

# Ilmastonmuutoksen aiheuttama fenologinen irtautuminen arktisissa eliöyhteisöissä

Mikko Mäkelä / 014104727

Ekologia ja evoluutiobiologia

Biotieteiden laitos

Tammikuu 2016



Tiedekunta – Fakultet – Faculty Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta		Laitos – Institution – Department Biotieteiden laitos	
Tekijä – Författare – Author Mikko Mäkelä			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Ilmastonmuutoksen aiheuttama fenologinen irtautuminen arktisissa eliöyhteisöissä			
Oppiaine – Läroämne – Subject Ekologia ja evoluutiobiologia			
Työn laji – Arbetets art – Level Kandidaatintutkielma		Aika – Datum – Month and year Tammikuu 2016	
		Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 16	
Tiivistelmä – Referat – Abstract			
<p>Viimeisen sadan vuoden aikana tapahtuneen ilmastonmuutoksen yhtenä selkeimpänä vaikutuksena on muutokset eliölajien fenologiassa. Lämpenemisen seurauksena kevät on useilla alueilla aikaistunut merkittävästi. Eri lajit ovat reagoineet tähän muutokseen aikaistamalla omia vuodenaikaisrytmejään. Tämä kehitys on toisinaan johtanut fenologiseen irtautumiseen – eli tilanteeseen, jossa vuorovaikutuksessa olevat lajit reagoivat kevään aikaistumiseen eri tavoin, jolloin niiden yhteinen esiintymisaika lyhenee. Pohjoisessa esiintyvien lajien voidaan ajatella olevan erityisen alttiita fenologiselle irtautumiselle. Esimerkiksi ilmastonmuutos on ollut voimakkainta juuri korkeilla leveysasteilla. Koska pohjoisten alueiden lajien tulee ajoittaa kasvunsa ja lisääntymisensä verraten lyhyeen aikaikkunaan, voi suhteellisesti pienikin muutos arktisten lajien fenologiassa johtaa merkittäviin seurauksiin koko yhteisön tasolla.</p> <p>Arktisten kasvien kukinta-aika näyttää tutkimusten valossa lyhentyneen. Tämä johtuu ensisijaisesti siitä, että myöhään kukkivat kasvit ovat aikaistaneet kukintaansa aikaisin kukkivia enemmän. Arktisten hyönteisten esiintyminen on aikaistunut lumen sulamisajankohdan aikaistuttua, mutta myös hyönteisillä eroja on havaittavissa aikaisin ja myöhään kuoriutuvien lajien kesken. Niin ikään lintujen muuttokäyttäytymisessä on havaittu muutoksia. Vaikka arktisten lajien fenologiassa ja populaatioissa on dokumentoitu merkittäviäkin muutoksia, varsinaisesta fenologisesta irtautumisesta ei kuitenkaan ole saatu juurikaan yksiselitteistä näyttöä. Tämä voi johtua ainakin osin tarpeeksi kattavien havaintoaineistojen niukkuudesta.</p> <p>Kaiken kaikkiaan tutkimusnäyttö osoittaa arktisten eliöyhteisöjen käyvän läpi voimakasta muutosta. Kasvien lyhentynyt kukinta-aika on yhdistetty pölyttäjien kantojen pienenemiseen. Joidenkin lintulajien kannat ovat pienentyneet. Tämä kuvastanee ainakin osittain niiden lisääntymiskauden ja ravintohuipun välisestä fenologisesta irtautumisesta. Erityisen alttiita fenologiselle irtautumiselle ja edelleen sen aiheuttamille demografisille muutoksille ovat lajit, jotka ovat erikoistuneet käyttämään tiukasti tiettyä ravintoa. Korkeilla leveysasteilla tämä tarkoittaa käytännössä joitakin perhosia sekä loispistiäisiä. Ennustettu ilmastollinen kehitys voimistaa arktisten alueiden kohtaamia muutoksia entisestään. Siten arktisissa yhteisöissä jo nyt nähdyt muutokset voimistunevat tulevaisuudessa entisestään.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords Fenologia; ilmastonmuutos; arktinen alue; niveljalkaiset			
Ohjaaja tai ohjaajat – Handledare – Supervisor or supervisors Tomas Roslin			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited <a href="http://www.helsinki.fi/foodwebs/Ilmastonmuutoksen_aiheuttama_fenologinen_irtautuminen_arktisissa_eliyhteisöissa.pdf">http://www.helsinki.fi/foodwebs/Ilmastonmuutoksen_aiheuttama_fenologinen_irtautuminen_arktisissa_eliyhteisöissa.pdf</a> ,			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

# Sisältö

1. Johdanto.....	4
2. Fenologinen irtautuminen.....	5
2.1 Fenologisen irtautumisen synnyttävät mekanismit .....	6
3. Fenologinen irtautuminen arktisissa yhteisöissä.....	7
3.1. Arktisten eliöyhteisöjen erityispiirteitä.....	7
3.2. Hyönteiset arktisissa yhteisöissä .....	8
3.2.1. Kasvit.....	9
3.2.2. Pölyttäjyhteisö .....	11
3.2.3. Petojen ja kasvinsyöjien väliset suhteet .....	13
3.3. Vaikutukset arktisten eliöyhteisöjen rakenteeseen .....	14
4. Tarvittava lisätutkimus .....	15
5. Kirjallisuus.....	17

# 1. Johdanto

Eliöt ovat evoluution saatossa sopeutuneet vastaamaan ympäristönsä tarkoituksenmukaisella tavalla. Tämä pätee myös lajien fenologisiin sopeumiin. Ympäristön resurssien saatavuus vaihtelee käytännössä aina vuoden mittaan. Vaihtelun seurauksena eliöt ovat sopeutuneet ajoittamaan elämänsä vaiheet mahdollisimman hyvin suhteessa ympäristön vuodenaikaiseen vaihteluun. Koska eliöt eivät luonnollisesti elä ekologisesti tyhjiössä, lajin yksilöiden on mukautettava fenologiansa ympäristön fysikaalisten tekijöiden ohella myös muiden samassa yhteisössä elävien eliöiden rytmeihin. Eliöiden lisääntymismenestys on keskeisesti riippuvaista siitä, kuinka hyvin lajit onnistuvat ajoittamaan elämänsä vaiheet suhteessa muuttuviin ympäristötekijöihin. Fenologia on näin ollen tiiviissä yhteydessä populaatioiden demografiaan. (Forrest & Miller-Rushing, 2010)

Viimeisimmän Kansainvälisen ilmastopaneelin IPCC:n julkaiseman raportin mukaan maapallon keskilämpötila on kohonnut viimeisen kahdensadan vuoden aikana noin yhden asteen (IPCC, 2014). Muuttunut ilmasto on vaikuttanut kohonneiden keskilämpötilojen ohella myös kevään edistymiseen, joka nähdään esimerkiksi lumien ja jäiden aikaisempaan sulamisena (Walter ym. 2002). Lämpenemiskehitys ei kuitenkaan ole samanlaista kaikkialla. Muutos on ollut voimakkainta korkeilla leveysasteilla, jossa havaitut vaikutukset ovat olleet paikoin jopa moninkertaisia verrattuna maapallon keskiarvoon (Høye ym. 2007).

