

**Pro Gradu -tutkielma**

**Raatteen (*Menyanthes trifoliata*) kärkikukan  
poikkeuksellinen avautumisajankohta - viesti pölyttäjille  
kukinnan houkuttelevuuden huipusta?**

**Hanna-Leena Keskinen**



**Jyväskylän yliopisto**

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja ympäristöhoito

23.3.2006

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos  
Ekologia ja ympäristöhoito

KESKINEN, H-L.: Raatteen (*Menyanthes trifoliata*) kärkikukan poikkeuksellinen avautumisajankohta - viesti pölyttäjille kukinnan houkuttelevuuden huipusta?  
Pro gradu -tutkielma: 23 s.  
Työn ohjaaja: Dos. Veikko Salonen  
Tarkastajat: Prof. Johanna Mappes, Dos. Veikko Salonen  
Maaliskuu 2006

---

Hakusanat: raate, *Menyanthes trifoliata*, kukinnan koko, pölytysmenestys, mesi

## TIIVISTELMÄ

Raate (*Menyanthes trifoliata*) on boreaalisella alueella esiintyvä, laajoja klooneja muodostava vesi- tai suokasvi. Suvullista lisääntymistä varten se tuottaa monikukkaisen terttukukinnan. Raate on distylinen ja siten selkeän ristipölytteinen - ainoastaan eri kukkamorfien väliset pölytykset saavat aikaan munasolujen hedelmöittymisen. Pääpölyttäjinä toimivat kimalaiset ja kukkakärpäset. Raatteen kukkien aukeamisjärjestys on erikoinen. Kukat avautuvat akropetaalisessa järjestyksessä (alhaalta ylöspäin), kuitenkin niin, että kukinnan ylin kukka avautuu samaan aikaan kukinnan alimpien kukkien kanssa. Pro gradu -työssäni tutkin tämän poikkeuksellisen ilmiön yleisyyttä ja sen syitä. Keräsin aineistoa kymmenestä Konneveden kunnan alueella sijaitsevasta populaatiosta kesällä 2001. Ilmiötä yleisesti havainnoidakseni seurasin noin 250 kukinnan kukintaa. Selvitin ylimmän kukan avautumisen vaikutusta pölytysmenestykseen tekemällä pareittaisia kokeita, joissa valitsin ominaisuuksiltaan mahdollisimman samanlaisia kukintopareja ja poistin koeyksilöstä ylimmän kukan. Keräsin aineistoa koeparien pölyttäjävierailujen määristä sekä siementuotannosta. Tutkin myös ylimmän kukan kokoa suhteessa kukinnan muihin kukkiin. Seurasin osaa kukinnoista päivittäin koko niiden kukinnan ajan, mittasin medentuotannon ja laskin päivittäisen kukintokoon. Ylin kukka avautuu keskimäärin silloin, kun 40 % kukinnan muista kukista on auennut. Ylimmän kukan koko ei myöskään vastaa tavanomaista akropetaalisissa kukinnoissa tapahtuvaa ylimpien kukkien koon pienenemistä, vaan se on samankokoinen tai suurempi kuin kukinnan alemmat kukat. Ylin kukka aukeaa aina ennen muita kukinnan ylimmän osan kukkia. Sekä päivittäinen kukintokoko että medentuotanto ovat suurimmillaan niinä päivinä, jolloin ylin kukka on avoinna. Näin ollen ylin kukka näyttäisi toimivan viestinä pölyttäjille kukinnan huippuajankohdasta, jolloin myös pölyttäjien tavoittelema palkkio on suurimmillaan. Pölyttäjät myös reagoivat viestiin. Niitä vierailee selvästi enemmän niissä kukinnoissa, joissa ylin kukka on avoinna kuin vastaavissa kukinnoissa, joista ylin kukka on poistettu. Siementuotantoon ylimmän kukan poistaminen ei kuitenkaan näyttänyt vaikuttavan. Tämä saattaa johtua siitä, että pölyttäjäkäyntien määrää enemmän siementuotantoon vaikuttaa kukinnan sijainti klooniaikussa (keskellä vs. reunalla) ja sitä kautta vieraan kukkamorfin siitepölyn saatavuus.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Science

Department of Ecological and Environmental Science

KESKINEN, H-L.: The exceptional opening time of the uppermost flower of bog-bean (*Menyanthes trifoliata*) - a signal for the pollinators of the attractiveness peak of the inflorescence?

Bachelor of Science Thesis: 23 p.

Supervisor: Docent Veikko Salonen

Inspectors: Prof. Johanna Mappes, Docent Veikko Salonen

March 2006

Key Words : bog-bean, *Menyanthes trifoliata*, inflorescence size, pollination succes, nectar

## ABSTRACT

Bog-bean (*Menyanthes trifoliata*) is an aquatic or bog species, which forms large clones and is found throughout boreal areas. For sexual reproduction it forms a multi-flowered inflorescence, a raceme in which flowers are pollinated mainly by bumble-bees and small flies. Bog-bean is distylous and thus obligatorily cross-pollinated. The order in which bog-bean opens its flowers is unique. Flowers open otherwise acropetally (bottom - up), but the uppermost flower of the inflorescence opens at the same time with the lowest flowers. In my masters thesis I studied the frequency of this flowering phenomenon and the possible reasons for it. I collected data from ten populations on the area of Konnevesi commune in Finland during the summer 2001. To examine the phenomenon in general I observed the flowering of approximately 250 inflorescences. To test the effects of the opening of the uppermost flower on pollination success I conducted pairwise tests, in which I chose two inflorescences as similar as possible in their characters and removed the uppermost flower from testplants. I then collected data of pollinator visitation activities and seed production of the inflorescences. I also examined the size of the uppermost flower and compared it with other flowers of the inflorescence. I observed some inflorescences daily throughout their flowering season and measured the nectar production and counted daily inflorescence sizes. The uppermost flower opens when on an average 40 % of inflorescence's flowers are open. The size of the uppermost flower does not follow the normal acropetal decrease in the flower size, but is as large or larger than the other flowers of the inflorescence. The uppermost flower opens always before the other flowers of the upper part of the inflorescence. Both daily inflorescence size and nectar production reach maximum during the days the uppermost flower is open. Thus it seems to function as a signal of the peak of the inflorescence's attractiveness at the time when also the reward offered for the pollinators is maximal. The pollinators also react to this signal. They visit more the inflorescences with the uppermost flower open than similar inflorescences from which the uppermost flower has been removed. Removal of the uppermost flower did not, however, seem to influence the seed production. The reason for this may be that the position of the inflorescence in the clone (central vs. peripheral) and thus reception of legitimate pollen affects seed production more than do the pollinator visitations.

