

# **Kukkakasvien fenologia ja kukkaominaisuudet korkeusgradientilla**

Ekologian ja evoluutiobiologian  
pro gradu -tutkielma

Laatija:  
Elina Ruohonen

22.1.2024  
Turku

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

Pro gradu -tutkielma

**Oppiaine:** Ekologia ja evoluutiobiologia

**Tekijä:** Elina Ruohonen

**Otsikko:** Kukkakasvien fenologia ja kukkaominaisuudet korkeusgradientilla

**Ohjaaja:** Satu Ramula, Mikko Tiusanen

**Sivumäärä:** 40 sivua + liitteet 3 sivua

**Päivämäärä:** 22.1.2024

Kukkakasvit ja niiden pölyttäjät ovat merkittävä osa luonnon monimuotoisuutta ja niiden vuorovaikutussuhteilla on tärkeä rooli maaekosysteemeissä. Hyönteispölytys ylläpitää ja edistää kukkakasvien geneettistä monimuotoisuutta, mikä on erittäin tärkeää etenkin vaihtelevissa ympäristöissä, kuten vuoristoissa, kasvaville lajeille. Koska ristipölytyksellä on suuri merkitys vuoristolajeille, käytetään pölyttäjien houkutteluun merkittävä määrä resursseista. Houkuttelu tapahtuu kukkien ominaisuuksien, kuten kukan koon ja muodon, avulla, joiden perusteella pölyttäjät valitsevat missä kukissa vieraila. Suuri kukka mainostaa pölyttäjälle, että kasvilla on resursseja tuottaa kukan lisäksi myös paljon mettä vierailun palkkioksi, joten siellä käyminen on kannattavaa. Kukan muoto taas vaikuttaa pitkälti siihen, mille pölyttäjille kukan palkkiot ovat saatavilla, sillä esimerkiksi syvällä sijaitsevaa meteen ei lyhyellä imukärsällä tai kielellä yllä. Ympäristöolosuhteet vaikuttavat sekä pölyttäjien että kukkakasvien levinneisyyteen vuoristoissa, ja etenkin lämpötilan lasku ja kasvukauden lyheneminen korkeammalle liikuttaessa vaikuttavat eri lajien selviytymiseen. Lisäksi kasvukauden lyhyiden takia kukinnan ja pölyttäjien aktiivisuuden on oltava synkroniassa, mutta ilmastonmuutos muuttaa lajien vuodenaikaisuutta, eli fenologiaa, mikä voi johtaa muutoksiin näissä mutualistisissa vuorovaikutussuhteissa. Vuoristoympäristöt sopivat luonnollisen lämpötilagradienttinsa ansiosta muuttuvan ilmaston aiheuttamien muutosten tutkimiseen, kuten tässä tutkimuksessa kasvi-pölyttäjäyhteisöjen sekä kukkaominaisuuksien muutosten tarkasteluun korkeusgradientilla pitkin kasvukautta.

Tutkimus suoritettiin Sveitsissä Calanda-vuorella 2022, missä kukkaominaisuuksia, kukkakasvilajistoa ja pölyttäjäheimoja havainnointiin 22 koealalla viidellä eri tutkimusniityllä läpi tutkimuskauden. Tutkin miten kukkakasvien lajirunsaus ja lukumäärä, sekä pölyttäjäjakauma vaihtelivat eri korkeuksissa ja ajankohtina. Katsoin myös, muuttuiko kukkien koko ja muoto näillä samoilla gradienteilla.

Kuten oletin, pölyttäjien yhteisö muuttui kaksisiipisvoittoiseksi korkeammalle Calanda-vuorella siirryttäessä, samalla kukkien lajimäärä laski. Kukkien lukumäärä laski kasvukauden edetessä, mutta ei korkeuden mukana. Havaitsin, että kukat olivat suurempia ylempillä alueilla, minkä lisäksi niiden koko laski loppukautta kohden ylöspäin siirryttäessä. Kukkien koko kasvoi myös samanaikaisesti kukkivien kasvilajien lukumäärän mukana, eli kukan koko saattaa vastata voimistuneeseen kilpailuun kilpailevien lajien määrän kasvaessa. Kukkien muotoluokkien jakauma heijasti pölyttäjäjakauman muutosta kaksisiipisvoittoiseksi, sillä avoimpien säteittäisyyssymmetristen kaksisiipisille saavutettavien kukkien osuus kasvoi korkeammilla koealoilla. Tulokset näyttivät kuinka merkittäviä kasvi-pölyttäjävuo-rovaikutussuhteet ovat ja kuinka tärkeitä nämä osapuolet ovat toisilleen. Kukkakasvien ja pölyttäjien runsaudet olivat suurimmillaan samoilla korkeuksilla sekä ajankohtana, minkä lisäksi pölyttäjäheimojen ja kukkapiirteiden välillä oli nähtävissä yhteyksiä. Esimerkiksi juuri kaksisiipisten ja avoimpien kukkien runsastuminen ylempänä ja yleisyys samoilla aloilla toi esiin näiden osapuolten dynaamisen vuorovaikutuksen.

**Avainsanat:** hyönteispölytys, kukkaominaisuus, vuoristoe kosysteemi, fenologia, kasvi-pölyttäjä vuorovaikutussuhde, ilmastonmuutos

# Sisällysluettelo

<b>1</b>	<b>Johdanto</b>	<b>5</b>
1.1	Kukkakasvien ja pölyttäjien merkitys luonnon monimuotoisuudelle	5
1.2	Kukkakasvien lisääntyminen	6
1.2.1	Hyönteispölytys	6
1.2.2	Kukkaominaisuudet: Kukan muoto	7
1.2.3	Kukkaominaisuudet: Kukan koko	9
1.3	Kasvi-pölyttäjävuorovaikutukset vuoristossa	10
1.4	Fenologia	12
1.5	Tutkimuskysymykset ja hypoteesit	13
<b>2</b>	<b>Aineisto ja menetelmät</b>	<b>14</b>
2.1	Tutkimusalue ja koealat	14
2.2	Kukkaominaisuuksien määrittäminen	16
2.3	Kukinnan ja pölyttäjien vuodenaikaisuus	18
2.4	Tilastolliset menetelmät	18
2.4.1	Kukkakasvien ominaisuudet ja yhteys muuhun kukkakasvilajistoon	18
2.4.2	Pölyttäjäyhteisön muutokset korkeusgradientilla	19
2.4.3	Mallien oletukset	20
<b>3</b>	<b>Tulokset</b>	<b>20</b>
3.1	Kukkakasvien lajirunsaus ja yksilömäärä laskee ylhäällä	20
3.2	Korkealla säteittäissymmetriset kukat yleistyvät ja kukan koko pienenee	22
3.3	Kilpailevan kasvilajiston monimuotoisuus kasvattaa kukkien kokoa	23
3.4	Pölyttäjälajisto muuttuu kaksisiipisvoittoiseksi ylemmäs siirryttäessä	25
<b>4</b>	<b>Tulosten tarkastelu</b>	<b>27</b>
4.1	Yhteenveto	27
4.2	Korkeusgradientin ja vuodenajan vaikutus kukkivaan lajistoon	27
4.3	Korkeusgradientin ja vuodenajan vaikutus kukkaominaisuuksiin	28
4.4	Muiden kukkivien kasvien läsnäolo vaikutus kukkaominaisuuksiin	29
4.5	Korkeuden vaikutus pölyttäjälajistoon	30
4.6	Ilmastonmuutoksen vaikutukset kasvi-pölyttäjäyhteisöihin	31

<b>4.7 Johtopäätökset</b>	<b>33</b>
<b>5 Kiitokset</b>	<b>34</b>
<b>Lähteet</b>	<b>35</b>
<b>Liitteet</b>	<b>41</b>
<b>Liite 1. Koealojen tiedot</b>	<b>41</b>
<b>Liite 2. Koealoilta löytyneiden kukkakasvien lajilista</b>	<b>42</b>

# 1 Johdanto

## 1.1 Kukkakasvien ja pölyttäjien merkitys luonnon monimuotoisuudelle

Kukkakasvien monimuotoisuus toimii pohjana maaekosysteemeille ja niiden toiminnalle, sillä ne toimivat perustana lähes kaikille ravintoketjuille (Díaz ym. 2016; Willmer 2011). Kukkakasvien vuorovaikutussuhteet etenkin pölyttäjien kanssa ovat ekologisesti erittäin tärkeitä, sillä niillä on keskeinen rooli luonnon monimuotoisuuden ylläpidossa ja tuotetut pölytyspalvelut ovat merkittäviä niin maatalouden tuottavuudelle kuin luonnon hyvinvoinnille (Ollerton ym., 2011; Wardhaugh ym., 2015; Willmer 2011). Ollerton ym. (2011) tutkimuksen mukaan 87,5 % kukkivista kasveista on eläinpölytteisiä ja ensisijaisesti juuri hyönteispölytteisiä. Hyönteiset myös muodostavat suurimman osan tunnetusta lajimonimuotoisuudesta, minkä lisäksi 30 % niistä on kukkavierailijoita (Wardhaugh, 2015).

Siinä missä pölyttäjät auttavat kukkakasveja lisääntymään, kasvit tarjoavat pölyttäjille ravintoa meden tai siitepölyn muodossa. Molemmat osapuolet hyötyvät tästä suhteesta, vaikka niillä onkin eturistiriita saatavien hyötyjen ja uhrattavien resurssien välillä. Muuttuvat ympäristöolosuhteet, erityisesti ilmastonmuutos, uhkaavat kuitenkin näitä eliöyhteisöjä sekä niiden mutualistisia vuorovaikutussuhteita (Gérard ym, 2020; Willmer 2011). Vaikka näistä vuorovaikutussuhteista suuri osa onkin generalistisia, eivätkä lajit ole ehdottoman riippuvaisia toisistaan, voivat uudet olosuhteet johtaa ajallisiin tai alueellisiin yhteensopimattomuuksiin ja tuloksettomaan pölytykseen (Kearns ym., 1998). Muuttuvan ympäristön vaikutuksista kukkakasvien ominaisuuksiin ja niiden ja pölyttäjien yhteisöihin tiedetään yhä vain vähän. Näiden tutkiminen ja ymmärtäminen muuttuvassa maailmassa onkin erityisen tärkeää, sillä muutosten seuraukset voivat olla kauaskantoisia.

Koska vuoristossa ympäristöolot vaihtelevat huomattavasti pienellä maantieteellisellä alueella, sopivat ne hyvin muuttuvan ympäristön vaikutusten tutkimiseen. Paikallinen ilmasto viilenee ylöspäin mentäessä, ja tätä lämpötilagradienttia voi käyttää ilmaston lämpenemisen vaikutusten tutkimiseen (Körner, 2007). Tämän lisäksi ilmastonmuutoksen seuraukset ovat jo nähtävissä, ja tulevat tulevaisuudessa näkymään keskimääräistä vahvempina vuoristoekosysteemeissä (Seddon ym., 2016; Inouye, 2020). Tilanne tulee olemaan erityisen haastava erikoistuneille lajeille, joiden elinympäristöt kutistuvat ympäristön muuttuessa ja kilpailun kasvaessa (Inouye, 2020). Nämä piirteet tekevät vuoristoekosysteemeistä loistavia myös kasvi-pölyttäjävuurovaikutusten, sekä kukkien ominaisuuksien ja yhteisöjen muutosten tarkkailuun. Vuoristoekosysteemien ja niiden lajistojen ominaisuuksien tunteminen auttaa

ymmärtämään myös millaisia muutoksia ilmastonmuutos tuo tullessaan, mikä helpottaa myös niiden suojelua ja ennallistamista.

## 1.2 Kukkakasvien lisääntyminen

### 1.2.1 Hyönteispölytys

Kukkien ominaisuudet kertovat kasvien resurssien käytöstä, kuten paljonko lisääntymiseen kannattaa panostaa missäkin olosuhteissa. Kukan rooli on merkittävä kasvien lisääntymisessä, kasvilajien välisessä kilpailussa pölyttäjästä sekä kasvilajin yleisessä menestyksessä. Eri kukkaominaisuuksilla kasvilaji voi panostaa esimerkiksi ristipölytyksen lisäämiseen välttämällä sisäsiittoisuutta ja vaikuttaa näin geneettiseen koostumukseensa sekä tulevien sukupolvien menestykseen (Willmer, 2011). Käytännössä kaikki kasvit tarvitsevat liikkuvan vektorin viemään siitepölyä lajin kukasta toiseen ja suurin osa näistä onkin hyönteispölyttäjiä (Ollerton ym., 2011; Willmer, 2011). Yksi merkittävimmistä pölyttäjälahkoista on pistiäiset (*Hymenoptera*), joista etenkin mehiläiset ovat maailmanlaajuisesti tärkeimpiä pölyttäjiä (Potts ym., 2010). Toinen merkittävä pölyttäjälahko on kaksisiipiset (*Diptera*), jonka useat lajit ovat generalisteja pölyttävierailujensa suhteen (Kearns 2001; Wardhaugh, 2015). Kovakuoriaisten (*Coleoptera*) ja perhosten (*Lepidoptera*) osuudet pölyttäjinä vaihtelevat alueittain, mutta molemmat lahkot ovat paikoittain erittäin tärkeitä pölyttäjiä (Wardhaugh, 2015).

Ristipölytys vektorin, kuten hyönteisen, välittämänä on monelle kasville itsepölytystä suotavampi lisääntymiskeino lajin geneettisen monimuotoisuuden ylläpitämiseksi (Fabbro & Körner, 2004). Geneettinen monimuotoisuus auttaa lajeja selviämään alati muuttuvassa ympäristössä, minkä takia kukintaan ja ristipölytyksen tavoitteluun kannattaa sijoittaa resursseja (Goodwillie ym., 2010). Ristipölytyksen mahdollistama geneettinen monimuotoisuus on vuoristolajeille erityisen tärkeää, sillä se ylläpitää mahdollisuuksia adaptaatioihin ja plastisuuteen, mitkä voivat auttaa selviämään vaihtelevassa ja ankarassa vuoristoympäristössä (Fabbro & Körner, 2004; Goodwillie ym., 2010; Willi ym., 2006). Tämän takia vuoristolajit käyttävät verrattain suuren osan resursseistaan pölyttäjien houkutteluun, eli kukintaan. Korkeammalle siirryttäessä kukan osuus kasvin maan päällisestä biomassasta kasvaa, kun lehtiin ja varteen allokoidaan suhteessa vähemmän resursseja, jotta kukan kokoa pystytään ylläpitämään (Fabbro & Körner, 2004). Lyhyemmän varren pääasialliseksi tehtäväksi tulee samalla kukan tukeminen, eikä lehtien levittäminen yhteyttämistä varten (Fabbro & Körner, 2004).

Kun kukkakasvi on houkuttellut pölyttäjiä luokseen kukkiensa avulla, mesi ja siitepöly toimivat palkkiona kukassa vierailevalle pölyttäjälle (Willmer, 2011). Kasvin kannalta menestyksekkäs pölyttäjä tuo kasviin siitepölyä aiemmin vierailusta saman lajin kukista samalla, kun se poimii mukaansa uutta siitepölyä eteenpäin vietäväksi. Kukkakasvin palkkion on siis oltava riittävän hyvä, että pölyttäjä käy saman lajin kukissa uudestaan, mutta tarpeeksi pieni, ettei palkkioiden valmistaminen käy liian kalliiksi ja että pölyttäjän on yhä käytävä useammassa kukassa kerätäkseen riittävästi ravintoa. Kasvi voi kukan piirteillä, kuten värityksellä, muodolla ja koolla vaikuttaa siihen, millaisia pölyttäjiä se pyrkii houkuttelemaan luokseen (Maad ym., 2013). Pölytys tehostuu pölyttäjän oppiessa tunnistamaan tietyn hyvin palkitsevan lajin kukat, muistamaan näiden kukkien piirteet sekä palkkioiden sijainnit ja vierailemaan vain tämän yhden lajin kukissa (Willmer, 2011). Erilaisilla viesteillä, kuten kukan värityksellä tai tuoksulla, kasvi kykenee saamaan pölyttäjät välttämään esimerkiksi jo pölytettyjä kukkia (Willmer, 2011). Kukan ominaisuudet ovat näin yhteydessä niissä vierailevaan lajistoon ja vuorovaikutukset pölyttäjien kanssa voivatkin olla avainasemassa kasviyhteisön muodostumisessa (Fabbro & Körner, 2004). Osittain juuri kukkien ominaisuuksien erojen ja samankaltaisuuksien kautta määrittyy esimerkiksi kilpailu pölyttäjistä. Nämä kasvilajien väliset epäsuorat vuorovaikutukset muovaavat kasviyhteisöjä, lajien piirteitä sekä geneettistä monimuotoisuutta (Gavini, 2019). Pölyttäjakilpailun kukkiin kohdistaman valintapaineen on jo pitkään tiedetty muovaavan kukkien ominaisuuksia (Goodwillie ym., 2010). Luonnonvalinta voi suunnata kukan piirteitä pölyttäjien mieltymysten mukaisiksi eli kohti sitä, mikä teoriassa tuottaisi kasville mahdollisimman suuren lisääntymispotentiaalin ja kelpoisuuden. Niin itsekseen kuin yhdessä ympäristötekijöiden kanssa tämä voi johtaa erilaisiin adaptaatioihin kukkakasvien piirteissä.

