UPPSALA
UNIVERSITET

Klimatförändringar, växter och pollinatörer - ekologiska konsekvenser av en varmare planet?

Hampus Petrén

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2013
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sammandrag
Klimatförändringar kommer att på olika sätt påverka den mutualistiska interaktionen mellan växter och pollinatörer. Stigande temperaturer får effekter som tidigare blomning och tidigare aktivitet på våren, men också förändrade utbredningsområden. Om växterna och pollinatörerna reagerar olika mycket kan det resultera i missanpassningar mellan dem. En sådan missanpassning kan vara fenologisk då den ena parten blir aktiv tidigare än den andra på våren, eller spatial då utbredningsområden förändras i olika utsträckning. Dessa missanpassningar kan i sin tur få olika ekologiska konsekvenser. I denna uppsats undersöker jag huruvida de ekologiska följderna kommer att skilja sig åt främst mellan olika latituder över jorden, men också mellan olika typer av pollinatörer och växter. De studier som har gjorts på ämnet har kommit fram till skilda resultat. Det finns tydliga bevis för att klimatförändringar påverkar båda grupperna. I vissa fall leder detta till fenologiska missanpassningar, i andra fall inte. I nuläget finns däremot inga bevis för spatiala missanpassningar, även om det kan bildas sådana i framtiden. Om de fenologiska missanpassningarna sedan får ekologiska konsekvenser beror på en rad olika faktorer. Det är osäkert vilken påverkan latitud har då det finns faktorer som talar både för och emot att latitud har en effekt överhuvudtaget. En stor del av denna osäkerhet bottnar i två saker. Dels finns en stor variation i hur olika arter reagerar på klimatförändringarna. Dels är det oklart hur stor del av växterna och pollinatörerna som är generalister respektive specialister på olika latituder, något som är avgörande då fenologiska missanpassningar troligtvis kommer att påverka generalister mindre än specialister. Slutsatsen är att mer forskning behövs för att säga vilken effekt både latitud och typ av pollinatör eller växt har när stigande temperaturer får ekologiska konsekvenser för interaktionen mellan de båda grupperna.

Inledning
Stigande temperaturer till följd av antropogena utsläpp av växthusgaser kommer att påverka ekosystem världen över (IPCC 2007). Dessa klimatförändringar har redan fått effekter på en rad olika grupper, däribland växter och insekter (Parmesan 2007). Det finns två huvudsakliga effekter av klimatförändringar. Dels spatiala förändringar i form av ökade utbredningsområden mot högre latituder och altituder samt förändringar i abundans (populationsdensitet), dels förändrad fenologi i form av bland annat tidigare inledning av blomning på våren. Båda dessa effekter har påvisats till följd av ökade medeltemperaturer (Parmesan & Yohe 2003, Parmesan 2007). Men organismer är inte isolerade enheter utan delar av samhällen och ekosystem och interagerar på olika vis med andra organismer. Det som avgör vilka ekologiska konsekvenser klimatförändringar kommer att få är då inte främst påverkan på utbredning och fenologi i sig, utan istället vilken påverkan dessa förändringar har på interaktionen mellan olika organismer (Visser & Both 2005).

En typ av interaktion som kan komma att påverkas av klimatförändringar är den mellan växter och pollinatörer. Denna interaktion är en typ av mutualism och gynnar alltså båda parterna: växterna får möjlighet att sprida pollen med hjälp av pollinatörerna som i sin tur kan samla föda i form av nektar och till viss del pollen (Memmott *et al.* 2007). Om växter och pollinatörer i ett system reagerar i olika grad på ökade temperaturer kan en missanpassning uppstå, antingen spatialt genom förändrade utbredningsområden eller temporalt då växternas blomning på våren inte sammanfaller optimalt med insekternas aktiva period. Sådana missanpassningar kan ha en inverkan på både växterna och pollinatörerna med en rad olika ekologiska konsekvenser som följd (Bartomeus *et al.* 2011, Willmer 2012).

Det finns dock en stor osäkerhet kring hur växt-pollinatörsinteraktioner kommer att påverkas och huruvida en eventuell påverkan kommer få betydande ekologiska konsekvenser. Två

huvudsakliga faktorer kan komma att ha stor betydelse för vilka följder ökade temperaturer får för interaktionen mellan växter och pollinatörer. Dels kan latitud ha stor påverkan (Parmesan 2007). Temperaturerna väntas stiga mer vid högre latituder än närmare ekvatorn vilket därmed kan få kraftigare konsekvenser för organismer i dessa områden. Dels kan vilken typ av växter och pollinatörer man studerar ha stor inverkan. Det finns skillnader mellan arter i hur de reagerar på ökade temperaturer (Menzel *et al.* 2006), men också stora skillnader i hur pollinationsnätverk är uppbyggda. Många är väldigt generella där en växt kan pollineras av flera pollinatörer och en pollinatör kan pollinera flera olika växter, andra är mer specialiserade. Denna variation påverkar också vilka ekologiska konsekvenser ökade temperaturer får för växt-pollinatörsinteraktioner (Rafferty & Ives 2011).

Syftet med mitt arbete är att ge en utförlig bild av hur interaktionen mellan växter och pollinatörer har påverkats och kommer att påverkas av klimatförändringar. Den huvudsakliga frågeställningen är: kommer klimatförändringar att få olika stora ekologiska konsekvenser för interaktionen mellan växter och pollinatörer vid skilda latituder? Det är också troligt att typen av pollinatör och växt påverkar hur stora de ekologiska konsekvenserna blir. Jag kommer därför även undersöka om vissa grupper av växter eller pollinatörer drabbas av kraftigare ekologiska följder än andra och vad det i så fall beror på. Fokus kommer dock att ligga på latitudfrågan. Jag inleder med en beskrivning över hur klimatförändringar har påverkat växter och pollinatörer och redogör sedan kort för interaktioner mellan växter och pollinatörer i olika miljöer. Därefter kommer huvuddelen av uppsatsen ägnas åt min frågeställning. Där undersöker jag om interaktionen mellan olika växter och pollinatörer kommer att påverkas, om graden av påverkan skiljer sig åt främst beroende på latitud och vilka de eventuella ekologiska följderna blir. Avslutningsvis kommer jag att diskutera mina slutsatser och gå igenom framtida forskningsbehov.

Klimatförändringars påverkan på växter och pollinatörer

Stigande temperaturer har lett till att både växter och pollinatörer har påverkats i olika grad, vilket har undersökts i otaliga studier för många olika organismgrupper (Parmesan 2007). Nedan följer en sammanfattning av viktiga resultat från studier där växter respektive pollinatörer, främst insekter, har studerats separat.

Växter

Studier som undersökt klimatförändringars effekter på växter har fokuserat mer på fenologi än utbredning. Händelser i samband med vårens ankomst, till exempel blomning och lövsprickning, har flitigt antecknats av både forskare och en naturintresserad allmänhet vilket har gjort att det finns stora mängder observationsdata över vårens ankomst i främst Nordamerika och Nordeuropa. Därmed har forskare fått möjligheten att med hjälp av stora dataset analysera växtfenologi i studier med ett stort antal arter över långa tidsperioder (Parmesan 2006).

Ett exempel är en studie av Miller-Rushing och Primack (2008) i Concord, Massachusetts, USA där förändringar i datum för första vårblomning för vanliga växtarter har noterats i perioder mellan åren 1852 och 2006. Under denna tid har årsmedeltemperaturen i området stigit med 2,4 °C. Denna temperaturökning har lett till att datum för första blomningen har tidigarelagts med i genomsnitt sju dagar, även om responsen varierar mycket mellan olika arter. En metastudie av Parmesan (2007) påvisade en genomsnittlig tidigareläggning av vårblomning på norra halvklotet med 1,1 dagar per årtionde för örter, gräs och buskar jämfört med 3,3 dagar per årtionde för träd. Fitter och Fitter (2002) undersökte första vårblomningen

för 385 växtarter på en plats i England under åren 1954–2000. De fann att tidpunkten för första blomningen i genomsnitt var 4,5 dagar tidigare under perioden 1991–2000 jämfört med perioden 1954–1990 vilket visar på en stark temperatureffekt eftersom 90-talet var det varmaste årtiondet under studieperioden. Skillnaderna i fenologiska trender varierade avsevärt mellan arter; 16 % hade signifikant tidigare blomning och för 3 % hade första blomningen istället försenats. För övriga var skillnaden inte signifikant även om majoriteten av dessa visade tendenser mot tidigare blomning. Det fanns inga taxonomiska mönster på annat än släktesnivå över i vilken grad olika arter har börjat blomma tidigare. Däremot fanns det andra signifikanta mönster: annueller reagerade mer och blommade tidigare än perenner, insektspollinerade växter reagerade mer än vindpollinerade och populationer närmare mitten av sitt utbredningsområde reagerade mer än de närmare gränsen av utbredningsområdet. För många arter var blomningstiden speciellt känslig för temperaturer månaden före blomning då höga temperaturer ledde till en tidig blomning, även om temperaturer hösten innan också påverkade (Fitter *et al.* 1995). Dessutom var insektspollinerade växter som blommade tidigt mycket mer känsliga för stigande temperaturer än de som blommade senare (Fitter & Fitter 2002). Att tidigt blommande växter reagerar kraftigare har bekräftats av en annan studie som också visade att mellanårsvariationen är större för arter som blommar tidigt (Menzel *et al.* 2006).