## Sisältö

<b>1. JOHDANTO.....</b>	<b>5</b>
1.1. Kukinnan koon vaikutus kasvin lisääntymismenestykseen.....	5
1.2. Kukkien koon vaihtelu terttukukinnoissa.....	6
1.3. Medentuotannon vaikutus pölyttävievierailuihin.....	6
1.4. Raatteen kukkien poikkeuksellinen avautumisjärjestys.....	7
<b>2. AINEISTO JA MENETELMÄT.....</b>	<b>8</b>
2.1. Tutkittavan lajin kuvaus .....	8
2.2. Tutkimuspopulaatiot.....	8
2.3. Kukkien poikkeuksellisen avautumisjärjestyksen yleisyys .....	10
2.4. Ylimmän kukan poistokoe, pölyttjäseurannat.....	11
2.5. Ylimmän kukan poistokoe, siementuotanto.....	11
2.6. Kukkien punnitseminen.....	11
2.7. Meden mittaukset ja päivittäinen kukintokoko.....	12
<b>3. TULOKSET.....</b>	<b>13</b>
3.1. Kukinnan koko ja ylimmän kukan avautumisen ajankohta.....	13
3.2. Kukinnan ylimmän kukan ominaisuudet.....	15
3.3. Kukkien medentuotanto.....	15
3.4. Kukinnan ylimmän kukan poistamisen vaikutus pölytysmenestykseen.....	17
3.5. Kukinnan ylimmän kukan poistamisen vaikutus siementuotantoon.....	17
<b>4. TULOSTEN TARKASTELU.....</b>	<b>18</b>
4.1. Kukkien avautumisjärjestys, ylimmän kukan ja kukinnan ominaisuudet.....	18
4.1.1. Kukkien avautumisjärjestys, populaatioiden väliset erot ja kasvupaikan vaikutus.....	18
4.1.2. Ylimmän kukan koko.....	18
4.1.3. Kukan morfin vaikutus.....	19
4.1.4. Päivittäinen kukintokoko.....	19
4.1.5. Medentuotanto.....	19
4.2. Ylimmän kukan avautumisajankohdan vaikutus lisääntymismenestykseen. ....	20
4.2.2. Pölytysvierailut.....	20
4.2.3. Siementuotanto.....	20
<b>Kiitokset.....</b>	<b>22</b>
<b>Kirjallisuus.....</b>	<b>22</b>

## 1. JOHDANTO

### 1.1. Kukinnan koon vaikutus kasvin lisääntymismenestykseen

Eläinpölytteiset kasvit houkuttelevat pölyttäjiä luokseen kukillaan. Kukkien väri, koko, muoto ja tuoksu ovat kasvin viestimiskeinoja pölyttäjille. Yksittäiset kukat ovat usein järjestäytyneet kukinnoiksi. Kukkien kokoaminen yhteen lisää kasvin näyttävyyttä, ja itse kukinto ominaisuuksineen tulee tärkeämmäksi houkuttelevuudessa kuin yksittäinen kukka. Kasvin lisääntymismenestykseen vaikuttaa kukinnan kaikkien kukkien yhteenlaskettu siitepöly- ja siementuotanto. Houkuttelun lisäksi kasvin täytyy tarjota eläimelle palkkio pölytyskäynnistä meden tai siitepölyn muodossa. Poikkeuksena tästä ovat kasvit, joilla kukkien pölytys perustuu petokseen (Proctor ym. 1996).

Pölyttäjät suosivat suuria kukintoja saman lajin pieniä kukintoja enemmän. Ne myös käyvät useammassa kukassa suuressa kukinnossa vieraillessaan (mm. Wyatt 1982, Firmage & Cole 1988, Harder ym. 2004). Kukinnan koolla on kaksi komponenttia (Harder & Cruzan 1990): 1) kukinnan kukkien kokonaislukumäärä sekä 2) päivittäinen kukinnan koko eli auki olevien kukkien lukumäärä kunakin päivänä.

Pölyttäjien houkuttelun kannalta päivittäinen kukintokoko on olennaisempi kuin kokonaiskukintokoko, sillä kukinnan havaitsemiseen ja houkuttavuuteen vaikuttaa avointen kukkien lukumäärä juuri vierailun lyhyenä ajankohtana (Harder ym. 2004). Päivittäiseen kukintokokoon vaikuttavat samat seikat kuin kokonaiskukintokokoonkin: geneettiset tekijät, resurssien allokointi kukkien välillä ja siementuotannon maksimoinnin ja kasvullisen lisääntymisen välinen tasapainottelu (Wyatt 1982).

Suuresta kukinnosta ei ole pelkästään hyötyä kasvin lisääntymiselle. Evoluutiossa kukinnan koon kasvua tasapainottavat useat koosta johtuvat haittavaikutukset. Kukinnan koko onkin luonnonvalinnan kautta muodostunut tietynlaiseksi vastakkaisten valintatekijöiden väliseksi kompromissiksi. Kun pölyttäjä vierailee useassa kukinnan kukassa, se tulee siirtäneeksi myös kasvin omaa siitepölyä kukasta toiseen. Tästä seuraa geitonogamia eli kukinnan sisäinen itsepölytys, jonka on todettu kasvavan kukinnan koon kasvaessa (Harder & Barret 1995). Geitonogamia saattaa johtaa sisäsiitosdepressioon, mikä vähentää kasvin elinikäistä lisääntymismenestystä. Niillä kasveilla, jotka eivät kykene itsesiitokseen tai jotka abortoivat geitonogamiset siemenaiheet, itsepölytys kuluttaa siementuotantoon käytettävissä olevia siemenaiheita ja siitepölyä (Harder ym. 2004).

Geitonogamian lisäksi runsaat pölyttäjävierailut kasvattavat kasvin riskiä saada jokin kasvitauti. Pölyttäjät kuljettavat mukanaan kukasta toiseen taudinaiheuttajien itiöitä. Sekä yksittäisen kukan koon (Elmqvist ym. 1993) että kukinnan koon (Thrall & Jarosz 1994) on todettu olevan yhteydessä esimerkiksi ponsinokitauhin (*Microbotryum violaceum*) tartunnan todennäköisyyteen. Myös kasvien sijainti lähekkäin lisää infektion riskiä (Shykoff ym. 1997). Ponsinokitauti on itiöiden välityksellä tarttuva, steriiliyteen johtava sienitauti, joten taudista aiheutuva haitta kasvin lisääntymismenestykselle on huomattava (Elmqvist ym. 1993).

Myös siemenpredaation riski kasvaa kukinnan koon kasvaessa. Esimerkiksi jotkin kärpäslajit sekä pölyttävät kukkia että munivat kukkiin, jättäen kehittyvät toukat ruokailemaan kasvin kehittyvillä siemenillä (Hemborg & Després 1999). Siemenpredaatioon ei aina liity pölytystä, vaan suhde voi olla täysin parasiittinen. Myös tällaisissa tapauksissa kukinnan suuri koko houkuttelee parasiitteja puoleensa (Molau ym. 1989).