### 1.2.2 Kukkaominaisuudet: Kukan muoto

Joitain yleistyksiä ja oletuksia voidaan tehdä siitä, mitkä kukkaominaisuudet ovat houkuttelevia millekin pölyttäjille. Pölyttäjäsysteemiteorian mukaan väritään ja muodoltaan samalaiset kukat houkuttelevat samoja pölyttäjiä (Arnold ym., 2009; Fægri & van der Pijl, 1979; Sponsler ym., 2022). Luonnossa pölyttäjien suosimat kukat eivät kuitenkaan aina vastaa näitä oletuksia, sillä synnynnäiseen suosimiseen lisäksi pölyttäjien kukkavalintoihin vaikuttavat myös niin muu pölyttäjälajisto, kilpailu resursseista kuin lajin havaintokyky (Reverte´ ym., 2016). Näiden lisäksi kukan tarjoamien resurssien, kuten meden ja siitepölyn, määrä ja laatu voivat olla jopa merkittävin pölyttäjävierailuja määrittävä tekijä (Arnold ym., 2009). Mikäli resurssien

saatavuus on joissain kukissa parempi, voi pölyttäjä oppia yhdistämään tämän kukan piirteet resurssien parempaan laatuun tai määrään ja alkaa suosia tätä vierailuissaan.

Kukat voidaan jakaa eri kategorioihin niiden symmetrian mukaan: epäsymmetrisellä kukalla ei ole lainkaan symmetriatasoja, vastakohtaisella niitä on yksi ja säteittäissymmetrisellä useita (Spencer & Kim, 2018). Koppisiemenisissä kasveissa kukkien symmetria on kehittynyt säteittäisestä vastakohtaiseen erikseen monessa eri taksonomisessa ryhmässä (Nikkeshi ym., 2015; Sargent, 2004). Tämä kehitys on merkittävä myös pölyttäjien erikoistumiselle ja evoluutiolle, sillä kukan morfologia vaikuttaa vahvasti sen vuorovaikutuksiin pölyttäjien kanssa. Tämä johtuu siitä, että kukan ja pölyttäjän on oltava muodoltaan ja kooltaan yhteensopivat, jotta vierailu on molemmille osapuolille menestyksellinen. Vuorovaikutuksen osapuolten morfologioilla on siis suuri merkitys siinä, kuinka saavutettavia kukan resurssit ovat ja onko pölyttäminen fyysisesti mahdollista.

Kukkien muotoluokittelu voidaan tehdä myös jaotteleamalla kukat eri muototyyppeihin. Esimerkiksi Sponsler ym. (2022) jaottelivat kukkalajit muodon mukaan kymmeneen eri kategoriaan (ks. kuva 2), joiden avulla tarkasteltiin mm. kukan muototyyppien ja pölyttäjien yhteyksiä. Tutkimuksessa havaittiin, että oletusten mukaisesti sekä pölyttäjän että kukan morfologioilla on suuri rooli pölyttäjien kukkavalinnoissa, sillä pölyttäjien mieltymykset eri kukkien välillä selittyivät pitkälti kimalaisten kielen pituudella. Koska kielen tai imukärsän pituudella on niin merkittävä rooli esimerkiksi meden saavuttamisessa, vierailevat lyhyemmän imukärsän omaavat kaksisiipiset useammin avoimemmissa muototyypeissä, kuten levymäisissä, kulhomaisissa ja suppilo-kellomaisissa kukissa (ks. kuva 2, Olesen ym., 2007; Sponsler ym., 2022).

Avoimempien kukkien oletetaan houkuttelevan suljetumpia kukkia enemmän generalistivierailijoita (Olesen ym., 2007). Generalisaation tasoon on havaittu kuitenkin vaikuttavan myös palkkioiden saavutettavuus, pölyttäjän ekologia ja pölyttäjälajiston koostumus (Olesen ym., 2007). Yleisenä oletuksena vaikuttaa kuitenkin olevan, että avoimemmissa kukissa vierailee useampi laji, kun taas suljetummissa, vastakohtaisissa kukissa käy pölyttäjiä vain tietyistä toiminnallisista ryhmistä (Nikkeshi ym., 2015). Tätä tukee myös ajatus pölyttäjien erikoistumisesta reaktiona kukkien vastakohtaisuuden kehitykselle koppisiemenisissä lajeissa (Fenster ym., 2004; Nikkeshi ym., 2015). Pölyttäjäyhteisön monimuotoisuuden ja kukkien morfologian monimuotoisuuden on havaittu olevan yhteydessä toisiinsa, ja kukkivan lajiston monimuotoisuus voikin lisätä pölyttäjien erikoistumista ja niiden lajiston erilaistumista (Olesen ym., 2007). Sekä kukkien että pölyttäjien morfologian ja



ekologian pohjalta voidaan siis tehdä joitain oletuksia siitä, mitä lajeja voidaan havaita yhdessä vuorovaikuttamassa toistensa kanssa, mutta yhtälö on monimutkainen ja luonnossa vaihteleva.

### 1.2.3 Kukkaominaisuudet: Kukan koko

Muiden kukan piirteiden ohessa myös kukan koolla on merkittävä rooli kasvin lisääntymisessä ja pölyttäjien houkuttelussa (Goodwillie ym., 2010; Krizek & Anderson, 2013). Useiden pölyttäjälajien on huomattu suosivan suurempia kukkia, sillä kukan koon voidaan odottaa olevan suoraan verrannollinen sen tarjoamien palkkioiden määrään, kuten meteen ja siitepölyyn (Totland, 2004). Tämä voi pohjautua rehelliseen signaalointiin (engl. *honest signaling*), jossa annettava signaali vastaa kukan todellisia ominaisuuksia (Petak, 2019). Tässä tapauksessa suuri kukka viestii siitä löytyvän enemmän mettä ja siitepölyä, joten pölyttäjän on kannattavampaa vieraillla siinä. Paremmen palkkion takia pölyttäjälle syntyy käyttäytymismalli suosia tiettyä signaalia, esimerkiksi isoa kukkaa. Kukkakasvi voi hyödyntää tätä esimerkiksi kasvattamalla yksittäisen ison kukan tai kukinnon, joka koostuu useista pienistä kukista, jotka yhdessä muodostavat suuren ja näyttävän kokonaisuuden.

Kuten muihin kukkaominaisuuksiin, myös kukan kokoon vaikuttavat useat abioottiset ja bioottiset tekijät. Kasviyhteisön muun lajiston kilpailun ja pölyttäjien kukkiin kohdistaman valinnan lisäksi esimerkiksi lämpötila, resurssien saatavuus ja kuivuus voivat selittää kukkien mahdollisia kokoeroja eri korkeuksilla vuorenrinteillä (Kuriya ym., 2015; Krizek & Anderson, 2013; Nagano ym., 2014; Maad ym., 2003; Malo & Baonza, 2002). Valintapaineet pölyttäjien ja muiden saatavilla olevien resurssien suhteen voivat myös muuttua vahvuudeltaan tai olla täysin päinvastaiset ympäristöltään erilaisten alueiden välillä (Kuriya ym., 2015; Totland, 2004). Kukan koon vaihtelusta korkeusgradientilla on eriäviä tuloksia, mutta monen kasvilajin kohdalla koko vaikuttaa kasvavan tiettyyn korkeuteen asti, minkä jälkeen se alkaa laskea (Malo & Baonza, 2002). Tämä selittyy pitkälti juuri pölyttäjien aiheuttaman valinnan ja ympäristön asettamien rajoitteiden allokaatiokustannuksina.

Korkeudella ei ole välttämättä suoranaista negatiivista yhteyttä kukan kokoon. Esimerkiksi Fabbro ja Körner (2004) eivät löytäneet merkittävää muutosta kukkien koossa korkeuden kasvaessa, huolimatta pölyttäjälajiston muutoksista samalla gradientilla. Tämä voi selittyä hyönteispölytyksen suurella merkityksellä vuoristolajeille. Vuoristolajit allokoivat verrattain suuren osan biomassasta juuri kukkaan ja lisääntymisrakenteisiin, näihin sijoitetaan jopa kolminkertainen määrä resursseja verrattuna alempana eläviin lajeihin (Fabbro & Körner, 2004). Kukan ja sen koon voisi siis olettaa olevan merkittävä tekijä näiden lajien lisääntymismenestykselle, minkä takia siihen on kannattava sijoittaa suurempi osa resursseista.

Fabbron ja Körnerin (2004) löytämiä tuloksia voi selittää myös pölyttäjämäärän lasku ylemmäs liikuttaessa, sillä vähemmistä pölyttäjistä saattaa joutua kilpailemaan suhteessa enemmän. Kukan kokoon vaikuttavat valintapaineet voivat kuitenkin vaihdella alueiden välillä. Totlandin (2001) tutkimuksessa kaksisiipiset suosivat isompia kukkia vain alempana vuorella, kun taas samanlaista kokoon perustuvaa valintaa ei tavattu ylemmillä alueilla. Alempana kukan fenotyyppiin kohdistuva valinta oli vahvempaa, koska pölyttäjien vierailut olivat lisääntymistä voimakkaasti rajoittava tekijä ja isommasta kukasta oli selkeää hyötyä kukkakasvin kelpoisuudelle (Totland, 2001). Kukan kokoon kohdistuu siis useita eri vaikuttavia tekijöitä, joiden vahvuudet ja vaikutukset voivat ilmastonmuutoksen edetessä myös muuttaa suuntaansa tai voimakkuuttaan. Kukkakasvien piirteiden sekä eri tekijöiden vaikutusten ja yhteyksien ymmärtäminen voivat siis auttaa ennustamaan, miten kukkaominaisuudet tulevat jatkossa kehittymään.

### **1.3 Kasvi-pölyttäjävuorovaikutukset vuoristossa**

Vuoristo-olosuhteet tuovat kukkakasvien lisääntymiselle ja pölyttäjien houkuttelulle omat haasteensa. Ylempänä rinteillä olosuhteet ovat usein haastavammat kuin alempana laaksoissa, sillä korkeuden kasvaessa lämpötila laskee, UV-altistus on voimakkaampaa ja tuulet osuvat tyypillisesti voimakkaammin maastoon (Gavini ym., 2019). Ympäristö voi muuttua merkittävästi muutaman kilometrin matkalla, ja kullekin lajille sopivat elinympäristöt voivat sijaita laikuittaisesti pitkin vuorta ja kaukana toisistaan (Parisod, 2022; Rahbek 2019; Tordoni ym., 2020). Joillain vuoristoalueilla myös karjalla voi olla vaikutusta kukkakasvien menestykseen, sillä laidunnuksen aiheuttama häiriö, kuten maan tallonta, kasvillisuuden syönti ja lanta, vaikuttavat lajijyhteisön rakenteeseen, kilpailuun sekä elinympäristön piirteisiin (Hoiss ym., 2013). Näiden tekijöiden lisäksi kukkakasvien selviämiseksi hyvin keskeinen tekijä on ylempien rinteiden lyhyempi kasvukausi, joka usein katkeaa talven tai kuivankauden takia (Fabbro & Körner, 2004; Graae ym., 2018; Inouye, 2020). Lisäksi talvi kestää pidempään mitä ylemmäs kuljetaan ja kukkakasvien kasvun ja kukinnan huippu, jossa lajirunsaus ja kukkien lukumäärä ovat korkeimmillaan, tapahtuu myöhemmin ylemmillä alueilla (Lefebvre ym., 2018).

Olosuhteiden vaihtelu vuoren rinteellä aiheuttaa vaihtelua myös siellä tavattavassa lajistossa (Arnold ym., 2009; Pellissier ym, 2020). Ylemmäs siirryttäessä sekä eliölajien että yksilöiden määrä pienenee. Erilaiset valintapaineet vaikuttavat vaihtelevasti pitkin korkeusgradienttia, mikä osakseen myös muovaa tavattavaa lajistoa ja sitä, mitkä lajit kukoistavat missäkin (Pellissier ym., 2010; Totland, 2001). Ylemmillä alueilla kasvien on siis kestävä kovempia olosuhteita, mutta silti pystyttävä sijoittamaan merkittävä osa

resursseistaan lisääntymiseen. Alempana taas kilpailu muiden lajien kanssa voi olla kovempaa, sillä abioottiset paineet eivät karsi lajistoa yhtä vahvasti. Tämän takia eri ominaisuudet voivat olla hyödyllisiä eri korkeuksissa.

Korkeammalle siirryttäessä usein myös pölyttäjien aktiivisuus ja vallitseva lajisto muuttuvat (Arnold ym., 2009; Fabbro & Körner, 2004; Pellissier ym., 2020). Monien tutkimusten mukaan pölyttäjälajisto vaihtuu pistiäisvoittoisesta kaksisiipisvoittoiseen vuorta ylöspäin liikuttaessa (Lefebvre ym., 2018; Pellissier ym., 2010). Tämä muutos voi selittyä korkeammalla laskevalla lämpötilalla sekä lyhenevällä kasvukaudella, joka ei välttämättä riitä mesipistiäislajien yksilönkehitykseen, jossa aikuiset tarjoavat ravinnon jälkikasvulle (Arroyo et al., 1985; Wagner et al., 2016). Koska kaksisiipiset eivät tarvitse elämänsä alussa vastaavanlaista hoivaa, ei tämä rajoita niiden levittäytymistä samalla tavalla. Ratkaisevaksi korkeudeksi Lefebvre ym. (2018) löysivät 1500 metriä meren pinnan yläpuolella, jonka jälkeen mehiläisten ja kovakuoriaisten määrät laskivat merkittävästi ja kärpäset nousevat pääpölyttäjärühmäksi. Sekä kasveilla että pölyttäjillä lajimäärä ja monimuotoisuus tyypillisesti nousevat tiettyyn korkeuteen asti, minkä jälkeen molemmat laskevat (Hoiss ym., 2013; Malo & Baonza, 2002). Mielenkiintoista on, että vaikka pölyttäjälajisto vähenee ylös liikuttaessa, ei itsepölytyksen määrän ole havaittu kasvavan, vaan usein päinvastoin, hyönteispölytyksen määrä nousee (Inouye, 2020). Vuoristolajien onkin havaittu ylläpitävän kukkapiirteitä, jotka edistävät ristipölytystä esimerkiksi ajallisesti tai morfologisesti, sillä sen merkitys niiden menestykselle on niin suuri (Kudo, 2022).

Myös kukkien ominaisuuksien voisi olettaa heijastavan muutosta kaksisiipisten ja pistiäisten osuuksissa pölyttäjälajistossa. Kukan muodon osalta tämä tarkoittaisi, että ylempänä vuoristossa yleisempiä olisivat avoimemmat kaksisiipisten suosimat levymäiset ja kulhomaiset kukat, ja alempana suljetummat vastakohtaiset mesipistiäisten suosimat kukkamuodot, kuten perhomainen tai huulimainen kukka (ks. kuva 2, Reverte ym., 2016). Toisaalta kukkakasvit voivat hyötyä jaetuista pölyttäjistä ja samankaltaisista, usein vähemmän erikoistuneista kukkapiirteistä, etenkin stressaavissa ympäristösuhteissa ja kun pölyttäjiä on vähän tarjolla (Arnold ym., 2009; Bergamo, 2018; Pellissier ym., 2010, Sponsler ym., 2021). Mikäli kasvi on hyvin erikoistunut ja sen lisääntyminen riippuu vain yhdestä pölyttäjälajista, voivat muutokset partnerilajissa johtaa helposti paikallisen kasvipopulaation sukupuuttoon (Galen, 1999; Pellissier ym., 2010). Kun resurssien saatavuus vaihtelee pitkin kasvukautta ja kasvukausien välillä, on kannattavampaa pystyä hyödyntämään tarpeen mukaan monenlaisia eri pölyttäjiä kuin panostaa vain yhden lajin houkutteluun (Galen, 1999). Erikoistuminen voi kuitenkin olla etu alemmilla korkeuksilla, joissa pölyttäjät kohdistavat valintapainetta kukkien

ominaisuuksiin ja pölyttäjälajisto on runsaampaa ja haluttujen pölyttäjien saatavuuteen voi luottaa (Pellissier ym., 2010). Ylhäällä vuoristo-oloissa pölyttäjyhteisöille on ominaista myös tavallista korkeampi vierailtavien kasvilajien jakaminen, ja tämä onneksemme tekee yhteisöstä vakaamman esimerkiksi ilmastonmuutoksen edessä (Inouye, 2020, Rohr ym., 2014). Tulevaisuutta varten on tärkeää tutkia kasvien ja pölyttäjien yhteyksiä, jotta ymmärrämme paremmin lajien välisiä vuorovaikutussuhteita ja sitä, miten ilmastonmuutos tulee vaikuttamaan näihin yhteisöihin ja yksittäisiin lajeihin.