Eliöt reagoivat näihin muutoksiin mm. fenologisin muutoksilla, kuten esimerkiksi kasvien aikaisempaan kukkimiseen sekä muuttolintujen myöhäisempään siirtymiseen talvehtimisalueille. (Walter et al. 2002; Parmesan 2006) Analysoitaessa 677 lajia merkittävä rytmiä aikaistuminen havaittiin 62 prosentilla tutkituista lajeista, kun vastaavasti rytmiä myöhästymistä oli nähtävissä yhdeksällä prosentilla lajeista (Parmesan & Yohe, 2003).

Koska saman yhteisön lajit voivat reagoida ilmastollisiin muutoksiin eri tavoin, on mahdollista että lajien väliset suhteet sekä ekologiset vuorovaikutukset häiriintyvät (Rafferty ym. 2013). Tätä ilmiötä kutsutaan fenologiseksi irtautumiseksi. Jos esimerkiksi kasvit reagoivat lämpenemiseen aikaistamalla kukintaansa, mutta pölyttäjien esiintymisaika ei muutu, kasvien ja pölyttäjien päällekkäinen esiintymisaika lyhenee. Tällä ajallisella irtautumisella voi olla edelleen vaikutuksia lajien populaatioihin (Durant, 2007).

Tässä katsauksessa tavoitteenani on kartoittaa sitä, miten fenologinen irtautuminen näkyy arktisten alueiden eliöyhteisöissä. Huomioni kohdistan ensisijaisesti hyönteisiin, koska ne muodostavat maailmanlaajuisesti lajirikkaan ja toiminnallisesti tärkeän ryhmän (Hodkinson, 1992). Koska

fenologinen irtautuminen kuitenkin tapahtuu usein juuri ravintoketjun eri tasojen (eli trofiatasojen) välillä, ulotan tarkasteluni myös hyönteisten ravintona käyttämiin kasveihin sekä hyönteisiä saalistaviin petoihin. Kantavana ajatuksenani on, että hyönteisten populaatioissa tapahtuva muutos voi heijastua ravintoverkon muihinkin osiin. Lähestyn aiheitani seuraavien kysymysten kautta:

- 1) Miten fenologinen irtautuminen syntyy ja mitkä tekijät altistavat lajeja irtautumiselle?
- 2) Miten fenologinen irtautuminen on näkynyt arktisilla alueilla ja miten eri toiminnalliset ryhmät (erityisesti kasvit, pölyttäjät sekä pedot) ovat vastanneet siihen?
- 3) Miten fenologisen irtautumisen vaikutukset voivat heijastua yhteisötason prosesseihin?

## 2. Fenologinen irtautuminen

Fenologisella irtautumisella tarkoitetaan tilannetta, jossa kaksi ekologisessa vuorovaikutuksessa olevaa lajia muuttavat fenologiaansa toisistaan poikkeavalla tavalla, jolloin lajien ajallinen yhteisesiintyminen lyhenee (Miller-Rushing ym. 2010). Tämän katsotaan usein vaikuttavan heikentävästi lajien ekologiseen vuorovaikutukseen (Durant, 2007). Fenologinen irtautuminen voi vaikuttaa niin kasveihin ja niitä pölyttäviin hyönteisiin, kuin saalistajaan ja saaliseliöön – tai oikeastaan mihin tahansa vuorovaikutukseen, johon liittyy ajallisesti rajoitettu esiintyminen (Miller-Rushing ym. 2010). Esimerkkejä tästä ilmiöstä on löydettävissä lukuisten eri eliöryhmien yhteydestä (Durant, 2007).

Fenologista irtautumista käsittelevä kirjallisuus keskittyy pääasiallisesti yksittäisiin lajeihin tai lajiryhmiin. Laaja-alaista, aihetta yhteisötasolta lähestyvää tutkimustietoa on toistaiseksi niukasti (Durant, 2007). Thackery kollegoineen (2015) tarkasteli Brittein saarilla esiintyvien kasvi- ja eläinlajien kohdalla havaittuja fenologisia muutoksia. Aineisto jäsennettiin siten, että kussakin kolmesta elinympäristöstä (makeat vedet, meret, terrestriiset ympäristöt) eri taksonomisia ryhmiä (kasvit ja viherlevät, selkärangattomat, selkärangaiset) analysoitiin erikseen.

Huomion arvoista tutkimuksen tuloksissa oli se, että kaikissa tarkastelluissa ryhmissä oli nähtävissä vuosirytmien aikaistuminen. Missään elinympäristössä taksonomisten ryhmien vasteet ympäristön muutoksiin eivät kuitenkaan olleet keskenään yhteneväisiä. Siten mahdollisuudet samanaikaisen esiintymisajan lyhenemiseen sekä fenologiseen irtautumiseen lisääntyivät. Mielenkiintoista oli myös se, etteivät eri ryhmät reagoineet eri elinympäristössä samalla tavalla; makeissa vesissä voimakkaimmin fenologisia rytmejään aikaistivat selkärangaiset eläimet, kun taas mereisissä ympäristöissä voimakkaimmin reagoivat selkärangattomat. Kuivan maan ympäristöissä merkittävin

fenologinen muutos havaittiin kasvien kohdalla, joka oli samalla kaikista muutoksista voimakkain. (Thackery ym. 2015)

Kun aineisto jäsennettiin taksonomisten ryhmien sijaan trofiatasoihin havaittiin, että ensimmäisen asteen kuluttajien reagoivat ilmastonmuutokseen vahvimmin. Eroja taksonomisen ja ekologisen näkökulman välillä voidaan selittää muutamallakin periaatteella. Ensiksikin, taksonominen ja ekologinen ryhmittely on yhteneväinen ainoastaan kasvien kohdalla. Thackery kollegoineen vei ”selkärangattomien” ryhmään ekologiaaltaan niinkin erilaisia hyönteisryhmiä kuin kirvat, maakiitäjäiset, sudenkorennot sekä perhoset. Toisekseen, ekologisessa ryhmittelyssä lajien vasteita ei tarkasteltu elinympäristökohtaisesti. Siten selkärangattomien ryhmä koostui ekologiaaltaan hyvin erilaisista lajeista, jolloin yksittäisten lajien mahdolliset merkittävienkin muutokset hukkuvat hajanaiseen aineistoon.

Vastaavaan johtopäätökseen tuli myös Ovaskainen kollegoineen (2013). Tutkimuksessaan he analysoivat lukuisten eri ilmastotekijöiden vaikutusta kasvi-, lintu-, matelija-, hyönteis- ja sienilajien fenologiaan yli 40 vuoden aikajaksolla. Aineisto kerättiin yhteneväiseltä alueelta Venäjältä. Tämä mahdollisti sen arvioimisen, miten saman ympäristössä esiintyvät lajiryhmät vastaavat ympäristön muutoksiin. Ovaskainen ym. (2013) tutkimuksen mukaan eliöt ovat muuttaneet fenologiaansa, mutta toisistaan eroavalla tavalla. Merkittävin muutos rytmien aikaistamisessa havaittiin kasveilla – aivan kuten Thackeryn Brittein saarilla toteutetussakin tutkimuksessa (Ovaskainen ym. 2013; Thackery ym. 2015).