Klimatförändringarnas påverkan på växters utbredning har också undersökts. Ökade temperaturer förväntas resultera i förflyttningar av utbredningsområden mot högre latituder och altituder (Parmesan 2006). Studier har visat på bland annat en ökad utbredning norrut och mot högre höjder för lövträd i norra Sverige (Kullman 2008), och en allmän trend till spridning mot högre altituder för den alpina floran i alperna (Grabherr *et al.* 1994). Också ett tillbakadragande av arter från de sydligaste delarna av deras utbredning har skett, bland annat för ett antal ovanliga växtarter i södra Frankrike (Lavergne *et al.* 2006). Bertin (2008) nämner att studier över växters utbredningsområden är färre än studier på fenologi och att en större del av studierna av utbredning (dock fortfarande en minoritet) inte visar på klara förändringar. Detta kan bero på att förändringar i nederbörd och markanvändning också påverkar. Författaren nämner emellertid också att om temperaturökningarna fortsätter som förväntat under de nästkommande årtiondena så kommer det att leda till tydliga skiften i växters utbredningsområden.

Sammanfattningsvis har klimatförändringar redan lett till och kommer att få ytterligare både spatiala och temporala följder för växter, även om det finns stora skillnader i respons. Viktiga tendenser är att insektspollinerade växter verkar reagera starkare än vindpollinerade och att växter som blommar tidigt på våren verkar reagera kraftigare än växter som blommar sent (Fitter & Fitter 2002).

Pollinatörer

På samma sätt som växter påverkas av stigande temperaturer så påverkas också pollinatörer. Fenologiska effekter i form av förändrade aktivitetsmönster på våren har påvisats för en rad olika insektsgrupper, men också för pollinerande fåglar. En insektsgrupp som studerats jämförelsevis ingående är bin (Hymenoptera: Apoidea: Anthophila). Bartomeus *et al.* (2011) visade att den fenologiska förändringen för bin i Nordamerika mellan 1880 och 2010 har uppgått till i genomsnitt 10,4 dagars tidigareläggning på våren där huvuddelen av förändringen har skett under de senaste 40 åren. De fenologiska förändringarna är störst för bin som dyker upp tidigt på våren. Också fjärilar (Lepidoptera) har studerats i förhållandevis stor utsträckning, bland annat av Roy och Sparks (2000). Majoriteten av 35 fjärilsarter som de studerade i Storbritannien mellan 1976 och 1998 visade en tidigareläggning av första

framträdande och en tidigareläggning av tidpunkten då fjärilsabundansen är som störst. De enskilda fjärilsarterna hade också en totalt sett längre aktivitetsperiod. Författarna förutsåg en tidigareläggning av aktivitet på 2–10 dagar/1 °C temperaturökning på våren för de flesta fjärilarna i studien. McKinney *et al.* (2012) visade att även pollinerande fåglar har påverkats av stigande temperaturer. De studerade den bredstjärtade kolibrin (*Selasphorus platycercus*), som på våren migrerar från Centralamerika till västra USA, och såg att den har ankommit 1,5 dagar tidigare per årtionde under de senaste 37 åren.

Även utbredningsområden för pollinatörer har påverkats. I en studie med 35 icke-migrerande fjärilsarter i Europa hade 63 % av dessa förflyttat sig norrut med 35–240 km under 1900-talet medan endast 3 % förflyttat sig söderut. Huvuddelen av denna förflyttning har bestått av en expansion av de nordliga delarna av utbredningsområdena. En tillbakadragelse från de sydligaste delarna av utbredningsområdena har bara observerats för vissa arter (Parmesan *et al*. 1999). Detta kan dock bero på att många fjärilsarter i Nord- och Mellaneuropa har sin sydligaste utbredning i europeiska bergsområden vilket kan göra att det där sker en flytt till främst högre altituder istället för högre latituder (Hill *et al.* 2002). Denna flytt till högre altituder har demonstrerats av bland annat Wilson *et al.* (2005) som studerade 16 fjärilsarter som lever på hög höjd i norra Spanien. Under en period på 30 år hade den lägsta höjden som dessa arter befann sig på stigit med i genomsnitt 212 meter på grund av en höjning med 1,3 °C (vilket temperaturmässigt motsvarar en höjdskillnad på 225 meter) i årsmedeltemperatur.

Klimatförändringar har alltså fått effekter också för pollinatörer. Påverkan på fenologi och utbredning har konstaterats för både insekter och fåglar. En viktig iakttagelse är att effekten på pollinatörer, i likhet med växter, verkar bli som störst för de arter som är aktiva tidigt på våren (Bartomeus *et al.* 2011).

Interaktioner mellan växter och pollinatörer

Pollinering med hjälp av djur är det i särklass vanligaste sättet för växter att pollineras. Av världens cirka 352 000 arter av angiospermer är 87,5 % pollinerade av djur. Andelen är något högre i tropiska miljöer (94 %) och något lägre i tempererade miljöer (78 %) (Ollerton *et al.* 2011). För denna pollinering står åtminstone 200 000 djur (NRC 2007) där insekter, främst bin, tvåvingar (Diptera) och fjärilar, utgör den absoluta majoriteten (Proctor *et al.* 1996). Bin är den vanligaste pollinatören i de flesta ekosystem (Bartomeus *et al.* 2011). Bland tvåvingar är troligtvis blomflugor (Syrphidae) den viktigaste pollinatören (Jauker & Wolters 2008). Vid högre latituder utgör tvåvingarna en större andel av det totala antalet pollinatörer än vid lägre latituder (Elbering & Olesen 1999). Bin finns i störst utsträckning i varma och torra tempererade områden, däribland medelhavsområdet (Michener 1979).

Det finns ett flertal viktiga omständigheter gällande interaktionen mellan pollinatörer och växter. Ett exempel är att synen på pollinationsnätverk har förändrats under de senaste årtiondena. Bilden har tidigare varit att interaktionerna mellan växter och pollinatörer i de flesta fall är specialiserad. Nu har istället uppfattningen skiftat till att det är mer regel än undantag att interaktionerna är generella, det vill säga att en växt pollineras av flera olika arter av pollinatörer och att en pollinatör besöker flera olika arter av växter (Waser *et al.* 1996). Dessutom tenderar interaktioner mellan växter och pollinatörer ofta att vara både dynamiska och asymmetriska, vilket innebär att de specialister som finns i ett system ofta interagerar med en kärna av generalister (Bascompte *et al.* 2003). Det finns också en benägenhet för både insektspopulationer och växtpopulationer att variera mycket både temporalt och spatialt vilket har en stor påverkan på interaktionerna mellan dem (Burkle & Alarcón 2011).

Klimatförändringar och växt-pollinatörsinteraktioner

Huruvida stigande temperaturer kommer att leda till en missanpassning mellan växter och pollinatörer beror på en rad olika faktorer.

För det första kommer det ha betydelse hur växter och pollinatörer avgör när de ska börja blomma respektive bli aktiva på våren. Om de använder olika omvärldsfaktorer finns det en risk att dessa omvärldsfaktorer (till exempel temperatur, nederbörd eller en kombination av dessa) förändras i olika takt och därmed skapar en missanpassning i fenologi. Det finns på förhand ingen anledning till att organismer på olika trofiska nivåer kommer att reagera likadant på ökande temperaturer. Naturlig selektion kan väntas ha resulterat i att de reagerar likartat på temperaturförändringar men det gäller inte nödvändigtvis för den klimatförändring som nu sker då denna skiljer sig från de temperaturfluktuationer som organismerna evolverat under (Visser & Both 2005).

För det andra kommer typer av växter och pollinatörer, och latituden och altituden som de befinner sig på att inverka. Temperaturökningarna väntas främst på norra halvklotet bli större vid högre latituder än närmare ekvatorn (IPCC 2007). Olika typer av växter och pollinatörer reagerar också i varierande grad på stigande temperaturer. Vissa arter reagerar med en kraftigt tidigarelagd fenologi på våren, andra reagerar inte alls eller visar till och med på en försenad fenologi (Fitter & Fitter 2002). Variationen i respons kan göra det svårt att dra slutsatser om hela system för att förutspå konsekvenser på en mer generell och övergripande nivå (Donnelly *et al.* 2011).

För det tredje kommer eventuella förändringar i utbredningsområden och abundans att påverka risken för spatiala missanpassningar. Klimatförändringar har redan förändrat utbredningsområden för både växter och pollinatörer (Parmesan & Yohe 2003). Om utbredningsförändringarna kommer att resultera i missanpassningar beror på om de sker i samma hastighet för de båda grupperna (Willmer 2012).

