailin kaikkia alku- ja loppukesän pyyntejä sekä heimo- että lajitasolla. Kuten yllä (ks. kohta 2.8.2.) käytin analyysissä varianssi-kovarianssimatriisia, Hellinger-muunnosta ja *Linux*-pohjaista *R*-ohjelmistoa (Oksanen ym. 2008: the vegan package; R-Core Team, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, <http://www.R-project.org/>).

### 3. Tulokset

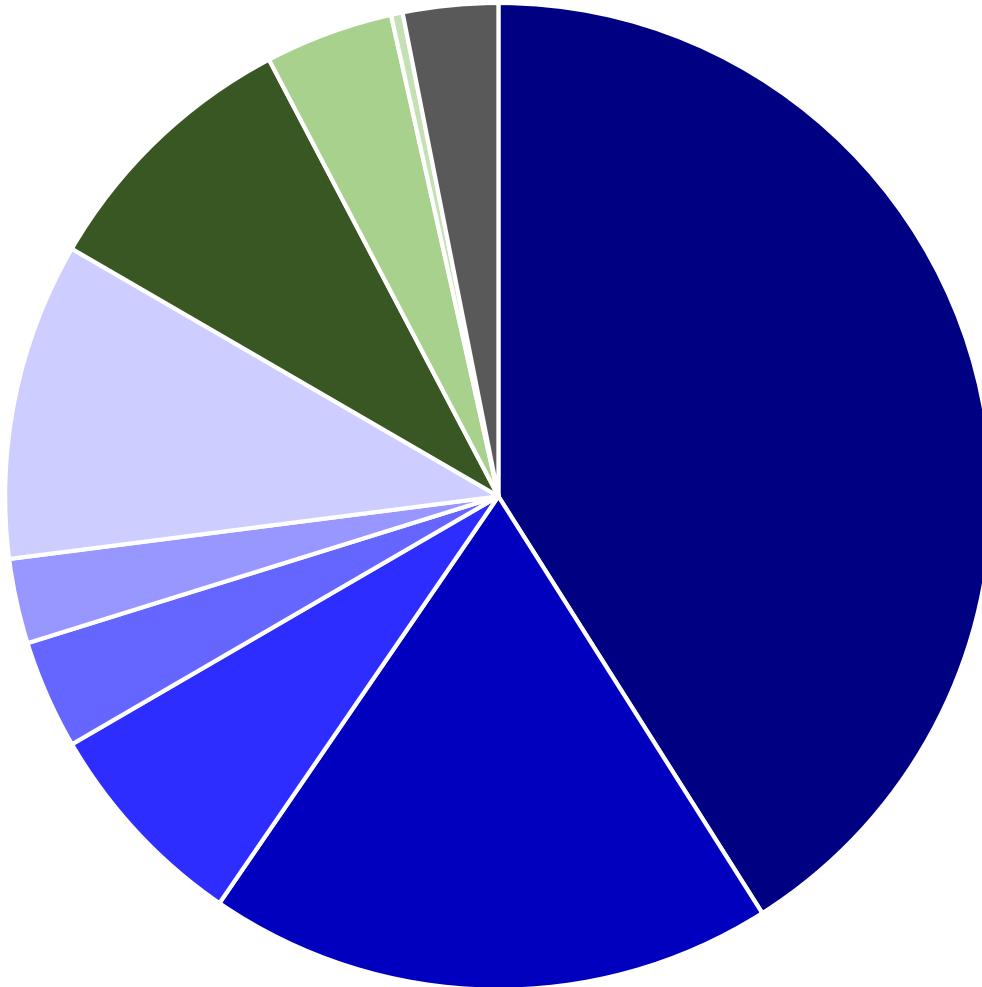
Alkukesän viidellätoista ja loppukesän kuudella koealalla pyydystin yhteensä 8 504 pölyttäjäyksilöä. Näistä yksilöistä saatiin 7 870 BINiksi tunnistettavaa sekvenssiä. Sekvensoinnin onnistumisaste oli 92,5 % (kuva 4). Aineistosta löytyi 185 erilaista BINiä.

Liimakukilla pyydystämieni yksilöiden perusteella alueen runsain pölyttäjärühmä on kaksisiipiset 6 561 yksilöllä ja suurimmat heimot sukaskärpäset (3 228 yksilöä), surviaissääsket (1 460), vainopistiäiset (703), harsosääsket Sciaridae (555) loispistiäiset Ichneumonidae (331) ja kukkakärpäset (281). (kuva 5, liite 2).

Kaikille BINien avulla määritetyille yksilöille saatiin vähintään heimotason määrittäminen. BINit erottelivat morfologisesti tunnistettavat taksonit toisistaan hyvin, joten niiden käyttö biologista lajia vastaavina yksiköinä oli mielekästä.



Kuva 4. Sekvensoinnin onnistuminen. Sininen alue kuvaa yksilöitä, joille saatiin sekvensoitua BIN. Oranssi alue kuvaa yksilöitä, joiden sekvensointi ei onnistunut. Diagrammi perustuu yhteensä 8 504 yksilöön.

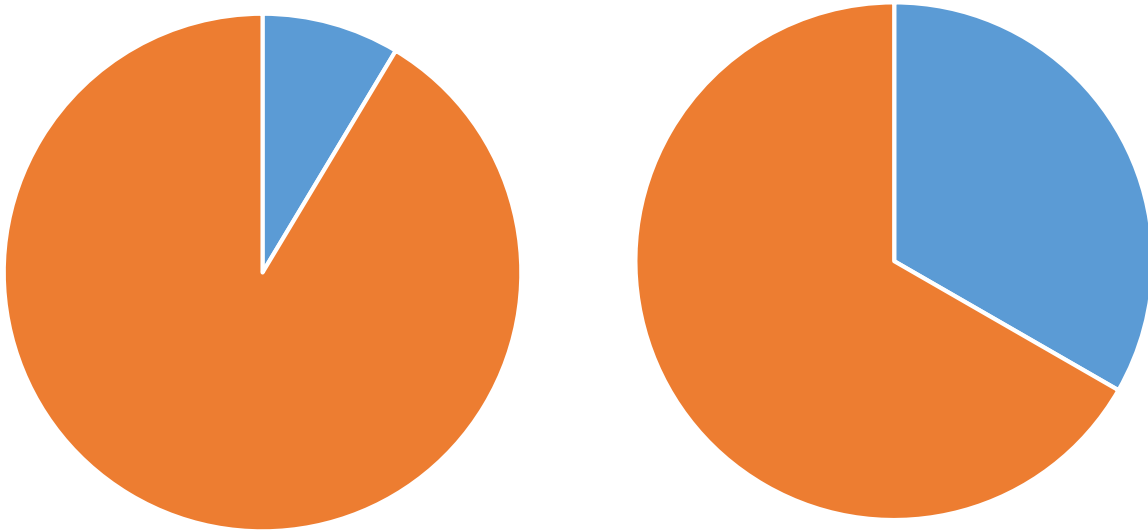


Kuva 5. Pölyttäjäyhteisön koostumus Zackenbergin laaksossa: A) Pölyttäjälahkojen ja -heimojen osuudet koko aineistossani. Lahkoista kaksisiipiset on kuvattu sinisen ja pistiäiset vihreän sävyillä. Harmaa edustaa muiden lahkojen osuutta. Kaksisiipisheimot tummimmasta sinisestä vaaleimpaan: sukaskärpäset, surviaissääsket, harsosääsket, kukkakärpäset, juurikärpäset ja muut kaksisiipisheimot. Pistisiäisheimot tummimmasta vihreästä vaaleimpaan: vainopistiäiset, ahmaspistiäiset ja muut pistisiäisheimot. Kuva perustuu 7 870 yksilöön.

### 3.1. Pölyttäjät lisäävät lapinvuokon siementuotantoa

Laskin lapinvuokon siementuotannon 15 koealalta yhteensä 75 tutkimusruudulta (käsittäen ”alkukesän pölyttäjäpyynnit”, ks. 2.3.) sekä näillä ruuduilla sijainneista 150 pölytyksenestotelasta. Määritin kukinnan onnistumisen 9 500 lapinvuokon kukkavanalta, joista 8 292 kasvoi tutkimusruuduilla ja 1 208 pölytyksenestoteltojen sisäpuolella. 2 866 tutkimistani kukista tuotti siemeniä, näistä 2 762 kasvoi tutkimusruuduilla ja 104 pölytyksenestoteltoissa. Tutkimusruuduilla kasvaneista lapinvuokoista siemeniä tuotti huomattavasti suurempi osuus (33,3 % ± 3,2 %) kuin pölytyksenestoteltojen sisäpuolella kasvaneista (8,6 % ± 2,7 %) (kuva 6).

Siten pölyttäjien vaikutus lapinvuokon siementuotannon onnistumiselle olikin merkitsevä. Lapinvuokon siementuotanto on merkitsevästi suurempi pölyttäjien läsnä ollessa kuin pölytyksenestoteltojen peittämissä kukissa ( $F_{1,149} = 89$ ;  $p < 0,0001$ ).



Kuva 6. Lapinvuokon siementuotannon onnistuminen. Vasemmanpuoleinen diagrammi kuvaa havaintoja pölytyksenestoteltojen sisällä ja oikeanpuoleinen tutkimusruuduilla peittämättöminä kasvaneista lapinvuokoista. Sinisellä siemeniä tuottaneet ja oranssilla siemeniä tuottamattomat kukkavanat. Vasemman puoleinen diagrammi perustuu 1 208 havaintoon ja oikeanpuoleinen 8292 havaintoon.

### 3.2. Lapinvuokon siementuotanto vaihtelee alueellisesti ja vähenee korkeuden lisääntyessä

Alueiden välillä oli enemmän vaihtelua tutkimusruuduilla kasvaneiden lapinvuokkojen siementuotannon onnistumisessa kuin alueiden ( $F_{14,60} = 5,3$ ;  $p < 0,0001$ ). Sen sijaan pölytyksenestoteltojen sisäpuolella siementuotannon onnistumisessa ei ollut eroja alueiden välillä ( $F_{14,135} = 1,06$ ;  $p = 0,40$ ).

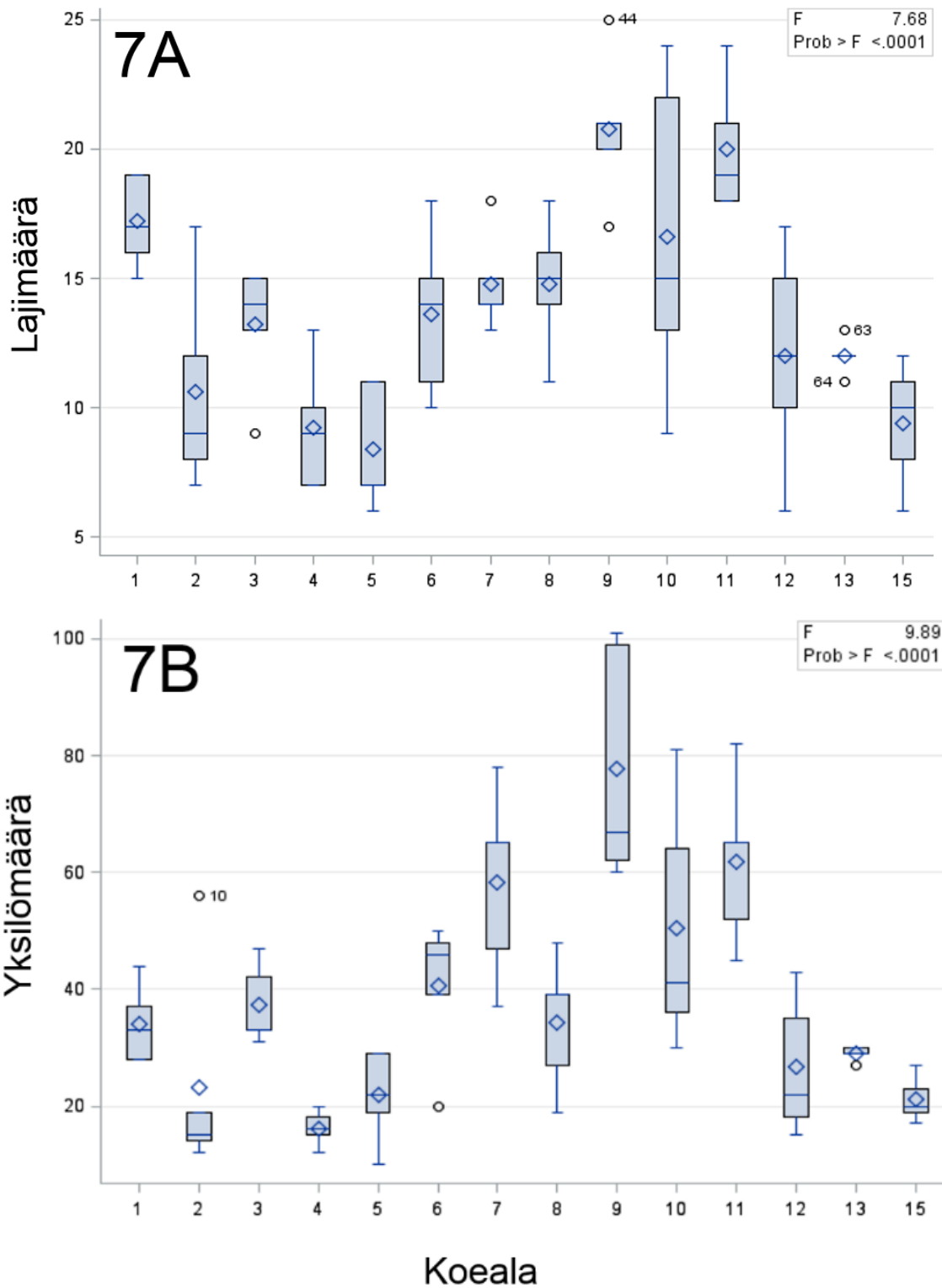
Koalan korkeus merenpinnasta vähensi siementuotannon onnistumista tutkimusruuduilla ( $F_{1,149} = 180$ ;  $p < 0,0001$ ). Pölytyksenestoteltojen sisäpuolella koalan korkeus merenpinnasta ei puolestaan vaikuttanut tilastollisesti havaittavasti siementuotannon onnistumiseen ( $F_{1,149} = 1,5$ ;  $p = 0,22$ ).