Keskeisin havainto Thackeryn ja Ovaskaisen analyyseissa on se, että lajit ja lajiryhmät saman yhteisön sisällä vastaavat eri tavoin ilmaston lämpenemiseen ja ovat näin alttiita fenologiselle irtautumiselle. Edellä esitetyt tutkimukset eivät ottaneet juurikaan kantaa fenologisen irtautumiseen johtaviin tekijöihin. Seuraavassa siirryn käsittelemään sitä, kuinka fenologinen irtautuminen tarkalleen ottaen syntyy. Tätä tarkoitusta varten näkökulma on siirrettävä lähemmäksi yksittäisiä lajeja.

## 2.1. Fenologisen irtautumisen aiheuttavat mekanismit

Yksinkertaisimmillaan fenologisen irtautumisen voidaan ajatella syntyvän tilanteessa, jossa ekologisessa vuorovaikutuksessa olevat lajit reagoivat ilmastonmuutokseen eri tavoin (Rafferty, 2013). Erilainen reagointi esimerkiksi kevään edistymiseen voi olla seurausta siitä, että eri lajit tulkitsevat vuodenaikojen etenemistä eri ympäristötekijöiden kautta. Samalla alueella esiintyvien eri kasvien on havaittu eroavan sen suhteen, minkä ympäristötekijän mukaan niiden kukkimisajankohta määräytyy (Crimmins ym. 2010). Osa lajeista oli herkkiä syksyllä vallitseville lämpötiloille, osa

kevään lämpötiloille. Kolmannelle ryhmälle kasveja merkittävin kukkimisajankohtaa määrittävä tekijä oli talven sademäärä (Crimmins ym. 2010). Kuten Crimmins ja kollegoiden tutkimuksesta voidaan nähdä, kasvilajien reagointi ympäristön muutoksiin on hyvin vaihtelevaa. Vastaisuudessa on oletettavaa, että eri ympäristötekijät (lämpötila, kosteusolot, päivän pituus) eivät tule muuttumaan ilmastonmuutoksen edetessä samassa suhteessa (Mortensen ym. 2014) Tällöin eri tavoin elämänkiertonsa ajoittavat lajit ovat vaarassa ajautua fenologiseen irtautumiseen.

Tutkimuskirjallisuudessa on näyttöä myös siitä, että vastaavanlainen ilmiö on mahdollista myös trofiatasojen välillä. Durant (2007) on koonnut yhteen saaliseliön ja saalistajan muodostamia lajipareja, joissa lajit ajoittavat rytmensä eri ympäristötekijöiden mukaan. Esimerkkejä löytyy useista eri pääjaksoista. Myös ympäristötekijät vaihtelevat aina fysikaalisista tekijöistä (kuten päivän pituudesta ja lämpötilasta) bioottisiin tekijöihin (kuten ravinnon saatavuuteen sekä valintapaineeseen Durant, 2007). Yhteenvetona voidaan sanoa, että eliöt rytmittävät elinkiertotapahtumiaan hyvin vaihtelevien tekijöiden mukaan. Tämä vaihtelu altistaa ne trofiatasojen välillä tapahtuvalle fenologiselle irtautumiselle.

## 3. Fenologinen irtautuminen arktisissa yhteisöissä

### 3.1. Arktisten eliöyhteisöjen erityispiirteitä

Fenologisen irtautumisen tutkimus on painottunut keskileveyksillä sijaitseviin kuivan maan elinympäristöihin sekä makeanveden yhteisöihin. Arktiset alueet ovat jääneet tutkimuskirjallisuudessa vähemmälle huomiolle. Tuoreimman kansainvälisen ilmastopaneelin IPCC:n raportin mukaan lämpenemiskehitys on kuitenkin ollut voimakkainta juuri korkeilla leveysasteilla. Niillä vuotuinen keskilämpötila nousu on ollut lähes kolminkertaista verrattuna maapallon keskiarvoon (IPCC, 2014). Myös arktisilla alueilla havaitut muutokset eri eliöiden fenologiassa ovat olleet keskimääräistä voimakkaampia: maailmanlaajuisesti tarkasteltuna kasvit ja eläimet ovat aikaistaneet rytmejään noin 5,1 vuorokautta vuosikymmenessä (Root ym. 2003), kun vastaavasti muutos esimerkiksi Koillis-Grönlannissa on ollut keskimäärin 14,2 vuorokautta vuosikymmenessä (Høye ym. 2007).

Lämpenemiskehityksen vaikutuksia arktisilla alueilla on havaittu laajalti eri eliöryhmissä. Merijään sekä lumipeitteen määrä on pienentynyt merkittävästi, ja samalla keväiset jäiden ja lumien sulamisajankohdat ovat aikaistuneet (Post ym. 2009). Muutokset fysikaalisissa olosuhteissa ovat jo heijastuneet voimakkaasti ekologisiin prosesseihin. Lumien aikaisempi sulaminen sekä vastaavasti pysyvän lumipeitteen myöhäisempi muodostuminen ovat pidentäneet kasvukautta sekä kasvien aktiivisen yhteyttämisen aikaa. Aikaistumista on havaittu niin kasviplanktonien runsaushuipuissa,

niveljalkaisten aktiivisen kauden ajoittumisessa kuin lintujen pesimisajankohdissakin (Parmesan, 2006).

Vastaavan kehityksen ennustetaan jatkuvan myös lähivuosikymmeninä (Post ym. 2009). Vähentyneen lumipeitteen seurauksena yhä pienempi osuus Auringon lämpösäteilystä heijastuu takaisin avaruuteen ja maanpintaan imeytyvän lämpösäteilyn osuus kasvaa. Tämä muuttaa maanpinnan säteilytasetta ja lisää lämpenemistä. Kasvillisuudessa seuraavat muutokset voivat aiheuttaa vastaavanlaisia positiivisia takaisinkytkentöjä voimistaen lämpenemistä edelleen (IPCC, 2014).

Yksi olennainen piirre arktisen vuodenkierrossa on etenkin korkeuseroista johtuva maaston suuri alueellinen vaihtelu (Høye ym. 2013). Lumen sulamisajankohta vaihtelee suuresti johtaen eri alueilla erilaisiin kasvien kukkimisajankohtiin (Høye ym. 2013). Keskeinen pohjoisten alueiden tulevaisuuteen vaikuttava kysymys onkin se, miten tämä alueellinen erilaisuus esimerkiksi lumen sulamisajankohdissa kehittyy. Tähän lumen sulamisajankohdan merkitykseen palaamme sekä kasvien että hyönteisten fenologian yhteydessä.

### 3.2. Hyönteiset arktisissa yhteisöissä

Korkeilla leveysasteilla kasvukausi on lyhyt. Hyönteisten on ajoitettava sekä kasvunsa että lisääntymisensä suhteellisen lyhyeen aikaikkunaan – valtaosan vuodesta vallitsevat alhaiset lämpötilat pakottavat hyönteiset viettämään pitkiä aikoja lepotilassa (Hoye & Forchhammer, 2008). Tässä suhteessa hyönteiset tarjoavat kiinnostavan näkökulman fenologiseen irtautumiseen. Vähittäinenkin fenologinen muutos voi lyhentää jo valmiiksi lyhyttä yhteisesiintymisen aikaa. Näin käy helposti esimerkiksi pölyttäjähönteisen ja pölytettävän kasvin välillä.