#### 1.4 Fenologia

Biologisten toimintojen vuodenaikaisuudet, eli fenologiat, ja niiden suhde ilmastotekijöihin ovat keskeisiä puhuttaessa kasvien lisääntymisestä ja pölyttäjistä vuoristo-olosuhteissa (Lemmetyinen ym., 2001). Elinkierron vaiheet ja toiminnot, kuten kukinta, ajoitetaan optimaaliseen aikaikkunaan mm. ilmaston, muiden ympäristöolosuhteiden ja erilaisten biotistien muuttujien perusteella (Inouye, 2020). Kukinta ajoitetaan siis niin, että kasvi voi maksimoida lisääntymispotentiaalinsa (Anderson ym., 2012). Kuten aiemmin kävi ilmi, kasvukausi lyhenee korkeammalle liikuttaessa, minkä takia kukinnan ja pölyttäjien aktiivisuuden keskinäinen ajoittuminen on erityisen tärkeää korkeimmilla alueilla (Inouye, 2020). Muiden lajien vuosittaisella rytmillä onkin suuri merkitys kukkakasvin menestykseen, sillä pölyttäjien saatavuus sekä muun kasviyhteisön kilpailu pölyttäjistä vaikuttavat siihen millaiset pölyttäjäresurssit ja lisääntymismahdollisuudet ovat saavutettavissa (Kudo, 2022). Mikäli laji ei pärjää kilpailussa pölyttäjistä tai pölyttäjiä on muista syistä liian vähän, on todennäköisempää, että kasvin lisääntymisyrietykset ovat tuloksettomia. Lisäksi rajallinen kasvukausi jättää kasville lyhyemmän ajan niin kukkarakenteiden kasvattamiseen, pölyttäjien houkutteluun kuin itse siementen kypsyttämiseen. Tiukassa aikataulussa pienet muutokset jo valmiiksi lyhyessä kasvukaudessa voivat johtaa häiriöihin esimerkiksi eri lajien rinnakkaiselon rytmeissä (Kudo, 2022). Ilmastonmuutos ja sen myötä aikaistuva kasvukausi onkin todettu uhaksi etenkin vuoristolajien vuosittaisille rytmeille, sillä monien lajien kukinta- ja aktiivisuusajat ovat jo muuttuneet (Inouye, 2020). Lauhkealla vyöhykkeellä kukinnan aloitus ja pölyttäjien aktiivisuus on aikaistunut viimeisen vuosisadan aikana keskimäärin neljällä päivällä per nousut C°-aste (Memmott ym., 2007). Sveitsissä alppilajien fenologiasta tehdyssä tutkimuksessa taas havaittiin, että kevään alkaminen on aikaistunut etenkin vuodesta 1988 asti merkittävästi (Studer ym., 2005). Tämä aikaistuminen johtuu pitkälti juuri kevään ja talven lämpötilojen noususta. Vuoristoympäristöissä tapahtuvien muutosten ennustetaan tapahtuvan nopeammalla aikataululla sekä olevan voimakkaampia kuin muualla (Marshall ym., 2020).

Ilmastonmuutoksen vaikutukset kasvi-pölyttäjävuo-rovaikutuksiin tulevat olemaan merkittäviä (Inouye, 2020). Koska vuoristoalueet ovat usein hyvin monimuotoisia niin maantieteellisesti kuin lajiston ja geneettisen monimuotoisuuden osalta, tulevat muutokset olemaan vahvuudeltaan hyvin erilaisia eri alueiden ja lajien välillä (Anderson ym., 2016; Benadi ym., 2014; Biella ym., 2017). Muutokset eri lajien fenologiassa voivat tapahtua samansuuruisesti niin pölyttäjissä kuin kasveissa, mutta todennäköisempiä ovat erisuuruiset reaktiot (Hegland ym., 2009; Memmott ym., 2007). Tämä voi johtaa ajallisiin eroihin pölyttäjien ja pölytettävien kasvien välillä, jolloin kasvi-pölyttäjävuo-rovaikutukset voivat muuttua, synnyttäen uusia interaktioita aiempien katketessa (engl. *rewiring*). Pahimmassa tapauksessa tämä voi johtaa myös lajien katoamisiin, mikäli sopivaa pölyttäjää tai ravintokasvia ei enää löydy (Memmott ym., 2007). Samalla vuoristolajien monimuotoisuus on vaarassa lajiyhteisöjen muuttuessa uusien, alavampien alueiden lajien siirtyessä korkeammille elinalueille. Uusia vuorovaikutuksia tulee syntymään, ja jotkut lajit voivat hyötyä tulevista muutoksista toisten hävitessä kokonaan. Etenkin ylimpien korkeusvyöhykkeiden specialistilajit ovat vaarassa kadota lajien välisen kilpailun voimistuessa ja niiden elinympäristön muuttuessa ja kadotessa. Eri lajien vasteet ilmastonmuutoksen vaihtelevat ja tieto esimerkiksi kasvin fenologiasta ja elinkierrosta on keskeinen näiden muutosten ennustamisessa (Diaz & Cabido, 1997). Tuntemalla esimerkiksi lajeihin kohdistuvat valintapaineet, voitaisiin paremmin ennustaa minkälaisia muutoksia kasvi-pölyttäjävuo-rovaikutuksille ja yksittäisille lajeille tulee tapahtumaan (Anderson ym., 2016). Koska muutokset voivat tapahtua eri tarkastelutasoilla genotyypistä ekosysteemiin, on näiden yhteisöjen, lajien ja yksilöiden piirteitä tutkittava ja opittava ymmärtämään nykyistä paremmin. Vuoristoympäristöt ovat keskenään niin erilaisia, että ilmastonmuutoksen tuomia muutoksia on vaikea yleistää, mikä tekee eri alueiden ominaispiirteiden tuntemisesta tärkeää (Inouye, 2020).

## 1.5 Tutkimuskysymykset ja hypoteesit

Tässä tutkielmassa selvitän fenologian ja muuttuvan ympäristön yhteyttä hyönteispölytteisten kasvien kukkaominaisuuksiin tutkimalla kukkakasveja ja niiden ominaisuuksia korkeusgradientilla. Keskityn tutkimuksessani seuraaviin tutkimuskysymyksiin:

1. Miten kasvilajiston kukinnan runsaus ja monimuotoisuus muuttuvat kasvukauden aikana korkeusgradientilla?

Oletan kukkakasvien yksilö- ja lajimäärän pienenevän korkeammalle siirryttäessä (Grytnes & McCain, 2007).

2. Miten kukkakasvien kukkaominaisuudet muuttuvat korkeuden ja kasvukauden kuluessa?

Oletan kukkalajiston olevan kukkien muodoltaan avoimempi korkeammalle siirryttäessä, heijastaen odotettavaa muutosta pölyttäjälajistossa (Olesen ym., 2007; Sponsler ym., 2021; Lefebvre ym.2018). Oletan, että kukkien koko pysyy melko samana läpi kasvukauden ja laskee hieman korkeammilla aloilla (Kuriya ym., 2015; Krizek & Anderson, 2013; Nagano ym., 2014; Maad ym., 2003; Malo & Baonza; 2002.)

3. Vaikuttaako muiden kukkivien kasvien läsnäolo kukkaominaisuuksiin?

Odotan isosta kukasta olevan pölyttäjälajilpailuetua, minkä takia oletan kukkien olevan keskimäärin suurempia alemmilla koealoilla, joilla lajirunsaus ja kukkien lukumäärä on todennäköisesti suurempi (Totland, 2004).

4. Miten pölyttäjälajisto muuttuu korkeusgradientilla?

Oletan kaksisiipisten osuuden pölyttäjälajistosta kasvavan ja pistiäisten määrän vähenevän korkeammalle noustessa (Lefebvre ym., 2018; McCabe ym., 2019; Pellissier ym., 2010).

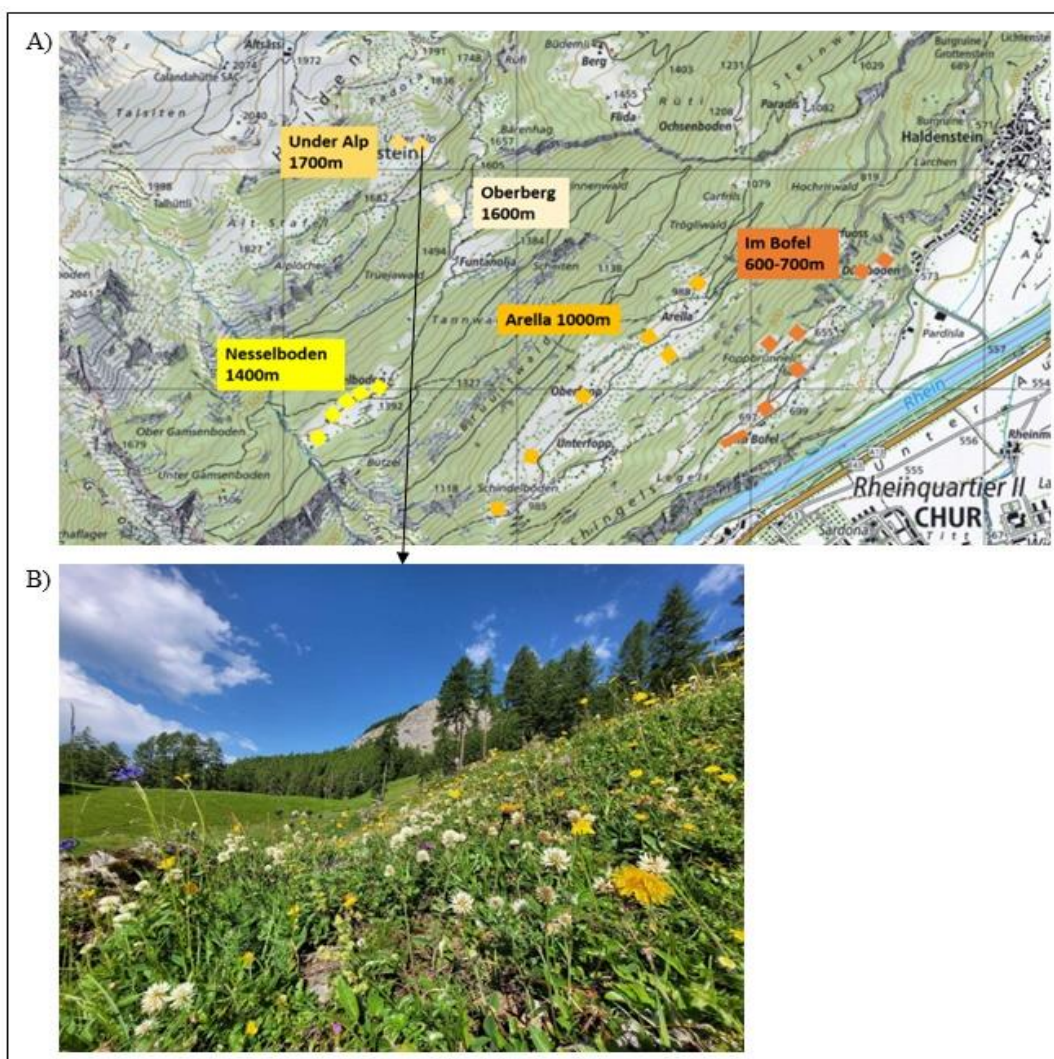
## 2 Aineisto ja menetelmät

Selvittääkseni miten korkeuden mukana muuttuva ympäristö sekä kukkakasvilajisto vaikuttavat kukkien ominaisuuksiin, havainnoin kukkien kokoa ja muototyypin avoimuutta korkeusgradientilla. Jotta sain otettua huomioon myös vuodenaikaisuuden vaikutuksen, havainnoin kasveja läpi niiden kukintakauden. Selvittääkseni pölyttäjärühmien runsauden jakaumaa eri korkeuksilla, käytin koko kenttäkaudelta kerättyä aineistoa. Tarkastelen ja käsittelen tutkielmassani ainoastaan hyönteispölytteistä kukkakasvilajistoa eli jätin esim. heinäkasvit huomiotta.

### 2.1 Tutkimusalue ja koealat

Keräsin aineiston Calanda-vuorella, Graubündenin kantonissa Sveitsin Alpeilla 9.6.–18.8.2022. Tutkimusalueisiin kuuluu viisi eri kokoista (8–40 ha) julkisessa omistuksessa olevaa niittyä, jotka ovat osa Calandan biodiversiteetin havaintoverkostoa (*eng.* The Calanda Biodiversity Observatory, CBO, Halliday ym., 2021). Niityt sijoittuvat 648–1749 metriä merenpinnan yläpuolelle vuoren eteläpuoleiselle rinteelle puurajan alapuolelle (Kuva 1 A), ja

niiden maaperä on ravinnerikas sekä kallioperän takia kalkkipitoinen (Halliday ym. 2021). Niittyjen välillä on aina noin 500 m korkeuseroa, minkä lisäksi niiden välillä on metsää. Niityille sijoitettiin yhteensä 22 kpl 50 x 50 m koealaa (Kuva 1). Ainoa poikkeus oli koeala i3, joka oli niityn kapeamman muodon takia 25 x 100 metriä. Koealojen määrä niityillä vaihteli kahden ja seitsemän välillä riippuen niityn koosta. Ylimmillä niityillä Under Alpissa ja Oberbergissä koealoja oli kummassakin kaksi, Nesselbodenissa viisi, Arellassa 6 ja Im Bofelissa seitsemän (Kuva 1 A). Niityt olivat kasvilajistoiltaan lajirikkaita ja niitä laidunnetaan kaksi kertaa vuodessa, keväisin ja syksyisin (Kuva 1 B). Tutkimuksen mittaukset tehtiin laidunnuksien välissä.



Kuva 1. Tutkimuksessa käytettyjen koealojen sijainti Calanda- vuoren puuttomilla niityillä, jotka on merkitty karttaan vaaleanharmaalla. Koealojen sijainnit on merkitty karttaan ruutuina kunkin niityn nimikyltin värillä (A). Niittyjen lajisto oli monimuotoista myös korkeimmilla koealoilla Under Alpenissa (B). Kuva Mikko Tiusanen.










## 2.2 Kukkaominaisuuksien määrittäminen

Selvittääkseni kasvukauden, korkeuden ja muiden kukkivien lajien yhteyttä kukkien ominaisuuksiin, seurasin niitä läpi tutkimuskauden kesäkuusta elokuulle. Kukkien ominaisuusaineisto koostuu kokomittauksista sekä kukkakasvilajeille niiden piirteiden pohjalta tehdyistä luokitteluista. Kokoaineistoa varten jokaisesta kullakin koealalla kukkivasta lajista otettiin kokomittaus digitaalisella työntyömitalla (MeROX; tarkkuus 0,1 mm + 0,01 mm) kahden viikon välein.

Tein kokomittaukset huomioiden kukan morfologian, eli mm. kukan tarjoamien palkkioiden saatavuuden, minkä perusteella mittasin kukasta ja kukinnosta eri leveys-, syvyys- ja pituusmittoja. Kukista, joissa pölyttäjille tarjolla olevat palkkiot olivat avoimemmin saatavilla (esim. leinikit, *Ranunculus* sp.), mittasin ainoastaan kaksi eri leveysmittaa. Kukissa, joissa mesi sijaitsee syvemmillä (esim. keltamaite, *Lotus corniculatus*) mittasin leveyden lisäksi myös kaksi syvyysmittaa. Mikäli kyseessä oli useamman pienemmän kukan muodostama kukinto, mittasin leveysmitat ja tarvittaessa myös syvyysmitat sekä kukinnosta että kolmesta kukinnon kukasta (esim. puna-apila, *Trifolium pratense*). Lajeista, joiden kukinto oli terttumainen, tähkämäinen tai viuhkomainen, mittasin lisäksi koko kukinnon pituuden (esim. keltamatara, *Galium verum*). Leveysmitat mittasin säteittäissymmetrisistä kukista vastakkaisiin suuntiin, ja vastakohtaisista kukista ensin kukan keskirangan suuntaisesti, sitten poikittain. Tässä tutkimuksessa kukan kokoa kuvaa kukan pinta-ala, eli kukan leveysmittojen tulo. Kukintojen osalta pinta-alojen laskennalle käytän kokonaisten kukintojen leveysmittoja, sillä ne kuvaavat tämän tutkimuksen tarpeisiin kukkakokonaisuuden näkyvyyttä pölyttäjille yksittäisiä kukkia paremmin. Tunnistin kasvilajin aina mittauksen ohessa.

Kenttäkauden jälkeen luokittelin havaitut kukkakasvilajit muodon ja rakenteen perusteella kategorioihin, joiden avulla tarkastelin kukkien ominaisuuksien muutoksia korkeusgradientilla, sekä näiden ominaisuuksien suhdetta koealojen pölyttäjälajistoon. Ensimmäisenä luokittelin lajiaineiston kukan muodon perusteella käyttäen Sponsler ym. (2021) tiivistystä Kuglerin muotoluokista (1970) (Kuva 2). Käyttämäni kukkien muotoluokat ovat: 1 = Levymäinen tai kulhomainen, 2 = Suppilomainen, 3 = Kellomainen, 4 = Pitkätorvinen levymäinen, 5 = Huulimainen, 6 = Perhomainen, 7 = Mykerökukinto, 8 = Tähkä, 9 = Sarjakukinto ja 10 = Pyydyskukka. Koska pyydyskukkaa ei löytynyt koealoilta, jätin tämän luokan pois. Lajien luokitteluissa ja kuvailujen pohjana toimivat lisäksi myös Retkeilykasvion (Hämet-Ahti ym., 1984) kuvaukset.