### 3.3. Lapinvuokon pölyttäjyhteisö vaihtelee alueellisesti

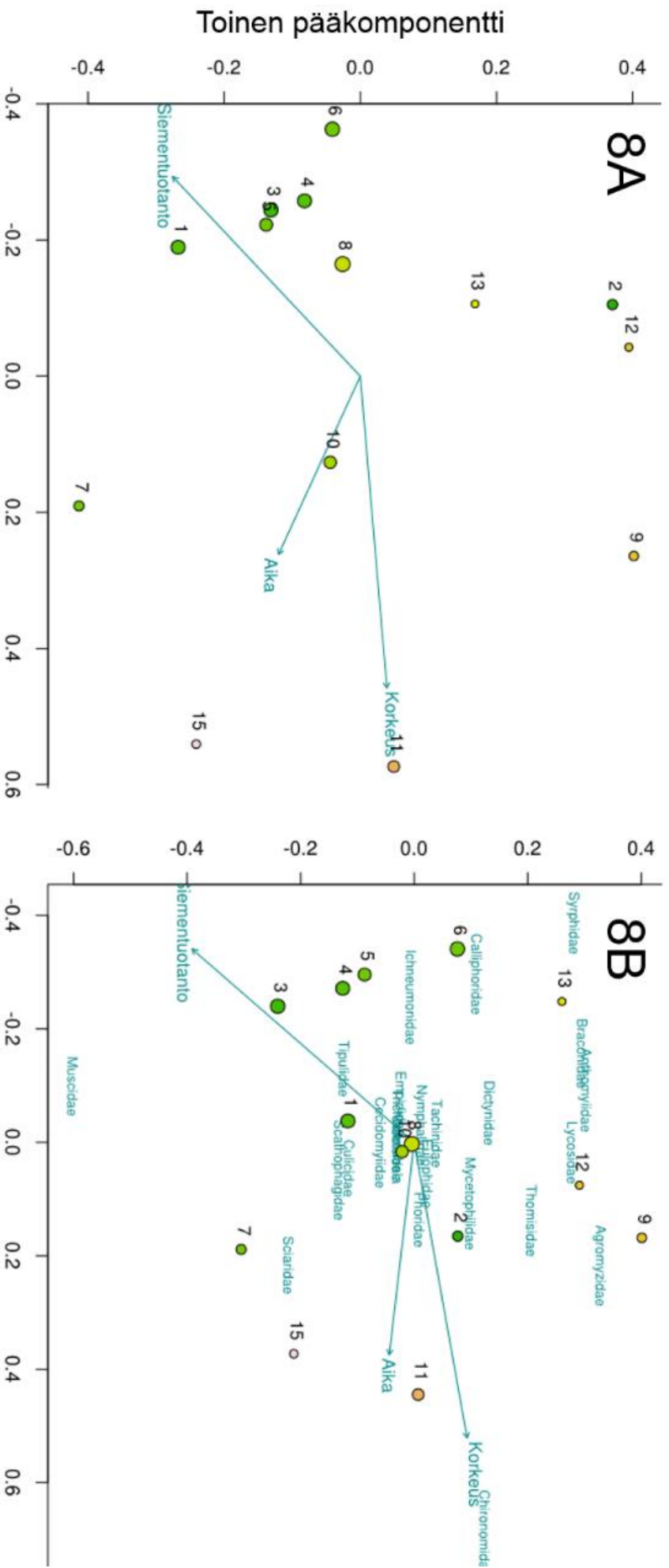
Alkukesän pyynneissä havaitsin, merkittäviä alueellisia eroja lapinvuokon pölyttäjyhteisössä. Alueiden välillä oli tilastollisesti merkitseviä eroja niin laji- (kuva 7A;  $F_{13,56} = 7,7$ ;  $p < 0,0001$ ) kuin yksilömäärissä (kuva 7B;  $F_{13,56} = 9,9$ ;  $p < 0,0001$ ) (ks. myös liite 2).

Myös pääkomponenttianalyysi osoitti, että koealojen välillä on alueellista vaihtelua pölyttäjälajiston koostumuksessa sekä heimo- että lajitasolla (kuva 8). Heimotasolla tarkasteltuna ensimmäinen pääkomponentti selittää 34,1 %, toinen 22,9 % ja kolmas 13,5 % yhteisön kokonaisvaihtelusta. Lajitasolla ensimmäinen pääkomponentti selittää 24,1 %, toinen 17,6 % ja kolmas 10,9 % yhteisön kokonaisvaihtelusta.

Kun tarkastelin ympäristömuuttujia pääkomponenttianalyysissä laji- ja heimotasolla, sekä koealan korkeus merenpinnasta (lajitaso:  $p = 0,004$ ; heimotaso:  $p = 0,03$ ) että siementuotannon onnistuminen (lajitaso:  $p = 0,04$ ; heimotaso:  $p = 0,05$ ) korreloivat merkitsevästi analyysien kahden ensimmäisen pääkomponentin kanssa. Pyyntijakson ajankohta ei korreloinut merkitsevästi analyysien kahden ensimmäisen pääkomponentin kanssa (lajitaso:  $p = 0,2$ ; heimotaso:  $p = 0,24$ ). Heimotason pääkomponenttianalyysissä sukaskärpäset korreloivat siementuotannon onnistumisen kanssa ja surviaissääsket koealan korkeuden merenpinnasta kanssa. Siementuotannon ja koealan korkeuden merenpinnasta vektorit osoittivat lisäksi lähes vastakkaisiin suuntiin. Näin ollen, kun koealan korkeus merenpinnasta kasvaa, lapinvuokon siementuotanto pienenee ja surviaissääskien määrä lisääntyy. Sukaskärpästen määrän lisääntyessä siementuotanto puolestaan kasvaa.



Kuva 7. Alueellinen vaihtelu pölyttäjien A) lajimäärissä ja B) yksilömäärissä. Yksittäinen palkki kuvaa aina yhden koealan sisäistä, viiden tutkimusruudun välistä vaihtelua. Palkki on piirretty ylä- ja alakvartiilin väliin. Vinoneliö kuvaa koealan keskiarvoa, palkin poikkiviiva mediaania ja janat kuvaavat pienimpiä ja suurimpia arvoja, jotka ovat alle 1,5 kvartiilivälin etäisyydellä ylä- ja alakvartiilista. Avoimet ympyrät kuvaavat yli 1,5 kvartiilivälin etäisyydellä olevia havaintoja.



Kuva 8. Pääkomponenttianalyysi alkukesän pyynnestä A) lajitasolla ja B) heimotasolla. Kuvaajissa x-akseli vastaa ensimmäistä pääkomponenttia ja y-akseli toista pääkomponenttia. Ympyrät kuvaavat koealoja ja numerot vastaavat koealojen numeroita. Ympyröiden pinta-ala kuvaa lapinvuokon siementuotannon onnistumista koealalla: suurimmassa ympyrässä siementuotanto onnistui parhaiten. Ympyröiden väri kuvaa koealojen korkeutta merenpinnasta: tummanvihreät ympyrät sijaitsivat allimpina ja vaaleanruskeat ylimpinä. Vektorit kuvaavat ympäristömuuttujien asettumista akselleille. Heimotasoon kuvaajassa heimojen merkitystä kuvaavien vektoreiden päättepisteet on piirretty kuvaajaan heimojen niminä. Vektoreiden pituus origosta (0, 0) mitattuna osoittaa niiden merkityksen. Sekä laji- että heimotasoon kuvaajassa koealan korkeus merenpinnasta ja siementuotannon onnistuminen korreloivat merkittävästi alueellisen pöytäjäyhteisön kanssa. Sukaskärpäset Muscidae korreloivat positiivisesti siementuotannon onnistumisen kanssa ja negatiivisesti koealan korkeuden merenpinnasta kanssa. Surviaissääsket Chironomidae korreloivat puolestaan negatiivisesti siementuotannon onnistumisen kanssa ja positiivisesti koealan korkeuden merenpinnasta kanssa. Lajitasolla kahden ensimmäisen pääkomponentin selitysaste on 41,7 % ja heimotasolla 57,0 %.



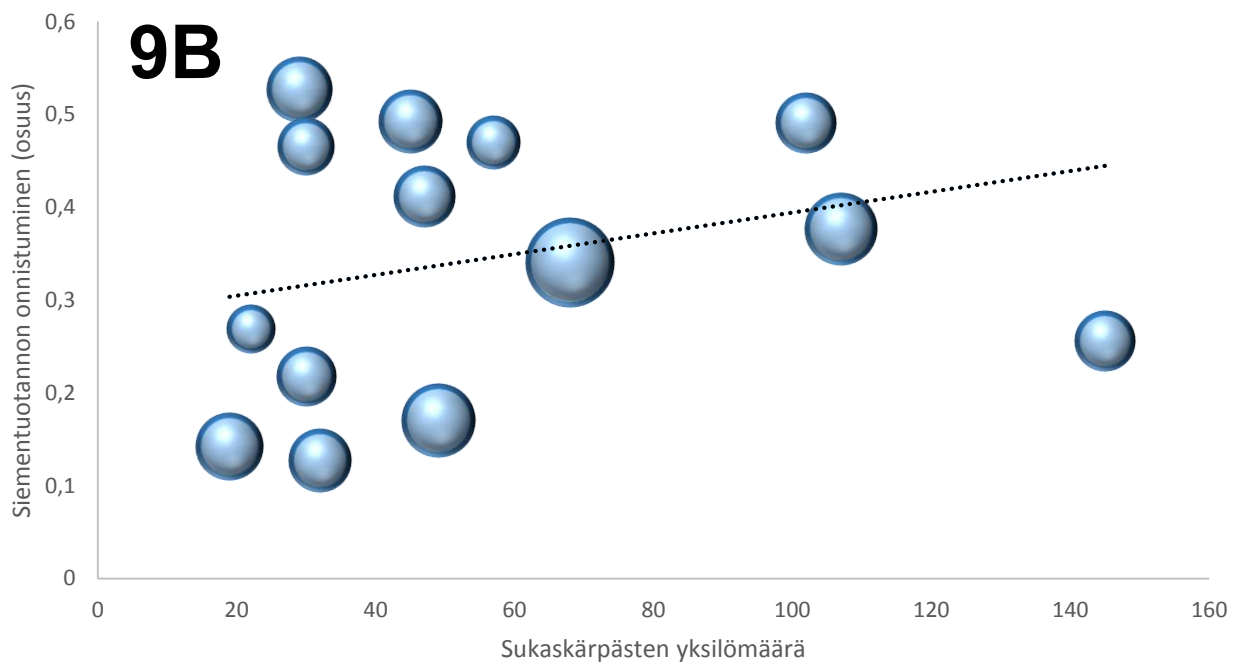
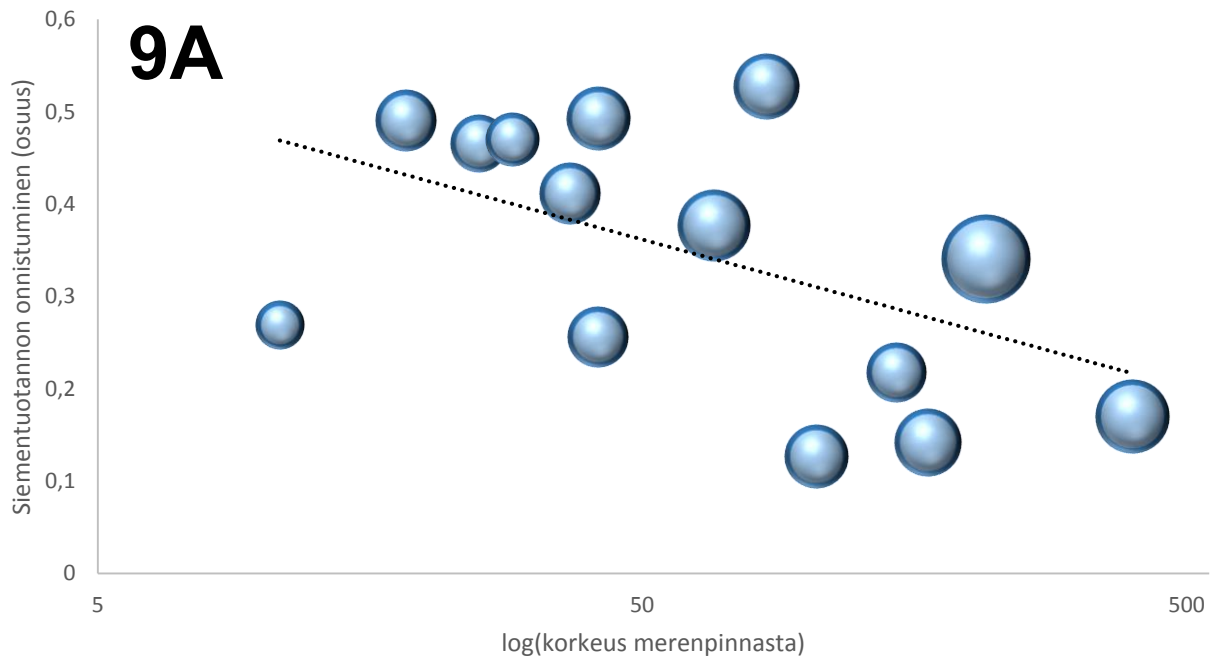
### 3.4. Lapinvuokon tärkeimpiä pölyttäjiä ovat sukaskärpäset

Koealan korkeus merenpinnasta heikensi merkitsevästi lapinvuokon siementuotannon onnistumista tutkimusruuduilla (kulmakerroinestimaatti = -0,34;  $\chi^2 = 170$ ;  $p < 0,0001$ ). Lisäksi pölyttäjänestoteltojen sisällä onnistunut siementuotanto korreloi positiivisesti tutkimusruutujen siementuotannon onnistumisen kanssa (kulmakerroinestimaatti = 0,22;  $\chi^2 = 27$ ;  $p < 0,0001$ ). Siten elottomat ympäristötekijät vaikuttivat siementuotantoon riippumatta pölyttäjien läsnäolosta.