Har det skett eller kommer det att ske betydande missanpassningar?

Det har gjorts att antal studier, främst i tempererade klimat på norra halvklotet, som har undersökt ifall missanpassningar mellan växter och pollinatörer har skett och om det kommer att ske i framtiden. Dessa studier har använt vitt skilda metoder, varierar stort i omfattning och har även kommit fram till olika resultat.

Fenologiska missanpassningar i tempererade klimat

Bartomeus *et al.* (2011) visade i en studie att den fenologiska tidigareläggningen inte har skilt sig åt mellan bin och växter i Nordamerika. Med hjälp av 130 års historiska data undersöktes fenologiska förändringar hos tio arter av bin och 106 arter av växter (från fyra tidigare studier) som pollineras av dessa. När bina jämfördes med växter från de fyra tidigare studierna separat (som sträckte sig över olika tidsperioder) så fanns det tendenser (dock ej signifikanta) till att bina avancerade sin fenologi snabbare än växterna i två fall medan förhållandena var de motsatta för de andra två studierna. Skillnaderna kan dock ha berott på olikheter i metodologi eller urval mellan studierna. Författarna listar flera anledningar till varför inga missanpassningar uppstått: både bina och växterna har reagerat likartat sedan temperaturökningarna tagit fart i början av 1970-talet. Hos båda grupperna har även de arter som är aktiva tidigast på säsongen reagerat mest. Arterna är också i huvudsak generalister avseende pollination och deras aktiva period på våren sträcker sig över en längre tidsperiod än vad de maximala fenologiska missanpassningarna väntas bli i framtiden. Författarna drar

därmed slutsatsen att det inte har uppstått några fenologiska missanpassningar mellan växterna och bina än, men att det kan ske i framtiden om temperaturökningarna fortsätter.

I en studie av Doi *et al.* (2008) undersöktes hur temperatur påverkade aktiviteten för fyra arter i plommonsläktet (*Prunus*) och rovfjärilen (*Pieris rapae*) i Japan, mellan åren 1953 och 2002. Under denna tidsperiod ledde stigande temperaturer till tidigare blomning hos träden, i motsats till fjärilen som istället tenderade att dyka upp längre fram på våren under senare år. Anledningen verkar vara att träden är mest känsliga för temperaturvariationer 30–40 dagar före blomning medan fjärilen är mest känslig för temperaturvariationer 15 dagar innan den blir aktiv. Temperaturen under den tiden på våren som träden är som känsligast har ökat mer än temperaturen då fjärilen är som känsligast. Dessa skillnader har lett till en partiell missanpassning i form av att träden börjar blomma innan fjärilen dyker upp.

Även interaktionen mellan växter och en migrerande fågelpollinatör har undersökts. McKinney *et al.* (2012) visade att den bredstjärtade kolibrin (*Selasphorus platycercus*) ankommer tidigare till sitt häckningsområde på grund av stigande temperaturer men att den inte har följt med i samma takt som blommorna den samlar nektar från. Kolibrin hade en tidigare ankomst till nordliga häckningsområden i västra USA med 1,5 dagar per årtionde under de senaste 37 åren. De två växtarter man hade data för från samma plats hade dock tidigarelagt både första blomningen och tidpunkten för när de blommar som mest med cirka 4,5 respektive 3 dagar per årtionde. Om de fenologiska förändringarna fortsätter i samma takt kommer kolibrien som idag anländer innan de två växtarterna börjar blomma att istället anlända efter första blomningen. Detta beräknade författarna skulle inträffa år 2033 respektive 2069 för de två växtarterna. Den främsta anledningen till att det uppstår en missanpassning är troligtvis att temperaturökningarna är som störst vid högre latituder på norra halvklotet. Dessa skillnader i graden av temperaturökning leder till en starkare reaktion hos växterna än kolibrin som övervintrar vid lägre latituder. Denna missanpassning kan i förlängningen få konsekvenser för bland annat kolibrins häckning.

Det har också gjorts ett fåtal studier där man direkt har manipulerat förekomsten av blommande växter. I två studier undersökte Rafferty och Ives (2011, 2012) hur förändrad fenologi påverkar pollinatörers effektivitet, taxonomiska sammansättning och beteendemönster i Wisconsin, USA. Undersökningarna gjordes genom att placera växter i växthus för att få dem att blomma vid önskade tidpunkter varefter de sattes ut i fält. I den ena studien (Rafferty & Ives 2011) undersöktes hur en förändrad fenologi påverkade antalet besök av pollinatörer för totalt fjorton växtarter i två grupper: sådana som historiskt sett har börjat blomma tidigare på våren och sådana som inte har gjort det. För de historiskt avancerade arterna ledde en upp till två veckor tidigare blomning till att blommorna fick fler besök av pollinatörer. För arterna med historiskt sett oförändrad fenologi ledde en tidigare blomning istället till färre besök av pollinatörer. Anledningen till resultaten kan vara att de växtarter vars fenologi har förändrats historiskt främst besöks av tidiga pollinatörer (deras fenologi påverkas också mest (Bartomeus *et al.* 2011)) vilket gör att de har utvecklat en fenotypisk plasticitet som tillåter dem att tidigarelägga blomningen i samma grad som pollinatörerna. Författarna påpekar dock att det är möjligt att växterna inte kommer att kunna tidigarelägga sin fenologi i samma grad som pollinatörerna i framtiden (Rafferty & Ives 2011).

Genom att manipulera två växtarters fenologi fann Rafferty och Ives (2012) att en senare blomning bland annat förändrade vilka arter de blommande växterna pollinerades av. För den första arten, *Tradescantia ohiensis* (en av de arter från den tidigare studien som tidigarelagt sin fenologi) ledde en senare blomning till en förändring i vilka arter som pollinerade, hur

effektiva dessa pollinatörer var och även till fler besök av pollinatörer (tvärtemot den tidigare studien). För den andra arten, rosensidenört (*Asclepias incarnata*) ledde en senare blomning endast till en förändring av vilka arter den pollinerades av. Resultatet av en senare blomning blev då att antalet frön producerade per pollinatörsbesök ökade. Det betyder att ifall de vanliga pollinatörerna inte hänger med när växterna blommar tidigare så blir de reproduktiva kostnaderna högre för växterna eftersom pollinering sker med andra pollinatörer, som är mindre effektiva. Det går alltså åt mer pollen för att bilda samma mängd frön. Denna missanpassning var ett faktum under året som studien utfördes eftersom en experimentell senareläggning av blomningen faktiskt mynnade ut i ett större antal frön producerade per pollinatörsbesök.

Parsche *et al.* (2011) visade i en studie att tidigare blomning och förlust av habitat ledde till färre besök från pollinatörer. Åkersenap (*Sinapis arvensis*, en generalist vad gäller pollinatörer) manipulerades till att blomma tidigare vilket fick ett minskat antal besök från bin och blomflugor som resultat. Trots detta producerades dubbelt så många frön för de växter som blommade tidigare jämfört med de som blommade vid den vanliga tidpunkten. Det fanns två anledningar till den ökade fröbildningen. Vid den tidigare blomningen var nästan inga av ursprungspollinatörerna närvarande. Men blommorna kunde ändå pollineras av andra generalistpollinatörer även om dessa inte var bekanta med senapskålen från början. Dessutom fick en tidigare blomning som konsekvens att antalet besök av skalbaggar som förstörde blommorna kraftigt minskade. Författarnas slutsats blev då att växter som är generalister när det kommer till pollinering, som till exempel senapskål, kan klara av måttliga förändringar i fenologi eftersom de kan pollineras av många olika pollinatörer. Mer specialiserade växtarter kan dock vara mycket mer sårbara.

Med hjälp av datorsimuleringar kom Memmott *et al.* (2007) fram till att fenologiförändringar hos växter och pollinatörer kan resultera i en födobrist för pollinatörerna. De undersökte hur en förväntad temperaturökning under 2000-talet kommer att påverka växter och pollinatörer i ett välstuderat samhälle i Illinois, USA. Detta samhälle där antalet arter och interaktioner var känt utsattes för en simulerad fenologiförändring. Förändringen gjordes i tre scenarier där varje växt och pollinatör fick sin fenologi tidigarelagd med ett slumpmässigt antal dagar i en normalfördelning med genomsnittliga värden på en, två eller tre veckor. Dock fick 10 % av växtarterna en annorlunda, mer avvikande förändring. Genom denna simulering antogs att inte alla arter reagerade likartat på ökade temperaturer och därmed kunde fenologiska missanpassningar uppstå. Resultatet blev att 17–50 % av alla pollinatörer upplevde någon form av negativ påverkan på födotillgång, beroende på hur stor förändringen i fenologi var. Vanligast var att den överlappande tiden för blomning och aktivitet för pollinatören minskade men även perioder av komplett avsaknad av födotillgång för pollinatörer var relativt vanligt. Risken att bli utan föda var som störst för pollinatörer som pollinerade ett jämförelsevis litet antal växtarter. En trolig konsekvens av denna missanpassning var minskade populationsstorlekar för både växter och pollinatörer, främst för specialiserade arter.