Kukan muotoluokka (Sponsler ym.2021)			
<b>1. Levy- ja kulhomaiset kukat</b>		6. Perhomainen	
2. Suppilomainen		<b>7. Mykerökukinto</b>	
<b>3. Kellomainen</b>		8. Tähti	
<b>4. Pitkätörvinen levymäinen</b>		9. Sarjakukinto	
5. Huulimainen			

Kuva 2. Tutkimuksessa käytetyt kukkien muotoluokat, joista avoimemmiksi kuvaillut luokat on merkitty lihavoidulla tekstillä ja harmaalla taustalla. Kukkienviikot ovat tekijänoikeusvapaita kuvituksia sivulta [www.plantillustrations.org](http://www.plantillustrations.org). Luokkien 1–7 kuvat ovat Sponsler ym. (2021) käyttämiä ja muokkaamia, ja luokat 8 (*Plantago media*) ja 9 (*Daucus carota*) ovat tätä tutkielmaa varten muokkaamiani (Raffeneau-Delile, 1826; Vietz, 1804).

Koska tutkielmani yhtenä tavoitteena oli tarkastella kukan avoimuuden ja muodon yhteyttä pölyttäjälajistoon, jaoin jo mainitut luokat edelleen kahteen ryhmään niiden avoimuuden perusteella, käyttäen jälleen Sponsler ym. (2021) kuvailuja pohjana. Avoimempaan luokkaan kuuluivat luokat levymäinen tai kulhomainen, kellomainen, pitkätörvinen levymäinen sekä mykerökukinto (ks. Kuva 2., luokat 1, 3, 4 ja 7). Loput, eli luokat suppilomainen, huulimainen, perhomainen, tähti ja sarjakukinto (ks. Kuva 2., luokat 2, 5, 6, 8 ja 9) kuuluivat näin suljetumpien kukkien luokkaan. Kukkienviikot ominaisuuksia ja yhteyttä pölyttäjiin on joissain tutkimuksissa tarkasteltu niiden symmetriatasojen kautta (Lázaro & Totland, 2014; Nikkeshi ym. 2015), joten lajittelin lajiston myös niiden mukaan. Tilastoanalyysissä luokkia on käytössä kaksi: vastakohtainen ja säteittäissymmetrinen. Näiden luokittelujen avulla tarkastelin kukkaominaisuuksien mahdollista vaihtelua ja muutoksia ajassa, paikassa, sekä suhteessa muuhun kukka- ja pölyttäjälajistoon.

## 2.3 Kukinnan ja pölyttäjien vuodenaikaisuus

Käytin tutkimuksessani myös Mikko Tiusasen 2022 kesällä Calanda -vuorelta keräämää aineistoa kukkien ja pölyttäjien runsaudesta ja vuodenaikaisuudesta. Pölyttäjäaineistoon kerättiin viikoittain 50 pölyttäjänäytettä kultakin koealalta läpi tutkimuskauden. Tämä tehtiin kulkemalla koealat kolmea eri etukäteen määriteltyä 50 metrin transektia pitkin hyönteishaavin (Ø 40 cm) kanssa kasvillisuutta pyyhkien, kunnes pölyttäjiä oli pyydystetty vaadittu määrä. Hyönteiset säilöttiin yksittäin 70 % etanoliin Eppendorf-putkiin aina 16,7 metrin kävelyn välein. Näytteitä kerättiin kaksisiipisistä (*Diptera*), kovakuoriaisista (*Coleoptera*) ja pistiäisistä (*Hymenoptera*), sillä niiden tiedettiin vierailevan kukissa. Lisäksi vain yli 5 mm:n pituiset hyönteiset kerättiin. Kenttäkauden jälkeen pölyttäjät määritettiin heimo- ja lahkotasolle. Aineistoon kerättiin jokaisella mittauskerralla myös lista alalla kukkineista lajeista, sekä silmämääräinen arvio kunkin lajin kukkien lukumäärästä. Eri lajien kukkien lukumäärä koealalla arvioitiin laskemalla ensin lukumäärä yhdelle osiolle, ja kertomalla tämä luku samanlaisten osioiden määrällä.

## 2.4 Tilastolliset menetelmät

### 2.4.1 Kukkakasvien ominaisuudet ja yhteys muuhun kukkakasvilajistoon

Tein tutkimuksen tilastolliset testit R-ohjelmiston versiolla 4.1.3 (R Core Team 2022). Tarkastelin kukkien ominaisuuksia ja niiden mahdollisia yhteyksiä korkeuteen merenpinnasta, päivämäärään, samanaikaisesti kukkivaan muuhun lajistoon ja kukkien lukumäärään koealalla lineaarisilla sekamalleilla koeala satunnaismuuttujana (paketti lmerTest, fuktio lmer, [Tests in Linear Mixed Effects Models Version: 3.1–3]). Näin sain koeasetelmassa huomioitua samoilla niityillä sijaitsevien koealojen mahdolliset samankaltaisuudet (Alonso ym., 2018; Harrison ym., 2018).

Tutkiakseni korkeuden ja päivämäärän vaikutusta kukkalajiston monimuotoisuuteen ja runsauteen, asetin lineaarisen sekamallin kiinteiksi tekijöiksi päivämäärän ja korkeuden merenpinnasta (ks. Taulukko 1, mallit A ja B). Lisäksi lajien lukumäärän vaikutusta tarkastellessani kolmantena kiinteänä muuttujana oli päivämäärän neliö, jotta saisin paremmin huomioitua mahdollisen lajimäärän huipun kasvukauden keskellä. Tämän lisäksi korkeus oli kaikissa malleissa skaalattu scale-toiminnolla (Base, versio 4.2.3) muuttujan tasoittamiseksi sopivammaksi muiden tekijöiden arvoihin.

Selvittääkseni korkeuden ja päivämäärän vaikutusta kukan kokoon, rakensin lineaarisen sekamallin, jossa kukan kokoa selittävinä kiinteinä tekijöinä olivat koealan korkeus merenpinnasta, päivämäärä sekä korkeuden ja päivämäärän vuorovaikutus (ks. Taulukko 1, malli C). Kukan pinta-alaa kuvanneelle muuttujalle tein logaritmimuutoksen, jotta lineaarisen sekamallin oletus jäännösvirheen normaalijakaumasta toteutuisi. Koeala oli mallissa satunnaistekijänä. Lisätessäni myös lajin satunnaistekijäksi, ei malli enää ajautunut, joten jätin sen pois lopullisesta mallista.

Kukkien eri avoimuusluokkien suhteellisten osuuksien muutosta korkeusgradientilla analysoin lineaarisella regressiolla selitettävänä muuttujana avointen kukkien osuus. Selitettävänä muuttujana oli jälleen skaalattu korkeus merenpinnasta (ks. Taulukko 1, malli D).

Mahdollisen kilpailun yhteyttä kukan kokoon tarkastelin sekä koealalla löytyneiden kukkalajien lukumäärän että kukkien lukumäärän avulla (ks. Taulukko 1, malli E ja F). Ensimmäisessä lineaarisessa sekamallissa asetin kukan kokoa selittäväksi tekijäksi kukkivien kasvilajien lukumäärän ja toisessa kukkien lukumäärä. Molemmissa malleissa koeala oli satunnaistekijänä. Tein testit erillisinä, sillä halusin selvittää yksittäisten muuttujien selitysasteet.

Tiivistelmät kukka-aineistolle käytetyistä malleista löytyvät taulukoista 1. Kaikissa malleilla oletettu virhejakauma on normaalijakauma. Kuvaajat tuloksista on tehty käyttäen sjPlot- pakettia (Data visualization for Statistics in Social Science, versio 2.8.12, Harrison ym., 2018) sekä ggplot2-pakettia (Elegant Graphics for Data Analysis, versio 3.4.4).

Taulukko 1. Tiivistelmä kukka-aineistolle tehdyistä lineaarisista malleista. Kaikissa malleissa residuaalit seuraavat normaalijakaumaa.

Malli	Mallin tyyppi	Paketti	Satunnaistekijä
A) Lajien lkm. ~ Korkeus + Päivämäärä + Päivämäärä <sup>2</sup>	GLMM	Lmertest	Koeala
B) Kukkien lkm. ~ Korkeus + Päivämäärä	GLMM	Lmertest	Koeala
C) Kukan koko (log) ~ Korkeus + Päivämäärä	GLMM	Lmertest	Koeala
D) Kukan avoimuus ~ Korkeus	LM	Stats	-
E) Kukan koko (log) ~ Lajien lkm.	GLMM	Lmertest	Koeala
F) Kukan koko (log) ~ Kukkien lkm.	GLMM	Lmertest	Koeala

#### 2.4.2 Pölyttäjyhteisön muutokset korkeusgradientilla

Selvittääkseni muuttuuko pölyttäjälajisto kaksisiipivoittoiseksi ylöspäin liikuttaessa, tarkastelin ensin visuaalisesti kolmen tärkeimmän pölyttäjälahkon (pistiäiset, kovakuoriaiset ja kaksisiipiset) suhteellisia osuuksia. Rakensin lineaarisen sekamallin, jossa selitin

pölyttäjälahkojen suhteellisia osuuksia koealan korkeudella merenpinnasta (paketti lmerTest, fuktio lmer, [Tests in Linear Mixed Effects Models Version: 3.1-3]). Tässäkin mallissa koeala oli satunnaismuuttuja ja korkeus skaalattu. Keskityin ensisijaisesti pistiäisten ja kaksisiipisten suhteellisiin osuuksiin, sillä niiden tiedettiin vierailevan merkittävässä määrin kukkivissa kukissa.

### 2.4.3 Mallien oletukset

Testasin kiinteiden tekijöiden merkitsevyyden lmerTest-paketin Anova-funktiolla (lineaariset sekamallit). Tarkastin täytyvätkö käyttämäni mallien oletukset todetakseni niiden sopivuuden. Lineaaristen sekamallien soveltuvuuden tutkin tarkastamalla ensin mallin residuaalien normaalijakautuneisuuden poimien resid-funktiolla (Extract Model Residuals, Base) mallien residuaaliarvot ja mallintaen ne sitten qqnorm-funktiolla (Stats, versio 4.2.3). Selitettävän ja selittävän muuttujan lineaarisen suhteen tarkistin mallintamalla selittävän muuttujan ja mallin residuaalit käyttäen plot-funktiota. Havaintojen riippumattomuuden otin huomioon lisäämällä malleihin satunnaismuuttujia. Lineaarisen regression normaalisuusoletukset tarkastin käyttäen plot-funktiota tekemälleni mallille.

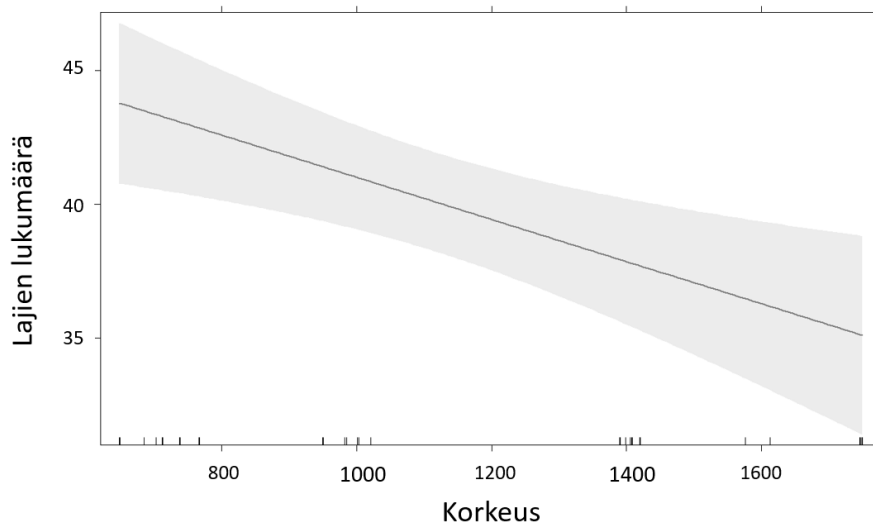
## 3 Tulokset

Kesän aikana koealoillani tavattiin 174 kukkivaa kasvilajia, joista mittasin 9 771 kokomittausta. Kukkakasvien lukumäärä sekä lajien lukumääräaineistot pohjautuvat Mikko Tiusasen keräämään dataan. Kukkien kokomittaukset taas perustuvat itse keräämääni aineistoon, jossa kukkien lajimäärä on 168.

### 3.1 Kukkakasvien lajirunsaus ja yksilömäärä laskee ylhäällä

Kukkivien kasvilajien lukumäärä laskee korkeammalle noustessa ja päivämäärä tai päivämäärän neliö eivät selittäneet lajilukumäärää merkitsevästi (Kuva 3; Taulukko 2.). Satunnaistekijänä käyttämäni koeala selitti  $41,9\% \pm 4,1\%$  vaihtelusta lajimäärässä. Kukkien runsaus (lkm.) laskee kasvukauden edetessä (Kuva 4). Korkeudella ei ollut merkittävää yhteyttä kukkiensa runsauteen (Taulukko 3). Koeala selitti  $31,2\% \pm 0,4\%$  vaihtelusta kukkiensa runsaudessa koealalla.

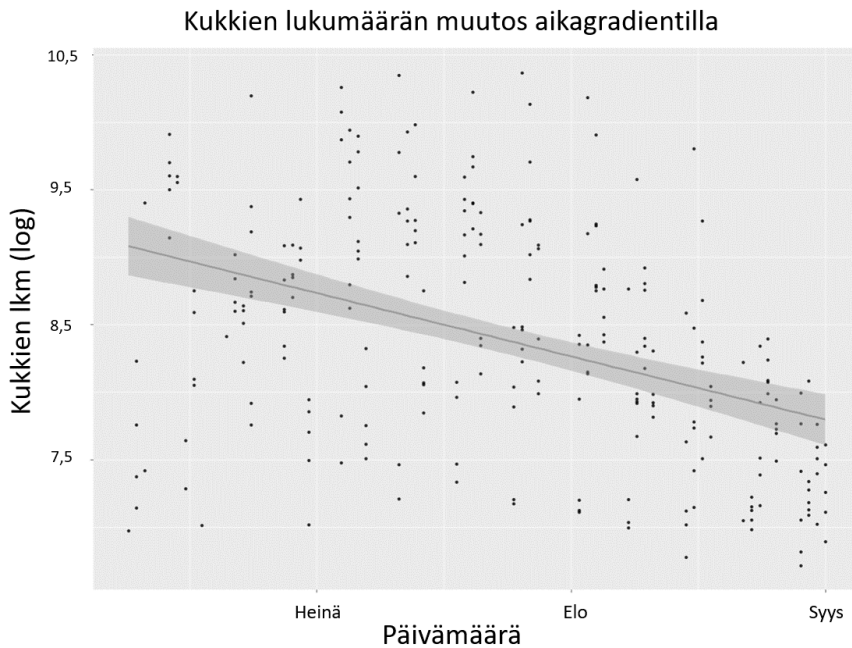
Lajien lukumäärän muutos korkeusgradientilla



Kuva 3. Kukkivien kasvilajien lukumäärä korkeuden funktiona Sveitsin Calanda-vuorella. Y-akseli kuvaa koelajoilla viikoittaisissa laskennoissa havaittujen kukkivien kasvilajien lukumäärää. X-akseli kuvaa koelajojen korkeutta merenpinnasta (m). Viiva kuvaa aineistoon sovitettua sekamallia (ks. Taulukko 1, Malli A) ja harmaa alue kuvaa mallin 95 %-luottamusväliä. X-akselilla olevat harmaat viivat kuvaavat havaintopisteiden jakautumista korkeusgradientilla. Mallin tulokset löytyvät taulukosta 2.

Taulukko 2. Korkeuden ja päivämäärän vaikutus kukkivien lajien lukumäärään Sveitsin Calanda-vuorella perustuen lineaarisen sekamalliin (ks. Taulukko 1, Malli A).

Selittävä muuttuja	Estimaatti	Keskihajonta	Osoittajan vapausaste	Nimittäjän vapausaste	F	P
Vakiotermi	47,629	53,140				
Korkeus	-0,008	0,041	1	20,15	9,386	<b>0,006</b>
Päivämäärä <sup>2</sup>	-0,008	0,084	1	231,38	2,368	0,125
Päivämäärä	0,250	2,951	1	231,56	1,852	0,178



Kuva 4 Kukkien lukumäärä päivämäärän funktiona Sveitsin Calanda vuorella. Y-akseli kuvaa viikoittaisissa laskennoissa havaittujen kukkien lukumäärää logaritimuutettuna arvona. X-akseli kuvaa mittauspäivämääriä tutkimuskaudella. Viiva kuvaa aineistoon sovitettua sekamallia (ks. Taulukko 1, Malli B), harmaa alue kuvaa mallin 95 %-luottamusväliä ja pisteet aineiston havaintopisteitä. Mallin tulokset löytyvät taulukosta 3.

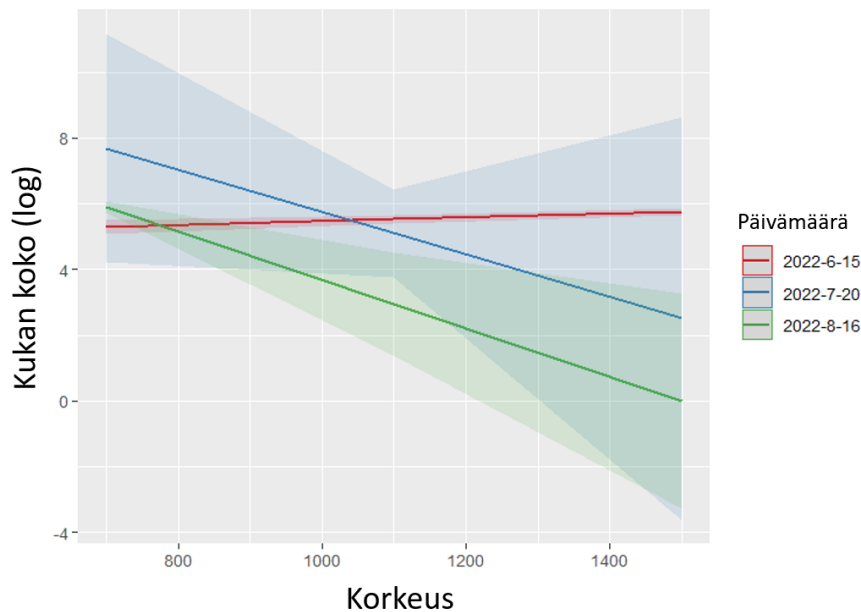
Taulukko 3. Korkeuden ja päivämäärän vaikutus kukkien lukumäärään Sveitsin Calanda-vuorella perustuen lineaarisen sekamalliin (ks. Taulukko 1, Malli B).