Alkukesän pölyttäjäaineistossa sekä pölyttäjien yksilömäärä (kulmakerroinestimaatti = 0,11;  $\chi^2 = 4,1$ ;  $p = 0,04$ ) että lajimäärä (kulmakerroinestimaatti = 0,22;  $\chi^2 = 5,3$ ;  $p = 0,02$ ) paransivat lapinvuokon siementuotannon onnistumista. Tutkituista lahoista kaksisiipiset (kulmakerroinestimaatti = 0,19;  $\chi^2 = 16$ ;  $p < 0,0001$ ) ja pistiäiset (kulmakerroinestimaatti = 0,17;  $\chi^2 = 21$ ;  $p < 0,0001$ ) lisäsivät niin ikään pölytyksen onnistumista.

Kun tarkastelin kaksisiipisiä alalahkotasolla, sääsket eivät vaikuttaneet lapinvuokon siementuotantoon (kulmakerroinestimaatti = 0,004;  $\chi^2 = 0,03$ ;  $p = 0,86$ ). Sen sijaan kärpäset paransivat siementuotannon onnistumista (kulmakerroinestimaatti = 0,26;  $\chi^2 = 27$ ;  $p < 0,0001$ ). Yksilömäärältään suurimmista (yli 150 yksilöä) heimoista sukaskärpäset (kulmakerroinestimaatti = 0,37;  $\chi^2 = 78$ ;  $p < 0,0001$ ) ja kukkakärpäset (kulmakerroinestimaatti = 0,06;  $\chi^2 = 11$ ;  $p = 0,001$ ) paransivat siementuotannon onnistumista. Sen sijaan surviaissääsket (kulmakerroinestimaatti = -0,11;  $\chi^2 = 47$ ;  $p < 0,0001$ ) ja juurikärpäset (kulmakerroinestimaatti = -0,09;  $\chi^2 = 13$ ;  $p = 0,0004$ ) näyttivät heikentävän siementuotannon onnistumista. Tutkituista heimoista vainopistiäisillä ei ollut vaikutusta siementuotannon onnistumiseen (kulmakerroinestimaatti = 0,03;  $\chi^2 = 0,7$ ;  $p = 0,4$ ).

Parhaiten lapinvuokon siementuotannon onnistumista selittää malli, jossa selittävinä muuttujina on koealan korkeuden merenpinnasta (kuva 9A) lisäksi huomioitu sukaskärpästen (kuva 9B) runsaus (taulukko 2).



Kuva 9. Lapinvuokon siementuotannon onnistuminen A) koealan korkeuden merenpinnasta ja B) sukaskärpästen runsauden funktiona. Ympyrän pinta-ala kuvaa kukkavanojen lukumäärää, joilta siementuotanto laskettiin. Kuviiin sovitetut käyrät juontuvat taulukossa 2 kuvatusta yleistetystä lineaarisesta sekamallista.

Taulukko 2. Yleistetty lineaarinen sekamalli lapinvuokon pölytyksen onnistumisesta. Selitettävänä muuttujana on lapinvuokon siementuotannon onnistuminen koealoittain, selittävinä muuttujina mallin vakiotermi sekä luonnollinen logaritmi koealan korkeudelle merenpinnasta ja sukaskärpästen yksilömäärälle. Mallissa on käytetty logistista linkkifunktiota ja binomiaalista virhejakaumaa.

parametri	df	estimaati	keskivirhe	95% luottamusvälin		$\chi^2$ -suhde	p
				minimi ja maksimi			
Vakiotermi	1	-0,53	0,21	-0,94	-0,12	6,4	0,01
ln(korkeus merenpinnasta)	1	-0,32	0,026	-0,37	-0,27	151,4	<,0001
ln(sukaskärpäset)	1	0,31	0,043	0,23	0,39	53,0	<,0001

### 3.5. Pölyttäjien yksilö- ja lajimäärä kasvaa kasvukauden edetessä

Alkukesän pölyttäjäpyynneissä havaittiin 15 koealalla 2831 pölyttäjäyksilöä ja 111 pölyttäjälajia. Loppukesän pölyttäjäpyyntien 6 koealan yksilömäärä oli 5673 ja lajimäärä 163. Ainoastaan alkukesästä havaittuja lajeja oli 22 ja vain loppukesästä tavattuja lajeja oli 74. Jos huomioidaan ainoastaan ne koealat, joilla näytteitä otettiin sekä alku- että loppukesästä, ovat erot laji- ja yksilömäärissä vielä suurempia (taulukko 3).

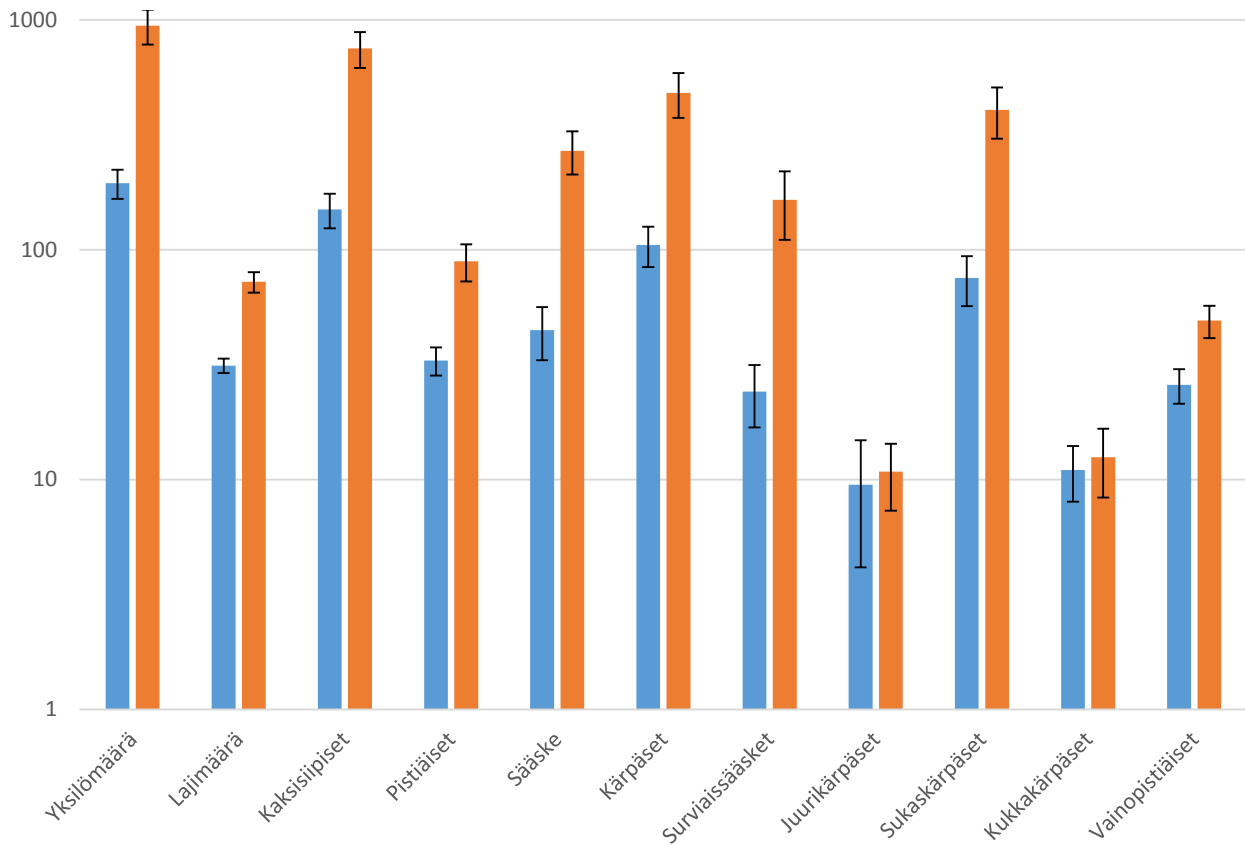
Taulukko 3. Alku- ja loppukesän pölyttäjäpyyntien vertailu. Rivillä "Yhteensä 6 alalta" alkukesän arvo muodostuu niistä 6 alasta, joilla oli vastinala loppukesän pyynneissä. Rivillä "Yhteensä 15 alalta" on huomioitu kaikki 15 alkukesän pyyntiä. Sarakkeessa "Laji ainoastaan koealalta" on ilmoitettu niiden lajien lukumäärä, jotka koko aineistossa tavattiin vain kyseisen koealan kyseisestä pyynnistä. Tämän sarakkeen ds "Yhteensä" riveillä on alku- ja loppukesän pyyntien ainoastaan yhdeltä koealalta tavattujen lajien summa. "Laji ainoastaan" -sarakkeessa on kerrottu joko alku- tai loppukesän pyynneissä havaittujen lajien lukumäärä. Pyyntien tarkat ajanjaksot on eroteltu taulukossa 1 ja sijainnit osoitettu kuvassa 1.

Koeala	Yksilömäärä		Lajimäärä		Lajia ainoastaan koealalta		Laji ainoastaan	
	Alkukesä	Loppukesä	Alkukesä	Loppukesä	Alkukesä	Loppukesä	Alkukesä	Loppukesä
2	123	320	29	59	1	6		
3	194	843	29	78	1	9		
5	111	679	22	44	1	1		
7	299	967	34	68	2	7		
8	177	1 504	35	86	2	11		
10	265	1 360	39	100	3	21		
Yhteensä 6 alalta	1 169	5 673	80	163	10	55	12	95
Yhteensä 15 alalta	2 831	5 673	111	163	18	51	22	74

Loppukesästä havaitsin merkitsevästi enemmän sekä pölyttäjyksilöitä että -lajeja (taulukko 4, kuva 10). Kaksisiipisten ja pistiäisten määrä oli loppukesän pyynneissä alkukesän määriä tilastollisesti merkitsevästi suurempi. Myös sekä sääskiä että kärpäsiä saatiin enemmän loppukesästä. Heimotasolla loppukesästä saatiin enemmän surviaissääskiä, sukaskärpäsiä ja vainopistiäisiä. Juurikärpästen ja kukkakärpästen määrässä ei ollut eroa alku- ja loppukesän välillä.

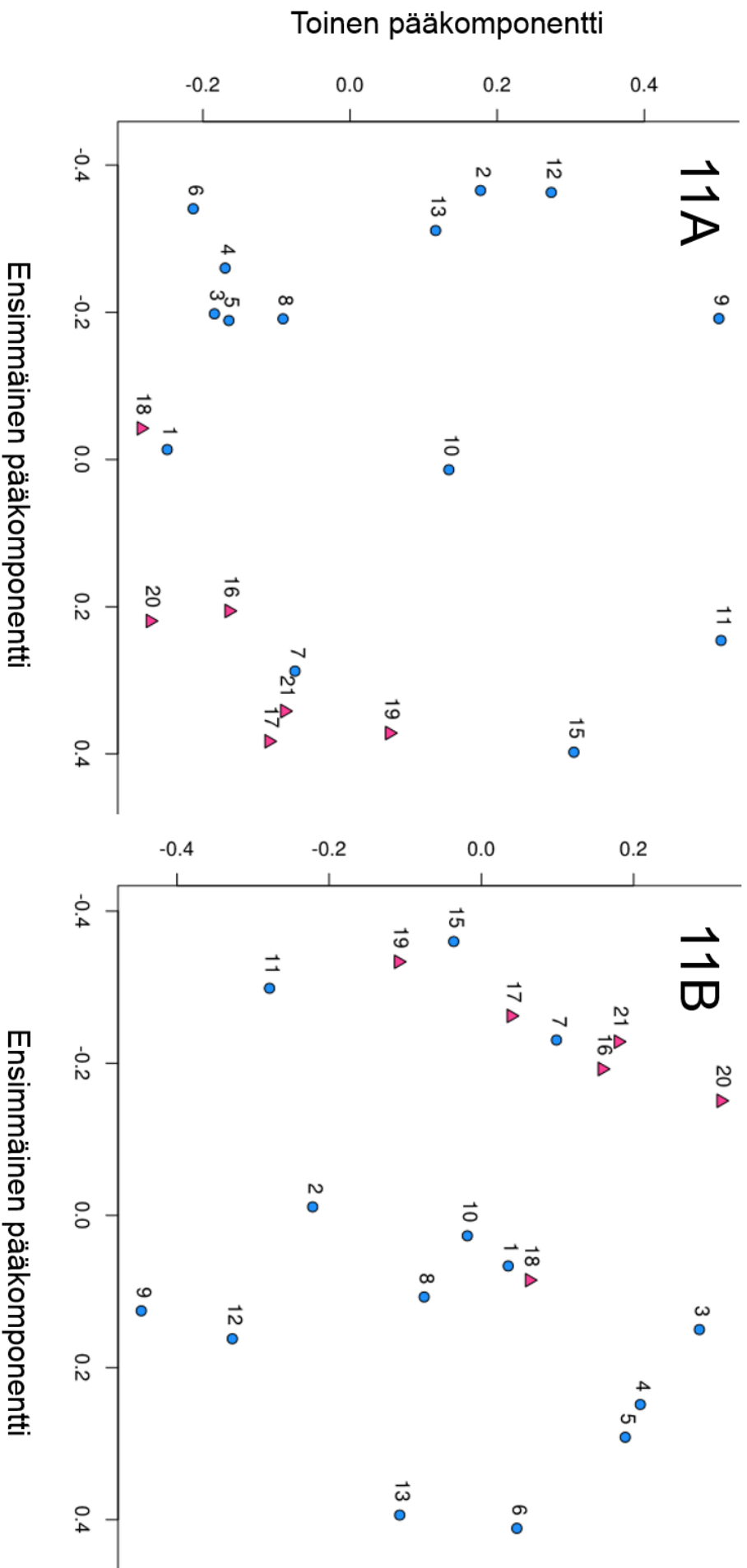
Taulukko 4. Alku- ja loppukesän pölyttäjyhteisön erot. Kullakin rivillä näytetään parittaisen *t*-testin tulos, kun verrataan samojen alueiden (n = 6) alku- ja loppukesän liimakukilla pyydettyjä pölyttäjiä. Testit koskevat eroja pölyttäjien kokonaisyksilö- ja lajimäärissä sekä yksilömääriltään suurimmissa (yhteensä yli 150 pölyttäjyksilöä alkukesän pyynnissä) pölyttäjiryhmissä (lahkot: kaksisiipiset, pistiäiset; alalahkot: sääsket, kärpäset; heimot: surviaissääsket, juurikärpäset, sukaskärpäset, kukkakärpäset, vainopistiäiset).