Koillisessa Grönlannissa suoritetun laaja-alaisen fenologisen seurannan mukaan (Mortensen ym. 2014) tärkein hyönteisten aktiivisuuden aikaistumista selittävä ympäristötekijä on lumen sulamisajankohta sekä sulamiseen kuluva aika (Høye & Forchhammer, 2008). Lämpötilan vaikutus juontunee ensisijaisesti lumen sulamisen vaikutuksesta. Tässä mielessä hyönteisten sekä kasvien tapa reagoida ympäristöönsä on samankaltainen: lumipeite rajoittaa sekä kasvien että selkärankaisten aktiivista kautta. Sen kauden pituus, jolloin maa on sulana, vaikuttaa siihen, kuinka paljon aikaa lajeilla on käytössään kasvuun ja lisääntymiseen.

Monien hyönteislajien aikuisvaiheet ajoittuvat aikaan, jolloin ravintoresursseja on saatavilla. Tämä pätee niin kasveja pölyttäviin lajeihin (kuten perhosiin sekä kaksisiipisiin), muita hyönteisiä loisiviin loispetoihin, eli parasitoideihin (kuten tiettyihin pistiäis- sekä kärpäslajeihin), kuin myös maassa liikkuviin hämähäkkieläimiin sekä hyppyhäntäisiin. Hyönteisten esiintyminen voi ajoittua



ravintoresurssien ohella myös lisääntymisbiologisten tekijöiden, kuten esimerkiksi suotuisten munintapaikkojen saatavuuden mukaan. (Hoye & Forchhammer, 2008)

Kohonneet lämpötilat voivat vaikuttaa niveljalkaisten fenologiaan epäsuorasti lumipeitteen ohella myös fysiologian kautta. Kehitysvaiheiden altistuminen kohonneille lämpötiloille voi nopeuttaa elämänsykliä sekä mahdollisesti lisätä aktiivista aikaa myös fysiologisin mekanismein. Monivuotisten elämänsyklien kehittymiseen vaikuttavat kevään/kesän elottomien olojen lisäksi myös talvehtimisen aikana vaikuttaneet ympäristötekijät. (Bergen ym. 2008; Logan ym. 2006)

Lyhyestä vuotuisesta esiintymisajasta huolimatta hyönteiset ja muut niveljalkaiset muodostavat merkittävän osan arktisten alueiden biodiversiteetistä (Hodkinson 2013). Pohjoisten leveysasteiden niveljalkaisten monivuotoisuus on yhä verraten heikosti tunnettu, ja kattavia lajistokartoituksia on ainoastaan muutamilta alueilta (ks. Wirta ym. 2015a; Wirta ym. 2015b; Coulson 2000). Tutkimustiedon valossa on kuitenkin selvää, että niveljalkaisten merkitys useissa arktisten alueiden yhteisötason prosesseissa on keskeinen (Hoye & Forchhammer, 2008; Wirta ym. 2015b). Kysymys siitä, kuinka hyönteiskannat tulevat muuttumaan ilmastomuutoksen myötä lienee tulevaisuudesta merkittävä koko arktisten alueiden tulevaisuutta ajatellessa.

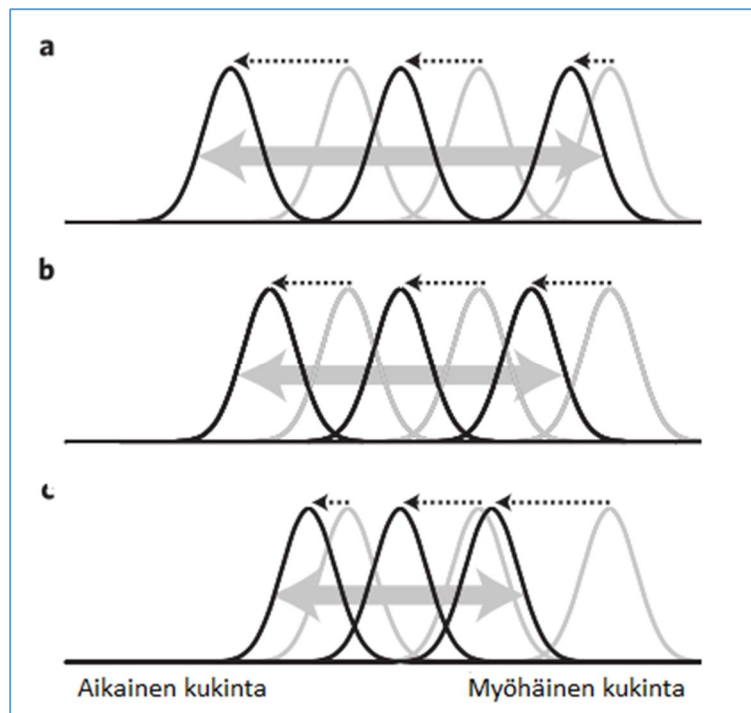
### 3.2.1. Kasvit

Arktisten alueiden aikaistunut kevään eteneminen on heijastunut lukuisilla tavoilla kasvien fenologiaan (Parmesan 2006). Ymmärtääksemme kasvien vasteita muuttuviin ympäristötekijöihin, on meidän hyvä paneutua aluksi niihin mekanismeihin, jotka vaikuttavat kasvien vuosirytmikkään. Pohjoisilla leveysasteilla keskeisin kasvien kukkimiseen vaikuttava tekijä on (jälleen) lumen sulamisajankohta (Wheeler ym. 2015) Tämä ajankohta on puolestaan riippuvainen sekä talven aikana kertyneen lumipeitteen paksuudesta sekä kevättalven lämpötilasta. Nykyisen ilmastokehityksen jatkuessa ennustetunlaisena lumen sulamisajankohtaan vaikuttavat kaksi vastakkaista mekanismia. Yhtäältä kohonneet kevään lämpötilat nopeuttavat sulamista, mutta toisaalta talvien lisääntynyt sateisuus kasvattaa lumipeitettä. Tutkimusten mukaan lumen sulamisajankohdat olisivat keskimäärin aikaistuneet, vaikka suurta alueellista vaihtelua on niin ikään havaittavissa (Hinkler ym. 2008)

Koillisessa Grönlannissa tehdyt tutkimukset lämpötilan vaikutuksesta kasvien kukkimisfenologiaan ovat tuottaneet joitakin oleellisia havaintoja. Aikaistunut lumen lähtö paitsi mahdollistaa aikaisemman kukkimisen, myös altistaa kehittyvät nuput paleltumiselle (Wheeler ym. 2015). Tästä voi mahdollisesti seurata tilanne, jossa aikaisessa vaiheessa tapahtuva lumien sulaminen saa aikaan kukkien aikaisemman kehittymisen, mutta kasvit eivät ole sopeutuneet aikaisemmin keväällä

esiintyviin suurempiin lämpötilan vaihteluihin. Tätä oletusta tukee Wheelerin toinen havainto, jonka mukaan aikaisin kukkivat kasvit tuottavat vähemmän kukkia kuin kukintaansa aikaistamattomat yksilöt (Wheeler ym. 2015). Näin ollen lumen sulamisajankohta ei toimi enää optimaalisena vihjeenä sille, milloin kukinta tulisi aloittaa siementuoton maksimoimiseksi.