Selittävä muuttuja	Estimaatti	Keskihajonta	Osoittajan vapausaste	Nimittäjän vapausaste	F	P
Vakiotermi	297,000	569,125				
Korkeus	-0,000475	0,004	1	3,564	3,563	0,073
Päivämäärä	-0,015	0,029	1	65,262	65,262	<0,001

### 3.2 Korkealla säteittäissymmetriset kukat yleistyvät ja kukan koko pienenee

Kukkien koko kasvaa korkeuden funktiona, eli ylempänä kukat ovat keskimäärin suurempia kuin alempana rinteellä (Taulukko 4). Sen sijaan kukkien koko ei muuttunut merkittävästi, kun tarkastelin pelkän päivämäärän vaikutusta. Tarkasteltaessa korkeuden ja päivämäärän yhteisvaikutuksia, merkittävä yhteys löytyi (Taulukko 4). Kukkien koko siis pienenee korkeuden ja päivämäärän vuorovaikutuksen kasvaessa, eli kukat ovat pienempiä ylhäällä loppukaudesta (Kuva 5). Koeala selitti  $6,8 \% \pm 0,07 \%$  kukkien koon vaihtelusta.

Kukan koon muutos korkeusgradientilla kolmena eri ajankohtana



Kuva 5. Kukkien koko (log) korkeuden funktiona Sveitsin Calanda vuorella kolmena eri ajankohtana tutkimusjaksolla. Y-akseli kuvaa viikoittaisissa laskennoissa mitattuja kukkien kokoa logaritmitmuutettuna arvona. X-akseli kuvaa koealojen korkeutta merenpinnasta (m). Viivat kuvaavat aineistoon sovitettua sekamallia (ks. Taulukko 1, Malli C) ja haaleammin väritetyt alueet kuvaavat mallin 95 %-luottamusväliä. Mallin tulokset löytyvät taulukosta 4.

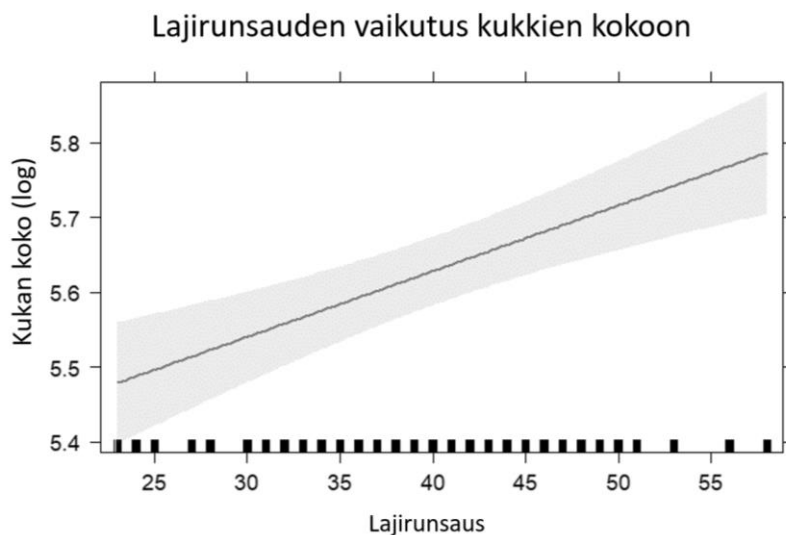
Taulukko 4. Korkeuden, päivämäärän ja niiden yhteisvaikutuksen vaikutus kukkien kokoon Sveitsin Calanda-vuorella perustuen lineaarisen sekamalliin (ks. Taulukko 1, Malli C).

Selittävä muuttuja	Estimaatti	Keskihajonta	Osoittajan vapausaste	Nimittäjän vapausaste	F	P
Vakiotermi	11,126	841,730				
Korkeus	17,270	805,097	1	6329	4,249	<b>0,039</b>
Päivämäärä	-0,0003	0,044	1	5605	0,403	0,526
Korkeus*Päivämäärä	-0,0009	0,042	1	6333	4,237	<b>0,040</b>

Säteittäissymmetristen kukkien suhteellinen osuus oli kaikilla korkeuksilla yli 50 % (Keskiarvo 63 %, mediaani 64 %) ja niiden osuus kasvoi korkeammalle noustessa (vakiotermi =  $53,88 \pm 19,57$ ; korkeuden vaikutuksen estimaatti  $0,0075 \pm 0,017$ ;  $F = 4,46$ ;  $p = 0,04751$ ; ks. Taulukko 1, Malli D).

### 3.3 Kilpailevan kasvilajiston monimuotoisuus kasvattaa kukkien kokoa

Tarkastelin muiden kukkivien kasvien vaikutusta kukkien kokoon samanaikaisesti kukkivien lajien ja kukkien lukumäärien avulla. Kukkien pinta-ala kasvoi lajien lukumäärän kasvaessa mutta ei kukkien runsauden kasvaessa (Kuva 6; Taulukko 5). Koeala selitti lajirunsausmallissa kukan kokoa  $8,5 \% \pm 0,1 \%$  ja kukkien lukumäärä -mallissa  $7,2 \% \pm 0,08 \%$ .



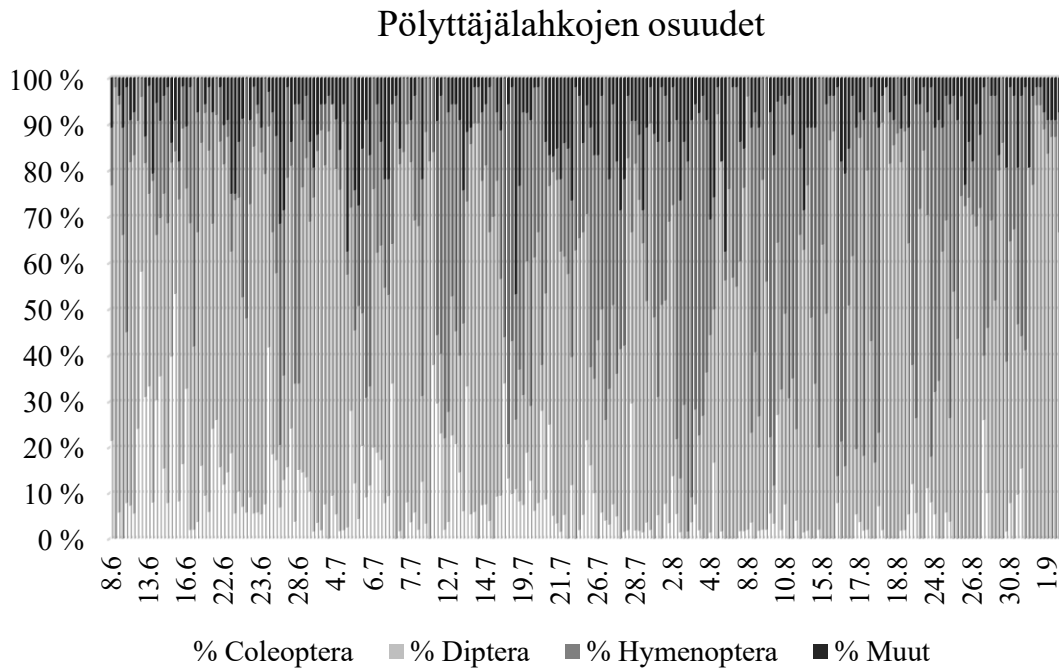
Kuva 6. Kukkakasvien kukan koko lajirunsauden funktiona Sveitsin Calanda vuorella. Y-akseli kuvaa viikoittaisissa laskennoissa mitattuja kukkien kokoa logaritmuutettuna arvona. X-akseli kuvaa koealoilta mitattua lajirunsautta. Viiva kuvaa aineistoon sovitettua sekamallia (ks. Taulukko 1, Malli E) ja harmaa alue kuvaa mallin 95 %-luottamusväliä. X-akselilla olevat harmaat viivat kuvaavat havaintopisteiden jakautumista aikagradienilla. Mallin tulokset löytyvät taulukosta 5.

Taulukko 5. Kukkakasvien lajirunsauden ja kukkien lukumäärän vaikutus kukan kokoon Sveitsin Calanda-vuorella (ks. Taulukko 1, Malli E).

Selittävä muuttuja	Estimaatti	Keskihajonta	Osoittajan vapausaste	Nimittäjän vapausaste	F	P
Vakiotermi	5,276	6,620				
Lajirunsaus	-0,009	0,157	1	576,94	19,958	<0,001
Vakiotermi	5,728	11,111				
Kukkien lukumäärä	-0,012	1,294	1	2415,50	0,492	0,483

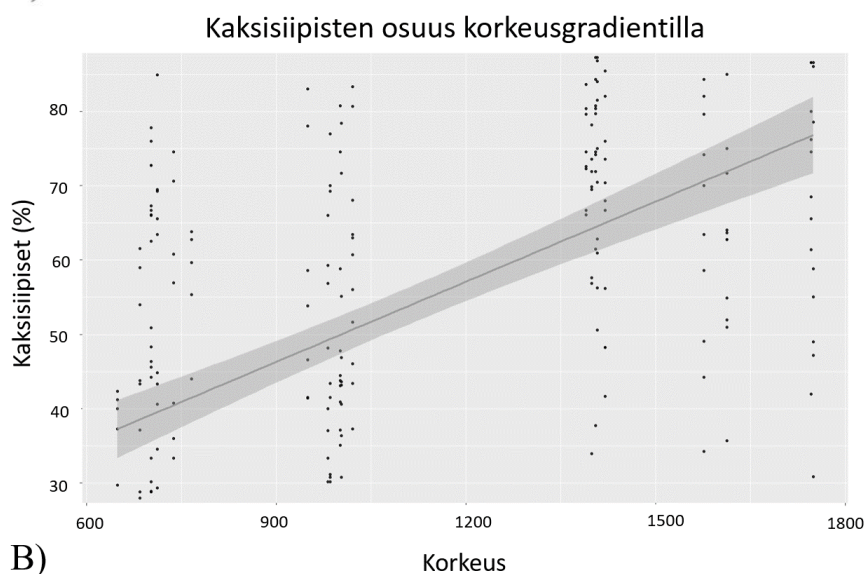
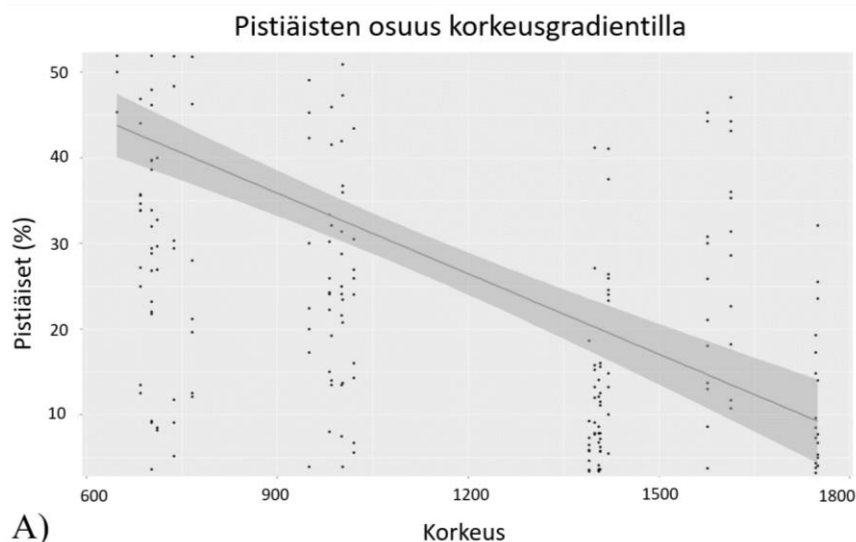


### 3.4 Pölyttäjälajisto muuttuu kaksisiipisvoittoiseksi ylemmäs siirryttäessä



Kuva 7. Pölyttäjälahkojen suhteelliset osuudet (%) tutkimuskauden läpi Sveitsin Calanda-vuorella. Kaksisiipiset (*Diptera*) ja pistiäiset (*Hymenoptera*) kattavat lähes koko pölyttäjien määrän, kun taas kovakuoriaisten (*Coleoptera*) ja muiden pölyttäjien (Muut) osuudet pysyvät pienempinä. Erilliset pystypalkit kuvaavat aina yhden koealan viikottaisen pölyttäjäpyynnin hyönteislajiston lahkokoostumusta.

Kerättyyn pölyttäjäaineistoon kuului 43 pölyttäjäheimoa, joista talletettiin 13 000 näytettä. Kaksisiipisten ja pistiäisten pysyivät runsaimpina pölyttäjälahkoina koko kasvukauden läpi (Kuva 7). Kaksisiipisten osuus kasvoi korkeammalle liikuttaessa lähes samaa tahtia kuin pistiäisten laski (Kuva 8, Taulukko 6). Kovakuoriaisten ja luokan ”muut” osuus kaikista pölyttäjälahkoista ei muuttunut merkittävästi eri korkeuksien välillä, eli suurin muutos tapahtui juuri kahden edellä mainitun heimon välillä. Koealan satunnaisvaikutus laškojen osuuksiin oli kaksisiipisillä  $29,1 \% \pm 7,7 \%$  ja pistiäisillä  $34,6 \% \pm 9,0 \%$ .



Kuva 8. Pölyttäjäheimojen osuudet korkeuden funktiona Sveitsin Calanda-vuorella. Y-akseli kuvaa kuvassa A pistiäisten osuutta kaikista pölyttäjäheimoista, ja kuvassa B kaksisiipisten osuutta kaikista pölyttäjäheimoista. X-akseli kuvaa molemmissa kuvissa koealojen korkeutta merenpinnasta (m) ja harmaa alue kuvaa mallin 95 %-luottamusväliä. Viiva kuvaa aineistoon sovitettua sekamallia. Mallin tulokset löytyvät taulukosta 6.

Taulukko 6. Kaksisiipisten ja pistiäisten suhteelliset osuudet korkeuden kasvaessa Sveitsin Calanda-vuorella.

Selittävä muuttuja	Estimaatti	Osoittajan vapausaste	Nimittäjän vapausaste	Keskihajonta	F	P
<b>Kaksisiipiset</b>						
Vakiotermi	14,122			102,730		
Korkeus	0,036	1	20,51	0,088	42,086	<0,001
<b>Pistiäiset</b>						
Vakiotermi	63,928			111,980		
Korkeus	-0,031	1	20,43	0,096	27,119	<0,001

## 4 Tulosten tarkastelu

### 4.1 Yhteenveto

Kuten aiempien tutkimuksien pohjalta oletin, kukkalajien lukumäärä laski korkeammalle siirryttäessä ja kukkien määrä loppukesää kohti. Myös kukkien ominaisuudet seurasivat jossain määrin odotuksiani. Kukkien muototyypeistä yleisin oli avoin, säteittäissymmetrinen kukka, jonka osuus nousi ylöspäin siirryttäessä. Vastoin hypoteesiani kukan koko sen sijaan laski loppukaudesta ylemmillä aloilla. Ylempänä kukat olivat keskimäärin suurempia kuin alempana rinteellä, mutta koko ei muuttunut vain päivämäärän mukana. Muiden kukkivien lajien läsnäolo vaikutti kukan kokoon, sillä kukkien koko oli suurempi lajien lukumäärän kasvaessa. Odotin myös kukkien lukumäärällä olevan jonkinlainen yhteys kukan kokoon, mutta sellaista ei kuitenkaan löytynyt. Pölyttäjälahkojen jakauma sen sijaan seurasi oletuksiani, sillä kaksisiipisten osuus pölyttäjälajistosta nousi pistiäisten määrä vähetessä korkeammalle siirryttäessä. Seuraavaksi tarkastelen tuloksiani yksityiskohtaisemmin.