Muuttuja	df	<i>t</i>	<i>p</i>
Yksilömäärä	5	-4,57	0,006
Lajimäärä	5	-6,81	0,001
Kaksisiipiset	5	-4,33	0,0075
Pistiäiset	5	-3,53	0,016
Sääsket	5	-4,08	0,01
Kärpäset	5	-3,1	0,027
Surviaissääsket	5	-2,64	0,046
Juurikärpäset	5	-0,37	0,73
Sukaskärpäset	5	-2,84	0,036
Kukkakärpäset	5	-0,26	0,81
Vainopistiäiset	5	-3,32	0,021



Kuva 10. Alku- ja loppukesän pölyttäjyhteisön erot. Alkukesän pölyttäjyhteisö on kuvattu sinisellä ja loppukesän oranssilla. Pylväät kuvaavat kunkin tunnusluvun pyyntikohtaista keskiarvoa ja janat keskiarvon keskivirhettä (n = 6 koealaa). y-akseli on kuvassa logaritminen, jotta suuri runsausvaihtelu mahtuisi kuvaan.

Myös pääkomponenttianalyysi osoitti, että alkukesän ja loppukesän pyyntien välillä on eroja (kuva 11). Sekä laji- että heimotasolla loppukesän pyynnit asettuivat aineistossa samaan ryppäeseen. Heimotasolla tarkasteltuna ensimmäinen pääkomponentti selittää 32,6 %, toinen 23,2 % ja kolmas 12,0 % yhteisön kokonaisvaihtelusta. Lajitasolla ensimmäinen pääkomponentti selittää 21,3 %, toinen 16,5 % ja kolmas 9,1 % yhteisön kokonaisvaihtelusta.



Kuva 11. Alku- ja loppukesän pölyttäjäyhteisöjen pääkomponenttianalyysi A) lajitasolla ja B) heimotasolla. Kuvaajissa x-akseli vastaa ensimmäistä pääkomponenttia ja y-akseli toista pääkomponenttia. Alkukesän koelat on kuvattu sinisillä ympyröillä ja loppukesän punaisilla kolmioilla. Lajitasolla kahden ensimmäisen pääkomponentin selitysaste on 37,8 % ja heimotasolla 55,8 %.

## 4. Tulosten tarkastelu

Tässä tutkielmassa osoitan, että lapinvuokon pölytyksen onnistuminen riippuu pölyttäjyhteisön koostumuksesta. Pölyttäjälajiston runsaus ja rakenne selittävät lapinvuokon siementuotannon onnistumista: erityisen merkittäväksi pölyttäjryhmäksi osoittautuivat sukaskärpäset. Työssäni onnistuin liittämään pölyttäjyhteisön rakenteen sen ekologiseen toimintaan, mikä jalostaa näkemystämme eliöyhteisön monimuotoisuuden vaikutuksista ekosysteemien toimintaan (*Biodiversity ecosystem functioning/ BEF* -hypoteesi, Schulze & Mooney 1994). Lisäksi havaitsin lapinvuokon pölyttäjälajiston muuttuvan nopeasti kesän edetessä. Selkeä vuodenaikaisuus lapinvuokon kukinnassa ja pölyttäjyhteisön koostumuksessa luo huolen arktisen alueen pölytisyhteisöjen tulevaisuudesta. Nopeasti muuttuvassa ilmastossa voidaan odottaa suuria heilahteluja lajien vuodenaikaisuuteen ja niiden välisiin vuorovaikutuksiin (Høye ym. 2007a, Høye ym. 2013). Menetelmien osalta tutkielmani toimi uranuurtajana. DNA:han perustuvaa lajinmäärittystä ei ole aikaisemmin juuri hyödynnetty laajojen ekologisten aineistojen kanssa. Tarkastelen alla näitä havaintojani lapinvuokon pölytyksestä ja koeasetelmastani. Lopuksi arvioin ekosysteemipalveluiden tulevaisuutta arktisella alueella omien havaintojeni valossa.

### 4.1. Pölyttäjyhteisö ja sen rakenteet vaikuttavat siementuotantoon

Jotta voisin havaita pölyttäjyhteisön rakenteen vaikutuksen lapinvuokon siementuotannolle, täytyy kolmen perusoletuksen täytyä:

1. Lapinvuokko on hyönteispölytteinen.
2. Lapinvuokon pölyttäjyhteisö vaihtelee alueellisesti.
3. Lapinvuokon siementuotanto vaihtelee alueellisesti.

Työssäni havaitsin jokaisen oletuksen täyttyvän. Ensimmäisen oletuksen osalta lapinvuokon on jo aikaisemmin havaittu olevan hyönteispölytteinen kasvi (Hocking & Sharplin 1965, Kevan 1972, Visakorpi ym. 2014, mutta ks. Wada 1999, Lundemo & Totland 2007). Myös omat havaintoni tukevat tätä käsitystä. Lapinvuokon siementuotanto oli jokaisella 15 tutkitulla koealalla suurempi vapaasti kasvavissa kukissa kuin pölytyksenestoteltoissa, jotka estivät pölyttäjien pääsyn kukkiin. Toisen oletuksen osalta havaitsin alkukesällä tehdyissä pyynneissä eri alueiden välillä merkittäviä eroja lapinvuokon pölyttäjyhteisössä: sekä pölyttäjien laji- että yksilömäärä vaihteli suuresti koealojen välillä. Lisäksi havaitsin lajiston rakenteessa suurta alueiden välistä vaihtelua: samat lajit



eivät ole runsaita kaikkialla, ja koealojen välillä on paljon lajistollisia eroja. Kolmannen oletuksen tueksi havaitsin lapinvuokon siementuotannossa suurta alueellista vaihtelua. Aineistoni pohjalta on näin mahdollista arvioida pölyttäjien vaikutusta lapinvuokon siementuotannolle.

#### **4.2. Sukaskärpäset ovat lapinvuokon tärkeimmät pölyttäjät**

Sekä käyttämäni yleistetty lineaarinen malli että pääkomponenttianalyysi osoittivat sukaskärpästen esiintymisen ja runsauden selittävän siementuotannon onnistumista. Sukaskärpästen on aiemminkin osoitettu olevan runsaita, vierailevan aktiivisesti kukissa ja kuljettavan karvaisessa ruumiissaan tehokkaasti siitepölyä (Kearns 1992, Nielsen 2013, Schmidt ym. arvioitavana). Siten havaintoni vahvistivat näkemystä sukaskärpäsisistä arktisten alueiden tärkeimpinä pölyttäjinä (McAlpine 1965, Mosquin & Martin 1967, Kevan 1972, Kearns 1992, Pont 1993, Elberling & Olesen 1999) – nyt myös lapinvuokon osalta (vrt. Kevan 1972). Ennen omaa tutkimustani sukaskärpästen roolia juuri siementuotantoon ei ole pystytty osoittamaan.

Toiseksi runsain heimo, surviaissääsket, osoittautui pölytyksen kannalta merkitykselliseksi ryhmäksi. Vaikka surviaissääskien laji- ja yksilömäärä onkin suuri (Wirta ym. 2015b), niiden ruumiin pieni koko ja vähäinen kukissa vierailu vähentävät niiden merkitystä pölytyksessä. Aineistossani surviaissääskien runsaus kasvoi siementuotannon pienentyessä. Siten on mahdollista, että ne kilpailevat tehokkaampien pölyttäjien kanssa – ja näin heikentävät välillisesti siementuotantoa. *A priori* oletin myös kukkakärpästen olevan kookkaina lajeina ja hyvinä lentäjinä tehokkaita pölyttäjiä, mutta toisaalta ne häviävät sekä yksilömäärissä että karvaisuudessa sukaskärpäseille ja niiden rooli pölytyksessä jää pieneksi (Orford ym. 2015).

Havaitsin, että yksittäisten lajiryhmien lisäksi pölyttäjyhteisön kokonaislaji- ja kokonaisuksilömäärillä on siementuotantoa lisäävä vaikutus. Testeissä yksilö- ja lajimäärien vaikutus selitti kuitenkin esimerkiksi sukaskärpästen runsautta vähemmän siementuotannon onnistumista, eivätkä ne näin valikoituneet mukaan rakentamaani malliin. Tämä tukee hypoteesia siitä, että yksin lajimäärä ei lisää eliöyhteisön toiminnan tehokkuutta, vaan tiettyjen tehokkaiden lajien ja toiminnallisten ryhmien sisältyminen yhteisöön on tätä tärkeämpää (Tilman ym. 1997, Hooper ym. 2005, Cardinale ym. 2006, Slade ym. 2007).

Tutkimusasetelmassani hyödynsin korkeuden vaihteluja arvioidakseni ilmastonmuutoksen vaikutuksia (ns. *space-for-time*-koeasetelma, ks. esim. Elmendorf ym. 2015). Oletin ennen koettani, että korkeammalla kasvavien koealojen pölyttäjälajisto sisältäisi enemmän pohjoisessa runsaita sukaskärpäsiä ja alavimmat alat olisivat voimakkaammin eteläisten

surviaissääskien hallussa (Walker & Mathewes 1989, Kearns 1992, Pont 1993). Havaintoni olivat kuitenkin täysin päinvastaisia: sukaskärpästen määrä oli runsaimmillaan alavimmilla ja surviaissääskien ylimmillä koealoilla. Koealan korkeus merenpinnasta ei näin vastannut pohjois–etelä-suuntaista vaihtumista pölyttäjälajistossa.

#### **4.3. Pölyttäjäyhteisö muuttuu nopeasti kesän edetessä**

Aikaisemmin on havaittu, että eniten pölyttäjävierailuja kukkiin tapahtuu aikaisin kasvukaudesta (Totland 1994, Olesen ym. 2008). Omat havaintoni ovat täysin päinvastaisia: lapinvuokon pölyttäjäyhteisö kasvoi kasvukauden edetessä sekä yksilö- että lajimäärältään. Parittainen *t*-testi osoitti laji- ja yksilömäärän lisääntyvän sekä runsaimpien pölyttäjäheimojen yksilömäärän joko lisääntyvän tai pysyvän ennallaan kasvukauden edetessä. Lisäksi pääkomponenttianalyysi erotteli loppukesän koealat lajistoltaan alkukesän koealoista.

Lähes kaikki aikaisin kasvukaudesta tavatuista pölyttäjälajeista esiintyivät myös kasvukauden lopulla, mutta niiden lisäksi pölyttäjälajistoon tuli kasvukauden edetessä yhä lisää lajeja. Lajimäärän ohella myös lähes kaikki lajikohtaiset yksilömäärät kasvoivat kasvukauden edetessä – samalla kasvoivat pölyttäjien kokonaisyksilömäärät. Myös tärkein pölyttäjärühmä, sukaskärpäset, runsastui merkittävästi kasvukauden edetessä. Myöhään kukkivien lapinvuokkojen siementuotannon onnistumista ei näin rajoita pölyttäjäyhteisö vaan aikaisin saapuva syksy. Myöhäisimpien kukkijoiden siemenet eivät ehdi kypsyä ennen kasvukauden lopettavia yöpakkasia.

On arveltu, että pölyttäjien ja kukkakasvien vuodenaikaisuudessa tapahtuvat muutokset voivat aiheuttaa eriaikaisuutta kukkakasvien ja niiden pölyttäjien esiintymisessä, mikä puolestaan huonontaisi siementuotantoa (Høye ym. 2007a, Høye ym. 2013). Omien havaintojeni perusteella aikaistuva kevät ja pidentyvä kasvukausi eivät heikennä lapinvuokon pölytyksen onnistumista. Hyönteisten esiintyminen liukuu suhteellisesti aikaisemmaksi, mikäli kasvien kukinta ajoittuu lämpösumman ja hyönteisten kuoriutuminen lumien sulamisen mukaan (Høye ym. 2007a). Silloin kevään aikaistuminen vain parantaa lapinvuokon pölytyksen onnistumista: aikaisimmilla kukkijoilla on enemmän pölyttäjiä – samalla myös myöhään kukkivat kasvit onnistuvat tuottamaan siemeniä, kun ne kukkivat absoluuttisesti nykyistä aikaisemmin. Kasvukauden pidentyessä myös suhteellisesti myöhään sulavilla paikoilla kasvavat kasvit ehtivät tuottaa siemeniä.

#### 4.4. Menetelmällinen läpimurto

DNA-viivakoodaukseen perustuvaa eliölajiston tutkimusta on tehty viime vuosina verraten paljon, mutta BINeihin perustuvaa lajinmäärittystä on harvemmin käytetty hyväksi laajojen ekologisten aineistojen määrittämiseen ja tulkintaan. Tutkimusalueeltani oli jo tehty kattava eliölajiston BIN-kirjasto (Wirta ym. 2015b), joten näytteeni määritettiin DNA-menetelmin. Käytännössä kaikista näytteistäni saatiinkin lajitasoa vastaava määrittäminen, mikä olisi perinteisen morfologiaan perustuvan määrittämisen avulla vaatinut kymmenien asiantuntijoiden kuukausien työn. Välillä yhdellä morfologisesti tunnistettavalla lajilla voi tosin olla useampi kuin yksi BIN (esim. omassa aineistossani surviaissääskilaji *Limnophyes brachytomus* sai BINit AAB7912, ACI8602 ja ACM4349 sekä surviaissääskilaji *Limnophyes asquanatus* BINit AAD1720 ja AAU6762, ks. liite 1). Kaiken kaikkiaan aineistossani BINien käyttö lajinmäärittämisessä toimi erinomaisesti ja sain lapinvuokon pölytyksestä paljon aikaisempaa yksityiskohtaisemman kuvan.

Määrittämisen ohella myös pyyntimenetelmänä käytetyt liimapahvikukat toimivat erinomaisesti. Niiden avulla pystyin käyttämään pohjoisen lyhyen kasvukauden tehokkaasti hyväkseni ja saamaan sekä yksilö- että lajimäärältään valtavan pölyttäjätoksen pienellä maastossa vietetyllä työjaksolla. Pyydysteni eduksi muihin pölyttäjiä havainnoiviin menetelmiin verrattuna on katsottava se, että ne eivät vaadi jatkuvaa valvontaa, joten yksikin ihminen pystyy tekemään useita pyyntejä laajalla alueella samanaikaisesti.