Lajit voivat reagoida eri tavoin myös kasviyhteisön sisällä. Pohjoisten alueiden maaston korkeusvaihteluista johtuen lumen sulamisajankohta vaihtelee alueittain suuresti. Tämän seurauksena myös alueen kasvilajien kukkimisajankohdat vaihtelevat merkittävästi. Ilmastonmuutos voi joko vähentää tai lisätä tätä epäyhtenäisyyttä, ja näin vaikuttaa eri tavalla aikaisin ja myöhään kukkiviin kasveihin (Høye ym. 2013). Kuvassa 1 hahmotellaan tilanteita, joissa lumen sulamisajankohdan muutos vaikuttaa eri tavalla aikaisin ja myöhään kukkiviin kasveihin. Tämä puolestaan johtaa muutoksiin kukkimiskauden pituudessa.



Kuva 1 | Alueellisen epäyhtenäisyyden vaikutus kukintakauden pituuteen

Kohdassa a aikaisin kukkivat kasvit ovat edistäneet kukkimistaan suhteellisesti myöhään kukkivia enemmän. Kohdassa c tilanne on päinvastainen, myöhään kukkivia ovat aikaistaneet kukkimistaan aikaisin kukkineita voimakkaammin. Kohdassa b muutos on ollut samansuuruista riippumatta kukkimisajankohdasta. Muutosten seurauksena kokonaiskukinta-aika (jota kuvataan leveällä harmaalla nuolella) on kohdassa a pidentynyt, kohdassa c lyhentynyt, kun taas kohdassa b kokonaiskukinta-aika on pysynyt muuttumattomana. (Mukaiitu artikkelista Høye ym. 2013)

Grönlannissa kevään edistymisen on nähty edistävän voimakkaammin myöhään kukkivien kasvien nappujen kehitystä – muun muassa siksi, että lumien sulamisvesien viipyminen tietyillä alueilla hidastaa osaltaan toisten alueiden lumien sulamista (Høye ym. 2013). Yllä esitetyn periaatteen mukaan tämän voi olettaa lyhentävän kukkimiskautta kokonaisuutena.

### 3.2.2. Pölyttäjäyhteisö

Arktisten kasvien lisääntymismenestys määräytyy paitsi oikealla tavalla ajoitetun kukinnan, myös pölyttäjäaktiivisuuden perusteella (Lundgren & Olesen, 2005). Vastaavasti monet pohjoiset hyönteislajit ovat voimakkaasti riippuvaisia kasvien tarjoamien resurssien määrästä (Iler ym. 2013). Arktisten alueilla tapahtuvaa fenologista irtautumista on tutkittu selvästi eniten kasvien ja niitä pölyttävien hyönteisten yhteydessä.

Merkittävimmän kasvien pölytyksestä vastaavan hyönteisryhmän korkeilla leveysasteilla muodostavat kaksisiipiset, jotka ovat ravintokasvivaatimukseltaan generalisteja (Lundgren & Olesen, 2005). Koska kaksisiipiset eivät ole riippuvaisia tietyistä ravintokasvista, voidaan niiden ajatella olevan vastustuskykyisimpiä fenologiselle irtautumiselle (Høye & Forchhammer, 2008). Muutos yhden ravintokasvin saatavuudessa ei välttämättä vaikuta merkittävästi useita ravintokasveja käyttäviin kaksisiipisiin. Useiden perhosten puolestaan on havaittu olevan ravintokasviensa suhteen valikoivampia, ja täten niiden ja isäntäkasvilajien välinen vuorovaikutus on kenties alttiimpi ajallisille häiriöille (Olesen ym. 2008). Eroja on havaittu myös perhoslajien välillä niiden vasteessa ympäristön muutoksiin. Tämän vaihtelun ansiosta perhoset muodostavatkin hedelmällisen tutkimuskohteen fenologisen irtautumisen mekanismien paljastamiseksi lajitasolla (Iler ym. 2013).

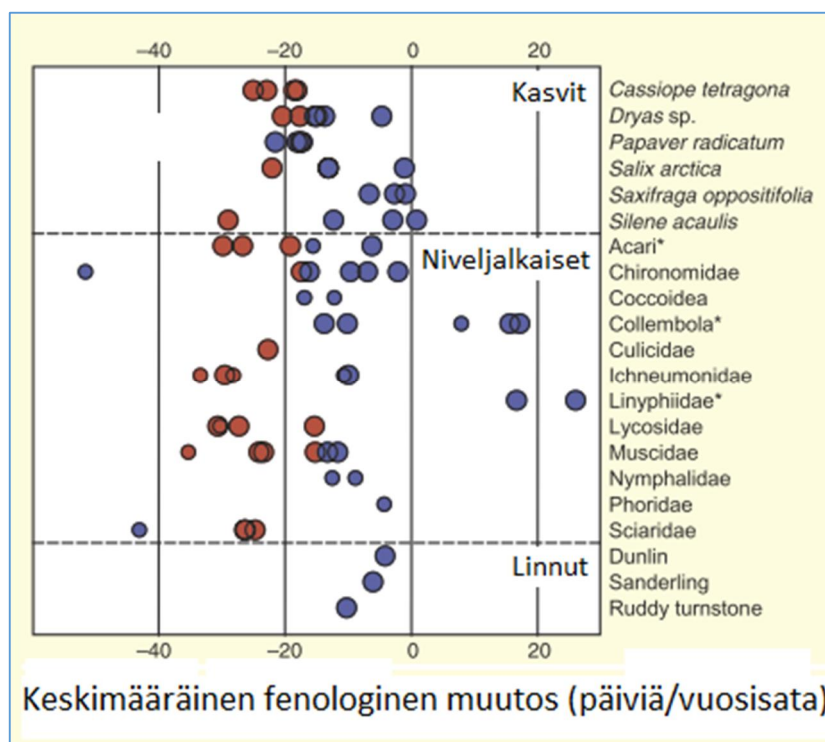
Esimerkkejä niin lumen sulamisajankohdan kuin lämpötilan lajikohtaisista vasteista perhosten fenologiaan tarjoaa Høye kollegoineen (2014). Tutkittaessa kahta koillisessa Grönlannissa yleisenä esiintyvää perhoslajia tundrahopeatäplää (*Boloria chariclea*, Schneider) ja lapinkeltaperhosta (*Colias hecla* Lefèbvre) havaittiin, että vaikka lumen sulamisajankohta oli merkittävin lajien lentoaikaan vaikuttava tekijä, heinäkuun keskilämpötilalla oli vaikutusta ainoastaan tundrahopeatäplän fenologiaan. Tutkimusalueella dokumentoitu merkittävä kesän keskilämpötilan nousu on siis osaltaan vaikuttanut lajeista myöhemmin lentävän tundrahopeatäplän fenologiaan. Tämä on vuorostaan johtanut siihen, että juuri tundrahopeatäplän lentoaika on aikaistunut lapinkeltaperhosta enemmän (Høye ym. 2013; Høye ym. 2014). Osittain samoja ravintokasveja käyttävien perhoslajien päällekkäinen esiintymisaika on siten ilmastonmuutoksen myötä lisääntynyt.