Parmesan (2007) kunde med hjälp av en metastudie visa att både taxonomisk tillhörighet och latitud påverkar graden av fenologisk reaktion på stigande temperaturer. Totalt undersöktes 203 arter från vitt skilda organismgrupper på norra halvklotet. Bland annat hade fjärilars fenologi påverkats i genomsnitt tre gånger så mycket som blomväxters, gräs och buskars fenologi (3,7 dagar tidigare per årtionde jämför med 1,1 dagar). Träd påverkades också relativt mycket (3,1 dagar). Latitud hade också en effekt på fenologi: för alla arter sammanräknat var påverkan större vid högre latituder även om det som faktor bara förklarade knappt 4 % av variationen mellan arter. Den kraftigare fenologiska förändringen vid höga

latituder beror på att temperaturökningen är som störst vid högre latituder på norra halvklotet (IPCC 2007). I nuläget är skillnaden i fenologisk respons emellertid för liten för att vara av relevans ur ett större perspektiv eftersom variationen mellan arter är kraftigare än variationen mellan latituder (Parmesan 2007).

Fenologiska missanpassningar i alpina och arktiska klimat
De tidigare nämnda studierna utfördes alla i mer eller mindre tempererade klimat på norra halvklotet. Det finns dock ett fåtal undersökningar från andra områden. Green (2010) visade att två växter och tre insektspollinatörer (varav en migrerande, nattfjärilen *Agrotis infusa*) i alpina miljöer i de Australiska alperna har förändrat sin fenologi i olika grad. Under en 55-års period hade både snömängden minskat och snösmältningen tidigarelagts under höstmånaderna (då det är vår på södra halvklotet). Den första blomningen var för de båda växtarterna signifikant korrelerad med snösmältningsdatum. Bland pollinatörerna hade de två stationära arterna inte förändrat sin fenologi medan den migrerande arten istället anlände till området senare på våren. Det faktum att växterna och pollinatörerna inte har reagerat likadant kan ha en negativ inverkan för de båda grupperna. Speciellt tydligt blir detta för den migrerande pollinatören då migrerande arter troligtvis påverkas av miljöförhållanden på flera olika platser (Stenseth & Mysterud 2002).

Thomson (2010) utförde en studie i en subalpin miljö i Colorado, USA där han undersökte interaktionen mellan liljeväxten *Erythronium grandiflorum* och dess främsta pollinatörer, bidrottningar av arterna *Bombus occidentalis* och *Bombus bifarius*. Också i denna studie var snösmältningen den faktor som hade störst inverkan på när blomning påbörjades. Under den första tiden av blomningen pollinerades växten i mindre utsträckning än under den senare delen av blomningen. Skillnaden i pollinering tyder på en fenologisk missanpassning mellan växten och pollinatörerna.

Olesen *et al.* (2010) fann att en stor del av alla interaktioner mellan växter och pollinatörer på en plats på Grönland var outnyttjade, delvis på grund av skillnader i fenologi. Författarna undersökte pollinationsnätverk under en säsong vid Zackenbergs forskningsstation i nordöstra Grönland. De observerade 61 pollinerande insektsarter och 31 växtarter. Totalt fann de att av alla möjliga interaktioner mellan pollinatörerna och växterna ($61 \cdot 31 = 1891$) så var 80 % inte använda. Av dessa 80 % kunde 35 % förklaras av skillnader i fenologi, för korta överlappningar eller inga överlappningar alls, mellan växter och pollinatörer. Bristen på överlappningar verkade främst gälla för mer ovanliga och specialiserade arter. De löper därmed störst risk för fenologiska missanpassningar vid ökande temperaturer.

Spatiala missanpassningar
Studier som har undersökt spatiala missanpassningar på grund av ökande temperaturer är ovanliga. Det finns ett antal studier (se stycket Klimatförändringars påverkan på växter och pollinatörer) som har undersökt förändringar i utbredning för växter och pollinatörer separat. Parmesan och Yohe (2003) visade i en metastudie med många olika både terrestra och marina organismgrupper över hela jorden, däribland växter, på en genomsnittlig förflyttning på 6,1 km per årtionde mot polerna, även om skillnaden mellan olika arter var stor. Författarna identifierade grupper vars utbredning flyttar sig mot polerna, inte flyttar sig alls, eller till och med flyttar sig mot ekvatorn. Data för skilda organismgrupper presenterades inte men totalt sett hade 27 % av arterna inte förändrat sina utbredningsområden och 24 % visade förändringar som inte kunde relateras till stigande temperaturer. För de resterande 51 % vars utbredningsområden hade förändrats hade fyra femtedelar förflyttat sig i den riktning som förutsagts på grund av ökande temperaturer. Det finns så vitt jag vet inte några studier som

undersöker förändringar hos en grupp växter och tillhörande pollinatörer. Det är därför svårt att säga hur enskilda samhällen av växter och pollinatörer kommer att drabbas, även om det troligtvis inte har uppstått några större spatiala missanpassningar mellan växter och pollinatörer än. Willmer (2012) nämner att förändringar i utbredningsområden på längre sikt kan ha större effekter än fenologiska förändringar då insekter i framtiden kan komma att förflytta sig fortare än växter.

Skillnader i fenologi mellan olika latituder och organismgrupper
De studier som har gjorts inom ämnet har alltså använt olika metodologier, studerat olika organismgrupper och även kommit fram till olika resultat. Klart är emellertid att det redan idag finns exempel på fenologiska missanpassningar (t ex Doi *et al.* 2008), men också fall där det inte har blivit så trots förändrade fenologier (t ex Bartomeus *et al.* 2011). Frågan är då om det finns några generella trender mellan studierna avseende skillnader i missanpassningar mellan olika latituder eller mellan olika grupper av pollinatörer och växter.

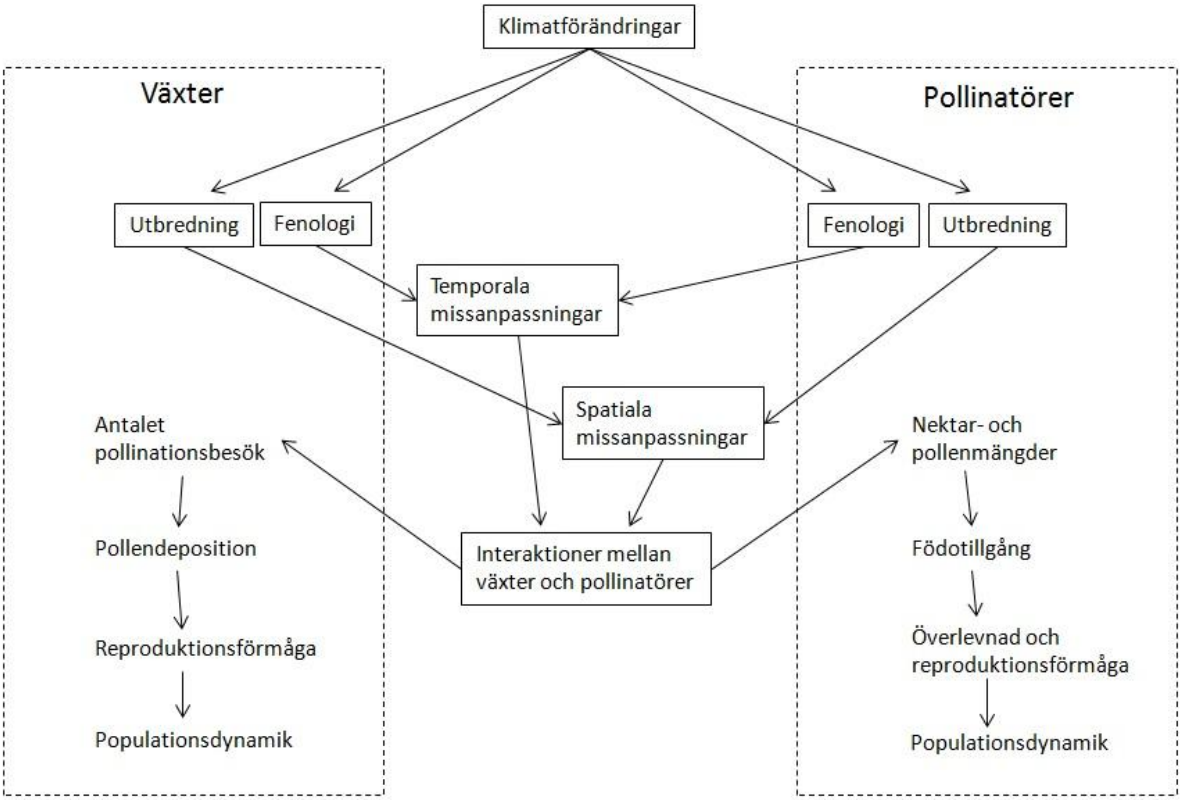
Eftersom de flesta studier har utförts på likartade latituder på norra halvklotet är det svårt att säga något om fenologiska tendenser vid olika latituder. Det går dock att se vissa mönster. Temperaturökningen är större vid högre latituder på norra halvklotet (IPCC 2007). Parmesan (2007) fann att de fenologiska förändringarna var större vid högre latituder men att detta förklarade mindre än 4 % av variationen mellan arter. Eftersom samma studie fann att olika organismgrupper reagerade olika stark så betyder det i teorin att den större förändringen i fenologi vid höga latituder leder till en större missanpassning där. Att förklaringsgraden är så pass liten gör dock att latitud i nuläget inte verkar vara en viktig faktor på en övergripande nivå. En anledning till detta kan vara att även om mellanårsvariationen är stor (Menzel *et al.* 2006) och blomnings- respektive aktivitetstiden är kortare (Olesen *et al.* 2010) vid högre latituder så finns det en möjlighet att fler arter är generalister (Proctor 1996, Klein *et al.* 2008) vilket i så fall skulle betyda att missanpassningar inte blir större än vid lägre latituder. En viktig pusselbit som fattas är kunskap om tropiska klimat (låga latituder) där studier inom ämnet inte verkar existera.