Suuri kukinto saattaa kiinnittää myös kasvinsyöjien huomion. Ehrlén (1997) totesi kevätlinnunherneen altistuvan laidunnukselle sitä enemmän, mitä suurempi kasvin kukkamäärä oli.

## 1.2. Kukkien koon vaihtelu terttukukinnoissa

Terttukukinnossa kukat ovat kiinnittyneet kukkaperällään haarattomaan kukintovarteeseen. Kukkien järjestäytymismuoto on useimmiten spiraalimainen, ja kukat aukeavat tavallisimmin akropetaalisesti eli alhaalta ylöspäin etenevässä järjestyksessä. Kukkien koko pienenee tyypillisesti alhaalta ylöspäin (Weberling 1992).

Myöskään elinvoimaisten siementen jakautuminen akropetaalisesti avautuvissa kukinnoissa ei ole tasaista. Useimmiten kukkien siemenmäärän on osoitettu laskevan sijainnin mukaan lähtien kukinnan pohjalta ja edeten kukinnan yläosaan (Diggle 1995). Syitä kukinnan yläosan kukkien pienempään kokoon ja huonompaan siementuotantoon on esitetty useita.

Weberlingin (1992) mukaan kukkien aukeamisjärjestys ja koko seuraa niiden kehittämissuunnasta, jossa alimmat kukat kehittyvät ensin. Tähän perustuu resurssikilpailun hypoteesi. Alimmat kukat sijaitsevat lähempänä yhteyttäviä lehtiä, vartta ja juuristoa, ja ovat siksi paremmassa asemassa veden ja ravinteiden saannin, aiemman kehittymisen ja paremman siementuotantopotentialin suhteen. Ylimmät kukat toimivat siementuotantoreserveinä, jotka otetaan käyttöön vasta alimpien kukkien pölyttymisen tai siementuotannon epäonnistuttua tai sellaisena vuotena, jolloin lisääntymisolosuhteet ovat poikkeuksellisen hyvät (vedonlyönti-hypoteesi) (Diggle 1995, Vallius 2000).

Toisen hypoteesin mukaan kukinto ei rakennu ominaisuuksiltaan samankaltaisista kukista, vaan kukkien välillä on morfologisia eroja. Ylimpien kukkien pienen koon lisäksi myös niiden lisääntymiselimet ovat pienempiä kuin alimpien, ja tämä voi johtaa niiden heikkoon lisääntymistulokseen ilman resurssikilpailun vaikutustakin (Wolfe 1992). Tätä hypoteesia nimitetään arkkitehtuuristen vaikutusten hypoteesiksi (Diggle 1995). On myös mahdollista, että osa kukinnan kukista toimii ainoastaan pölyttäjien houkuttelijoina (Nilsson 1981).

Kolmas hypoteesi olettaa kukinnan kärkiosan huonon siementuotannon johtuvan siitä, että pölyttäjät suosivat kukinnan alemman osan kukkia. Alimmat kukat houkuttelevat pölyttäjät ensimmäisenä luokseen suuremmalla koollaan tai mesimäärällään. Pölyttäjät poistuvat kukinnosta ennen ylimpiin kukkiin ehtimistä tai jättävät ainakin vieraista kukista tuomansa siitepölyn suurelta osin alimpiin kukkiin, siirtäen ylimpiin kukkiin lähinnä kasvin omaa siitepölyä (Diggle 1995).

## 1.3. Medentuotannon vaikutus pölyttäjävierailuihin

Kukkaan houkuttelun lisäksi kasvin on tarjottava pölyttäjälle palkkio sen tekemästä työstä. Useimmiten palkkiona toimii kukkapohjaan kerääntyvä mesi. Mesi on vesipohjainen sokeriali, jossa sokereiden osuus on 15 - 75% painosta (Proctor ym. 1996). Pölyttäjien käyttäytymiseen vaikuttaa kasvin tarjoaman meden määrä ja sen saannin luotettavuus. Real (1981) totesi, että ampiaisten ja mehiläisten ruokailukäyttäytymisessä tärkeämpää on meden saannin jatkuva varmuus kuin suuret, satunnaiset mesimäärät.

Pölyttäjien käytökseen vaikuttaa myös vierekkäisten kukintojen medentuotanto, sillä hyönteiset ruokailevat yleensä kasvilaikuissa mieluummin kuin yksittäisissä kasveissa. Pleasants ja Zimmermann (1979) totesivat *Delphinium nelsonii* -lajin kukkien

synkronoivan medentuotantonsa naapurikasvien kanssa. Pölyttäjät havainnoivat “kuumia” ja “kylmiä” laikkuja, ja viipyivät pitempään niissä kukkalaikuissa, joissa mettä oli saatavilla. Kasvin kannalta onkin eroa sillä, onko palkkiontarjonta yksilön sisäistä vai yksilöiden välistä. Jos vaihtelu on yksilön sisäistä, pölyttäjä käy useammassa kukassa, minkä seurauksena geitonogamia uhkaa. Jos vaihtelu taas on yksilöiden välillä, pölyttäjä käy useammassa yksilössä ja geenivirta on turvatumpi (Real 1981).

Edellä esitin useiden tutkimusten osoittavan, että pölyttäjät suosivat suuria kukintoja. Tällainen käytös on pölyttäjän kannalta energiatehokasta. Suurista kukinnoista saa enemmän mettä vähemmällä lentomäärällä (Morse 1986). Tiiviissä kukinnoissa pölyttäjät voivat lisäksi kävellä kukasta toiseen, mikä vie noin 90% vähemmän energiaa kuin lentäminen (Heinrich 1975).

Thomson ja Plowright (1980) mittasivat kasvin medentuotannon vaikutusta emin luotille saapuvien siitepölyhiukkasten määrään. Mitä suurempaa medentuotanto oli, sitä enemmän emin luotille saapui siitepölyhiukkasia. Tämä johtuu siitä, että pölyttäjä viettää enemmän aikaa runsasmetisessä kukassa ja myös tunkeutuu syvemmälle kukkaan.