Kukkakärpästen ja niiden pölyttämien kasvien vuorovaikutuksessa on myös havaittu muutoksia (Iler ym. 2014). Kukkakärpästen aktiivinen kausi alkaa tavallisesti kukinnan ja alettua ja päättyy ennen

kukinnan loppumista (Iler ym. 2013). Yhdysvalloissa toteutetussa tutkimuksessa havaittiin, että ilmastolliset tekijät ovat aikaistaneet aikaisin kukkivia kasveja suhteellisesti enemmän, ja tätä kautta pidentäneet sekä kukinta-aikaa kokonaisuutena että useita eri ravintokasveja käyttävien kukkakärpästen lentoaikaa. Tilanne vastaa siis kuvassa 1 esitettyä kohtaa a. Koska kukkakärpäset ovat ravintokasviensa suhteen generalisteja, kukinnan aikaistuminen ei tässäkään tapauksessa näyttäisi vaikuttavan haitallisesti kasvien ja pölyttäjien päällekkäiseen esiintymisaikaan. Ilerin ym. (2013) tutkimuksessa ei kuitenkaan otettu kantaa siihen, miten aikaistuneiden kukkijoiden pölytysaktiivisuus on muuttunut.

Yksi toistuvasti tehty huomio on, että tiettyjen pölyttäjien vuotuiset populaatiokoot ovat suurempia sellaisina vuosina, kun niiden yhteinen esiintymisaika ravintokasviensa kanssa on pitkä. Tämä on havaittu niin edellä esiteltyjen hopeatäpälälajien (Høye ym. 2014) että sukaskärpäset ja surviaissääskien heimojen kohdalla (Høye ym. 2013). Suoraa syy-seuraussuhdetta kukintajakson ja pölyttäjäkantojen välillä ei toistaiseksi ole todettu, ja havainto kaipaisikin lisätutkimusta.

Yhteenvetona voidaan todeta, että sekä kasvien sekä niveljalkaisten aktiivisuutta merkittävimmin rytmittävä tekijä on lumen sulamisajankohta. Fenologinen irtautuminen muodostaa merkittävimmän uhan ravintokasvin suhteen valikoivien hyönteislajien suhteen. Lisäksi havaittu kukinta-ajan lyheneminen voi vaikuttaa joidenkin pölyttäjälajien runsauteen. On myös syytä huomata, että ympäristön muutokset voivat vaikuttaa eri lajeihin hyvin eri tavoin, eikä lajien vasteita voida ennustaa. Tämä on tärkeää ottaa huomioon, kun tarkastellaan esimerkiksi karkeilla heimotasolla tehtyjä havaintoja. Yksittäisten lajien erilaiset vasteet hukkuvat herkästi aineiston taustakohinaan (vrt esim. Wirta ym. 2015a), vaikka niiden ekologinen merkitys voikin mahdollisesti olla suuri. Kuvassa 2 on esitetty Grönlannissa havaittuja eri lajien fenologisia muutoksia. Kuvassa näkyy, kuinka eri tavoin samoilla alueella esiintyvät lajit voivat reagoida.



Kuva 2 | Eri eliölajien keskimääräinen fenologinen muutos Zackenbergin alueella Grönlannissa 1996-2005. Kuvassa havaintojaksoilla todetut muutokset kasvien kukkimisajankohdassa, niveljalkaisten keskimääräisessä kuoriutumisaikajankohdassa sekä lintujen pesinnän aloituksessa. 5 – 7 vuoden havaintojaksoon perustuvat aineistot (pienet pallot) ja 8 – 10 vuoden havaintojaksoon perustuvat aineistot (suuret pallot) ovat värjätty punaiseksi, jos ne ovat tilastollisesti merkitseviä, muussa tapauksessa sinisiä. \*=havaintoaineisto on todennäköisesti vinoutunut. (Mukailtu artikkelista Høye ym. 2007)

### 3.2.3. Petojen ja kasvinsyöjien väliset suhteet

Petojen ja kasvinsyöjien välisten suhteiden alttiudesta ilmastollisten tekijöiden aiheuttamille häiriöille on toistaiseksi niukasti tutkimustietoa. Tietyistä eliöryhmistä löytyy kuitenkin mielenkiintoisia esimerkkejä. Näitä ovat esimerkiksi kasvinsyöjähyönteiset ja niiden loisista, sekä arktisten pesimälintujen fenologian vaikutuksista poikastuottoon.

Kukkien siitepölyä ravintonaan käyttävien pölyttäjien tavoin hyönteistoukkia loisivilla pistiäisillä ravintoresurssia on saatavilla ainoastaan lyhyen aikaa. Tämä ravinnon ajallisesti lyhyt saatavuus sekä usein hyvin erikoistunut peto-saalis-suhde voi altistaa loispedot fenologiselle irtautumiselle (Høye & Forchhammer, 2008). Høye ja Forchhammer (2008) esittävät lisäksi, että loispetojen aktiivisuuskausi ajoittuisi verraten myöhään, jonka seurauksena niiden esiintymisen ajoittainen vaihtelu vuosien voi käydä suuremmaksi.

Oman erityistapauksensa tarjoavat säännöllisiä pohjois-etelä-suuntaisia muuttomatkoja tekevät lajit, kuten muuttolinnut sekä karibut (Post & Forchhammer, 2008). Pohjoisten alueiden nopeampi

lämpeneminen vaikuttaa lajin pesimisalueisiin voimakkaammin, kuin maltillisempi lämpeneminen talvehtimisalueilla. Vastaavasti kevät aikaistuu korkeilla leveysasteilla suhteellisesti matalia enemmän, jonka seurauksena eläimet eivät kykene arvioimaan oikein missä vaiheessa tulisi lähteä takaisin pesimisalueille (Jonzén ym. 2006).

Käytännön esimerkkejä tämän kaltaisesta ilmiöstä on saatu sepelhanhien muuttokäyttäytymistä tutkittaessa (Clausen & Clausen 2013). Lajin pohjoisilla pesimisalueilla kevät on edistynyt noin kaksi viikkoa 24 vuoden havaintojaksolla, kun vastaavasti merkittävää muutosta kevään edistymisessä etelämmillä talvehtimisalueilla ei ole. Sepelhanhien kevätmuutto ei ole aikaistunut, koska olot talvehtimisalueilla ovat pysyneet muuttumattomina. Tästä on seurannut se, että hanhet saapuvat pohjoisille pesimäalueilleen jäljessä optimaalisesta saapumisajastaan. (Clausen & Clausen 2013)

Lajien fenologisilla vasteilla on todettu olevan suora yhteys kannan kehitykseen (Møller ym. 2008). Vertailtaessa sadan Euroopassa pesivän lintulajin kannankehitystä viimeisen neljäkymmenen vuoden aikana havaittiin, että voimakkain vaikutus populaatioiden kehitykseen löytyy juuri lintujen fenologiasta. Lajit, jotka eivät ole aikaistaneet muutto- ja pesimisbiologiaansa, ovat taantuneet selvästi eniten verrattuna muihin tarkasteltuihin lajeihin (Møller ym. 2008). Muuttokäyttäytymistään aikaistaneet lajit ovat säilyttäneet samanaikaisuutensa pesimisalueiden ravintoresurssien maksimin kanssa. Fenologia selittää lajien kannankehitystä paremmin kuin esimerkiksi levinneisyysalue, pesimäbiotooppi tai talvehtimisalue. Tämä viittaa siihen, että fenologisella irtautumisella on todellakin laaja-alaiset vaikutukset lajien populaatioihin. (Møller ym. 2008)