### 4.2 Korkeusgradientin ja vuodenajan vaikutus kukkivaan lajistoon

Kukkivien kasvilajien pienempi lukumäärä ylemmillä aloilla Calanda-vuorella oli odotettavissa, sillä lyhyempi kasvukausi ja haastavammat ympäristöolosuhteet karsivat ylempänä vuoristossa selviäviä kasvilajeja (Fabbro & Körner, 2004; Graae ym., 2018; Inouye, 2020). Kuitenkin toisin kuin odotin, kukkivien lajien lukumäärä ei vaihdellut kasvukauden eri vaiheissa merkittävästi. Tämä voi olla selitettävissä sillä, että yhden lajin kukintakauden päätyttyä toinen samoja pölyttäjiä hyödyntävä laji on aloittanut kukinnan, eikä näin kokonaislajimäärä muuttunut. Toisaalta kukkiva lajisto on myös voinut pysyä suhteellisen samana läpi kasvukauden. Toisena syynä voi olla vuoristossa elävien kukkakasvien keskimäärin pidempi kukinta-aika (Blionis ym., 2001; Fabbro & Körner, 2003). Ylempäs liikuttaessa yksittäisten kukkien kukinta-ajan on todettu pitenevän, mikä voi kompensoida mm. pölyttäjien vähyyttä ja näin parantaa kukkakasvien mahdollisuuksia onnistuneeseen lisääntymiseen. Koeala kuitenkin selitti 41,9 % lajimäärän vaihtelusta, eli lajimäärän vaihtelu vaikuttaa olevan myös jossain määrin satunnaista ja pienipiirteistä: koeala- tai niittykohtaista. Tämä on ymmärrettävää, sillä vuoristot ovat usein hyvin vaihtelevia elinympäristöjä, ja olosuhteet voivat vaihdella läheistenkin alueiden välillä huomattavasti (Inouye, 2020). On mahdollista, että kukkivien kasvien lajimäärässä havaittaisiin merkittävämpiä eroja vielä korkeammalle liikuttaessa. Tutkimusalojeni korkeudet sijoituivat 648–1749 m välille, ja

tutkimustiedon pohjalta kokonaislajimäärässä on usein huippu keskikorkeuksissa, minkä jälkeen lajimäärä alkaa laskea. Joillain vuorilla tämä korkeus voi olla noin 1400–1500 m, mutta tarkempi sijainti vaihtelee suhteessa vuoren kokoon (Grytnes & McCain, 2007). Calanda-vuorelta keräämässäni aineistossa lajimäärä alkoi vähitellen laskemaan noin 1100 metristä alkaen. Vuoren huippu on kuitenkin 2805 metrissä, joten on mahdollista, että suurempi muutos lajimäärässä olisi tapahtunut vielä hieman ylemmäs liikuttaessa. Suurempi ero lajistossa olisi voinut tapahtua, jos vertailussa olisi ollut mukana niittyjä myös puurajan yläpuolelta. Tutkimusniityt olivat myös sijoitettu hyvin lajirikkaisiin paikkoihin, mikä saattoi lisätä alueilla havaittua monimuotoisuutta. Niityt sijaittivat pitkälti alueilla, joiden läpi ei jatkuvasti kuljettu ja saivat näin kasvaa laidunnusta lukuun ottamatta rauhassa kesän kasvukauden. Tämän lisäksi lajisto sijoittui vaihtelevan epätasaisesti tutkimusniittyjenkin sisälle, joten alueiden sijoittumisen voi olettaa vaikuttavan myös tutkimuksen tuloksiin.

Kukkien lukumäärä laski oletetun mukaisesti loppukautta kohti. Kasvukauden alussa kukinnasta voi olla kasville kilpailuetua, mutta kasvukauden keskellä kukintaan ja lisääntymiseen vaadittavia resursseja (lämpö, valo, pölyttäjät) on eniten saatavilla. Lukumäärä ei kuitenkaan muuttunut korkeuden funktiona. Odotin, että kukkakasvien lajirunsauden tavoin myös kukkien lukumäärä laskisi ylemmäs liikuttaessa ympäristöolosuhteiden muuttuessa. Eri korkeuksien lämpötilaerot voivat ehkä osittain selittää yhteyden puuttumista korkeuden ja kukkien lukumäärän välillä. Joillain koealoilla, etenkin alemmilla korkeuksilla ja erityisen jyrkillä rinteillä sijaitsevilla niityillä, kuumuudella ja kuivuudella saattoi olla negatiivinen vaikutus kukkien kokonaismäärään (Graae ym., 2018). Ylempänä taas muutamat generalistilajit ovat voineet hyödyntää ympäristön resursseja siten, että vaikka kokonaislajimäärä olisi ollut matalampi, kukkivia kasviyksilöitä on silti ollut suhteellisen sama määrä.

### **4.3 Korkeusgradientin ja vuodenajan vaikutus kukkaominaisuuksiin**

Oletin, että kukkien koko pysyisi samana tai pienenisi hieman korkeammilla koealoilla verrattuna matalampiin koealoihin. Aiempien tutkimuksien pohjalta syntyi eriäviä oletuksia siitä, miten kukan koko muuttuisi suhteessa korkeuteen, mutta todennäköisimmältä tässä tutkimuksessa vaikutti kukkien koon pysyminen suhteellisen samanlaisena (Blionis ym., 2001; Fabbro & Körner, 2003; Garcia ym., 2021; Malo & Baonza, 2002; Totland, 2004). Havaitsin, että kukkien koko kuitenkin kasvoi ylöspäin liikuttaessa. Silloin kun pölyttäjät suosivat suuria kukkia esimerkiksi parempien palkkioiden perässä, voi siihen panostamisesta olla kasville kilpailuetua (Totland, 2004). Tämä on erityisen merkittävää ylhäällä vuoristoympäristössä, sillä

ristipölytyksellä on niin suuri merkitys kasvin geneettiselle monimuotoisuudelle ja näin koko populaation menestykselle ja tulevaisuudelle (Fabbro & Körner, 2003; Goodwillie ym., 2010).

Kukkien koon merkitys voi kuitenkin vaihdella eri korkeuksissa ja eri valintapaineiden alla, ja alempana vuorella kilpailu muiden kasvilajien kanssa hyönteispölyttäjästä voi antaa isoimman kukan omaavalle kasville kilpailuedun. Omat tulokseni tukivat Fabbron & Körnerin (2003) tuloksia, sillä heidän tutkimuksessaan pölyttäjien rajallinen määrä ylemmillä alueilla saattoi selittää tarvetta suuremmalle kukalle. Alemmilla aloilla keskikokoinenkin kukka voi menestyä, koska mahdollisia pölyttäjiä on enemmän.

Havaitsemani kukan koon lasku loppukaudesta ylemmillä koelajoilla voi viestiä kasvukauden päättymisestä. Kasvukausi loppuu ylempänä aiemmin, ja tämä kukan koon lasku voi viestiä kasvien kukintaan sijoitettavien resurssien lopusta ja lajiston siirtymisestä fenologian seuraavaan vaiheeseen (Möhl ym., 2022). Syynä voi olla myös kilpailun väheneminen monien lajien lopettaessa kukintansa.

Kukkien muototyyppien osalta tulokset seurasivat odotettua jakaumaa, sillä avoimempi muoto oli yleisempi ylhäällä, minkä lisäksi avoimemmat säteittäissymmetriset kukat olivat yleisempiä kaikissa korkeuksissa. Avoimemmat kukat ovat oletetusti saavutettavampia useammalle lajille, etenkin korkeammalla runsastuville kaksisiipisille (Olesen ym., 2007; Nikkeshi ym., 2015). Generalistisemmiksi luokiteltavien kukkien yleisyys ei siis ole yllättävää, etenkin kun erikoistuneemmat kukkakasvilajit ovat usein herkempiä ympäristöolojen muutoksille, kuten ilmastonmuutoksen tuomille elinolosuhteille (Galen, 1999; Pellissier ym., 2010). Vahva erikoistuminen vaihtelevassa ja ankarassa ympäristössä voi olla haitaksi kasvin menestykselle, etenkin jos lisääntyminen riippuu vain tietyistä pölyttäjälajeista. Omat tulokseni tukevatkin havaintoja kukkien erikoistumisen vähenemisestä haastavammassa olosuhteissa korkeammalla vuoristossa. Näitä tuloksia tulkitessa hyvä ottaa huomioon, että Sponsler ym. (2021) muotoluokkien sisällä on paljon eroja palkkioiden saavutettavuudessa. Esimerkiksi suljetummiksi määritellyistä sarjakukkasista monet voivat olla käytännössä avoimia, kuten porkkanat (*Daucus carota*). Kukkien avoimempi muoto läpi eri korkeuksien voi siis todellisuudessa olla vielä saamiani tuloksia korkeampi.

#### **4.4 Muiden kukkivien kasvien läsnäolo vaikutus kukkaominaisuuksiin**

Kuten on jo käynyt ilmi, isosta kukasta voi olla kasville etua kilpailussa pölyttäjästä, minkä takia tarkastelin kukan koon mahdollista muutosta suhteessa kukkakasvien lajimäärään ja kukkien lukumäärään. Tulokseni heijastivat osittain oletuksiani, sillä kukkien koko nousi samanaikaisesti kukkivien lajien määrän mukana, mutta toisaalta ei kukkien lukumäärän

mukana. Kukkien koko oli siis keskimäärin suurempi, kun koealan kukkakasviyhteisö oli lajirunsaudestaan rikas. Aiempi tutkimus tukee tätä tulosta, kun otetaan huomioon kukkalajien lasku korkeammilla koealoilla. Totland (2001) tutkimuksessa kaksisiipispölyttäjien valinta kohdistui kukan kokoon alempana vuorella, missä pölyttäjistä oli suurempaa kilpailua, mutta ylempänä samanlaista ilmiötä ei ollut havaittavissa. Eli suuresta kukasta oli enemmän hyötyä alempana vuorella, missä pölyttäjien vierailuista kilpaili useampi laji. Näin tapahtui myös tässä tutkimuksessa, sillä lajirunsailla koealoilla kukkakasvien kukat olivat keskimäärin suurempia. Kukkakasvilajien välisissä lukumäärissä saattaa myös olla enemmän satunnaista vaihtelua eri vuosien välillä ja kasvukauden eri vaiheiden välillä, jolloin kukkien koon evoluutio ei ehdi vastaamaan valintaan. Tämä voi johtua esimerkiksi saatavilla olevin resurssien määrän vaihtelusta eri vuosien välillä, jolloin tasaista suuntaa koon evoluutioon ei pääse syntymään. Koska ympäristöolosuhteet vaikuttavat kukan kokoon, korreloi koko myös lajimäärän kanssa, sillä kasvua suosiva mikrohabitaatti ylläpitää runsasta kasvilajistoa. Yhteys kukan ominaisuuksien ja lajiston monimuotoisuuden välillä ei siis välttämättä ole pölyttäjakilpailu, vaan kasvua suosivat ympäristöolosuhteet.

#### **4.5 Korkeuden vaikutus pölyttäjälajistoon**

Pölyttäjälahkojen suhteellinen muutos pistiäisvoittoisesta kaksisiipivoittoiseksi korkeammalle siirryttäessä oli aiempien tutkimusten mukainen (Lefebvre ym., 2018; McCabe ym., 2019; Pellissier ym., 2010). Nämä kaksi heimoa kattoivat suurimman osan aineistoon mitatuista pölyttäjistä, kun taas kovakuoristen ja luokan ”muut” osuudet pysyivät matalampina läpi tutkitun korkeusvaihtelun. Tämän lisäksi kaksisiipiset olivat yleisimpiä pölyttäjiä kaikissa korkeuksissa. Niiden yleisyys ja suhteellinen runsaus heijastaa osin jo mainittua säteittäissymmetristen kukkien yleisyyttä läpi korkeusgradientin.

Tarkastellessani kukkien muotoluokkien jakaumaa yhdessä pölyttäjäheimojen osuuksien kanssa huomasin, että nämä molemmat seurasivat samankaltaista jakauman muutosta. Sekä säteittäissymmetristen kukkien että kaksisiipisten pölyttäjien osuudet nousevat ylöspäin liikkeessä, minkä lisäksi ne ovat suhteellisesti runsaimpia läpi korkeusgradientin. Tämä muutos on odotettu, sillä pölyttäjän valitsema kukka voi selittyä pitkälti pölyttäjän imukärsän tai kielen pituudella (Sponsler ym., 2022). Esimerkiksi kärpäsillä on usein lyhyt imukärsä, joten mesi on niille helpommin saatavilla avoimemmista kukista, mikä selittää näiden selittää näiden ryhmien päällekkäiset esiintyvyydet.

Kun näitä tuloksia pohditaan suhteessa kukkien lajirunsauteen eri korkeuksissa, nähdään, että lajirunsaammilla aloilla tavataan myös enemmän pistiäispölyttäjiä, kun taas ylimmillä

aloilla yleistä on pölyttäjien pienempi kokonaislajimäärä ja kaksisiipispölyttäjät. Avoimempien kukkien oletetaan olevan vierailijoitaan generalisteja, kun taas suljetummissa kukissa pölyttäjiä kävisi vain tietyistä toiminnallisista ryhmistä (Olesen, ym. 2007; Nikkeshi ym., 2015). Lajirunsaammilla alemmilla aloilla pölyttäjien toiminnallinen monimuotoisuus on siis kenties korkeampi, mikä heijastuu myös kukkalajien monimuotoisuuteen. Ilmastonmuutosta ajatellen luonnon monimuotoisuus on tärkeä ekologista hyvinvointia ylläpitävä asia. Sveitsin alppialueiden tapauksessa yksi vuoristolajien monimuotoisuutta tukeva tekijä on niittyjen ylläpito (Gattlen ym., 2017). Etenkin vaikeasti saavutettavampien niittyjen tapauksessa niittyjä voidaan hylätä, jolloin ne pääsevät vähitellen metsittymään. Näiden niittyjen tilalle kasvavat metsät voivat olla lajistoiltaan hyvin köyhiä tai ainakin aiheuttaa ympäristön aiemman lajiston häviämisen tai yksinkertaistumisen. Esimerkiksi kausittainen laiduntaminen voi auttaa ylläpitämään niitylle ominaista monimuotoisuutta ja lajistoa.

#### **4.6 Ilmastonmuutoksen vaikutukset kasvi-pölyttäjäyhteisöihin**

Tutkielmassani tutkin kukkakasvien ominaisuuksia ja niiden pölyttäjiä korkeusgradientilla. Vuorenrintettä kiivetessä lineaarisesti laskeva lämpötilaa (0.54–0.58 °C/100 m (Rolland, 2003)) on mahdollista käyttää muuttuvan ilmaston vaikutusten arviointiin eliöyhteisölle (Rolland, 2003; Wardhaugh ym., 2015). Tämän lisäksi ilmastonmuutos tulee vaikuttamaan vahvasti juuri vuoristoympäristöjen elinyhteistöihin, mikä tekee niiden ymmärtämisestä erityisen tärkeää. Sveitsin ympäristöhallinnon vuonna 2017 tekemän raportin mukaan kasviyhteisöt olivat siirtyneet keskimäärin jopa 8 m ylempään vuoristossa alempaan elävien lajin siirtyessä (Gattlen ym., 2017). Nousevan lämpötilan mukana lajirunsaus voi aluksi nousta ylempänä vuoristossa alempaan elävien lajin siirtyessä (Gattlen ym., 2017). Ajan kuluessa ja ilmastonmuutoksen edetessä on kuitenkin todennäköistä, että alkuperäislajit katoavat, jolloin lajimäärä laskee jälleen.

Ilmastonmuutos uhkaa lajirunsausta, kukkakasviyhteisöjen lajikoostumusta ja etenkin ylimpien alueiden erikoistuneempia lajeja (Bruun ym., 2006; Hoiss ym., 2013; Rahbek ym., 2019). Lämpötilan noustessa kilpailukykyisille lajeille avautuu lisää mahdollisia elinalueita, samalla kun ylimmillä alueilla elävät erikoistuneemmat lajit menettävät sopivat elinympäristöt täysin. Lisääntynyt kilpailu voi näin karsia herkempiä ja erikoistuneempia lajeja. Tämä on huolestuttavaa koska eliöyhteisöjen ollessa lajistoltaan monimuotoisia, kestävät ne todennäköisesti paremmin erilaisia häiriöitä, kuten ilmastonmuutoksen takia nousevaa lämpötilaa (Benadi ym., 2014). Vaikka kyseessä olisivat erikoistuneemmat pölyttäjät, voi lajirikkaista yhteisöistä löytyä tarpeeksi samankaltaisia kukkia, ettei pölyttäjän tarvitse luottaa

vain yhden kukkakasvin kukintaan. Kukkakasvilajien piirteiden toiminnallinen päällekkäisyys mahdollistaa pölyttäjien vierailun eri kasvilajeissa, jolloin muutokset yksittäisten lajien elinvoimaisuuksissa eivät pääse vaikuttamaan niin laaja-alaisesti. Uhkana lajikoostumukselle ja monimuotoisuudelle ovat myös vieraslajit, jotka voivat vaativien ympäristöolosuhteiden hellittäessä hyödyntää yhtäkkiä saavutettaviksi muuttuneita alueita (Kearns ym., 1998). Vieraslajien mukana saattaa alueelle siirtyä myös erilaisia tauteja ja taudinlevittäjiä, jotka voivat aiheuttaa alkuperäislajistolle haittaa (Gattlen ym., 2017).