När det kommer till att jämföra olika organismgrupper finns det några viktiga iakttagelser att beakta. Parmesans (2007) metastudie visade att fjärilar i genomsnitt har reagerat starkare på ökade temperaturer än vad växter har gjort. Förhållandet var dock det omvända i studien av Dio *et al.* (2008) vilket visar att det finns en stor variation i respons mellan olika organismgrupper. Bartomeus *et al.* (2011) visade att det för bin (till skillnad mot fjärilar) inte verkar uppstå någon fenologisk missanpassning till växter, möjligtvis på grund av att de är främst generalister när det kommer till pollinering. Bland de två migrerande arterna är responsen olika. Den bredstjärtade kolibrin anländer till USA tidigare än blomningen (McKinney *et al.* 2012) medan nattfjärilen *Agrotis infusa* anländer senare än blomningen i de Australiska alperna. Anledningen till nattfjärilens sena ankomst är troligtvis att den inte migrerar i helt nord-sydlig riktning (Common 1952) och därmed inte rör sig mellan olika latituder i lika hög grad som kolibrin. Eftersom det finns fjärilsarter som migrerar, också vid högre latituder som Nordeuropa (Mikkola 2003), är det inte omöjligt att också dessa påverkas om de upplever olika klimat vid olika latituder. Det finns dock bara studier på icke-migrerande fjärilar (t ex Parmesan *et al.* 1999, Hill 2002) och inte för migrerande arter.

Ekologiska konsekvenser av missanpassningar

Figur 1 visar hur fenologiska och spatiala missanpassningar i teorin kan få ekologiska konsekvenser i form av bland annat förändrad populationsdynamik. Även om

missanpassningar mellan växter och pollinatörer både har dokumenterats och kan väntas fortsätta ske i framtiden är det inte säkert att dessa kommer få några betydande ekologiska följder på en större skala. Om det blir några ekologiska konsekvenser, och hur stora dessa i så fall blir, kommer avgöras bland annat av hur stor temperaturökningen blir, vilka typer av pollinatörer som är inblandade, vilka latituder som studeras och även andra faktorer såsom invasiva arter och förändringar i herbivori.



Figur 1. Bild över hur klimatförändringar kan skapa temporala och spatiala missanpassningar mellan växter och pollinatörer. Dessa missanpassningar kan i sin tur leda till olika förändringar i interaktioner som i slutändan kan påverka populationsstorlek och -sammansättning hos de båda grupperna. Modifierad från Hegland *et al.* (2009).

Blir det några betydande ekologiska konsekvenser?

De studier som tagits upp visar olika resultat angående ekologiska konsekvenser. Där det inte skett några missanpassningar mellan växter och pollinatörer kommer det inte heller att bli några ekologiska följder, vilket är fallet för främst spatiala missanpassningar som hittills inte förekommit. Men där fenologiska missanpassningar har uppstått så finns det också en variation i vad de resulterat i. I till exempel studien av Parsche *et al.* (2011) så kunde andra pollinatörer ta över när senapskålsväxter manipulerades till att blomma tidigare. Men i studien av Memmot *et al.* (2007) ledde en simulering av förändrade fenologier till minskad födotillgång för pollinatörer, speciellt sådana som pollinerade få växter. Frågan är då om det finns något som i allmänhet gör att missanpassningar får några ekologiska konsekvenser.

Något som har stor betydelse är hur ett pollinationsnätverk ser ut när det gäller generalister och specialister. Generalister är vanligare än specialister (Waser *et al.* 1996) och pollinationsnätverk är ofta asymmetriska (Bascompte *et al.* 2003). Dessa två omständigheter kan göra att det vid missanpassningar i fenologi inte blir så viktigt med intakta förbindelser mellan en viss växt och dess pollinatörer. Det finns ofta andra generalistpollinatörer som kan se till att pollinering ändå sker. Samtidigt är sannolikheten också stor att ursprungspollinatören hittar andra växter att pollinera (Rafferty & Ives 2011). Dessutom finns en stor mellanårsvariation i hur pollineringen ser ut. I en studie undersöktes interaktioner

mellan pollinatörer och växter på en plats i Grekland under fyra år. Endast 4,9 % av alla interaktioner observerades samtliga fyra år vilket tyder på att växt-pollinatörsinteraktioner kan variera kraftigt mellan olika år även om det totala antalet interaktioner är stabilt (Petanidou *et al.* 2008). Den stora variationen kan göra att stigande temperaturer inte får så stor effekt på en övergripande nivå eftersom både enskilda arter och hela pollinationsnätverket verkar klara av stora mellanårsvariationer i vilka interaktioner de har. Memmott *et al.* (2007) påpekar dock att asymmetrin i sig kan skapa problem. En växt som pollineras av många olika pollinatörer borde kunna klara en fenologisk missanpassning mot en del av pollinatörerna om andra blir kvar. Men om de pollinatörer som blir missanpassade är starkt specialiserade för denna växt så kommer de få en försämrad födotillgång. Också växtspecialister kan drabbas negativt ifall de mister sina pollinatörer (Parsche *et al.* 2011), men då handlar det istället om en påverkan på reproduktionsförmågan (fig. 1).

Det finns också andra faktorer som påverkar hur stora de eventuella ekologiska följderna blir. Hur långlivad en organism är kan ha en inverkan. Annueller och ettåriga pollinatörer riskerar att påverkas mer i framtiden. Anledningen är att deras reproduktion måste lyckas varje år för att populationen inte ska dö ut (Morris *et al.* 2008). De är därför känsligare än perenner och fleråriga pollinatörer för förhållandena under ett enskilt år. I framtiden kan det då vara en mer riskabel strategi att vara kortlivad eftersom klimatet beräknas bli mer variabelt med till exempel fler förekomster av extremt väder (IPCC 2007). Att annueller reagerar kraftigare på stigande temperaturer än perenner (Fitter & Fitter 2002) kan också få en negativ inverkan på dem.

Det finns studier som visar att växter reagerar mer och blommar tidigare än vad pollinatörerna blir aktiva (Doi *et al.* 2008, Forrest & Thomson 2011). Men det finns också studier som visar på det motsatta (Gordo & Sanz 2005, Visser & Both 2005). De vitt skilda resultaten gör det svårt att dra några allmänna slutsatser om vilken grupp som påverkas mest. En viktig sak för de båda grupperna är dock att de arter som är aktiva tidigt på våren reagerar mest (Fitter & Fitter 2002, Bartomeus *et al.* 2011). Detta faktum är viktig då det kan göra att risken för missanpassningar i allmänhet minskar. Något som till viss del istället kan leda till större missanpassningar för tidigt aktiva arter är att dessa tenderar att ha en större fenologisk mellanårsvariation (Menzel *et al.* 2006).

Överlag finns det alltså många olika faktorer som kan påverka huruvida det blir några ekologiska följder på grund av fenologiska missanpassningar. De studier som har gjorts är begränsade på så vis att de bara undersöker vissa aspekter för vissa grupper av organismer på vissa platser. Dessutom kommer de ofta fram till motsägelsefulla resultat. Primack *et al.* (2009) påpekar att extrapolering av resultat från en art på en viss plats till en annan art på en annan plats inte är lämpligt eftersom det finns en så stor variation i hur olika arter reagerar.

Skillnader mellan olika latituder

Eftersom temperaturökningarna kommer vara störst vid höga latituder på det norra halvklotet (IPCC 2007) kommer arter i dessa områden påverkas mer, även om skillnaden mellan latituder är liten (Parmesan 2007). Bortsett från alla andra faktorer skulle detta resultera i de största missanpassningarna och därmed de största ekologiska följderna i dessa områden. Det finns dock en rad viktiga faktorer att ta hänsyn till när man jämför de ekologiska konsekvenserna vid olika latituder.