### 3.3. Vaikutukset arktisten eliöyhteisöjen rakenteeseen

Fenologisen irtautumisen vaikutuksista arktisten eliöyhteisöjen rakenteeseen on toistaiseksi vielä niukasti tutkimustietoa. Tämä on osaltaan seurausta laadukkaiden havaintoaineistojen puutteesta. Toistaiseksi tutkimus on keskittynyt yleisten prosessien ja alttiuksien kartoittamiseen. Näitä yleisiä prosesseja ovat mm. lumen sulamisajankohdan vaikutus kasvien ja niveljalkaisten aktiivisuuteen. Yhdistämällä muista elinympäristöistä saatua tutkimustietoa fenologisen irtautumisesta tietoihimme arktisten yhteisöjen rakenteesta, voidaan joistakin yhteisötason seurauksista tehdä ennusteita.

Miller-Rushingin (2010) mukaan fenologinen irtautuminen aiheuttaa demografisia muutoksia todennäköisemmin silloin kun ekologisiin vuorovaikutuksiin pätee kaksi ehtoa:

a) Häiriintyneen vuorovaikutussuhteen tärkeys, eli kuinka riippuvaisia lajit ovat toisistaan. Riippuvuuden voidaan olettaa olevan suuri esimerkiksi silloin, kun peto käyttää ainoastaan yhtä

saaliseläintä. Tällöin muutokset pedon ja saaliin yhteisesiintymisessä heijastuvat etenkin pedon kantaan (Miller-Rushing, 2010).

b) Vuorovaikutuksen häiriintymisen todennäköisyys, eli kuinka todennäköisesti pienikin fenologinen muutos johtaa irtautumisen syntymiseen. Tämä todennäköisyys kasvaa esimerkiksi silloin, kun lajien päällekkäinen esiintymisaika on lyhyt.

Ekologinen vuorovaikutus on lajeille luonnollisesti sitä merkittävämpi mitä erikoistuneempia lajit ovat. Koillisessa Grönlannissa toteutetussa tutkimuksessa kartoitettiin arktisen ravintoverkon rakenne. Tutkimuksessa havaittiin, että yhteisön eri lajit ovat yhteydessä toisiinsa lukuisin linkein, eikä ravinnon suhteen erikoistuneita lajeja juuri löydetty (Wirta ym. 2014). Erikoistuneiden lajien pieni määrä viittaisi Miller-Rushingin löydösten mukaan siihen, etteivät arktiset yhteisöt olisi ainakaan korostetun alttiita fenologisen irtautumisen demografisille vaikutuksille. Jos yhden saalislajin saatavuus heikkenee, voi peto siirtyä saalistamaan toista lajia (Miller-Rushing ym. 2010). Ravinnon suhteen tiukempaa erikoistuneisuutta tavattiin ainoastaan perhostoukkia loisivilla pistiäis- sekä kärpäslajeilla (Wirta ym. 2015b). Näiden lajien populaatioiden voidaan ajatella olevan herkempiä ekologisten vuorovaikutusten häiriintymiselle.

Arktiset pölyttäjyhteisöissä niin ikään erikoistuminen on vähäistä (Høye & Forchhammer, 2008), joka samaan tapaan voi suojata lajeja fenologisen irtautumisen vaikutuksilta (Miller-Rushing ym. 2010). Olesen (2008) myös huomauttaa, että pölyttäjien esiintymisaika on jaksottunut koko kukintajaksoille. Vaikka pölyttäjyhteisö muuttuu kesän edetessä, lajien esiintymisajoissa on voimakasta päällekkäisyyttä. Tämä havainto viittaisi puolestaan siihen, ettei myöskään pölyttäjyhteisöissä ekologisten vuorovaikutusten häiriintyminen ole korostetun todennäköistä. Porrastetun esiintymisen (Olesen 2008) – yhdistettynä vähäiseen erikoistumiseen (Wirta ym. 2015b; Høye & Forchhammer, 2008) – voidaan nähdä osaltaan suojaavan arktisia yhteisöjä fenologisen irtautumisen vaikutuksilta (Miller-Rushing ym. 2010).

## 4. Tarvittava lisätutkimus

Vaikka fenologinen irtautuminen on useissa tutkimuksissa todettu ilmiö, löytyy tiedoistamme edelleen merkittäviä aukkoja. Aikaisempi kirjallisuus on ensisijaisesti tunnistanut ja kuvaillut yksittäisiä tapauksia, joissa lajien välinen vuorovaikutus on häiriintynyt ajallisten tekijöiden vaikutuksesta. Nämä tiedot tarjoavat arvokkaan lähtökohdan (ks. esim Durant, 2007), mutta seuraavaksi löydöksiä olisi hyvä soveltaa laajempaan kontekstiin. Esimerkiksi kuinka arktisten kasvien lyhentynyt kukintajakso (Høye 2013) vaikuttaa pölyttäjäkantojen runsauteen.

Eritellessämme fenologista irtautumista käsittelevien tutkimusten kirjoa, voimme havaita kahden, osin vastakkaisen lähestymistavan hallitsevan tutkimusperinnettä: Yhtäältä aihetta on lähestytty laajasti yhteisön tasolta, kuten Thackery ym. (2014) sekä Ovaskainen ym. (2013). Näissä tutkimuksissa päähuomio on kohdistettu yhteisön lävistävien fenologisten muutosten suuriin linjoihin. Yhteisötasolla havaituista kehityssuunnista on johdettu oletuksia mahdollisesta fenologisesta irtautumisesta, mutta varsinaista näyttöä irtautumisesta ei useinkaan saada. Toisaalta aihetta on lähestytty yksittäisten lajien kohdalla tehdyistä havainnoista, kuten Post & Forchammer (2008) ja Høye (2014). Näistä yksittäisistä havainnoista on puolestaan johdettu oletuksia koko yhteisön tasolla mahdollisesti tapahtuvasta fenologisesta irtautumisesta. Ensiksi mainitussa lähestymistavassa edetään ikään kuin yleiseltä tasolta yksityiseen, kun vastaavasti toiseksi mainitussa tavassa suunta on päinvastainen. Kummatkin tutkimustavat valottavat aihetta eri suunnista. Keskeisimpiä tulevaisuuden haasteita onkin näiden kahden tutkimustradition yhdistäminen. Tätä kautta voimme selvittää tehokkaammin, miten fenologisen irtautuminen heijastuu lajien populaatioihin ja edelleen yhteisöjen rakenteeseen ja toimintaan.

Aiemmissä tutkimuksissa on todettu lajien vastaavan hyvin vaihtelevalla tavalla kevään edistymiseen, mutta selkeitä säännönmukaisuuksia siinä, miten erityyppiset lajit muutoksiin vastaavat ei ole vielä kuvattu. Tämä puolestaan hankaloittaa yhteisötason haavoittuvuuden ennakoimista. Tulevaisuudessa tuleekin tutkia, mitkä tekijät altistavat yhteisöjä fenologiselle irtautumiselle, sekä mitkä tekijät voivat toimia mahdollisina suojaavina mekanismeina.