#### 1.4. Raatteen kukkien poikkeuksellinen avautumisjärjestys

Raate (*Menyanthes trifoliata*) on terttukukintoinen, hyönteispölytteinen suokasvi. Raatteen kukkien aukeamisjärjestys on erikoinen. Yleensä ensimmäiset kukat avautuvat akropetaalisesti eli alhaalta ylöspäin. Kun muutama kukinnon alimmista kukista on avautunut, avautuu seuraavaksi kukinnon ylin kukka, ja sen jälkeen kukat avautuvat jälleen normaalin alhaalta ylöspäin etenevän järjestyksen mukaisesti. Pienikukintoiset, alle 10-kukkaiset kasvit avaavat tavallisesti ensimmäisenä kärkikukan ja sen jälkeen loput kukat normaalissa akropetaalijärjestyksessä (Jalas 1980). Ylin kukka on myös yhtä suuri tai suurempi kuin kukinnon muut kukat. Jalaksen (1980) mukaan kärkikukan teriössä on yleensä kuusi liuskaa, kun muissa kukinnon kukissa viisilukuisuus on sääntönä. Jalaksen teosta lukuun ottamatta ylimmän kukan poikkeavaa aukeamisajankohtaa ei ole mainittu kasvikirjoissa tai edes raatteen pölytysbiologisissa tutkimuksissa (mm. Olesen 1987, Nic Lughadha & Parnell 1989, Thompson ym. 1998, Mossberg & Stenberg 2005).

Tämän poikkeuksellisen kukkien avautumisjärjestyksen yleisyyden selvittäminen ja sen syiden tutkiminen ovat pro gradu -työni aiheena. Pyrin tutkimuksessani vastaamaan seuraaviin kysymyksiin:

- 1) Kuinka yleinen raatteen kukkien poikkeuksellinen avautumisjärjestys on?
- 2) Vaikuttaako ylimmän kukan aikainen avautuminen kukinnon pölytysmenestykseen ja / tai sientuotantoon?
- 3) Vaikuttaako ylimmän kukan avautuminen kukinnon medentuotantoon?

## 2. AINEISTO JA MENETELMÄT

### 2.1. Tutkittavan lajin kuvaus

Raate (*Menyanthes trifoliata*) on Suomessa yleinen alkuperäiskasvi, jonka kasvupaikkoja ovat märät suot sekä vesistöjen nevareunukset. Raate kukkii kesäheinäkuussa ja on hyönteispölytteinen (Jalas 1980). Raate lisääntyy myös suvuttomasti kasvattaen pitkiä juurakoita, jotka saattavat kasvaa sekä vedessä että rannan turpeessa. Kloonijuurakot ovat niin pitkiä, että kokonainen satojen kukintojen populaatio saattaa koostua vain yhdestä tai kahdesta kloonista. Suomessa raatteen levinneisyys ulottuu etelärannikolta pohjoiseen Lappiin (Piirainen ym. 2001). Lajin maailmanlaajuiseksi levinneisyydeksi Hewett (1980) määrittää välin 40. leveysasteelta napapiirille saakka.

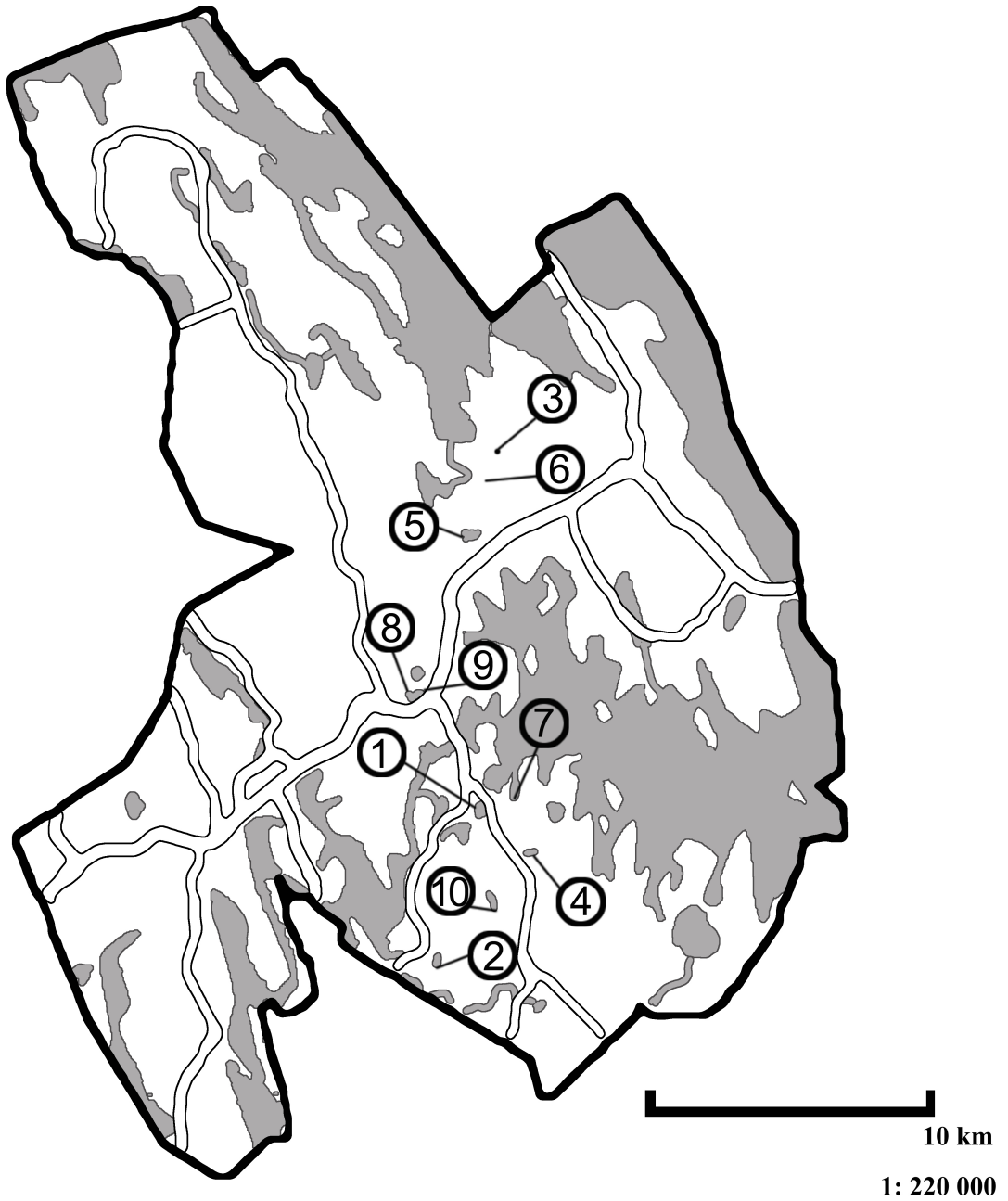
Terttumaisessa kukinnossa on yleensä 10 – 25 valkoista, sisäpinnaltaan karvaista kukkaa, joissa on yleensä viisi, joskus vain neljä, teriön liuskaa. Raate on heterostylinen ja dimorfinen (distylinen), mikä tarkoittaa, että populaatiot koostuvat emin vartalon pituuden suhteen kahdenlaisista yksilöistä. Toisilla emin vartalo on lyhyt siten, että emin luotti jää heteiden ponsien alapuolelle ja toisilla se on pitkä, luotin ulottuessa ponsien yläpuolelle. Kasvi on selkeästi ristipölytteinen – ainoastaan eri kukkamorfilta peräisin oleva siitepöly saa aikaan munasolun hedelmöityksen. Itsepölytystä kokeellisesti testattaessa tuloksena on ollut joko hyvin alhainen siemenkotien kypsymistulos (<3%) (Thompson ym. 1998) tai ei lainkaan siemenkotien tuotantoa (Nic Lughadha & Parnell 1989). Kukkat aukeavat akropetaalisessa järjestyksessä, kuitenkin niin, että kukinnan kärkikukka aukeaa jo siinä vaiheessa, kun muutama kukka kukinnan pohjalta on auennut.