Verrattuna aikaisempiin pölyttäjäyhteisöjen tutkimisessa käytettyihin menetelmiin, jotka perustuvat yleensä yksittäisten kukka- ja pölyttäjäyksilöiden seuraamiseen, liimapahvikukat osoittautuivat pyyntiteholtaan ylivoimaisiksi. Zackenbergin pölyttäjäyhteisöä on tutkittu aikaisemminkin (esim. Olesen ym. 2008), mutta aikaisemmissa tutkimuksissa havaittu pölyttäjäyhteisö on ainoastaan pieni otos nyt havaitusta. Ennen tätä tutkimusta Zackenbergista tunnettiin 76 pölyttäjälajia, joista 30:n tiedettiin pölyttävän lapinvuokkoa (Olesen ym. 2008). Nyt pelkästään lapinvuokon pölyttäjiä havaittiin 185 BINiä (vastaten n. 180 morfologisesti tunnistettavaa lajia). Näin uusi menetelmä sallii aivan uuden näytekoon ja erottelukyvyn tulevaisissa pölyttäjätutkimuksissa.

Tehokkaan pyynti- ja määrittämistavan ansiosta saavutin harvinaisen yksityiskohtaisen ja kattavan kuvauksen yhden kasvilajin alueellisesta pölyttäjäyhteisöstä. Tämän kuvauksen ansiosta pystyin yhdistämään pölyttäjäyhteisön rakenteen sen toimintaan lapinvuokon siementuotannon onnistumisessa korkealla taksonomisella tarkkuudella. Yhä laajempi DNA-menetelmien hyödyntäminen laajojen ekologisten aineistojen määrittämiseen ja tulkintaan tekee ekologisten yhteyksien löytämisestä nykyistä helpompaa (Wirta ym. 2014, Wirta ym. 2015a).

#### 4.5. Johtopäätökset – Pölytyspalvelut muuttuvassa Arktiksessa

Havaittiin lapinvuokolla suuren määrän pölyttäjiä – tältä yhdeltä ainoalta kasvilajilta tapasin noin 70 % kaikista alueelta havaituista niveljalkaislajeista (vrt. Wirta ym. 2015b). Laaja yhdeltä kasvilta havaittu pölyttäjälajisto kertoo, ettei lapinvuokko ole riippuvainen mistään yksittäisestä pölyttäjälajista tai -ryhmästä. Vaikka jotkin pölyttäjäryhmät osoittautuivat toisia tärkeämmiksi lapinvuokon siementuotannon onnistumisen kannalta, vaikuttaa lapinvuokko pölytyksensä suhteen ennen kaikkea opportunistilta ja generalistilta. Generalismi onkin tavallista pölytysyhteisöissä (Jordano 1987) ja ennen kaikkea pohjoisilla kasvilajeilla (Olesen & Jordano 2002).

Lapinvuokko on erittäin pitkäikäinen laji (Kevan 1972). Jopa yli satavuotiaiksi elävät yksilöt ehtivät kohdata monenlaisia vuosia, eikä yksittäinen epäonnistunut kasvukausi ole niille kohtalokas. Suvunjatkamisen kannalta puolestaan yksikin onnistunut kukinta pitkän elinkaaren aikana voi riittää (Cole 1954). Pitkäikäisenä generalistina lapinvuokon selvinnee suuristakin ajallisista vaihteluista pölyttäjälajistossaan: aina löytyy joku riittävän tehokas pölyttäjä. Lyhyen aikavälin muutokset pölytyksen tehokkuudessa eivät juuri vaikuttane lapinvuokon populaatioihin. Lapinvuokko on monilla alueilla runsain kukkakasvi ja tärkein ravintokasvi pölyttäjille (Lundgren & Olesen 2005, Olesen ym. 2008, Rasmussen ym. 2013) – pölyttäjät tarvitsevat lapinvuokkoa enemmän kuin lapinvuokko yksittäisiä pölyttäjiään.

Siinä, missä lapinvuokko siis selviää hyvin ilmastonmuutoksesta ja ympäristövaihteluista, voi sen pölyttäjälajisto tulevaisuudessa joutua vaikeuksiin. Useimpien hyönteisten elinkierto on nopeaa ja aikuisten yksilöiden on joka vuosi onnistuttava lisääntymään, jotta laji selviäisi. Kun ilmasto muuttuu, poikkeavat vuodet lisääntyvät ja saattavatkin vaikuttaa erityisesti hyönteislajistoon (Wheeler ym. 2015). On arveltu, että aikaistuva kevät saattaa lyhentää kasvien kukintajaksoa, jolloin myöhäisimmillä pölyttäjillä ei olisi ravintoa tarjolla (Høye ym. 2007a, Høye ym. 2013).

Vaikka lapinvuokko hyötyy pölytyksessään aikaistuvista keväistä, voi erityisesti myöhäisimpiä kukkijoita pölyttävä lajisto kärsiä kasvukauden siirtymisestä aikaisemmaksi (Wheeler ym. 2015). Pitkällä, yli useiden kasvisukupolvien ulottuvalla aikavälillä tämä saattaa heikentää myös lapinvuokon pölytystä, siementuotantoa ja populaatiokokoa. Jo nyt on havaittu lapinvuokon tärkeimpien pölyttäjien, sukaskärpästen, vähenemistä ilmaston lämmitessä (Høye ym. 2013) ja arveltu niiden korvautuvan eteläisemmällä surviaissääksillä (Walker & Mathewes 1989, Kearns 1992, Pont 1993). Omassa aineistossani sukaskärpästen rooli pölytyksessä osoittautui merkittäväksi, kun taas surviaissääksien runsastuminen ei lisännyt siementuotantoa – vaan pikemmin vähensi sitä. Siten huoli lapinvuokon pölytyksestä ilmaston ja pölyttäjälajiston

muuttuessa pitkällä aikavälillä on aiheellinen. Lapinvuokko on arktisen alueen tärkein kasvi kukkavierailijoiden ravintona, joten muutokset sen menestyksessä heijastuvat koko pölyttäjien ja kukkakasvien muodostamaan yhteisöön.

Ilmaston lämpeneminen mahdollistaa yhä uusien lajien levittäytymisen kohti pohjoista. Lämpenevä ilmasto tuokin pohjoisimmille alueille uusia kasvi- ja pölyttäjälajeja (Sturm ym. 2001). Eteläisen lajiston yleistyessä saattaa lapinvuokon rinnalle tulla vahvemmin elintilasta kilpailevia lajeja, jotka kykenevät horjuttamaan sen asemaa arktisen alueen tärkeimpänä kukkakasvina. Voidaan odottaa, että myös pölyttäjälajistossa jo nyt havaitut muutokset voimistuvat entisestään (esim. Høye ym. 2013). Omien havaintojeni perusteella lapinvuokon pölytys luultavasti paranee lähivuosina, mutta mikäli sukaskärpästen määrä jatkaa vähenemistään, on pölytys pidemmällä aikavälillä vaarassa. Kun huomioidaan lisäksi yhä uusien lajien levittäytyminen kohti pohjoista, voi arktinen pölyttäjien ja kukkakasvien yhteisö tulevaisuudessa muuttua lajistoltaan ja runsaussuhteiltaan paljonkin.

## 5. Kiitokset

Kiitos ohjaajalleni Tomas Roslinille oivallisesta ja opettavaisesta ohjauksesta ja avusta tutkimukseni suunnittelusta sen viimeistelyyn. Kiitos SFEG:n nykyisille ja entisille työntekijöille avusta tutkielmani monissa työvaiheissa. Suuri kiitos myös Zackenbergin aseman henkilökunnalle ja hallinnolle sujuvasta maastotyöjaksosta. Erityiskiitos Tuomas Kankaanpäälle avusta pääkomponenttianalyysin suunnittelussa ja tekemisessä sekä Mikko Auliolle työni oikoluvusta. Kiitos Ella ja Georg Ehrnroothin säätiölle, *Societas Pro Fauna et Flora Fennicalle*, Suomalais–tanskalaiselle kulttuuriyhdistykselle, Helsingin Hyönteistieteelliselle Yhdistykselle ja Helsingin yliopiston Bio- ja ympäristötieteelliselle tiedekunnalle projektin taloudellisesta tukemisesta. Kiitos kotiväelle paitsi ompeluavusta niin kaikesta tuesta projektin aikana.

Kiitos myös Biokeskus 3:n kerhuhuoneen pienille ahkerille käsille.

## 6. Kirjallisuus

- ACIA, 2005. *Arctic Climate Impact Assessment*. — Cambridge University Press. Cambridge. 1042 s. (<http://www.acia.uaf.edu>).
- Addo-Bediako, A., Chown, S. L., Gaston, K. J. 2002: Metabolic cold adaptation in insects: a large scale perspective. — *Functional Ecology* 16: 332–338.
- Allen A. P., Brown J. H. & Gillooly J. F. 2002: Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. — *Science* 297: 1545–1548.
- Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J., Nakashizuka, T., Raffaelli, D. & Schmid, B. 2006: Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. — *Ecology Letters* 9: 1146–1156.
- Bay, C. 1998. *Vegetation mapping of Zackenberg valley in Northeast Greenland*. — Danish Polar Center and Botanical Museum, University of Copenhagen. Kööpenhamina. 29 s.
- Bascompte, J., & Jordano, P. 2007: Plant-animal mutualistic networks: The Architecture of biodiversity. — *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 567–593.
- Bliss, L. C. 1962: Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions. — *Arctic* 15: 117–144.
- Bluthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B., & Blu, N. 2007: Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. — *Current Biology* 17: 341–346.
- Burkle, L. A. & Alarcón, R. 2011: The future of plant–pollinator diversity: Understanding interaction networks across time, space and global change. — *American Journal of Botany* 98: 528–538.
- Cardinale, B. J., Srivastava, D. S., Duffy, J. E., Wright, J. P., Downing, A. L., Sankaran, M. & Jouseau, C. 2006: Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. — *Nature* 443: 989–992.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G. M., Tilman, D., Wardle, D. A., Kinzig, A. P., Daily, G. C., Loreau, M., Grace, J. B., Larigauderie, A., Srivastava, D. S. & Naeem, S. 2012: Biodiversity loss and its impact on humanity. — *Nature* 486: 59–67.
- Cole, L. C. 1954: The Population Consequences of Life History Phenomena. — *The Quarterly Review of Biology* 29: 103–137.
- Dietrich, L. & Körner, C. 2014: Thermal imaging reveals massive heat accumulation in flowers across a broad spectrum of alpine taxa. — *Alpine Botany* 124: 27–35.
- Elberling, H. & Olesen, J. M. 1999: The structure of a high latitude plant–flower visitor system: the dominance of flies. — *Ecography* 22: 314–323.
- Elkington T. T. 1965: Studies on the variation of the genus *Dryas* in Greenland. — *Meddelelser Om Grønland* 178: 1–56.
- Elmendorf, S. C., Henry, G. H. R., Hollister, R. D., Fosaa, M. A., Gould, W. A., Hermanutz, L., Hofgaard, A., Jónsdóttir, I. S., Jorgenson, J. C., Lévesque, E., Magnusson, B., Molau, U., Myers-Smith, I. H., Oberbauer, S. F., Rixen, C., Tweedie, C. E. & Walker, M. D. Experiment, monitoring, and gradient methods used to infer climate change effects on plant communities yield consistent patterns. — *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112: 448–452.
- Evans, D. M., Pockock, O. & Memmott, J. 2013: The robustness of a network of ecological networks to habitat loss. — *Ecology Letters* 16: 844–852.
- Faeth, S. 1986: Indirect Interactions between Temporally Separated Herbivores Mediated by the Host Plant. — *Ecology* 67: 479–494.
- Fontaine, C., Guimarães, P. R., Kéfi, S., Loeuille, N., Memmott, J., van der Putten, W. H., van Veen, F. J. F. & Thébault, E. 2011: The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks. — *Ecology Letters* 14: 1170–1181.

- Hegland, S. J., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjercknes, A. & Totland, Ø. 2009: How does climate warming affect plant-pollinator interactions? — *Ecology Letters* 12: 184–195.
- Hebert, P. D. N., Cywinska, A., Ball, S. L. & DeWaard, J. R. 2003: Biological identifications through DNA barcodes. — *Proceedings of the Royal Society B* 270: 313–321.
- Hill, G. B. & Henry, G. H. R. 2011: Responses of High Arctic wet sedge tundra to climate warming since 1980. — *Global Change Biology* 17: 276–287.
- Hocking, B. & Sharplin, C. D. 1965: Flower basking by Arctic insects. — *Nature* 206: 215.
- Hocking, B. 1968: Insect-flower associations in the high Arctic with special reference to nectar. — *Oikos* 19: 359–388.
- Hodkinson, I. D., Coulson, S. J. & Webb, N. R. 1996: Temperature and the biomass of flying midges (Diptera: Chironomidae) in the high Arctic. — *Oikos* 75: 241–248.
- Hodkinson, I. D., Webb, N. R., Bale, J. S., Block, W., Coulson, S. J. & Strathdee, A. T. 1998: Global change and Arctic ecosystems: Conclusions and predictions from experiments with terrestrial invertebrates on Spitsbergen. — *Arctic and Alpine Research* 30: 306–313.
- Hodkinson, I. D. & Coulson, S. J. 2004: Are High Arctic terrestrial food chains really that simple?: The Bear Island food web revisited. — *Oikos* 106: 427–431.
- Holt, R. D. 1977: Predation, Apparent Competition, and the Structure of Prey Communities. — *Theoretical Population Biology* 12: 197–229.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A. J., Vandermeer, J. & Wardle, D.A. 2005: Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge — *Ecological Monographs* 75: 3–35.
- Høye, T. T., Post, E., Meltofte, H., Schmidt, N. M. & Forchhammer, M. C. 2007a: Rapid advancement of spring in the High Arctic. — *Current Biology* 17: 449–451.
- Høye, T. T., Ellebjerg, S. M. & Philipp, M. 2007b: The impact of climate on flowering in the High Arctic – The case of *Dryas* in a hybrid zone. — *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 39: 412–421.
- Høye, T. T. & Forchhammer, M. C. 2008: The influence of weather conditions on the activity of high-arctic arthropods inferred from long-term observations. — *BMC Ecology* 8:8.
- Høye, T. T., Post, E., Schmidt, N. M., Trøjelsgaard, K. & Forchhammer, M. C. 2013: Shorter flowering seasons and declining abundance of flower visitors in a warmer Arctic. — *Nature Climate Change* 3: 759–763.
- Jordano, P. 1987: Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: Connectance, dependence asymmetries, and coevolution. — *The American Naturalist* 129: 657–677.
- Kaiser-Bunbury, C. N., Muff, S., Memmott, J. Muller, C. B. & Caflisch, A. 2010: The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. — *Ecology Letters* 13: 442–452.
- Kattsov, V. M., Källén, E., Cattle, H., Christensen, J., Drange, H., Hanssen-Bauer, I., Jóhannesen, T., Karol, I., Räisänen, J., Svensson, G. et al. 2005: Future climate change: modeling and scenarios for the Arctic. — Kirjassa: *ACIA, 2005. Arctic Climate Impact Assessment*: 99–150. Cambridge University Press. Cambridge. 1042 s.
- Kearns, A. C. 1992: Anthophilous fly distribution across an elevation gradient. — *American Midland Naturalist* 127: 172–182.
- Kevan, P. G. 1972: Insect pollination of High Arctic flowers. — *Journal of Ecology* 60: 831–847.
- Kevan, P. G. 1975: Sun-tracking solar furnaces in High Arctic flowers: Significance for pollination and insects. — *Science* 189: 723–726.
- Kevan, P. G. & Baker, H. G. 1983: Insects as flower visitors and pollinators. — *Annual Review of Entomology* 28: 407–453.