Kaiken kaikkiaan fenologisen irtautumisen tutkiminen on haastavaa ja työlästä (Høye 2013, Rafferty ym. 2013). Osin nämä vaikeudet nousevat siitä, että muutosten havainnointi vaatii taustalleen toisaalta pitkiä, systemaattisesti kerättyjä havaintosarjoja useilta trofiatasoilta. Aineistojen niukkuus on varmasti yksi osatekijä, joka on johtanut vastakkaisten tutkimusperinteiden syntyyn. Pitkäaikaisissa aikasarjoissa piileekin avain monenlaisten ympäristönmuutosten havaitsemiseen (Magurran ym. 2010; Magnuson 1990).



## 5. Kirjallisuus

- Berger, D., Walters, R., & Gotthard, K. (2008). What limits insect fecundity? Body size-and temperature-dependent egg maturation and oviposition in a butterfly. *Functional Ecology*, 22(3), 523-529.
- Clausen, K. K., & Clausen, P. (2013). Earlier Arctic springs cause phenological mismatch in long-distance migrants. *Oecologia*, 173(3), 1101-1112.
- Crimmins, T. M., Crimmins, M. A., & David Bertelsen, C. (2010). Complex responses to climate drivers in onset of spring flowering across a semi-arid elevation gradient. *Journal of Ecology*, 98(5), 1042-1051.
- Diamond, S. E., Frame, A. M., Martin, R. A., & Buckley, L. B. (2011). Species' traits predict phenological responses to climate change in butterflies. *Ecology*, 92(5), 1005-1012.
- Durant, J. M., Hjermmann, D. Ø., Ottersen, G., & Stenseth, N. C. (2007). Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research (CR)*, 33(3), 271-283.
- Forrest, J., & Miller-Rushing, A. J. (2010). Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1555), 3101-3112.
- Hodkinson, I. D. (ed.) (2013) *Arctic Biodiversity Assessment. Chapter 7: Terrestrial and Freshwater Invertebrates*. ISBN 978-9935-431-22-6
- Hodkinson, I. D. (1992). Global insect diversity revisited. *Journal of Tropical Ecology*, 8(04), 505-508.
- Høye, T. T., & Forchhammer, M. C. (2008). Phenology of high-arctic arthropods: effects of climate on spatial, seasonal, and inter-annual variation. *Advances in Ecological Research*, 40, 299-324.
- Høye, T. T., Eskildsen, A., Hansen, R. R., Bowden, J. J., Schmidt, N. M., & Kissling, W. D. (2014). Phenology of high-arctic butterflies and their floral resources: Species-specific responses to climate change. *Current Zoology*, 60(2), 243-251.
- 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(8), 759-763.
- Høye, T. T., Post, E., Møltofte, H., Schmidt, N. M., & Forchhammer, M. C. (2007). Rapid advancement of spring in the High Arctic. *Current Biology*, 17(12), 449-451.
- Iler, A. M., Inouye, D. W., Høye, T. T., Miller-Rushing, A. J., Burkle, L. A., & Johnston, E. B. (2013). Maintenance of temporal synchrony between syrphid flies and floral resources despite differential phenological responses to climate. *Global Change Biology*, 19(8), 2348-2359.
- Jonzén, N., Lindén, A., Ergon, T., Knudsen, E., Vik, J. O., Rubolini, D., & Stenvander, M. (2006). Rapid advance of spring arrival dates in long-distance migratory birds. *Science*, 312(5782), 1959-1961.
- Logan, J. D., Wolessensky, W., & Joern, A. (2006). Temperature-dependent phenology and predation in arthropod systems. *Ecological Modelling*, 196(3), 471-482.
- Lundgren, R., & Olesen, J. M. (2005). The dense and highly connected world of Greenland plants and their pollinators. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 37(4), 514-520
- Magnuson, J. J. (1990). Long-term ecological research and the invisible present. *BioScience*, 40(7), 495-501.

- Magurran, A. E., Baillie, S. R., Buckland, S. T., Dick, J. M., Elston, D. A., Scott, E. M., & Watt, A. D. (2010). Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(10), 574-582.
- 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 B: Biological Sciences*, 365(1555), 3177-3186.
- Mortensen, L. O., Jeppesen, E., Schmidt, N. M., Christoffersen, K. S., Tamstorf, M. P., & Forchhammer, M. C. (2014). Temporal trends and variability in a high-arctic ecosystem in Greenland: multidimensional analyses of limnic and terrestrial ecosystems. *Polar Biology*, 37(8), 1073-1082.
- Møller, A. P., Rubolini, D., & Lehikoinen, E. (2008). Populations of migratory bird species that did not show a phenological response to climate change are declining. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(42), 16195-16200.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Elberling, H., & Jordano, P. (2008). Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*, 89(6), 1573-1582.
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37, 637-669.
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421(6918), 37-42.
- Post, E., Forchhammer, M. C., Bret-Harte, M. S., Callaghan, T. V., Christensen, T. R., Elberling, B., & Aastrup, P. (2009). Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change. *Science*, 325(5946), 1355-1358.
- Qin, D., Plattner, G. K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., & Midgley, P. M. (2014). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis* (p. 1535). T. Stocker (Ed.). Cambridge, UK, and New York: Cambridge University Press.
- Rafferty, N. E., CaraDonna, P. J., Burkle, L. A., Iler, A. M., & Bronstein, J. L. (2013). Phenological overlap of interacting species in a changing climate: an assessment of available approaches. *Ecology and Evolution*, 3(9), 3183-3193.
- Sandin, L., Schmidt-Kloiber, A., Svenning, J. C., Jeppesen, E., & Friberg, N. (2014). A trait-based approach to assess climate change sensitivity of freshwater invertebrates across Swedish ecoregions. *Current Zoology*, 60(2), 221-232.
- Thackeray, S. J., Sparks, T. H., Frederiksen, M., Burthe, S., Bacon, P. J., Bell, J. R., & Wanless, S. (2010). Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology*, 16(12), 3304-3313.
- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T. J., & Bairlein, F. (2002). Ecological Responses to Recent Climate Change. *Nature*, 416(6879), 389-395.
- Wheeler, H. C., Høye, T. T., Schmidt, N. M., Svenning, J. C., & Forchhammer, M. C. (2015). Phenological mismatch with abiotic conditions-implications for flowering in Arctic plants. *Ecology*, 96(3), 775-787.
- Wirta, H., Várkonyi, G., Rasmussen, C., Kaartinen, R., Schmidt, N. M., Hebert, P. D. N., & Gjelstrup, P. (2015a). Establishing a community-wide DNA barcode library as a new tool for arctic research. *Molecular Ecology Resources*, DOI: 10.1111/1755-0998.12489
- Wirta, H. K., Vesterinen, E. J., Hambäck, P. A., Weingartner, E., Rasmussen, C., Reneerkens, J., & Roslin, T. (2015b). Exposing the structure of an Arctic food web. *Ecology and Evolution*, 5(17), 3842-3856.