På tillräckligt höga latituder och altituder innebär vårens ankomst att ett snötäcke smälter bort. Bortsmältningen av snö är då det som främst avgör när växter börjar blomma (Green 2010,

Thomson 2010). Om stigande temperaturer gör att pollinatörer blir aktiva tidigare på våren samtidigt som snösmältningen och därmed växterna hänger med i samma takt bör det faktum att tidpunkten för blomning främst styrs av när snötäcket försvinner inte utgöra något problem. Men med klimatförändringar förväntas också förändringar i nederbörd som bland annat väntas öka i nordöstra Nordamerika och Nordeuropa (IPCC 2007). Ökade snömängder kan då göra att snösmältningen inte följer med temperaturökningen. Förändringen i relationen mellan snösmältning och temperatur kan då få som resultat att de växter vars blomningstidpunkt främst avgörs av när snötäcket försvinner blir fenologiskt missanpassade med sina pollinatörer vars uppvaknande eller ankomst till platsen avgörs av temperaturen. Problemet har uppmärksammats för andra ekologiska interaktioner, till exempel mellan predatorer och bytesdjur (Green 2010), och kan väntas förekomma också mellan växter och pollinatörer, även om det inte finns några studier på ämnet. Värt att nämna är också att en kort växtsäsong i sig kan göra samhällen mer känsliga för störningar och snabba klimatförändringar vilket kan förstärka de ekologiska konsekvenserna på grund av fenologiska missanpassningar (Encinas-Viso *et al.* 2012).

Det är fortfarande oklart huruvida interaktioner mellan växter och pollinatörer är mer generaliserade vid högre latituder och mer specialiserade vid lägre latituder, eller om det inte är någon skillnad. Ollerton och Cranmer (2002) utförde en metastudie där de jämförde graden av specialisering hos växt-pollinatörsinteraktioner i tropiska och tempererade klimat. De kom fram till att interaktionerna inte är mer specialiserade vid lägre latituder. Även om det absoluta antalet specifika interaktioner är större i tropikerna så vägs det upp av att artrikedomen är mycket större. Olesen och Jordano (2002) fann däremot i en annan metastudie en övergripande tendens att andelen generalister bland växter ökar vid högre latituder. Samma studie hävdar dock att detsamma inte gäller för pollinatörer. Men det finns också senare studier som menar att generalister är vanligare vid högre latituder också bland pollinatörer. Exempelvis har det visats att pollinatörer vid högre latituder till stor del är tvåvingar, vilka är de främsta generalisterna (Elberling & Olesen 1999, Biesmeijer 2006). Samma sak har visats gälla för pollinerande kolibrier vars interaktioner med växter som de samlar nektar från är mer specialiserade vid lägre latituder (Dalsgaard *et al.* 2011). De tvetydiga resultaten gör det tydligt att mer forskning, främst studier som undersöker hela intervallet från mycket låga till mycket höga latituder, behövs på området innan övergripande slutsatser kan dras.

Även om graden av generalism möjligtvis förändras så förblir pollinationsnätverk konstanta över olika latituder på andra sätt, bland annat i hur uppdelat pollinationsnätverket är i olika mindre subgrupper och hur centraliserat det är (Dupont *et al.* 2009). Att de är konstanta på detta sätt borde göra att det som avgör hur känsligt ett pollinationsnätverk är främst beror på den relativa fördelningen av specialister och generalister. Som tidigare nämnts kan en större andel generalister göra att fenologiska missanpassningar inte får lika stora ekologiska konsekvenser. Detta skulle, om generalism samtidigt är vanligare vid högre latituder, leda till att de ekologiska konsekvenserna av fenologiska missanpassningar blir mindre vid högre latituder. Det är oklart om denna eventuella effekt är större eller mindre än de faktorer som istället talar för större ekologiska konsekvenser vid högre latituder.

Två olika typer av anpassning

En viktig aspekt när det kommer till klimatförändringar är hur växter och pollinatörer anpassar sig. Det finns i grunden två olika sätt för en population att reagera på förändringar: fenotypisk plasticitet och evolution. Det intressanta i sammanhanget är om förändringar i

växters och pollinatörers fenologi och utbredning främst beror av det ena eller det andra och vilka eventuella konsekvenser det kan få (Donnelly *et al.* 2011).

Fenotypisk plasticitet låter en organism reagera på snabba förändringar, till exempel från ett år till ett annat. Det är det som gör att en art med samma genuppsättning kan blomma vid olika tidpunkter på våren beroende på olika temperaturer i olika områden (Donnelly *et al.* 2011). Men om förändringarna i omvärldsförhållanden blir tillräckligt stora räcker inte den fenotypiska plasticiteten till och det uppstår ett selektionstryck som gör att populationen evolverar och förändrar sin genetiska sammansättning (Gienapp *et al.* 2008). Ifall evolution ska kunna upprätthålla en mutualism när omvärlden förändras beror bland annat på hur snabbt klimatförändringarna sker (Gilman *et al.* 2012). Något som också påverkar är hur långlivad en organism är. En kortlivad pollinatör kan ha en större potential att evolvera än till exempel en långlivad växt eftersom den har kortare generationstid. Växter har inte heller samma förmåga att snabbt migrera till nya områden som pollinatörer har. Detta skulle kunna göra att det är mer kritiskt för växter än pollinatörer att ha tillräckligt stor fenotypisk plasticitet för att klara variationer på kort sikt samtidigt som det måste finnas genetiska förutsättningar för att kunna evolvera på längre sikt (Donnelly *et al.* 2011). Gienapp *et al.* (2008) menar att de flesta förändringar som har kommit av stigande temperaturer än så länge är resultaten av fenotypisk plasticitet och att exempel på mikroevolution är mer ovanligt. Det finns dock fortfarande oklarheter inom området och mer forskning behövs. Något som är värt att notera i sammanhanget är att i den mån det finns exempel på evolution för olika arter på grund av klimatförändringar så verkar det inte gälla för arters absoluta klimattolerans, vilket stöds av att många arter flyttar mot högre latituder. De kan alltså inte i tillräcklig omfattning förändra temperaturtoleransen till högre temperaturer utan måste istället migrera (Parmesan 2006).

Andra viktiga faktorer

Stigande temperaturer kan i sig resultera i ekologiska följder när interaktioner mellan växter och pollinatörer förändras. Men det kan också vara så att andra faktorer förstärker eller begränsar dessa konsekvenser. Det finns många sådana faktorer varav några av de viktigaste beskrivs nedan.

Klimatförändringar kan påverka invasiva arter annorlunda än inhemska arter eftersom det finns olika drag som utmärker de invasiva arterna. De invasiva pollinatörerna är ofta generalister vilket kan göra att de inte är lika känsliga för stigande temperaturer och fenologiska missanpassningar. Bland invasiva växter är egenskaper som en stark konkurrensförmåga och stor tolerans för olika miljöförhållanden vanliga. Dessa egenskaper skulle i teorin kunna göra att invasiva växter och pollinatörer klarar stigande temperaturer bättre än inhemska arter. Det är dock svårt att förutse hur detta kommer att påverka biodiversitet och egenskaper för pollinationsnätverk i ekosystem med många invasiva arter (Aizen *et al.* 2008, Schweiger *et al.* 2010).

Som tidigare nämnts kan förändringar i nederbörd leda till förändringar i snömängder som i sin tur kan påverka avsmältning av snötäcke och den blomning som följer. Men nederbördsförändringar kan också få andra konsekvenser. I en studie av Ellwood *et al.* (2011) visades att även om temperatur var den viktigaste faktorn för att påverka insekters fenologi så fanns det flera arter som visade på både tidigare och senare fenologi i samband med stor nederbörd. Dessutom är nederbörd en viktig faktor som tillsammans med temperatur påverkar vilka pollinatörer som finns på en plats och deras relativa betydelse, vilket visades av González *et al.* (2009) som studerade sammansättningen av pollinatörssamhällen utmed olika klimatgradienter i Västindien.

En ytterligare faktor som kan få betydelse är insektspollinatörers fysiologi. Värmetoleransen hos en organism avgörs till stor del av hur stora temperaturvariationer den lever under. Den maximala temperaturen ektotermer kan tolerera varierar dock inte så mycket med latitud (Addo-Bediako *et al.* 2000). Följden blir att insekter som lever på lägre latituder (där det är varmare) har ett mindre temperaturintervall mellan temperaturen de normalt lever i och den maximala temperaturen som de klarar av. Stigande temperaturer riskerar därmed att resultera i lägre fitness för insekter i tropiska klimat eftersom de närmar sig sitt temperaturmaximum. Insekter i tempererade klimat kan däremot få högre fitness. Adaption, acklimatisering samt förändrade beteenden och utbredningar kan till viss del motverka effekterna av klimatförändringar men väntas inte kunna göra det fullt ut (Deutsch *et al.* 2008). Det är dock oklart huruvida variationen i temperaturtolerans mellan ektotermer på olika latituder kan komma att ha en inverkan på interaktioner mellan växter och pollinatörer över en större skala, även om det sannolikt kommer att ha en viss effekt åtminstone vid lägre latituder.