- Klein, A., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C. & Tscharntke, T. 2007: Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. — *Proceedings of the Royal Society B* 274: 303–313.
- Legendre, P. & Gallagher, E. D. 2001: Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. — *Oecologia* 129: 271–280.
- Lewinsohn, T. M. & Roslin, T. 2008: Four ways towards tropical herbivore megadiversity. — *Ecology Letters* 11: 398–416.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D. & Wardle, D. A. 2001: Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. — *Science* 294: 804–808.
- Lundemo, S. & Totland, Ø. 2007: Within-population spatial variation in pollinator visitation rates, pollen limitation on seed set, and flower longevity in an alpine species. — *Acta Oecologica* 32: 262–268.
- Lundgren, R. & Olesen, J. M. 2007: The dense and highly connected world of Greenland's plants and their pollinators. — *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 37: 514–520.
- MacArthur, R. H. 1972: *Geographical ecology: Patterns in the distribution of species*. — Harper & Row. New York. 275 s.
- Martínez-García, L. B., Richardson, S. J., Tylianakis, J. M., Peltzer, D. A. & Dickie, I. A. 2015: Host identity is a dominant driver of mycorrhizal fungal community composition during ecosystem development. — *New Phytologist* 205: 1565–1576.
- May, R. M. 1976: Simple mathematical models with very complicated dynamics — *Nature* 261: 459–467.
- McAlpine, J. F. 1965: Insects and related terrestrial invertebrates of Ellef Ringnes Island. — *Arctic* 18: 73–103.
- Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. 2004: Tolerance of pollination networks to species extinctions. — *Proceedings of the Royal Society of London B* 271: 2605–2611.
- Memmott, J. 2009: Food webs: a ladder for picking strawberries or a practical tool for practical problems? — *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 364: 1693–1699.
- Miller-Rushing, A. J., Høye, T. T., Inouye, D. W. & Post, E. 2010: The effects of phenological mismatches on demography. — *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 365: 3177–3186.
- Montoya, J. M., Pimm, S. L. & Sole, R. V. 2006: Ecological networks and their fragility. — *Nature* 442: 259–264.
- Mosquin, T. & Martin, J. E. H. 1967: Observations on the pollination biology of plants on Melville Island, N.W.T., Canada. — *Canadian Field Naturalist* 81: 201–205.
- Nielsen, P. S. 2013: *Pollinator communities in a changing Arctic – Bestøversamfund i et Arktis under hastig forandring*. — Master thesis. Aarhusin yliopisto, Zackenberg Ecological Research Operations. 54 s.
- Olesen, J. M., & Jordano, P. 2002: Geographic patterns in plant – pollinator mutualistic networks. — *Ecology* 83: 2416–2424.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. 2007: The modularity of pollination network. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 19891–19896.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H. & Wagner, H. 2008: The vegan Package. URL <http://cran.r-project.org/>, <http://vegan.r-forge.r-project.org/>.
- Oksanen L. & Oksanen T. 2000: The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. — *The American Naturalist* 155: 703–723.



- Orford, K. A., Vaughan, I. P. & Memmott, J. 2015: The forgotten flies: the importance of non-syrphid Diptera as pollinators. — *Proceedings of the Royal Society B* 282: 20142934.
- Peralta, G., Frost, C. M., Rand, T. A., Didham, R. K. & Tylianakis, J. M. 2014: Complementarity and redundancy of interactions enhance attack rates and spatial stability in host-parasitoid food webs. — *Ecology* 95: 1888–1896.
- Petanidou, T., Kallimanis, A. S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S. P. & Pantis, J. D. 2008: Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. — *Ecology Letters* 11: 564–575.
- Philipp, M. & Siegismund, H. R. 2003: What can morphology and isozymes tell us about the history of the *Dryas integrifolia* – *octopetala* complex? — *Molecular Ecology* 12: 2231–2242.
- Pianka, E. R. 1966: Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. — *The American Naturalist* 100: 33–46.
- Pont, A. C. 1993: Observations on anthophilous Muscidae and other Diptera (Insecta) in Abisko National Park, Sweden. — *Journal of Natural History* 27: 631–643.
- Post, E., Forchhammer, M. C., Bret-Harte, M. S., Callaghan, T. V., Christensen, T. R., Elberling, B., Fox, A. D., Gilg, O., Hik, D. S., Høye, T. T., Ims, R. A., Jeppesen, E., Klein, D. R., Madsen, J., McGuire, A. D., Rysgaard, S., Schindler, D. E., Stirling, I., Tamstorf, M. P., Tyler, N. J. C., van der Wal, R., Welker, J., Wookey, P. A., Schmidt, N. M. & Aastrup, P. 2009: Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change. — *Science* 325: 1355–1358.
- Proctor, M. & Yeo, P. 1973: *The pollination of flowers*. — Tablinger Pub. Co. Lontoo. 418 s.
- R Core Team 2014: *R: A language and environment for statistical computing*. — R Foundation for Statistical Computing. Wien, Itävalta. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rafferty, N. E. & Ives, A. R. 2011: Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant–pollinator interactions. — *Ecology Letters* 14: 69–74.
- Rasmussen, C., Dupont, Y. L., Mosbacher, J. B., Trøjelsgaard, K., & Olesen, J. M. 2013: Strong impact of temporal resolution on the structure of an ecological network. — *PloS One* 8: e81694.
- Ratnasingham, S. & Hebert, P. D. N. 2007: BOLD: The Barcode of Life Data System ([www.barcodinglife.org](http://www.barcodinglife.org)). — *Molecular Ecology Notes* 7: 355–364.
- Ratnasingham, S. & Hebert, P. D. N. 2013: A DNA-Based Registry for All Animal Species: The Barcode Index Number (BIN) System. — *PloS ONE* 8: e66213.
- Roslin, T., Wirta, H., Hopkins, T., Hardwick, B. & Várkonyi, G. 2013: Indirect interactions in the High Arctic. — *PLoS ONE* 8: e67367.
- SAS 9.4*. — SAS Institute Inc. Cary, Pohjois-Carolina, USA.
- Scholander, P. F., Hock, R., Walters, V. & Irving, L. 1950: Adaptation to cold in arctic and tropical mammals and birds in relation to body temperature, insulation and basal metabolic rate. — *The Biological Bulletin* 99: 259–271.
- Schulze, E. D. & Mooney, H. A. 1993: *Biodiversity and Ecosystem Function*. — Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, New York. 525 s.
- Schmidt, N. M., Mosbacher, J. B., Nielsen, P. S., Rasmussen, C., Høye, T. T. & Tomas Roslin, T. Plant and pollinator communities sliding apart in a warming Arctic? — *Nature Climate Change*, arvioitavana.

- Settele, J., Scholes, R., Betts, R., Bunn, S. E., Leadley, P., Nepstad, D., Overpeck, J. T. & Taboada, M. A. 2014: Terrestrial and inland water systems. — Kirjassa: Field, C. B., Barros, V. R., Dokken, D. J., Mach, K. J., Mastrandrea, M. D., Bilir, T. E., Chatterjee, M., Ebi, K. L., Estrada, Y. O., Genova, R. C., Girma, B., Kissel, E. S., Levy, A. N., MacCracken, S., Mastrandrea, P. R. & White, L. L. (toim.), *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part A: Global and Sectoral Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*: 271–359. Cambridge University Press, Cambridge ja New York. 1132 s.
- Sigsgaard, C., Rasmussen, L., Cappelen, J., Hinkler, J., Mernild, S. H., Petersen, D., Tamstorf, M. P., Rasch, M. & Hosholt B. 2008: Present-day climate at Zackenberg (High Arctic ecosystem dynamics in a changing climate: Ten years of monitoring and research at Zackenberg research station, Northeast Greenland). — *Advances in Ecological Research* 40: 111–149.
- Slade, E. M., Mann, D. J., Villanueva, J. F. & Lewis, O. T. 2007: Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. — *Journal of Animal Ecology* 76: 1094–1104.
- Smol, J. P., Wolfe, A. P., Birks, H. J. B., Douglas, M. S. V., Jones, V. J., Korhola, A., Pienitz, R., Rühland, K., Sorvari, S., Antoniades, D., Brooks, S. J., Fallu, M., Hughes, M., Keatley, B. E., Laing, T. E., Michelutti, N., Nazarova, L., Nyman, M., Paterson, A. M., Perren, B., Quinlan, R., Rautio, M., Saulnier-Talbot, E., Siitonen, S., Solovieva, N. & Weckström, J. 2005: Climate-driven regime shifts in the biological communities of arctic lakes. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 4397–4402.
- Sturm, M., Racine, C., Tape, K. 2001: Increasing shrub abundance in the Arctic. — *Nature* 411: 546–547.
- Tedesco, M., Fettweis, X., van den Broeke, M. R., van de Wal, R. S. V., Smeets, C. J. P. P., van de Berg, W. J., Serreze, M. C. & Box, J. E. 2011: Record Summer Melt in Greenland in 2010. — *Eos* 92: 126.
- Thébault, E., & Fontaine, C. 2010: Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. — *Science* 329: 853–856.
- Thórhallsdóttir, T. E. 1998: Flowering phenology in the central highland of Iceland and implications for climatic warming in the Arctic. — *Oecologia* 114: 43–49.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. 1997: The Influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. — *Science* 277: 1300–1302.
- Tilman, D., Reich, P. B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. & Lehman, C. 2001: Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. — *Science* 294: 843–845.
- Totland, Ø. 1994: Influence of climate, time of day and season, and flower density on insect flower visitation in alpine Norway. — *Arctic and Alpine Research* 26: 66–71.
- Visakorpi, K., Ek, M., Várkonyi, G., Wirta, H., Hardwick, B., Hambäck, P. & Roslin, T. 2014: Dissecting the interaction web of Zackenberg: targeting pollinators. — Kirjassa: *Zackenberg Ecological Research Operations 19th Annual Report 2013*: 99–101. Aarhusin Yliopisto. 130 s.
- Várkonyi G. & Roslin T. 2013: Freezing cold yet diverse: dissecting a high-Arctic parasitoid community associated with Lepidoptera hosts. — *The Canadian Entomologist* 145: 193–218.
- Wada, N. 1999: Factors affecting the seed-setting success of *Dryas octopetala* in front of Broggerbreen (Brogger Glacier) in the high Arctic, Ny-Alesund, Svalbard. — *Polar Research* 18: 261–268.

- Walker, I. R. & Mathewes, R. W. 1989: Chironomidae (Diptera) remains in surficial lake sediments from the Canadian Cordillera: analysis of the fauna across an altitudinal gradient. — *Journal of Paleolimnology* 2: 61–80.
- Welker, J. M. & Molau, M. 1997: Responses of *Dryas octopetala* to ITEX environmental manipulations : a synthesis with circumpolar comparisons. — *Global Change Biology* 3: 61–73.
- Wheeler, H. C., Høye, T. T., Schmidt, N. M., Svenning, J. & Forchhammer, M. C. 2015: Phenological mismatch with abiotic conditions – implications for flowering in Arctic plants. — *Ecology* 96: 775–787.
- Wirta, H. K., Hebert, P. D. N., Kaartinen, R., Prosser, S. W., Várkonyi, G. & Roslin, T. 2014: Complementary molecular information changes our perception of food web structure. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111: 1885–1890.
- Wirta, H. K., Vesterinen, E. J., Hambäck, P. A., Weingartner, E., Rasmussen, C., Reneerkens, J., Schmidt, N. M., Gilg, O. and Roslin, T. 2015a: Exposing the structure of an Arctic food web. — *Ecology and Evolution*, painossa.
- Wirta, H. K., Várkonyi, G., Rasmussen, C., Kaartinen, R., Schmidt, N. M., Hebert, P. D. N., Barták, M., Blagoev, G., Disney, H., Ertl, S., Gjelstrup, P., Gwiazdowicz, D. J., Huldén, L., Ilmonen J., Jakovlev, J., Jaschhof, M., Kahanpää, J., Kankaanpää, T., Kettunen, J., Krogh, P. H., Labbee, R., Lettner, C., Maw, E., Michelsen, V., Nielsen, S. A., Nielsen, T. R., Paasivirta, L., Pedesen, S., Pohjoismäki, J., Salmela, J., Vilkkamaa, P., Väre, H., von Tschirnhaus, M. & Roslin, T. 2015b: Establishing a community-wide DNA barcode library as a new tool for arctic research. — *Molecular Ecology Resources*, painossa.
- Wootton, J. T. 1994: The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. — *Annual Review of Ecology and Systematics* 1994: 443–466.
- Wright D. H. 1983: Species-energy theory: an extension of species-area theory. — *Oikos* 41: 496–506.

## 7. Liitteet

Liite 1. Tutkimuksessani havaittujen BINien fylogeniapuu.

Liite 2. Tutkimuksessani havaitut BINit ja niiden yksilömäärät koaloittain.

Liite 1. Tutkimuksessani havaittujen BINien fylogeniapuu.