Samat ilmiöt voivat vaikuttaa myös pölyttäjien levinneisyyteen ja lajistoon. Pölyttäjien on helpompi siirtyä elinympäristöstä toiseen kuin kasvien, mutta liikkumisen hyöty riippuu myös uuden alueen kukkakasveista ja niiden yhteensopivuudesta pölyttäjien tarpeisiin. Pistiaisten määrä voi ilmaston lämmitessä nousta, sillä lämpötilaolosuhteet korkeammalla eivät enää rajoita niiden yksilönkehitystä. Samalla kaksisiipiset eivät pääse enää siirtymään ylemmäs, jolloin pölyttäjäkoostumuksessa on odotettavissa muutoksia. Ristipölyttävät kukkakasvit kärsivät usein samaa tahtia niiden pölyttäjien kanssa, mikä voi edelleen heikentää pölyttäjien asemaa, jos saatavilla olevan ravinnon määrä tai laatu laskevat (Potts ym., 2010). Ilmastonmuutos voi aiheuttaa myös alueellisia eroja kukkien ja niiden pölyttäjien välille, mikäli ympäristöolosuhteet ajavat ne kauemmas toisistaan. Lyhyellä aikavälillä tätä voidaan kompensoida kukkakasvin osalta esim. suvuttomalla lisääntymisellä, mutta pitkän päälle haitat alkavat kasaantua (Potts ym., 2010).

Ilmaston muuttuessa myös kukkien ominaisuuksiin kohdistuvat valintapaineet voivat muuttua eri korkeuksilla. Mikäli pölyttäjien kohdistama valintapaine kukkien kokoon ja muotoon on niitä vahvimmin muovaava tekijä, voi kukkakasvien lajisto ja sen ominaisuuden heijastaa pölyttäjälajiston siirtymää. Eli kun pistiaisten osuus ylhäällä vuorella kasvaisi, nousisi myös vastaskohtaisten kukkien osuus. Samalla myös isompien pistiaislajien siirtyminen voisi heijastua kukkien keskimääräiseen kokoon (Nagano ym., 2014). Kylmemmissä olosuhteissa kimalaiset, kooltaan suurimmat pistiaiset, ovat usein runsaampia kuin muut mesipistiaiset (Woodard, 2017). Toisaalta taas kylmempään sopeutuneet kimalaiset ovat vaarassa ilmaston lämmitessä, mikä edelleen voi muuttaa lajiston dynamiikkaa. Tästä huolimatta, ylempänä lajimonimuotoisuus mahdollisesti kasvaisi uusien lajien levittyessä, muuttaen samalla alueen aiempaa lajikoostumusta. Lajirunsaiden alojen valintapaineet kukan kokoon voivat lajiston mukana seurata uusille alueille, jolloin suurempia kukkia tavattaisiin näillä ylempillä alueilla.

Vuoristokasvit ovat pitkälti tottuneet tiettyyn vuodenaikaisrytmiin, ja ilmastonmuutos tulee vaikuttamaan niiden selviytymiseen yhä vahvemmin, sillä keskilämpötilan noustessa esimerkiksi lumen sulamisrytmi ja kukinnan alkamishetki muuttuvat (Kudo, 2020). Jo nyt



havaittavat fenologioiden muutokset voivat johtaa kasvien kasvi–pölyttäjävuo-rovaikutusten eriaikaistumiseen (Inouye, 2020; Potts ym., 2010; Studer ym., 2005). Ilmastonmuutos tulee lämpötilan noustessa pidentämään mahdollisen kasvukauden pituutta, mutta pidentymistä ei ole havaittu kasveilla, joilla fenologia seuraa tarkempaa rytmiä (Möhl ym., 2022). Kuitenkin kasvit, joiden fenologia on joustavampi, voivat käyttää tätä hyödykseen, mikä voi näkyä vuoristoyhteisöjen lajikoostumuksessa. Kasvien fenologiaa ajavat mm. valojaksot, lämpötila ja niiden sisäinen kello. Kuitenkin yksittäisten tekijöiden vaikutusten vahvuutta on vaikea ennustaa, mikä tekee myös ilmastonmuutoksen tuomien muutoksien ennustamisesta haastavaa (Körner & Hiltbrunner, 2021). Yhtenä esimerkkinä mahdollisille fenologian muutoksille tapahtui, kun vuonna 2020 lumen tavallista aiempi lumen sulaminen johti vuorikellukan (*Geum montanum*) kukinnan leviämisen tavallista pidemmälle ajanjaksolle. Muutoksia voi siis tapahtua myös lajien sisällä, ja yksilöiden väliset erot fenologiassa voivat johtaa ajan kanssa myös tietyn genotyypin valintaan (Körner & Hiltbrunner, 2021).

Ilmasto-olosuhteet vaikuttavat kasvilajiston levittäytymiseen vuoristoympäristössä, minkä takia lumipeitteen keston ja kattavuuden muutokset näkyvät kasvien vuodenaikaisuudessa (Klein ym., 2016). Ilmaston ja lämpötilan nousun vaikutukset ovat jo merkittäviä, ja Klein ym. tulosten mukaan Sveitsissä lumipeitekausi alkoi vuonna 2016 keskimäärin 12 päivää myöhemmin ja loppui 26 päivää aiemmin kuin vuonna 1970. Etenkin lajit, jotka ovat tottuneet joko todella pitkään tai todella lyhyeen talvikauteen tulevat kohtaamaan haasteita. Tämän tutkimuksen osalta lämpötilan nousu ylemmillä koealoilla voi sallia kilpailukykyisten opportunististen lajien leviämisen näille uusille alueille vielä laajemmin.

#### 4.7 Johtopäätökset

Vuoristoympäristöt sopivat hyvin muuttuvan ympäristön ja kasvi–pölyttäjäyhteisöjen tutkimiseen, sillä ilmasto-olosuhteet tarjoavat uniikin asetelman lämpötilan vaikutusten tarkasteluun. Tulokseni näyttivät, että kukkien lajirunsaus laski ylhäällä kylmemmillä koealoilla. Kukkivien kasvien yksilömäärä taas kasvoi kasvukauden edetessä sisältäen huipun keskellä kautta, näyttäen kuinka keskeinen merkitys lajien fenologialla on kukkimisen ja pölytyksen koordinoinnissa. Kukat olivat keskimäärin pienempiä ylemmillä aloilla loppukautta kohti, mutta suurempia kun koealan kukkakasvien lajimäärä nousi. Kukkien koon lasku saattoi heijastaa kasvukauden loppua ja kasvien kasvun resurssien rajallisuutta, kun taas toisten kukkakasvien läsnäolo nosti esiin kukkien koon tärkeyden kilpailussa alueen pölyttäjistä. Sekä säteittäissyymmetristen kukkien että kaksisiipisten pölyttäjien määrät olivat vertailuryhmissään

runsaimpia läpi korkeusgradientin, minkä lisäksi niiden suhteelliset osuudet kasvoivat ylemmillä aloilla. Samalla pistiäisten sekä vastakohtaisten kukkien osuudet laskivat ylöspäin mentäessä. Näiden ryhmien osuuksien samanlaisissa muutoksissa on nähtävissä yhteensopivien kasvi-pölyttäjävuo-rovaikutusten olemassaolo ja tärkeys.

Tarkastelemalla kukkalajistoa tarkemmin eri alueilla, voisi syntyä tarkempi kuva muiden samaan aikaan kukkivien kasvien suhteesta kukkaominaisuuksiin. Tämä voisi tuoda esiin erilaisia vuorovaikutussuhteita etenkin, jos huomioon otettaisiin myös paikallisen pölyttäjälajiston koostumus ja pölyttäjien kukkavierailut. Olisi myös mielenkiintoista tarkastella miten eri koealojen ympäristöolosuhteet vaihtelevat lämpötilan sekä maaperän ominaisuuksien kuten ravinteiden ja pH:n suhteen.

Tulevaisuutta pohtiessa on hyvä pitää mielessä, kuinka moni eri tekijä vaikuttaa kasvi-pölyttäjävuo-rovaikutuksiin. Nämä erilliset tekijät on otettava huomioon ja tunnettava ensin, jotta voidaan tutkia ja arvioida myös niiden yhteisvaikutuksia kukkakasveille sekä niiden pölyttäjille. Ilmastonmuutoksen ei ole kuitenkaan hidastumassa, ja elinympäristöt ja kukkivien kasvien ja pölyttäjien fenologiat tulevat sen takia muuttumaan. Nämä muutokset uhkaavat populaatioiden hyvinvointia ympäristön kadotessa ja eri lajien ajallista synkroniaa vuosittaisrytmien vaihtuessa. Samalla vaarassa ovat mm. kasvi-pölyttäjä vuorovaikutukset, sekä ravintoverkot, joille energian siirtyminen ekologisten yhteisöjen läpi pohjautuu. Kuitenkin vuoristoympäristöt tuovat uniikin ikkunan ilmastonmuutoksen seurausten tutkimiseen ja samalla nostavat esiin sen, kuinka erilaisia seurauksia näillä muutoksilla tulee olemaan. Opittua voidaan käyttää myös tulevien muutosten ennustamiseen, ja mahdollisuuksien mukaan soveltaa myös muiden elinympäristöjen kohtaamiin haasteisiin.

## 5 Kiitokset

Kiitän ohjaajiani Satu Ramulaa ja Mikko Tiusasta asiantuntevista kommentteista ja ohjauksesta läpi tutkielman teon. Haluan kiittää myös Calanda-vuoren kenttätökollegoitani avusta ja seurasta, sekä Laine Lab -tutkimusryhmää mahdollisuudesta työskennellä ikimuistoisissa maisemissa. Lisäksi haluan kiittää läheisiäni tuesta ja kannustuksesta tutkimuksen teon alusta asti, sekä itseäni projektin valmiiksi saamisesta.

## Lähteet

- Anderson, J. T., Inouye, D. W., McKinney, A. M., Colautti, R. I., & Mitchell-Olds, T. (2012). Phenotypic plasticity and adaptive evolution contribute to advancing flowering phenology in response to climate change. *Proc. Royal Soc. B*, 279(1743), 3843–3852. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1051>
- Arnold, S.E.J., Savolainen, V. & Chittka, L. (2009). Flower colours along an alpine altitude gradient, seen through the eyes of fly and bee pollinators. *Arthropod-Plant Inte*, 3, 27–43 <https://doi.org/10.1007/s11829-009-9056-9>
- Arroyo, M.T.K., Armesto, J.J. & Primack, R.B. (1985). Community studies in pollination ecology in the high temperate Andes of central Chile II. effect of temperature on visitation rates and pollination possibilities. *Pl Syst Evol* 149, 187–203. <https://doi.org/10.1007/BF00983305>
- Benadi, G., Hovestadt, T., Poethke, H.-J., & Blüthgen, N. (2014). Specialization and phenological synchrony of plant-pollinator interactions along an altitudinal gradient. *J Anim Ecol*, 83(3), 639–650. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12158>
- Bergamo, P. J., Link to external site, this link will open in a new window, Telles, F. J., Arnold, S. E. J., & Brito, V. L. G. de. (2018). Flower colour within communities shifts from overdispersed to clustered along an alpine altitudinal gradient. *Oecologia*, 188(1), 223–235. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4204-5>
- Biella, P., Bogliani, G., Cornalba, M., Manino, A., Neumayer, J., Porporato, M., Rasmont, P., & Milanese, P. (2017). Distribution patterns of the cold adapted bumblebee *Bombus alpinus* in the Alps and hints of an uphill shift (Insecta: Hymenoptera: Apidae). *J Insect Conserv*, 21(2), 357–366. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-9983-1>
- Blionis, G. J., Halley, J. M., & Vokou, D. (2001). Flowering phenology of *Campanula* on Mt Olynipos, Greece. *Ecography*, 24(6). <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2001.tb00531.x>
- Bruun, H., Moen, J., Virtanen, R., Grytnes, J., Oksanen, L. & Angerbjorn, A. (2006) Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. *J Veg Sci*, 17,37–46.
- Diaz, S., & Cabido, M. (1997). Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *J Veg Sci*, 8(4), 463–474. <https://doi.org/10.2307/3237198>
- Díaz, S., Kattge, J., Cornelissen, J. H. C., Wright, I. J., Lavorel, S., Dray, S., Reu, B., Kleyer, M., Wirth, C., Colin Prentice, I., Garnier, E., Bönisch, G., Westoby, M., Poorter, H., Reich, P. B., Moles, A. T., Dickie, J., Gillison, A. N., Zanne, A. E., & Gorné, L. D. (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529(7585), 167–171. <https://doi.org/10.1038/nature16489>
- Fabbro, T., & Korner, C. (2004). Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. *Flora*, 199(1), 70–81. <https://doi.org/10.1078/0367-2530-00128>
- Faegri K. & Van Der Pijl L. (1979). *Principles of pollination ecology* (3rd ed.). Elsevier Science.

- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., & Thomson, J. D. (2004). Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annu Ecol Evol Syst*, 35(1), 375–403. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347>
- Galen, C. (1999). Why Do Flowers Vary?: The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *BioSci*, 49(8), 631–640. <https://doi.org/10.2307/1313439>
- Garcia, J. E., Dyer, A. G., Burd, M., & Shrestha, M. (2021). Flower colour and size signals differ depending on geographical location and altitude region. *Plant Biolog*, 23(6), 905–914. <https://doi.org/10.1111/plb.13326>
- Gattlen, N., Klaus, G. & Litsios, G. (2017). *Biodiversity in Switzerland: Status and Trends*. s. 14–55. Federal Office for the Environment (FOEN), Bern
- Gavini, S. S., Link to external site, this link will open in a new window, Ezcurra, C., & Aizen, M. A. (2019). Plant–plant interactions promote alpine diversification. *Evol Ecol*, 33(2), 195–209. <https://doi.org/10.1007/s10682-019-09972-5>
- Gérard, M., Vanderplanck, M., Wood, T., & Michez, D. (2020). Global warming and plant–pollinator mismatches. *Emerg Top Life Sci*, 4(1), 77–86. <https://doi.org/10.1042/ETLS20190139>
- Goodwillie, C., Sargent, R. D., Eckert, C. G., Elle, E., Geber, M. A., Johnston, M. O., Kalisz, S., Moeller, D. A., Ree, R. H., Vallejo-Marin, M., & Winn, A. A. (2010). Correlated evolution of mating system and floral display traits in flowering plants and its implications for the distribution of mating system variation. *New Phytol*, 185(1), 311–321. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03043.x>
- Graae, B. J., Vandvik, V., Armbruster, W. S., Eiserhardt, W. L., Svenning, J.-C., Hylander, K., Ehrlén, J., Speed, J. D. M., Klanderud, K., Bråthen, K. A., Milbau, A., Opedal, Ø. H., Alsos, I. G., Ejrnæs, R., Bruun, H. H., Birks, H. J. B., Westergaard, K. B., Birks, H. H., & Lenoir, J. (2018). Stay or go – how topographic complexity influences alpine plant population and community responses to climate change. *Perspect. Plant Ecol Evol Syst*, 30, 41–50. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.09.008>
- Grytnes, J.-A., & McCain, C. M. (2007). *Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition)*. Academic Press, 2nd edition. s.149–154. Elsevier Inc.
- Halliday, F. W., Jalo, M., & Laine, A.-L. (2021). The effect of host community functional traits on plant disease risk varies along an elevational gradient. *ELife*, 10: 67340. <https://doi.org/10.7554/eLife.67340>
- Harrison, X. A., Donaldson, L., Correa-Cano, M. E., Evans, J., Fisher, D. N., Goodwin, C. E. D., Robinson, B. S., Hodgson, D. J., & Inger, R. (2018). A brief introduction to mixed effects modelling and multi-model inference in ecology. *PeerJ*, 6, e4794. <https://doi.org/10.7717/peerj.4794>
- Hegland, S. J., Nielsen, A., Lázaro, A., Bjerknæs, A.-L., & Totland, Ø. (2009). How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecol Lett*, 12(2), 184–195. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01269.x>
- Hoiss, B., Gaviria, J., Leingärtner, A., Krauss, J., & Steffan-Dewenter, I. (2013). Combined effects of climate and management on plant diversity and pollination type in alpine grasslands. *Divers Distrib*, 19(4), 386–395. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00941.x>

- Hämet-Ahti, L., Aalto, M., Koistinen, M., & Korhonen, M. (1984). *Retkeilykasvio*. Helsinki: Suomen luonnonsuojelun tuki.
- Inouye, D. W. (2020). Effects of climate change on alpine plants and their pollinators. *Ann NY Acad Sci*, 1469(1), 26–37. <https://doi.org/10.1111/nyas.14104>
- Kearns, C. A., Inouye, D. W., & Waser, N. M. (1998). ENDANGERED MUTUALISMS: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 29(1), 83–112. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.83>
- Kearns, C. A. (2001). North American dipteran pollinators: assessing their value and conservation status. *Ecol Soc* 5(1), 5
- Klein, G., Vitasse, Y., Rixen, C., Marty, C., & Rebetez, M. (2016). Shorter snow cover duration since 1970 in the Swiss Alps due to earlier snowmelt more than to later snow onset. *Clim Change*, 139(3), 637–649. <https://doi.org/10.1007/s10584-016-1806-y>
- Krizek, B. A., & Anderson, J. T. (2013). Control of flower size. *J Exp Bot*, 64(6), 1427–1437. <https://doi.org/10.1093/jxb/ert025>
- Kudo, G. (2020). Dynamics of flowering phenology of alpine plant communities in response to temperature and snowmelt time: Analysis of a nine-year phenological record collected by citizen volunteers. *Environ Exp Bot*, 170, 103843. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2019.103843>
- Kudo, G. (2022). Outcrossing syndrome in alpine plants: Implications for flowering phenology and pollination success. *Ecol Res*, 37(3), 288–300. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12314>
- Kugler, H. 1970. Blütenökologie.
- Kuriya, S., Hattori, M., Nagano, Y., & Itino, T. (2015). Altitudinal flower size variation correlates with local pollinator size in a bumblebee-pollinated herb, *Prunella vulgaris* L. (Lamiaceae). *Journal of Evol Biol*, 28(10), 1761–1769. <https://doi.org/10.1111/jeb.12693>
- Körner, C. (2007). The use of ‘altitude’ in ecological research. *Trends Ecol Evol*, 22(11), 569–574. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.006>
- Körner, C., & Hiltbrunner, E. (2021). Why Is the Alpine Flora Comparatively Robust against Climatic Warming? *Diversity*, 13(8). <https://doi.org/10.3390/d13080383>
- Lazaro, A., & Totland, O. (2014). The influence of floral symmetry, dependence on pollinators and pollination generalization on flower size variation. *Ann Bot*, 114(1), 157–165. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu083>
- Lefebvre, V., Villemant, C., Fontaine, C., & Daugeron, C. (2018). Altitudinal, temporal and trophic partitioning of flower-visitors in Alpine communities. *Sci Rep*, 8(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23210-y>
- Maad, J., Armbruster, W. S., & Fenster, C. B. (2013). Floral size variation in *Campanula rotundifolia* (Campanulaceae) along altitudinal gradients: Patterns and possible selective mechanisms. *Nord J Bot* 31(3), 361–371. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.01766.x>
- Malo, J. E., & Baonza, J. (2002). Are there predictable clines in plant–pollinator interactions along altitudinal gradients? The example of *Cytisus scoparius* (L.) Link in the Sierra de Guadarrama (Central Spain). *Divers and Distrib*, 8(6), 365–371. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2002.00161.x>