En avslutande viktig faktor är herbivori. Som visades i studien av Parsche *et al.* (2011) ledde en tidigare blomning till att antalet blommor förstörda på grund av herbivori av en skalbagge kraftigt minskade. Konsekvenserna blev stora då de växter som manipulerades att blomma tidigare producerade dubbelt så många frön. Fabina *et al.* (2010) simulerade förändringar i fenologi hos en växtart med en pollinatör och en herbivor. Ett skifte från det att pollinatören till att herbivoren var aktiv tidigast på våren ledde till ett minskat antal pollinatörer och ett ökat antal herbivorer. Ett scenario som utformades tvärtom, då pollinatören istället för herbivoren blev aktiv tidigast, fick som konsekvens att systemet riskerade att förlora den stabila samexistensen mellan grupperna. Även om systemet inte utsattes för kompletta fenologiska missanpassningar blev följderna kraftiga och likartade scenarier i verkligheten kan få stora ekologiska konsekvenser för de inblandade organismerna.

Diskussion

Hur klimatförändringar påverkar interaktionen mellan växter och pollinatörer är en komplex fråga. Jag har tagit upp olika studier där interaktionen mellan olika typer av växter och pollinatörer på olika platser har studerats med skilda metoder. Resultaten varierar. När det kommer till fenologi visar de flesta organismer upp en tidigareläggning av händelser såsom blomning och aktivitet på våren. I en del fall har detta lett till fenologiska missanpassningar mellan växter och pollinatörer, i andra fall inte. När det kommer till utbredningsområden så visar också dessa på förändringar, men där finns det hittills inga exempel på att det har skett några spatiala missanpassningar, även om det kan komma att ske i framtiden. Huruvida de fenologiska missanpassningarna som har uppstått får ekologiska konsekvenser varierar också mellan olika studier. Det finns exempel på där missanpassningar inte har fått några ekologiska följder, men också exempel på där de i olika grad har fått det. Två viktiga egenskaper hos interaktionen mellan växter och pollinatörer kan mildra de ekologiska konsekvenserna. Dels är en stor andel av alla pollinatörer och växter generalister. Dels finns det en stor mellanårsvariation i interaktionerna i ett pollinationsnätverk som gör att växter och pollinatörer redan är anpassade för att klara förändringar och variationer på grund av skiftande förhållanden från år till år. Men det finns också andra viktiga faktorer som kan öka uppkomsten och graden av ekologiska konsekvenser, till exempel invasiva arter och effekter av förändrad herbivori.

Min huvudsakliga frågeställning har varit huruvida storleken av de ekologiska konsekvenserna skiljer sig åt avseende latitud, men också om typen av växt eller pollinatör

påverkar. Det är svårt att ge ett definitivt svar på denna fråga men det går att dra vissa övergripande slutsatser. Vissa saker talar för och andra saker talar emot att fenologiska missanpassningar och ekologiska konsekvenser skiljer sig åt vid olika latituder. Det existerar en tendens för att missanpassningar i fenologi är större vid höga latituder på norra halvklotet på grund av större temperaturökningar där, men denna tendens är mycket svag. Vid höga latituder förväntas dock väderförhållandena bli mer varierande vilket kan resultera i förändringar i nederbörd och snötäcke. Denna nederbördsförändring skulle kunna göra att det blir större ekologiska följder vid högre latituder. Vad som talar emot detta är möjligheten att generalism bland växter och pollinatörer är vanligare vid högre än lägre latituder. Om så är fallet är inte helt utrett, men det finns flera studier som antyder det. De ekologiska konsekvenserna på grund av fenologiska missanpassningar blir i så fall mindre vid högre latituder eftersom generalister lättare kan skapa nya interaktioner. En annan sak som talar för mildare ekologiska följder vid höga än låga latituder är att insekter vid låga latituder sannolikt kommer att påverkas fysiologiskt negativt av stigande temperaturer, vilket kan bryta isär interaktioner mellan växter och pollinatörer.

När det kommer till skillnader mellan hur olika typer av växter och pollinatörer kommer att påverkas finns det också relativt stora osäkerheter. Vad som är tydligt är dock att generalister sannolik kommer att klara sig bättre än specialister. Om en växt eller pollinatör har flera olika interaktioner är den mindre känslig för att förlora en del av dessa på grund av fenologiska missanpassningar och har också lättare att bilda nya interaktioner. Dessa egenskaper skulle kunna göra att bin, och speciellt flugor, klarar sig bättre då de i allmänhet verkar vara mer generalister än fjärilar. Pollinatörer är mer kortlivade och mobila än växter vilket kan göra att de har möjlighet att evolvera snabbare och förflytta sig snabbare om temperaturökningarna blir tillräckligt stora för att det ska ha betydelse. Däremot kan migrerande pollinatörer, främst fjärilar och kolibrier, vara mer känsliga då de flyttar mellan olika latituder där graden av temperaturökning skiljer sig åt.

Sammantaget påverkar alltså både latitud och typ av organism hur stora de olika ekologiska konsekvenserna blir, även om variationen mellan olika arter verkar vara större än variationen mellan olika latituder. Vad som är mindre klart är dock i vilken grad dessa båda faktorer kommer att ha en påverkan. Gällandes typ av organism behöver framtida forskning främst ta reda på mer om hur olika slags pollinatörer klarar fenologiska missanpassningar. Angående latitud är det viktigt med mer forskning kring hur stora de fenologiska missanpassningarna blir vid olika latituder och mer forskning kring huruvida generalism hos växter och pollinatörer är vanligare vid högre latituder. Det behövs också forskning kring eventuella spatiala missanpassningar på grund av ökande temperaturer, främst då studier som undersöker växter och tillhörande pollinatörer som är kända att samverka. Till sist behövs även större kunskaper om hur kringliggande faktorer, såsom herbivori och förändringar i nederbörd, påverkar uppkomsten och storleken på missanpassningar och efterföljande ekologiska konsekvenser.

Så även om vi idag vet relativ mycket om klimatförändringars påverkan på interaktionen mellan växter och pollinatörer så behöver vi i framtiden ändå utöka vår kunskap kring ämnet. Mutualismen mellan växter och pollinatörer är viktigt inte bara för dem själva utan också för hela ekosystem världen över. Med mer forskning har vi bättre möjligheter att förutse och förstå vilka ekologiska konsekvenser missanpassningar mellan dessa två grupper kan komma att få.

Tack

Jag vill tacka min handledare Anders Ödeen för konstruktiv och insiktsfull återkoppling. Jag vill också tacka mina medstudenter Johanna Bergman, David Brobäck och Julia Jonsson för värdefulla kommentarer.

Referenser

Addo-Bediako A, Chown SL, Gaston KJ. 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences **267**: 739–745.

Aizen MA, Morales CL, Morales JM. 2008. Invasive Mutualists Erode Native Pollination Webs. PLoS Biology **6**: e31.

Bartomeus I, Ascher JS, Wagner D, Danforth BN, Colla S, Kornbluth S, Winfree R. 2011. Climate-associated phenological advances in bee pollinators and bee-pollinated plants. Proceedings of the National Academy of Sciences **108**: 20645–20649.

Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM. 2003. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. Proceedings of the National Academy of Sciences **100**: 9383–9387.

Bertin RI. 2008. Plant Phenology And Distribution In Relation To Recent Climate Change. The Journal of the Torrey Botanical Society **135**: 126–146.

Biesmeijer JC. 2006. Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. Science **313**: 351–354.

Burkle LA, Alarcón R. 2011. The future of plant-pollinator diversity: Understanding interaction networks across time, space, and global change. American Journal of Botany **98**: 528–538.

Common IFB. 1952. Migration and Gregarious Æstivation in the Bogong Moth, *Agrotis infusa*. Nature **170**: 981–982.

Dalsgaard B, Magård E, Fjeldså J, González AMM, Rahbek C, Olesen JM, Ollerton J, Alarcón R, Araujo AC, Cotton PA, Lara C, Machado CG, Sazima I, Sazima M, Timmermann A, Watts S, Sandel B, Sutherland WJ, Svenning JC. 2011. Specialization in Plant-Hummingbird Networks Is Associated with Species Richness, Contemporary Precipitation and Quaternary Climate-Change Velocity. PLoS ONE **6**: e25891.

Deutsch CA, Tewksbury JJ, Huey RB, Sheldon KS, Ghalambor CK, Haak DC, Martin PR. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. Proceedings of the National Academy of Sciences **105**: 6668–6672.