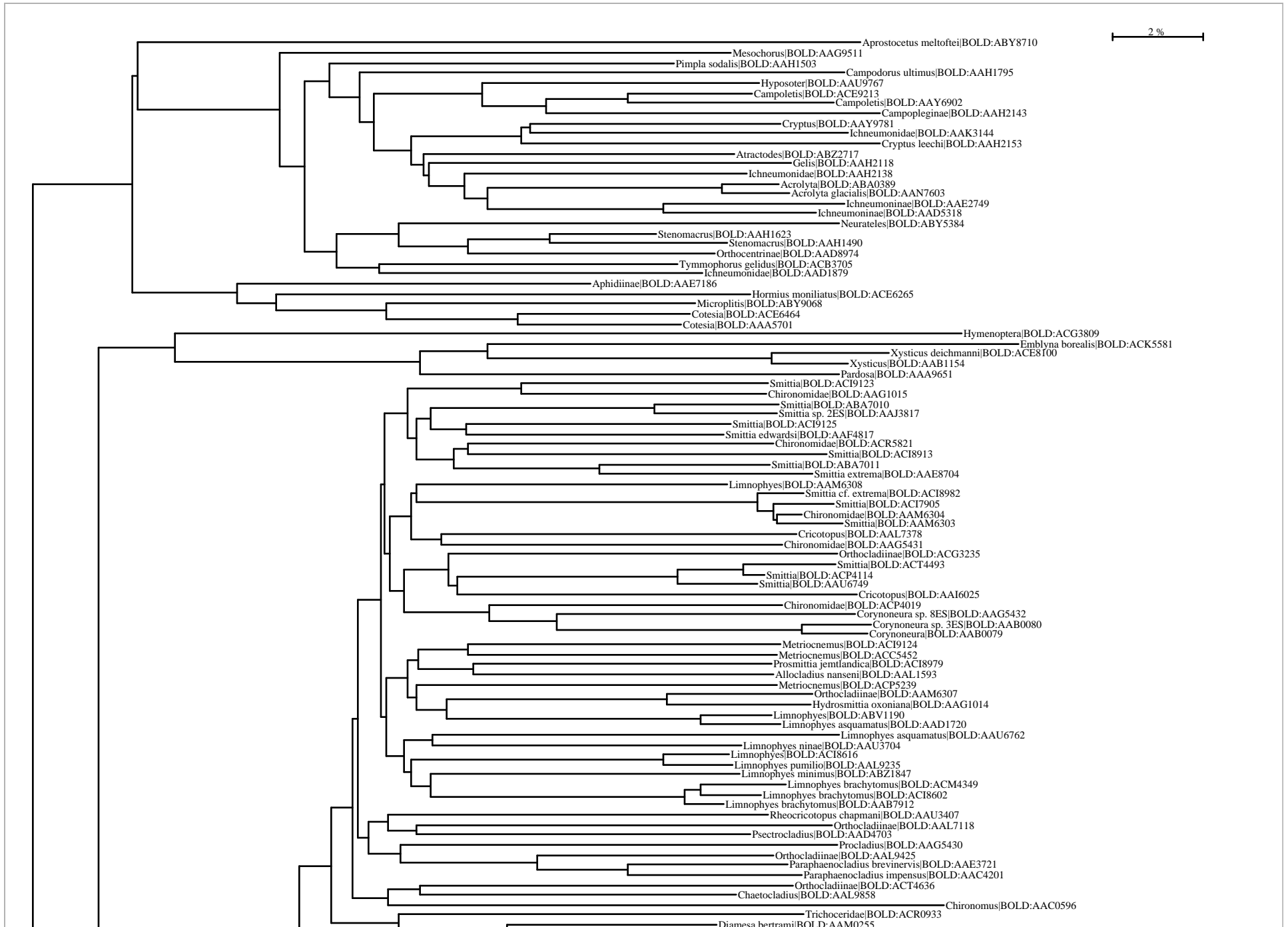
Fylogeniapuu on rakennettu Kimura 2 parametri-estimaatilla. Puuhun on valittu yksittäinen yksilö jokaisesta BINistä.

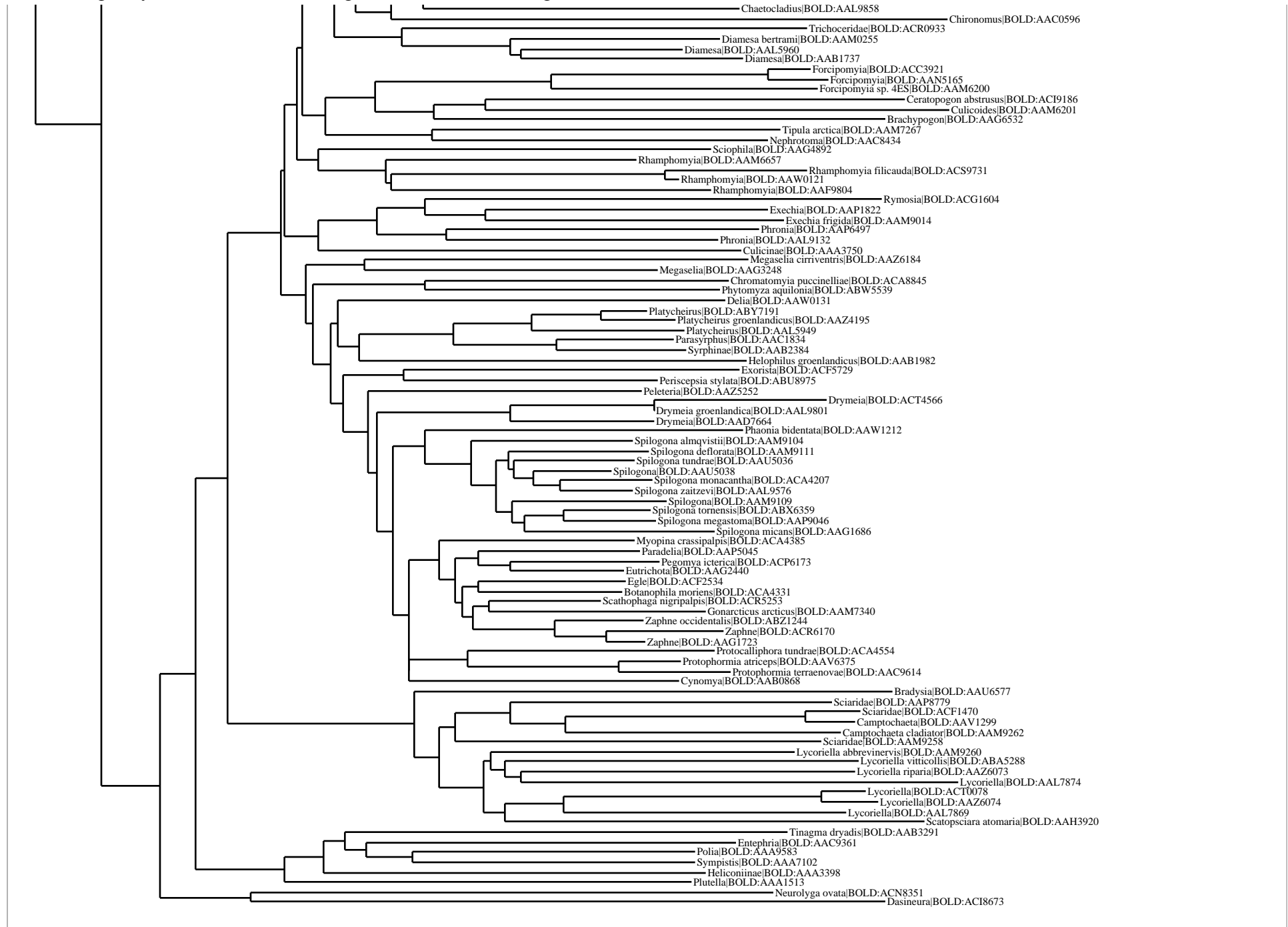
# BOLD TaxonID Tree

Title : ZackenberG Dryas [ZACKD]  
Date : 13-August-2015  
Data Type : Nucleotide  
Distance Model : Kimura 2 Parameter  
Marker : COI-5P  
Codon Positions : 1st, 2nd, 3rd  
Labels : BIN uri  
Filters : Length > 200  
Colorization : [blue]=Stop Codons [red]=Contamination or misidentification

Sequence Count : 175  
Species count : 64  
Genus count : 81  
Family count : 28  
Unidentified : 108

BIN Count : 175





Liite 2. Tutkimuksessani havaitut BINit ja niiden yksilömäärät koelaittain.



BIN	Luokka	Lahko	Heimo	Määritys	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
ACK5581	Arachnida	Araneae	Dictynidae	Emblyna borealis	1				1	2			1	1	1	1	7	1	1			2			1
AAA9651	Arachnida	Araneae	Lycosidae	Pardosa glacialis		2	5		2	1	4	2	15	2	8	9	18		1	23	9	1	27	3	25
AAB1154	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Xysticus sp.		2					1	1	5	1	1	2	1			2	2	2	1	1	1
ACE8100	Arachnida	Araneae	Thomisidae	Xysticus deichmanni		2							8	1			1		1	5		3	6		3
ACG3809	Collembola	Collembola	Symphyleona	Sminthurinus aureus							1														
ACA8845	Insecta	Diptera	Agromyzidae	Chromatomyia puccinelliae									31		15	6	1		1			1			
ABW5539	Insecta	Diptera	Agromyzidae	Phytomyza aquilonia								1	2		1										
ACA4331	Insecta	Diptera	Anthomyiidae	Botanophila moriens													1								
AAW0131	Insecta	Diptera	Anthomyiidae	Delia sp.	1		1			1			3			1				2	3			3	1
ACF2534	Insecta	Diptera	Anthomyiidae	Egle sp.		3		5		1			3		5	2	3	1		2	4			1	6
AAG2440	Insecta	Diptera	Anthomyiidae	Eutrichota sp.		1					1				1	1							1	1	1
ACA4385	Insecta	Diptera	Anthomyiidae	Myopina crassipalpis																	1				
AAP5045	Insecta	Diptera	Anthomyiidae	Paradelia sp.		1			1						1						15	1	4		6
ACP6173	Insecta	Diptera	Anthomyiidae	Pegomya icterica																	1				
AAG1723	Insecta	Diptera	Anthomyiidae	Zaphne sp. 1	1	3	5	3	2	1			50	35		1	5	2			4			4	
ACR6170	Insecta	Diptera	Anthomyiidae	Zaphne sp. 2									2												
ABZ1244	Insecta	Diptera	Anthomyiidae	Zaphne occidentalis	2	1								3						2		1		1	
AAB0868	Insecta	Diptera	Calliphoridae	Cynomya sp.																1		1			
ACA4554	Insecta	Diptera	Calliphoridae	Protocalliphora tundrae	1																				
AAV6375	Insecta	Diptera	Calliphoridae	Protophormia atriceps			4			1			1			2	3			4		1			
AAC9614	Insecta	Diptera	Calliphoridae	Protophormia terraenovae	8	2	8		1	35			1	10			3			11		4	1	2	
ACI8673	Insecta	Diptera	Cecidomyiidae	Dasineura sp.		1	2				1												1		
ACN8351	Insecta	Diptera	Cecidomyiidae	Neurolyga ovata																			6		2
AAG6532	Insecta	Diptera	Ceratopogonidae	Brachypogon sp.																1					
ACI9186	Insecta	Diptera	Ceratopogonidae	Ceratopogon abstrusus																1					
AAM6201	Insecta	Diptera	Ceratopogonidae	Culicoides sp.																1	2			1	2
AAN5165	Insecta	Diptera	Ceratopogonidae	Forcipomyia sp. 1																2	1				1
ACC3921	Insecta	Diptera	Ceratopogonidae	Forcipomyia sp. 2																					1
AAM6200	Insecta	Diptera	Ceratopogonidae	Forcipomyia sp. 4ES																					1
AAL1593	Insecta	Diptera	Chironomidae	Allocladius nanseni																1	3	1			9
AAL9858	Insecta	Diptera	Chironomidae	Chaetocladius sp.																		1			
AAM6304	Insecta	Diptera	Chironomidae	Chironomidae sp. 1							1		2	1	2		1		1	1	3				1
ACP4019	Insecta	Diptera	Chironomidae	Chironomidae sp. 2																	1				
ACR5821	Insecta	Diptera	Chironomidae	Chironomidae sp. 3								2	2	1	10	2									
BIN	Luokka	Lahko	Heimo	Määritys	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21

BIN	Luokka	Lahko	Heimo	Määrittys	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
BIN 1	Insecta	Diptera	Chironomidae	Chironomidae sp. 4																	1				
BIN 2	Insecta	Diptera	Chironomidae	Chironomidae sp. 5																	2				
BIN 3	Insecta	Diptera	Chironomidae	Chironomidae sp. 6																	1				
BIN 4	Insecta	Diptera	Chironomidae	Chironomidae sp. 7																	1				
AAC0596	Insecta	Diptera	Chironomidae	Chironomus sp.																1		1	1		1
AAB0079	Insecta	Diptera	Chironomidae	Corynoneura sp.																			2		
AAB0080	Insecta	Diptera	Chironomidae	Corynoneura sp. 3ES	1																1		163		
AAG5432	Insecta	Diptera	Chironomidae	Corynoneura sp. 8ES																					1
AAI6025	Insecta	Diptera	Chironomidae	Cricotopus sp. 1																					1
AAL7378	Insecta	Diptera	Chironomidae	Cricotopus sp. 2																	1	1			
AAB1737	Insecta	Diptera	Chironomidae	Diamesa sp. 1									1												
AAL5960	Insecta	Diptera	Chironomidae	Diamesa sp. 2											1										
AAM0255	Insecta	Diptera	Chironomidae	Diamesa bertrami																	1				
AAG1014	Insecta	Diptera	Chironomidae	Hydrosmittia oxoniana										1							5				
AAM6308	Insecta	Diptera	Chironomidae	Limnophyes sp. 1	6				1		1		1							13	55	2	7	2	15
ABV1190	Insecta	Diptera	Chironomidae	Limnophyes sp. 2																	1				
ACI8616	Insecta	Diptera	Chironomidae	Limnophyes sp. 3																	1				
AAD1720	Insecta	Diptera	Chironomidae	Limnophyes asquamatus	1																3		1		
AAU6762	Insecta	Diptera	Chironomidae	Limnophyes asquamatus																	5		4		1
AAB7912	Insecta	Diptera	Chironomidae	Limnophyes brachytomus	3				1											6	15	1	5	1	4
ACI8602	Insecta	Diptera	Chironomidae	Limnophyes brachytomus								1								2	1	2	1		2
ACM4349	Insecta	Diptera	Chironomidae	Limnophyes brachytomus	4							2				1				3	16		9		1
ABZ1847	Insecta	Diptera	Chironomidae	Limnophyes minimus	2																3		3		1
AAU3704	Insecta	Diptera	Chironomidae	Limnophyes ninae	5																5	1	2		
AAL9235	Insecta	Diptera	Chironomidae	Limnophyes pumilio																1	2	1			
ACC5452	Insecta	Diptera	Chironomidae	Metriocnemus sp. 1																	1				2
ACI9124	Insecta	Diptera	Chironomidae	Metriocnemus sp. 2																	1		1		
ACP5239	Insecta	Diptera	Chironomidae	Metriocnemus sp. 3																	1				
AAA9429	Insecta	Diptera	Chironomidae	Metriocnemus sp. 1ES																	1				
AAL7118	Insecta	Diptera	Chironomidae	Orthoclaadiinae sp. 1																		2			
AAL9425	Insecta	Diptera	Chironomidae	Orthoclaadiinae sp. 2																	1			1	
AAM6307	Insecta	Diptera	Chironomidae	Orthoclaadiinae sp. 3																	2				
ACG3235	Insecta	Diptera	Chironomidae	Orthoclaadiinae sp. 4								10			2										2
ACT4636	Insecta	Diptera	Chironomidae	Orthoclaadiinae sp. 5																	2				
BIN	Luokka	Lahko	Heimo	Määrittys	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21