- Marshall, L., Perdijk, F., Dendoncker, N., Kunin, W., Roberts, S., & Biesmeijer, J. C. (2020). Bumblebees moving up: Shifts in elevation ranges in the Pyrenees over 115 years. *Proc Royal Soc B* 287(1938), 20202201. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2201>
- McCabe, L. M., Colella, E., Chesshire, P., Smith, D., & Cobb, N. S. (2019). The transition from bee-to-fly dominated communities with increasing elevation and greater forest canopy cover. *PloS One*, 14(6), e0217198. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0217198>
- Memmott, J., Craze, P. G., Waser, N. M., & Price, M. V. (2007). Global warming and the disruption of plant–pollinator interactions. *Ecol Lett*, 10(8), 710–717. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01061.x>
- Möhl, P., von Büren, R. S., & Hiltbrunner, E. (2022). Growth of alpine grassland will start and stop earlier under climate warming. *Nat Commun*, 13(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-35194-5>
- Nagano, Y., Abe, K., Kitazawa, T., Hattori, M., Hirao, A. S., & Itino, T. (2014). Changes in pollinator fauna affect altitudinal variation of floral size in a bumblebee-pollinated herb. *Ecol Evol*, 4(17), 3395–3407. <https://doi.org/10.1002/ece3.1191>
- Nikkeshi, A., Kurimoto, D., & Ushimaru, A. (2015). Low flower-size variation in bilaterally symmetrical flowers: Support for the pollination precision hypothesis. *Am J Bot*, 102(12), 2032–2040. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500371>
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., and Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *P. Natl. Acad. Sci.*, 104, 19891–19896, <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. (2011). How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Parisod, C. (2022). Plant speciation in the face of recurrent climate changes in the Alps. *Alp Bot*, 132(1), 21–28. <https://doi.org/10.1007/s00035-021-00259-6>
- Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Dubuis, A., & Guisan, A. (2010). Spatial pattern of floral morphology: Possible insight into the effects of pollinators on plant distributions. *Oikos*, 119(11), 1805–1813. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18560.x>
- Petak, I. (2019). Honest Signaling. Teoksessa J. Vonk & T. Shackelford (Toim.), *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior* (ss. 1–3). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6\\_1666-1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_1666-1)
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: Trends, impacts and drivers. *Trends Ecol Evol*, 25(6), 345–353. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.007>
- Raffeneau-Delile, A., Flore d’Egypte, Plates (1826) *Descr. Egypte, Hist. Nat.* 3. Sivulla vierailtu 20.8.2023 [http://www.plantillustrations.org/illustration.php?id\\_illustration=48872&id\\_taxon=8761&mobile=0&SID=kcmd6jrridchm918kvgqjikaal&language=English&thumbnails\\_selectable=0&selected\\_thumbnail=0&query\\_type=species&query\\_broad\\_or\\_restricted=broad&group=0&lay\\_out=0&uhd=0](http://www.plantillustrations.org/illustration.php?id_illustration=48872&id_taxon=8761&mobile=0&SID=kcmd6jrridchm918kvgqjikaal&language=English&thumbnails_selectable=0&selected_thumbnail=0&query_type=species&query_broad_or_restricted=broad&group=0&lay_out=0&uhd=0)
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Colwell, R. K., Dalsgaard, B., Holt, B. G., Morueta-Holme, N., Noguez-Bravo, D., Whittaker, R. J., & Fjeldså, J. (2019). Humboldt’s enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? *Science*, 365(6458), 1108–1113. <https://doi.org/10.1126/science.aax0149>

- Reverté, S., Retana, J., Gómez, J. M., & Bosch, J. (2016). Pollinators show flower colour preferences but flowers with similar colours do not attract similar pollinators. *Ann Bot*, *118*(2), 249–257. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw103>
- Rohr, R. P., Saavedra, S., & Bascombe, J. (2014). On the structural stability of mutualistic systems. *Science*, *345*(6195), 1253497. <https://doi.org/10.1126/science.1253497>
- Rolland, C. (2003). Spatial and Seasonal Variations of Air Temperature Lapse Rates in Alpine Regions. *J Clim*, *16*(7), 1032–1046. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2003\)016<1032:SASVOA>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2003)016<1032:SASVOA>2.0.CO;2)
- Sargent R. D. (2004). Floral symmetry affects speciation rates in angiosperms. *Proc Biol sci*, *271*(1539), 603–608. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2644>
- Seddon, A. W. R., Macias-Fauria, M., Long, P. R., Benz, D., & Willis, K. J. (2016). Sensitivity of global terrestrial ecosystems to climate variability. *Nature*, *531*(7593), 229–232. <https://doi.org/10.1038/nature16986>
- Spencer, V., & Kim, M. (2018). Re“CYC”ling molecular regulators in the evolution and development of flower symmetry. *Semin. Cell Dev. Biol.*, *79*, 16–26. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2017.08.052>
- Sponsler, D., Kallnik, K., Requier, F., Classen, A., Maihoff, A. F., Sieger, J., & Steffan-Dewenter, I. (2022). Floral preferences of mountain bumble bees are constrained by functional traits but flexible through elevation and season. *Oikos*, *2022*(3). <https://doi.org/10.1111/oik.08902>
- Studer, S., Appenzeller, C., & Defila, C. (2005). Inter-Annual Variability and Decadal Trends in Alpine Spring Phenology: A Multivariate Analysis Approach. *Climatic Change*, *73*(3), 395–414. <https://doi.org/10.1007/s10584-005-6886-z>
- Lemmetyinen, Risto., Pihakaski, Seppo., Portin, P., Lehtonen, Juhani., & Tirri, R. (2001). *Biologian sanakirja* (Uud. laitos, 1. p.). Helsingissä: Otava.
- Tordoni, E., Casolo, V., Bacaro, G., Martini, F., Rossi, A., & Boscutti, F. (2020). Climate and landscape heterogeneity drive spatial pattern of endemic plant diversity within local hotspots in South-Eastern Alps. *Perspect Plant Ecol, Evol Syst*, *43*, 125512. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125512>
- Totland, Ø. (2001). *Environment-Dependent Pollen Limitation And Selection On Floral Traits In An Alpine Species*. *82*(8), 12.
- Totland, Ø. (2004). No evidence for a role of pollinator discrimination in causing selection on flower size through female reproduction. *Oikos*, *106*(3), 558–564. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12991.x>
- Vietz, F.B., *Icones plantarum medico-oeconomico-technologicarum* (1800-1822). *Icones Pl. Med.-Oecon. vol. 2* (1804). Sivulla vierailtu 20.8.2023 ([http://www.plantillustrations.org/illustration.php?id\\_illustration=152343](http://www.plantillustrations.org/illustration.php?id_illustration=152343))
- Wagner, J., Lechleitner, M., & Hosp, D. (2016). Pollen limitation is not the rule in nival plants: A study from the European Central Alps. *Am J Bot*, *103*(3), 375–387. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500214>
- Wardhaugh, C. W. (2015). How many species of arthropods visit flowers? *Arthropod Plant Interact*, *9*(6), 547–565. <https://doi.org/10.1007/s11829-015-9398-4>

- Willi, Y., Van Buskirk, J., & Hoffmann, A. A. (2006). Limits to the Adaptive Potential of Small Populations. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 37(1), 433–458. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110145>
- Willmer, Pat. (2011). *Pollination and floral ecology*. Princeton, N.J: Princeton University Press.
- Woodard, S. H. (2017). Bumble bee ecophysiology: Integrating the changing environment and the organism. *Curr Opin Insect Sci*, 22, 101–108. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2017.06.001>



## Liitteet

### Liite 1. Koealojen tiedot

Taulukko 1. Tutkimuksessa käytettyjen koealojen sijainnit Sveitsin Calanda vuorella sekä perustiedot mitatuista kukkalajistosta. Kukkalajien lukumääristä ja kukkien lukumääristä näkyvät arvot ovat viikottaishavaintojen keskiarvot kullakin koealalla. Niityt ovat listattuna alhaisimmasta korkeimpaan ja koealat niiden järjestysnumeron mukaan.

Niitty	Koeala	Korkeus	WGS84.N	WGS84.E	Kukkalajien lkm (ka)	Kukkien lkm (ka)
Im Bofel	I1	766,3	46,8715	9,51233	37	4021
Im Bofel	I2	737,4	46,8718	9,51389	42	8989
Im Bofel	I3	711,5	46,8674	9,51093	42	17280
Im Bofel	I4	702,4	46,8684	9,51279	35	8117
Im Bofel	I6	702,2	46,8743	9,51772	46	6001
Im Bofel	I5	684,5	46,8698	9,5139	48	5973
Im Bofel	I7	648,5	46,8742	9,51901	42	5193
Arella	A1	1020,6	46,8739	9,50858	43	7197
Arella	A2	984,9	46,8714	9,50606	39	9524
Arella	A3	949,8	46,8709	9,50729	47	9135
Arella	A4	1002,8	46,8689	9,50205	46	7376
Arella	A5	1001	46,8667	9,49914	53	13614
Arella	A6	981,9	46,8644	46,8644	44	9536
Nesselboden	N1	1390,3	46,8676	9,48682	35	4395
Nesselboden	N2	1405,5	46,8686	9,48799	36	4282
Nesselboden	N3	1407,7	46,8688	9,48887	38	5806
Nesselboden	N4	1420	46,8698	9,48926	43	4799
Nesselboden	N5	1398,6	46,8695	9,49043	38	6529
Oberberg	O3	1612,7	46,8777	9,49448	31	3874
Oberberg	O4	1576,2	46,8772	9,49519	35	4007
Unter Alp	U1	1745,8	46,8803	9,49204	34	9766
Unter Alp	U2	1749,2	46,8798	9,491029	34	6291

## Liite 2. Koealoilta löytyneiden kukkakasvien lajilista

### Kukkalajin tieteellinen nimi

<i>Achillea millefolium</i>	<i>Cerastium</i> sp.	<i>Stachys recta</i>
<i>Acinos alpinus</i>	<i>Chenopodium album</i>	<i>Lamiaceae</i> pink
<i>Aconitum napellus</i>	<i>Cichorium intybus</i>	<i>Lathyrus pratensis</i>
<i>Aconitum anthora</i>	<i>Cirsium acaule</i>	<i>Leucanthemum vulgare</i>
<i>Aegopodium podagraria</i>	<i>Cirsium arvense</i>	<i>Ligustrum</i> sp.
<i>Agrimonia eupatoria</i>	<i>Coeloglossum viride</i>	<i>Linum catharticum</i>
<i>Ajuga reptans</i>	<i>Colchicum autumnale</i>	<i>Lotus corniculatus</i>
<i>Ajuga pyramidalis</i>	<i>Cuscuta epithymum</i>	<i>Lotus maritimus</i>
<i>Alchemilla</i> sp.	<i>Dactyloriza</i> sp.	<i>Medicago falcata</i>
<i>Allium carinatum</i>	<i>Daucus carota</i>	<i>Medicago lupulina</i>
<i>Amaranthus</i> sp.	<i>Dianthus sylvestris</i>	<i>Medicago minima</i>
<i>Anacamptis pyramidalis</i>	<i>Echium vulgare</i>	<i>Melampyrum sylvaticum</i>
<i>Anemone narcissiflora</i>	<i>Epipactis atrorubens</i>	<i>Minuartia</i> sp.
<i>Anthericum ramosum</i>	<i>Epilobium</i> sp.	<i>Odontites luteus</i>
<i>Anthriscus sylvestris</i>	<i>Euphorbia cyparissias</i>	<i>Myosotes</i> sp.
<i>Anthyllis vulneraria</i>	<i>Euphrasia</i> sp.	<i>Myosotes white</i>
<i>Antennaria dioica</i>	<i>Euphrasia dark</i>	<i>Neottia ovata</i>
<i>Apiaceae</i> sp.	<i>Verbena officinalis</i>	<i>Nigritella nigra</i>
<i>Aquilegia atrata</i>	<i>Fragaria</i> sp.	<i>Ononis spinosa</i>
<i>Arabis/Arabidopsis</i> sp.	<i>Clinopodium vulgare</i>	<i>Onobrychis vicifolia</i>
<i>Arnica montana</i>	<i>Galium</i> sp.	<i>Ophrys insectifera</i>
<i>Asperula cynanchica</i>	<i>Galium verum</i>	<i>Orchis mascula</i>
<i>Aster amellus</i>	<i>Gentiana lutea</i>	<i>Orchis ustulata</i>
<i>Aster bellidiastrum</i>	<i>Gentiana verna</i>	<i>Origanum</i> sp.
<i>Atropa belladonna</i>	<i>Geranium pusillum</i>	<i>Orobanchaceae</i>
<i>Bellis perennis</i>	<i>Geranium sanguineum</i>	<i>Parnassia palustris</i>
<i>Bistorta vivipara</i>	<i>Geranium sylvaticum</i>	<i>Pastinaca sativa</i>
<i>Bupthalmum salicifolium</i>	<i>Geum rivale</i>	<i>Peucedanum</i>
<i>Calluna vulgaris</i>	<i>Globularia</i> sp.	<i>Phyteuma orbiculare</i>
<i>Campanula</i> sp.	<i>Gymnadenia conopsea</i>	<i>Pilosella</i> sp. 1
<i>Campanula glomerata</i>	<i>Helianthemum nummularium</i>	<i>Pilosella</i> sp. 2
<i>Campanula barbata</i>	<i>Herminium monorchis</i>	<i>Pimpinella major</i>
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	<i>Hieracium</i> sp. 1	<i>Pimpinella saxifraga</i>
<i>Carduus defloratus</i>	<i>Hieracium</i> sp. 2	<i>Plantanthera bifolia</i>
<i>Carduus nutans</i>	<i>Hieracium</i> sp. 3	<i>Plantago atrata</i>
<i>Carlina acaulis</i>	<i>Hieracium</i> sp. 4	<i>Plantago lanceolata</i>
<i>Carlina vulgaris</i>	<i>Hieracium</i> sp. 5	<i>Plantago major</i>
<i>Carum carvi</i>	<i>Hieracium</i> sp. 6	<i>Plantago media</i>
<i>Saponaria ocymoides</i>	<i>Hippocrepis comosa</i>	<i>Polygala chamaebuxus</i>
<i>Centaurea</i> sp.	<i>Hypericum</i> sp.	<i>Polygala comosa</i>
<i>Centaurea montana</i>	<i>Knautia arvensis</i>	<i>Polygala vulgaris</i>
<i>Centaureum erythraea</i>	<i>Lactuca muralis</i>	<i>Polygonum aviculare</i>

*Potentilla erecta*  
*Potentilla sp.*  
*Prunella vulgaris*  
*Pulsatilla sp.*  
*Pyrola rotundifolia*  
*Ranunculus sp.*  
*Reseda lutea*  
*Rhinanthus minor*  
*Rosa sp.*  
*Rubus sp.*  
*Rumex sp.*  
*Salvia pratensis*  
*Sanguisorba minor*  
*Sedum album*  
*Sedum acre*  
*Silene dioica*

*Silene flos-cuculi*  
*Silene nutans*  
*Silene vulgaris*  
*Solanum dulcamara*  
*Solidago virgaurea*  
*Spiranthes spiralis*  
*Stachys officinalis*  
*Stellaria sp.*  
*Taraxacum sp.*  
*Teucrium chamaedrys*  
*Teucrium montanum*  
*Thesium sp.*  
*Thymus sp.*  
*Trapogodon sp.*  
*Trifolium badium*  
*Trifolium montanum*

*Trifolium repens*  
*Trifolium pratense*  
*Trollius europaeus*  
*Urtica dioica*  
*Valeriana sp.*  
*Veratrum album*  
*Veronica chamaedrys*  
*Veronica spicata*  
*Veronica teucrium*  
*Vicia sepium*  
*Vicia cracca*  
*Conyza sp.*  
*Vincetoxicum hirundinaria*  
*Viola sp.*  
*Galeopsis sp.*