Doi H, Gordo O, Katano I. 2008. Heterogeneous intra-annual climatic changes drive different phenological responses at two trophic levels. Climate Research **36**: 181–190.

Donnelly A, Caffarra A, O'Neill BF. 2011. A review of climate-driven mismatches between interdependent phenophases in terrestrial and aquatic ecosystems. International Journal of Biometeorology **55**: 805–817.

Dupont YL, Padrón B, Olesen JM, Petanidou T. 2009. Spatio-temporal variation in the structure of pollination networks. Oikos **118**: 1261–1269.

Elbering H, Olesen JM. 1999. The Structure of a High Latitude Plant-Flower Visitor System: The Dominance of Flies. Ecography **22**: 314–323.

Ellwood ER, Diez JM, Ibáñez I, Primack RB, Koborr H, Higuchi H, Silander JA. 2011. Disentangling the paradox of insect phenology: are temporal trends reflecting the response to warming? Oecologia **168**: 1161–1171.

Encinas-Viso F, Revilla TA, Etienne RS. 2012. Phenology drives mutualistic network structure and diversity. Ecology Letters **15**: 198–208.

Fabina NS, Abbott KC, Gilman RT. 2010. Sensitivity of plant–pollinator–herbivore communities to changes in phenology. Ecological Modelling **221**: 453–458.

Fitter AH, Fitter RSR. 2002. Rapid Changes in Flowering Time in British Plants. Science **296**: 1689–1691.
Fitter AH, Fitter RSR, Harris ITB, Williamson MH. 1995. Relationships Between First Flowering Date and Temperature in the Flora of a Locality in Central England. Functional Ecology **9**: 55–60.
Forrest JR, Thomson JD. 2011. An examination of synchrony between insect emergence and flowering in Rocky Mountain meadows. Ecological Monographs **81**: 469–491.
Gienapp P, Teplitsky C, Alho JS, Mills JA, Merilä J. 2008. Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. Molecular Ecology **17**: 167–178.
Gilman RT, Fabina NS, Abbott KC, Rafferty NE. 2012. Evolution of plant-pollinator mutualisms in response to climate change. Evolutionary Applications **5**: 2–16.
González AMM, Dalsgaard B, Ollerton J, Timmermann A, Olesen JM, Andersen L, Tossas AG. 2009. Effects of climate on pollination networks in the West Indies. Journal of Tropical Ecology **25**: 493.
Gordo O, Sanz JJ. 2005. Phenology and climate change: a long-term study in a Mediterranean locality. Oecologia **146**: 484–495.
Grabherr G, Gottfried M, Pauli H. 1994. Climate effects on mountain plants. Nature **369**: 448
Green K. 2010. Alpine taxa exhibit differing responses to climate warming in the Snowy Mountains of Australia. Journal of Mountain Science **7**: 167–175.
Hegland SJ, Nielsen A, Lázaro A, Bjerknes A-L, Totland Ø. 2009. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? Ecology Letters **12**: 184–195.
Hill JK, Thomas CD, Fox R, Telfer MG, Willis SG, Asher J, Huntley B. 2002. Responses of butterflies to twentieth century climate warming: implications for future ranges. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences **269**: 2163–2171.
IPCC. 2007. Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Pachauri, R.K. and Reisinger, A. (eds.)] IPCC, Geneva, Switzerland, 104 pp.
Jauker F, Wolters V. 2008. Hover flies are efficient pollinators of oilseed rape. Oecologia **156**: 819–823.
Klein DR, Bruun HH, Lundgren R, Philipp M. 2008. Climate Change Influences on Species Interrelationships and Distributions in High-Arctic Greenland. Advances in Ecological Research **40**: 81–100.
Kullman L. 2008. Thermophilic Tree Species Reinvade Subalpine Sweden—Early Responses to Anomalous Late Holocene Climate Warming. Arctic, Antarctic, and Alpine Research **40**: 104–110.
Lavergne S, Molina J, Debussche M. 2006. Fingerprints of environmental change on the rare mediterranean flora: a 115-year study. Global Change Biology **12**: 1466–1478.
McKinney AM, CaraDonna PJ, Inouye DW, Barr B, Bertelsen CD, Waser NM. 2012. Asynchronous changes in phenology of migrating Broad-tailed Hummingbirds and their early-season nectar resources. Ecology **93**: 1987–1993.
Memmott J, Craze PG, Waser NM, Price MV. 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. Ecology Letters **10**: 710–717.
Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Roy DB. 2006. Altered geographic and temporal variability in phenology in response to climate change. Global Ecology and Biogeography **15**: 498–504.
Michener CD. 1979. Biogeography of the bees. Annals of the Missouri botanical Garden. 277–347.

Mikkola K. 2003. The Red Admiral butterfly (*Vanessa atalant*, Lepidoptera: Nymphalidae) is a true seasonal migrant: an evolutionary puzzle resolved? European Journal of Entomology **100**: 625–626.
Miller-Rushing AJ, Primack RB. 2008. Global warming and flowering times in Thoreau's Concord: a community perspective. Ecology **89**: 332–341.
Morris WF, Pfister CA, Tuljapurkar S, Haridas CV, Boggs CL, Boyce MS, Bruna EM, Church DR, Coulson T, Doak DF, Forsyth S, Gaillard JM, Horvitz CC, Kalisz S, Kendall BE, Knight TM, Lee CT, Menges ES. 2008. Longevity can buffer plant and animal populations against changing climatic variability. Ecology **89**: 19–25.
NRC (National Research Council). 2007. Status of pollinators in North America. National Academies Press, Washington, D.C., USA.
Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Elberling H, Rasmussen C, Jordano P. 2010. Missing and forbidden links in mutualistic networks. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **278**: 725–732.
Olesen JM, Jordano P. 2002. Geographic Patterns in Plant-Pollinator Mutualistic Networks. Ecology **83**: 2416–2424.
Ollerton J, Cranmer L. 2002. Latitudinal trends in plant-pollinator interactions: are tropical plants more specialised? Oikos **98**: 340–350.
Ollerton J, Winfree Rachael, Tarrant S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? Oikos **120**: 321–326.
Parmesan C. 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics **37**: 637–669.
Parmesan C. 2007. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. Global Change Biology **13**: 1860–1872.
Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C, Hill JK, Thomas CD, Descimon H, Huntley B, Kaila L, Kullberg J, Tammaru T, Tennet WJ, Thomas JA, Warren M. 1999. Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. Nature **399**: 579–583.
Parmesan C, Yohe G. 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. Nature **421**: 37–42.
Parsche S, Fründ J, Tscharntke T. 2011. Experimental environmental change and mutualistic vs. antagonistic plant flower–visitor interactions. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **13**: 27–35.
Petanidou T, Kallimanis AS, Tzanopoulos J, Sgardelis SP, Pantis JD. 2008. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. Ecology Letters **11**: 564–575.
Primack RB, Inbáñez I, Higuchi H, Lee SD, Miller-Rushing AJ, Wilson AM, Silander Jr JA. 2009. Spatial and interspecific variability in phenological responses to warming temperatures. Biological Conservation **142**: 2569–2577.
Proctor M, Yeo P, Lack A. 1996. The Natural History of Pollination. HarperCollins Publishers. Great Britain.
Rafferty NE, Ives AR. 2011. Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant-pollinator interactions. Ecology Letters **14**: 69–74.
Rafferty NE, Ives AR. 2012. Pollinator effectiveness varies with experimental shifts in flowering time. Ecology **93**: 803–814.
Roy DB, Sparks TH. 2000. Phenology of British butterflies and climate change. Global change biology **6**: 407–416.
Schweiger O, Biesmeijer JC, Bommarco R, Hickler T, Hulme PE, Klotz S, Kühn I, Moora M, Nielsen A, Ohlemüller R, Petanidou T, Poots SG, Pyšek P, Stout JC, Sykes MT, Tscheulin

T, Vilà M, Walther GR, Westphal C, Winter M, Zobel M, Settele J. 2010. Multiple stressors on biotic interactions: how climate change and alien species interact to affect pollination. Biological Reviews **85**: 777–795.

Stenseth NC, Mysterud A. 2002. Climate, changing phenology, and other life history traits: nonlinearity and match–mismatch to the environment. Proceedings of the National Academy of Sciences **99**: 13379–13381.

Thomson JD. 2010. Flowering phenology, fruiting success and progressive deterioration of pollination in an early-flowering geophyte. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **365**: 3187–3199.

Waser NM, Chittka L, Price MV, Williams NM, Ollerton J. 1996. Generalization in Pollination Systems, and Why it Matters. Ecology **77**: 1043–1060.

Willmer P. 2012. Ecology: pollinator–plant synchrony tested by climate change. Current Biology **22**: R131–R132.

Wilson RJ, Gutiérrez D, Gutiérrez J, Martinéz D, Agudo R, Monserrat VJ. 2005. Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate change. Ecology Letters **8**: 1138–1146.

Visser ME, Both C. 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences **272**: 2561–2569.