BIN	Luokka	Lahko	Heimo	Määrittys	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
AAE3721	Insecta	Diptera	Chironomidae	Paraphaenocladus brevinervis																	1				1	
AAC4201	Insecta	Diptera	Chironomidae	Paraphaenocladus impensus	4					4										1	42		1		33	
AAG5430	Insecta	Diptera	Chironomidae	Procladius sp.																			2			
ACI8976	Insecta	Diptera	Chironomidae	Prosmittia jemtlandica							1											1				
ACI8979	Insecta	Diptera	Chironomidae	Prosmittia jemtlandica														1			1	1				
AAD4703	Insecta	Diptera	Chironomidae	Psectrocladius																			3		2	
AAU3407	Insecta	Diptera	Chironomidae	Rheocricotopus chapmani																		1				
AAM6303	Insecta	Diptera	Chironomidae	Smittia sp. 1	1						1		41	6	55				15	6	31		8		12	
AAU6749	Insecta	Diptera	Chironomidae	Smittia sp. 2	2			1			47	2	10	7	19				7	17	17		63	10	65	
ABA7010	Insecta	Diptera	Chironomidae	Smittia sp. 3											1				2	1	2				2	
ABA7011	Insecta	Diptera	Chironomidae	Smittia sp. 4		2					1	2	14	5	13	2	1	1	2	12	16	4	89	11	27	
ACI7905	Insecta	Diptera	Chironomidae	Smittia sp. 5							1	5	1	8				1		2	10				4	
ACI8913	Insecta	Diptera	Chironomidae	Smittia sp. 6											1											
ACI9123	Insecta	Diptera	Chironomidae	Smittia sp. 7																	1					
ACI9125	Insecta	Diptera	Chironomidae	Smittia sp. 8									5								12		4		1	
ACP4114	Insecta	Diptera	Chironomidae	Smittia sp. 9							1	1	1	1						4	4	1	1			
ACT4493	Insecta	Diptera	Chironomidae	Smittia sp. 10																1						
ACI8982	Insecta	Diptera	Chironomidae	Smittia cf. extrema																					1	
AAF4817	Insecta	Diptera	Chironomidae	Smittia edwardsi																1						
AAE8704	Insecta	Diptera	Chironomidae	Smittia extrema		28	3	1		1		1	27	7	9	19	1		3	7	3	3	4		8	
AAJ3817	Insecta	Diptera	Chironomidae	Smittia sp. 2ES											2				3	3	6		4			
AAA3750	Insecta	Diptera	Culicidae	Culicinae sp.	2	1			1		3	2							1	3	10	19	9	6	11	
AAF9804	Insecta	Diptera	Empididae	Rhamphomyia sp. 1	2		1							1						4			6	1	10	
AAM6657	Insecta	Diptera	Empididae	Rhamphomyia sp. 2										1	1						14				1	
AAW0121	Insecta	Diptera	Empididae	Rhamphomyia sp. 3	2		3	3		3	3	4	10	1	3		1				28	9	12	4	8	29
ACS9731	Insecta	Diptera	Empididae	Rhamphomyia filicauda										1												
AAD7664	Insecta	Diptera	Muscidae	Drymeia sp. 1	15		18	12	10	11	70	5	10	69	17	4	15		23	59	187	25	138	252	420	
ACT4566	Insecta	Diptera	Muscidae	Drymeia sp. 2																					1	
AAL9801	Insecta	Diptera	Muscidae	Drymeia groenlandica	7	7	23	5	15	6	12	7	5	12	2	6	1	5		47	17	6	24	77	67	
BIN 5	Insecta	Diptera	Muscidae	Muscidae sp.																					1	
AAW1212	Insecta	Diptera	Muscidae	Phaonia bidentata	1		3		1	1	13	1	5	7	7	2	5		1	17	19	4	20	9	107	
AAM9109	Insecta	Diptera	Muscidae	Spilogona sp. 1	34	15	56	13	21	25	49	16	10	15	41	7	11	1	24	211	150	22	137	39	294	
AAU5038	Insecta	Diptera	Muscidae	Spilogona sp. 2					2																1	
AAM9104	Insecta	Diptera	Muscidae	Spilogona almquistii																2	16	6	1	8	4	
BIN	Luokka	Lahko	Heimo	Määrittys	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	

BIN	Luokka	Lahko	Heimo	Määritys	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	
AAM9111	Insecta	Diptera	Muscidae	Spilogona deflorata																	1		1		3	
AAP9046	Insecta	Diptera	Muscidae	Spilogona megastoma			2							1							2		1	1		
AAG1686	Insecta	Diptera	Muscidae	Spilogona micans																			1			
ACA4207	Insecta	Diptera	Muscidae	Spilogona monacantha																	2					
ABX6359	Insecta	Diptera	Muscidae	Spilogona tornensis							1									1	2	26	2	4		
AAU5036	Insecta	Diptera	Muscidae	Spilogona tundrae																			1			
AAL9576	Insecta	Diptera	Muscidae	Spilogona zaitzevi										4									1		4	
AAP1822	Insecta	Diptera	Mycetophilidae	Exechia sp.								1	1		2		1				1		1			
AAM9014	Insecta	Diptera	Mycetophilidae	Exechia frigida											1					1	1	3	4	5	7	
AAL9132	Insecta	Diptera	Mycetophilidae	Phronia sp. 1												1										
AAP6497	Insecta	Diptera	Mycetophilidae	Phronia sp. 2										1												
ACG1604	Insecta	Diptera	Mycetophilidae	Rymosia sp.																				1		
AAG4892	Insecta	Diptera	Mycetophilidae	Sciophila sp.		1																				
AAG3248	Insecta	Diptera	Phoridae	Megaselia sp.									1	1	1	1				4	2	3		3	8	
AAZ6184	Insecta	Diptera	Phoridae	Megaselia cirriventris																24	16	3	2	35	5	
AAM7340	Insecta	Diptera	Scathophagidae	Gonarcticus arcticus	2	2	1				3	1			1		1			2	1			2	3	
ACR5253	Insecta	Diptera	Scathophagidae	Scathophaga nigripalpis			1		1					2												
AAU6577	Insecta	Diptera	Sciaridae	Bradysia sp.		1	1													4	7	1				
AAV1299	Insecta	Diptera	Sciaridae	Camptochaeta sp.	1							3				1				8	3		7		10	
AAM9262	Insecta	Diptera	Sciaridae	Camptochaeta cladiator																1		2	2			
AAL7869	Insecta	Diptera	Sciaridae	Lycoriella sp. 1	1	4	3	3	2	1	27	4	1	2	3	2				1	27	10	8	7	18	14
AAL7874	Insecta	Diptera	Sciaridae	Lycoriella sp. 2		2	3	1			1	1	2	1	8					2		1		5	2	
AAZ6074	Insecta	Diptera	Sciaridae	Lycoriella sp. 3											1								2		3	
ACT0078	Insecta	Diptera	Sciaridae	Lycoriella sp. 4	1																					
AAM9260	Insecta	Diptera	Sciaridae	Lycoriella abbrevinervis			1													1	37			2	5	
ABA5287	Insecta	Diptera	Sciaridae	Lycoriella modesta																1						
AAZ6073	Insecta	Diptera	Sciaridae	Lycoriella riparia								4		4							1		32		8	
ABA5288	Insecta	Diptera	Sciaridae	Lycoriella vitticollis																1	2			1		
AAH3920	Insecta	Diptera	Sciaridae	Scatopsciara atomaria							4		1		23	1				1	15	6		4	9	
AAM9258	Insecta	Diptera	Sciaridae	Sciaridae sp. 1											3					3	3	6				
AAP8779	Insecta	Diptera	Sciaridae	Sciaridae sp. 2	2				1	2	1									71	15	18	1	21	15	
ACF1470	Insecta	Diptera	Sciaridae	Sciaridae sp. 3																					3	
AAB1982	Insecta	Diptera	Syrphidae	Helophilus groenlandicus																	1					
AAC1834	Insecta	Diptera	Syrphidae	Parasyrphus sp. 1		1	1			5		1				1							3	1	1	
BIN	Luokka	Lahko	Heimo	Määritys	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	

BIN	Luokka	Lahko	Heimo	Määrittys	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
AAL5949	Insecta	Diptera	Syrphidae	Parasyrphus sp. 2			2	2	2	1									1				1		
ABY7191	Insecta	Diptera	Syrphidae	Parasyrphus sp. 3	6	3	9	8	21	16		8	60	6	1	12	13		1	1	1	6	1	11	12
AAZ4195	Insecta	Diptera	Syrphidae	Platycheirus groenlandicus		1	1	2		7	2	7	1				3					21	8	2	2
AAB2384	Insecta	Diptera	Syrphidae	Syrphinae sp.			1			1												2			
ACF5729	Insecta	Diptera	Tachinidae	Exorista sp.															1						
AAZ5252	Insecta	Diptera	Tachinidae	Peleteria sp.					1										1	3	6	3		29	3
ABU8975	Insecta	Diptera	Tachinidae	Periscepsia stylata									1	1		2					1			2	2
AAC8434	Insecta	Diptera	Tipulidae	Nephrotoma sp.				1		1	3	17	1		1			1		5	4		1	1	4
AAM7267	Insecta	Diptera	Tipulidae	Tipula arctica	5	3	7	5	2	2	3	11	1			2		1		28	27	17		10	7
ACR0933	Insecta	Diptera	Trichoceridae	Trichoceridae sp.			1																		
AAE7186	Insecta	Hymenoptera	Braconidae	Aphidiinae sp.							1						1							1	
AAA5701	Insecta	Hymenoptera	Braconidae	Cotesia sp. 1		1					2														1
ACE6464	Insecta	Hymenoptera	Braconidae	Cotesia sp. 2	3	1							4	1				1		1					4
ACE6265	Insecta	Hymenoptera	Braconidae	Hormius moniliatus											1						1				1
ABY9068	Insecta	Hymenoptera	Braconidae	Microplitis sp.	27	20	10	9	17	49	27	43	40	32	25	39	34	16	4	56	66	24	43	27	70
ABY8710	Insecta	Hymenoptera	Eulophidae	Aprostocetus meltoftei		2									1					9	5	6			3
BIN 6	Insecta	Hymenoptera	Eulophidae	Eulophidae sp.															1						
ABA0389	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Acrolyta sp.							1				2			1	1	7	1	1		3	
AAN7603	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Acrolyta glacialis									1							9	17	8		1	4
ABZ2717	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Atractodes sp.	1					1										3	8		2		5
AAH1795	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Campodorus ultimus																	1				
AAZ6902	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Campoletis sp.																					1
ACE9213	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Campoletis sp.					4																
AAH2143	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Campopleginae sp.																					1
AAZ9781	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Cryptus sp.	6		10	6	1	10	3	6	1	1	1	3	9	1		5	1	20	1		8
AAH2153	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Cryptus leechi							1														
ABZ0902	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Exochus pullatus																			1		
AAH2118	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Gelis sp.																	1				1
AAU9767	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Hyposoter sp.																1					
AAD1879	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Ichneumonidae sp. 1				1		1													1		
AAK3144	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Ichneumonidae sp. 2	4	3							1						1	2	3	1		3	
BIN 7	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Ichneumonidae sp. 3						1															
AAD5318	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Ichneumoninae sp. 1																		1			
AAE2749	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Ichneumoninae sp. 2	1										1	2				1	2				
BIN	Luokka	Lahko	Heimo	Määrittys	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21

BIN	Luokka	Lahko	Heimo	Määritys	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
AAG9511	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Mesochorus sp.	3				1	1		2	1					1	1	4	33	2		1	13
ABY5384	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Neurateles sp.																	1				
AAD8974	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Orthocentrinae sp.																	7				
AAH1503	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Pimpla sodalis				1		6	1	3	2	2	1		2	1		1	3	12	7		1
AAH1490	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Stenomacrus sp. 1	1																		1		
AAH1623	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Stenomacrus sp. 2																	1				
ACB3705	Insecta	Hymenoptera	Ichneumonidae	Tymmophorus gelidus										2											
ABV5321	Insecta	Hymenoptera	Pteromalidae	Pachyneuron groenlandicum																			2		1
AAB3291	Insecta	Lepidoptera	Douglasiidae	Tinagma dryadis														1							
AAC9361	Insecta	Lepidoptera	Geometridae	Entephria sp.																		1			
AAA9583	Insecta	Lepidoptera	Noctuidae	Polia sp.																1	1				
AAA7102	Insecta	Lepidoptera	Noctuidae	Sympistis sp.							1	1													2
AAA2067	Insecta	Lepidoptera	Nymphalidae	Boloria chariclea																1					
AAA3398	Insecta	Lepidoptera	Nymphalidae	Heliconiinae sp.						1		1													
AAA1513	Insecta	Lepidoptera	Plutellidae	Plutella sp.																	1	1		1	
BIN	Luokka	Lahko	Heimo	Määritys	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21