Raatteen kukkia pölyttävien hyönteisten valtalajeiksi mainitaan useissa teoksissa kimalaiset ja perhoset (Jalas 1980, Thompson ym. 1998). Pölyttäjäfaunaan kuuluvat edellisten lisäksi varmuudella myös kukkakärpäset. Kukissa vieraillee säännöllisesti myös muiden selkärangattomien edustajia.

### 2.2. Tutkimuspopulaatiot

Keräsin tutkimusaineiston kymmeneltä Konneveden kunnan alueella sijaitsevalta suolta kesällä 2001. (Kuva 1, Taulukko 1) Kukintojen määrä vaihteli populaatioissa välillä 80 – 600. Valitsin populaatiot etsimällä toukokuun 23.–24. päivinä Konneveden alueelta soita, joilla raatteen versoja oli jo näkyvissä. Tutkimuspopulaatioiksi valitsin ne suot, joilla versoja vaikutti olevan runsaimmin. Populaatioiden etäisyys toisistaan vaihteli muutamasta sadasta metristä noin kuuteen kilometriin.





Kuva 1. Tutkimuksessa esiintyvien raatepopulaatioiden sijainti Konneveden kartalla. Numerot viittaavat populaatioihin, joista enemmän tietoa taulukossa 1.

Taulukko 1. Tutkimuspopulaatiot, niiden karttakoordinaatit, arvioitu populaatiokoko ja otoskoko yleisaineistoon.

Nro	Populaatio	Koordinaatit	Populaatiokoko (kukintojen lkm)	Otoskoko yleisaineistoon
1	Ruunalampi	X(P) 6943451 Y(I) 3467149	550	29
2	Orilampi	X(P) 6938583 Y(I) 3469165	70	20
3	Iso Suksilampi	X(P) 6955807 Y(I) 3467217	100	25
4	Sirkkalampi	X(P) 6941955 Y(I) 3469009	450	33
5	Haapalampi	X(P) 6953291 Y(I) 3466849	80	17
6	Pieni Suksilampi	X(P) 6955315 Y(I) 3466997	200	16
7	Salmentauslampi	X(P) 6943899 Y(I) 3468353	250	26
8	Väärälampi	X(P) 6947729 Y(I) 3464755	80	28
9	Väärälammen mylly	X(P) 6947569 Y(I) 3465291	180	27
10	Vilosenlampi	X(P) 6940563 Y(I) 3467201	100	24

### 2.3. Kukkien poikkeuksellisen avautumisjärjestyksen yleisyys

Raatteen kukkien poikkeuksellisen kukkien avautumisjärjestyksen yleisyyttä selvittääkseni seurasin raatteen kukintaa 4.6. – 3.7.2001 välisenä aikana kaikissa kymmenessä populaatiossa. Tutkittaviksi valitsin kukintoja, jotka olivat juuri aukaisseet ylimmän kukkansa. Kukan aukeamisen tarkan ajankohdan voi päätellä siitä, että nuppu on ennen aukeamistaan punainen ja muuttuu vaaleamman punaiseksi aukeamisajankohdan lähestyessä. Kukan juuri auettua sen alapinta säilyy ensimmäisten tuntien ajan vaaleanpunaisena ja teriön liuskat ovat hieman torvimaisessa asennossa. Kukan muuttumiseen kokonaan valkoiseksi ja teriön liuskojen suoristumiseen lopulliseen tähtimäiseen asentoon kuluu aikaa useita tunteja.

Löydettyäni kukinnan, jossa ylin kukka oli juuri auennut, laskin kukinnosta ennen sitä auenneet kukat ja vielä aukeamattomat nuput. Näin sain selville, monentenako ylin kukka oli auennut (esimerkiksi kahdeksantena kaksikymmentäneljä-kukkaisessa tertussa.) Tämän lisäksi kirjasin ylös kasvin morfin (lyhyt- tai pitkävartaloineen), ylimmän kukan teriön liuskojen lukumäärän, kukinnan kasvupaikan (maalla vai vedessä) sekä populaation. Kustakin populaatiosta havaintoja oli vähintään 15 kukinnosta. Yhteensä kuvailevaan aineistoon tuli 246 kukintahavaintoa.

Selkeintä vaihtelua ylimmän kukan aukeamisen ajankohdassa vaikutti olevan eri kasvupaikkojen ja populaatioiden välillä. Analysoin ylimmän kukan aukeamisajankohdan eroja populaatioittain ja kasvupaikoittain sekä näiden tekijöiden mahdollista

yhdysvaikutusta kaksisuuntaisella varianssianalyysillä. Koska varianssit eivät olleet yhtä suuria, tein ylimmän kukan aukeamisajankohdan muuttujalle arcsin-muunnoksen, eli jaoin prosenttiluvun muodossa olleen muuttujan sadalla ja otin tästä luvusta arcsin-sini -arvon. Tämän jälkeen varianssit olivat suunnilleen yhtä suuria ja pystyin suorittamaan testin. Testasin vielä kasvupaikan ja populaatioiden vaikutuksia ylimmän kukan aukeamisajankohtaan erikseen yksinkertaisten vaikutusten testillä.

#### **2.4. Ylimmän kukan poistokoe, pölyttäjäseurannat**

Pölytyskokeiden aineiston keräsin kahdesta populaatiosta (Väärälammen mylly ja Sirkkalampi) 17.6. - 25.6.2001 välisenä aikana kukinnan ollessa kiivaimmillaan. Etsin kokeisiin ominaisuuksiltaan (kasvin korkeus, ylimmän kukan teriön liuskojen lukumäärä, auenneiden kukkien ja nuppujen lukumäärä) samanlaisia, samaa kukkamorfia edustavia ja mahdollisimman lähekkäin kasvavia kukintopareja. Kukintojen samanlaisuuden ja kukkimisen samanaikaisuuden vuoksi voidaan olettaa, että kukinnot edustivat samaa kloonaa (Thompson ym. 1998). Valitsin arpomalla toisen kukinnoista koe- ja toisen kontrolliyksiköksi, ja poistin koekasvista ylimmän kukan katkaisemalla sen perän saksilla kukkapohjan alapuolelta. Manipulaation jälkeen koe- ja kontrollikukintoihin jäi yhtä monta avointa kukkaa ja nuppua kumpaankin.

Tämän jälkeen seurasin kukinnoissa käyviä pölyttäjähönteisiä yhden tunnin ajan noin kahden metrin etäisyydeltä ja merkitsin ylös pölytysvierailuiden lukumäärät sekä karkeasti pölyttäjien ryhmän (kimalaiset, kukkakärpäset, perhoset, muut). Pölytysvierailuksi laskin selkeän kukalle istuutumisen sekä joidenkin kiitäjien kohdalla meden imemisen kukasta, vaikka muu ruumis ei kukkaan koskenutkaan. Uudeksi pölytysvierailuksi laskin saman hönteisen käymisen uudelleen kukinnossa, mikäli se käyntien välillä oli vierailut jossakin muussa kasvissa tai kadonnut näköpiiristä joksikin aikaa.

Tilastollisessa analysoinnissa vertasin pareittaisella t-testillä koe- ja kontrollikasveissa vierailleiden pölyttäjien lukumääriä. Tein testit myös erikseen kullekin pölyttäjär ryhmälle ja molemmille koepopulaatioille. Lisäksi testasin riippumattomien otosten t-testillä, oliko pölyttäjävierailujen lukumäärässä eroa sen mukaan, oliko kontrollikukinnan ylimmässä kukassa viisi vai kuusi teriönliuskaa.

#### **2.5. Ylimmän kukan poistokoe, siementuotanto**

Samat kukintoparit, joilla olin tehnyt pölyttäjäkokeet, jätin paikoilleen kukkimaan ja lisääntymään. Numeroin kukat ja kiinnitin numeron kukan varteen sinisellä kuitunauhalla sekä numeroidulla puupuikolla kasvin viereen. Siemenkotien valmistuttua keräsin kukintovarret numeroineen 3.7.2001. Numeroin kukintojen siemenkodat alhaalta ylöspäin juoksevilla numeroilla. Tämän jälkeen avasin siemenkodat preparointiveitsellä ja laskin kehittyneet siemenet. Siemenaihiot, jotka eivät olleet lähteneet kehittymään, jätin laskematta.

Analysoin koe- ja kontrollikasvien kokonaissiementuotantojen eroavaisuuksia pareittaisella t-testillä. Tein jälleen samat testit sekä molemmille koepopulaatioille yhdessä että erikseen. Testasin siementuotannon eroavaisuuksia vielä erikseen molemmille morfeille. Pitkävartaloisten kasvien kohdalla käytin Wilcoxonin testiä, koska otokset eivät olleet normaalisti jakautuneita muunnosten jälkeenkään.

## 2.6. Kukkien punnitseminen

Selvittääkseni eroaako ylin kukka kooltaan kukinnan muista kukista vertasin niiden kuivamassoja. Punnitseminen on paras keino kokoeron toteamiseen, sillä kukan torvimaisesta tähtimäiseksi levenevän muodon vuoksi pituus- tai leveysmittauksia on vaikea tehdä tarkasti. Keräsin kukkien punnitsemisaineiston kahdesta populaatiosta, Ruunalammelta 8.6.2001 ja Väärälammen myllyltä 15.–18.6.2001. Ylimmän kukan lisäksi valitsin punnittaviksi arpomalla kaksi kukkaa alemmasta kukinnosta. Punnitukseen otin vain sellaisia kukkia, jotka olivat samana päivänä auenneita (kukan alapinta vaaleanpunertava). Leikkasin kukat irti kukkapohjan alapuolelta preparointiveitsellä ja kuivatoin niitä yön yli kasvikuivurissa. Punnitin kukat Sauter -vaa'alla milligramman kymmenyksen tarkkuudella.

Aineiston analysoimiseksi laskin aluksi keskiarvon kahden kukinnosta arvoitun kukan painoista. Tämän jälkeen vertasin tätä keskiarvoa ja ylimmän kukan painoa pareittaisella t-testillä sekä molempien koepopulaatioiden osalta yhdessä että molemmista erikseen. Väärälammen myllyn aineistolle tein Wilcoxonin testin, koska otokset eivät olleet normaalisti jakautuneita logaritmi- tai neliöjuurimuunnoksillakaan korjattuina.

## 2.7. Meden mittaukset ja päivittäinen kukintokoko

Meden mittauksia tein kahdessa populaatiossa, Väärälammen myllyllä ja Sirkkalammella. Aluksi etsin ja peitin hupulla kukintoja, jotka olivat kokonaisuudessaan vielä aukeamatta. Sylinterin muotoiset huput oli ommeltu tiheästä hyönteisverkosta, joka päästää lävitseen valon ja veden, mutta ei pölyttäjiä. Asetin hupun kukinnan päälle ja sidoin kuitunauhalla sen kasvin varteen kiinni. Kun kukat alkoivat aueta, kävin päivittäin mittaamassa meden määrän jokaisesta auki olevasta kukasta. Mittauksien väliseksi ajaksi huputin kukinnot, jotta hyönteiset eivät pääsisi imemään mettä. Näin sain mitattua koko kasvin kukkimisen aikaisen medentuotannon. Meden mittauksen suoritin työntämällä lasisen mikropillaarin varovasti kukkapohjaan ja pyörittelemällä sitä pohjassa, kunnes kaikki mesi oli imeytynyt kapillaariin. Tämän jälkeen mittasin nestepatsaan kapillaarista elektronisella työntömitalla. Muutin nestepatsaan pituuden meden tilavuudeksi mikrolitroina (1 mikrolitra = 15,5 mm). Medentuotannon analysointiin hyväksyin vain sellaiset kukinnot, joiden kohdalla onnistuin viemään läpi mittaukset täysin sateettomana ajanjaksona.

Medentuotannon vaihteluiden analysoimiseksi laskin aluksi kunkin kukinnan kokonaismedentuotannon keskiarvon niinä päivinä, kun ylin kukka oli kiinni sekä niinä päivinä, jolloin se oli auki. Normaalisuutta parantaakseni jaoin ylimmän kukan aukiolopäivien keskiarvon ja kiinniolopäivien keskiarvon kunkin kasvin kukkalukumäärällä. Tämän jälkeen vertasin keskiarvoja pareittaisella t-testillä, molempia populaatioita yhdessä ja erikseen.

Kukinnoista, joiden medentuotantoa seurasin, kirjasin ylös myös päivittäisen kukintokoon. Laskin kukinnan jokaisena päivänä avointen kukkien lukumäärän kukinnossa. Selvittääkseni ylimmän kukan aukeamisen mahdollista vaikutusta päivittäiseen kukintokokoon laskin keskiarvot avointen kukkien lukumäärästä niiltä päivinä, joina ylin kukka oli auki ja niiltä päiviltä, jolloin se oli kiinni. Vertailin keskiarvoja pareittaisella t-testillä.

### 3. TULOKSET

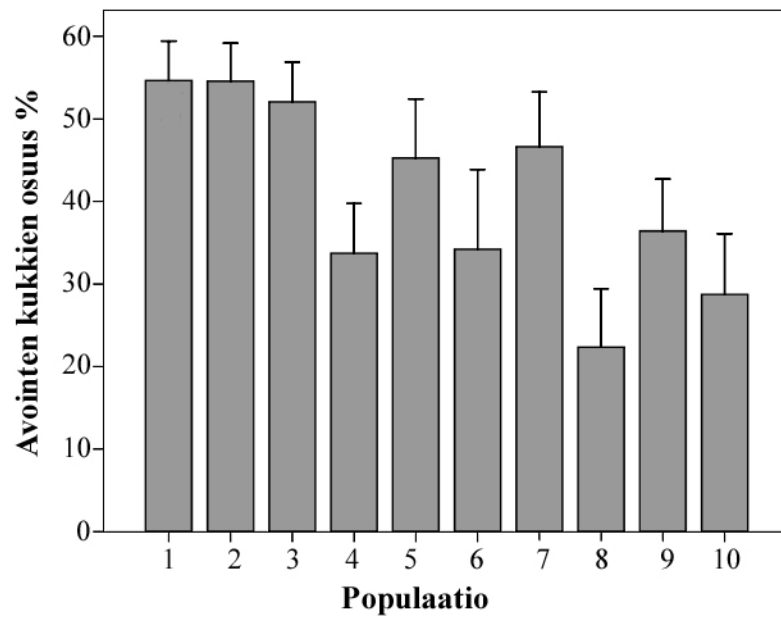
#### 3.1. Kukinnon koko ja ylimmän kukan avautumisen ajankohta

Tutkittujen raatepopulaatioiden kasveilla kukinnot olivat keskimäärin 16-kukkaisia. Ylin kukka aukesi keskimäärin silloin, kun 40,5 % kukinnon muista kukista oli auennut. Lähes poikkeuksetta muut kukat aukesivat akropetaalisessa järjestyksessä, joskin kukinnon alimmassa neljänneksessä saattoi olla yksi myöhään aukeava nuppu.

Populaatiolla ja kasvupaikalla oli selvä yhdysvaikutus ylimmän kukan avautumisajankohtaan (Taulukko 2). Populaatioiden välillä avautumisajankohdassa oli selkeitä eroja molempien kasvupaikkojen kohdalla. Sen sijaan kasvupaikan vaikutus avautumisajankohtaan vaihteli populaatioittain. Otannat olivat kasvupaikkojen suhteen hyvin epätasaisia. Kahdessa populaatiossa, joissa otanta oli tasaisin (maalla ja vedessä kasvaneita kukintoja oli suunnilleen yhtä paljon) kasvupaikalla ei ollut vaikutusta ylimmän kukan aukeamisajankohtaan. Kaikista havainnoituista kukinnoista 48% kasvoi maalla ja 52% vedessä. Kymmenestä tutkimuspopulaatiosta neljässä kukinnot kasvoivat pääosin vedessä, neljässä pääosin suoturpeella ja kahdessa tasaisesti jakautuneena sekä vesirajaan että turpeelle.

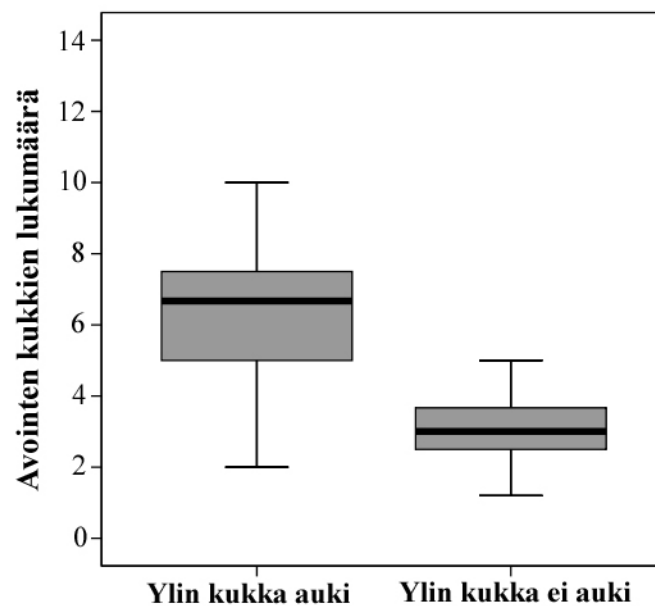
Taulukko 2. Ylimmän kukan avautumisen ajankohtaan vaikuttavat tekijät: kasvupaikan ja populaation yhdysvaikutus (kaksisuuntainen varianssianalyysi (ANOVA)), populaation vaikutus jaoteltuna kasvupaikoittain (yksinkertaisten vaikutusten testi), sekä kasvupaikan vaikutus kahdessa esimerkkipopulaatiossa (yksinkertaisten vaikutusten testi).

Vaihtelun lähde	df	MS	F	p
<b>Ylimmän kukan avautumisen ajankohta</b>				
Kasvupaikka * Populaatio	5	816,020	3,466	0,005
<b>Jäännös</b>	229	235,423		
Populaatio (kasvupaikkana maa)	7	0,187	6,426	0,000
Populaatio (kasvupaikkana vesi)	7	0,133	4,583	0,000
<b>Jäännös</b>	229	0,29		
Kasvupaikka (populaatio Sirkkalampi)	1	0,007	2,540	0,112
Kasvupaikka (populaatio Salmentauslampi)	1	0,065	2,234	0,136
<b>Jäännös</b>	229	0,29		



Kuva 2. Ylimmän kukan avautumisen keskimääräinen (+S.E.) ajankohta tutkituissa kymmenessä populaatiossa. Avointen kukkien osuus ilmaisee, kuinka suuri osuus kukinnon kukista on avautunut ennen ylimmän kukan avautumista.

Raatteen päivittäinen kukintokoko oli suurimmillaan niinä päivinä, jolloin ylin kukka oli auki. Avointen kukkien lukumäärä oli tuolloin merkitsevästi suurempi kuin aikana, jolloin ylin kukka ei ollut avoinna ( $t=7,275$ ,  $df=24$ ,  $p<0,001$ ) (Kuva 3).



Kuva 3. Päivittäinen kukintokoko eli kukinnon avointen kukkien lukumäärän keskimediaani päivinä, jolloin ylin kukka on auki ja päivinä, jolloin se on kiinni.

Havainnoiduista kukinnoista 45 prosentilla oli ylimmässä kukassaan viisi teriön liuskaa, 38 %:lla kuusi, 16 %:lla neljä ja 1 %:lla kolme. Teriön liuskojen lukumäärä ei vaikuttanut ylimmän kukan aukeamisen ajankohtaan ( $\chi^2 = 5,619$ ,  $df=3$ ,  $p=0,132$ ).

Kaikissa tutkimuspopulaatioissa esiintyi sekä lyhyt- että pitkävartaloisia kasveja. Silmämääräisesti eri kukkamorfien esiintyminen populaatioissa poikkesi voimakkaasti 1:1 suhteesta siten, että useimmissa populaatioissa toinen kukkamorfi oli vallalla toisen esiintyessä laikuttaisesti vallitsevan kukkamorfin esiintymien liepeillä. Kaikissa populaatioissa esiintyi kuitenkin molempia kukkamorfeja. Lyhyt- ja pitkävartaloisten kasvien välillä ei ollut eroa ylimmän kukan aukeamisajankohdassa ( $z = -0,841$ ,  $p = 0,401$ ).

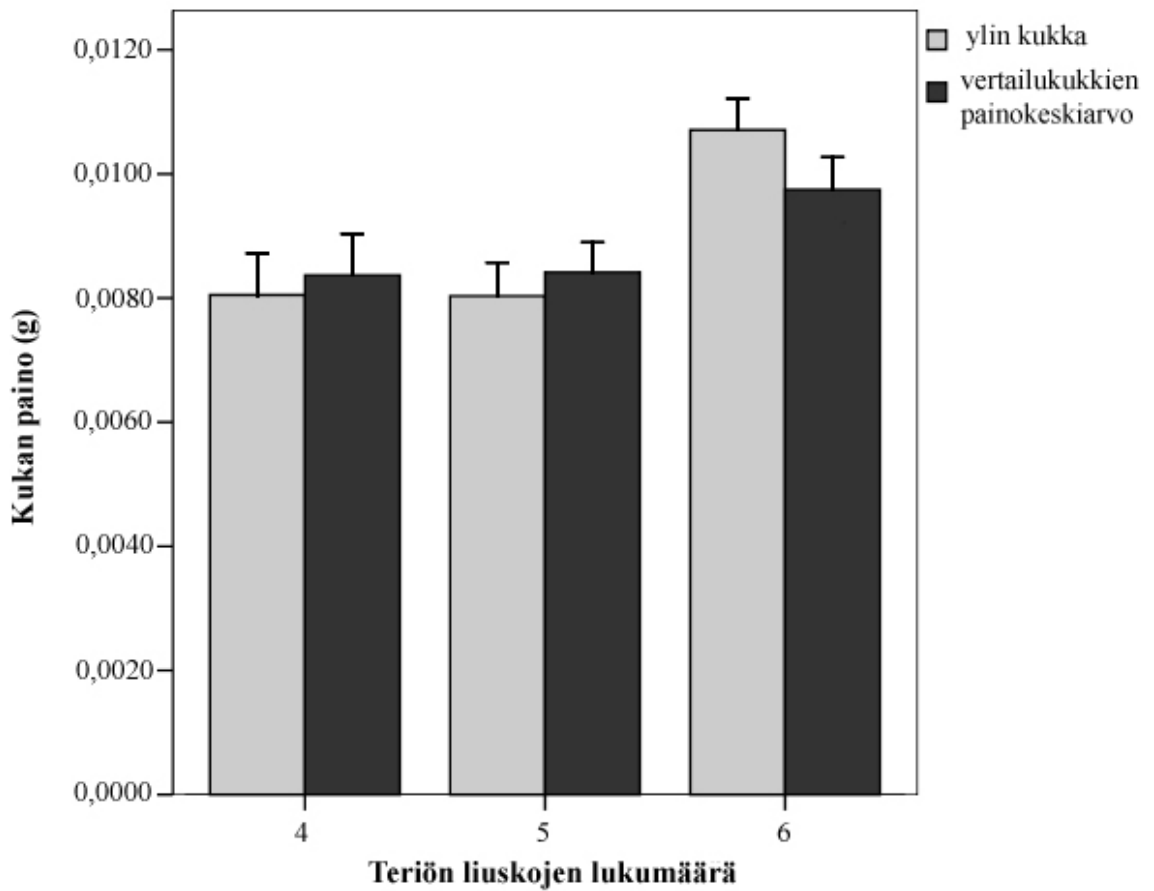
### 3.2. Kukinnon ylimmän kukan ominaisuudet

Ylimmän kukan paino ei eronnut vertailukukkien painokeskiarvosta ( $t=0,827$ ,  $df=59$ ,  $p=0,411$ ). Eroja ei havaittu myöskään testattaessa populaatioita erikseen (Ruunalampi:  $t = -0,479$ ,  $df=25$ ,  $p = 0,636$ ; Väärälammen mylly:  $z = -1,886$ ,  $p = 0,059$ ), joskin jälkimmäisessä populaatioissa ero oli suuntaa-antava.

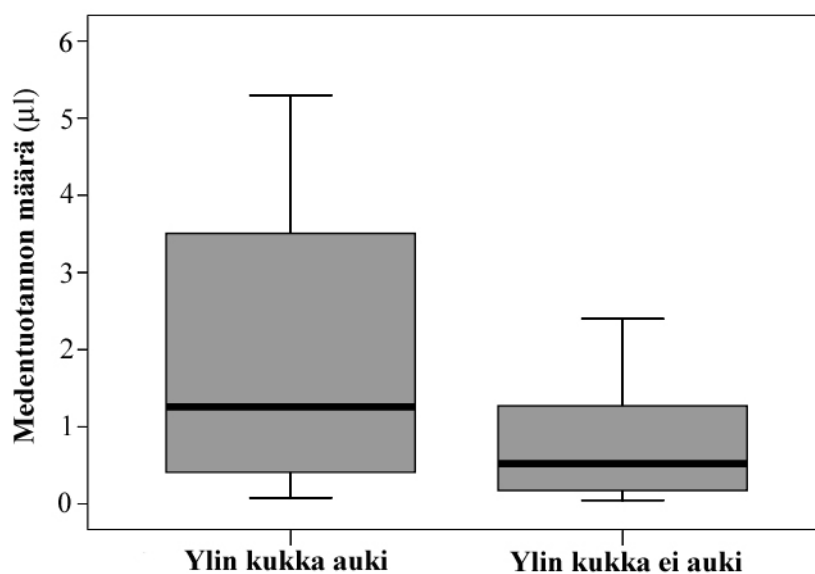
Sen sijaan teriön liuskojen lukumäärä vaikutti kukan painoon. Ylimmät kukat, joissa teriön liuskoja oli kuusi, erosivat selvästi alempien kukkien painokeskiarvosta ( $t = 7,501$ ,  $df=21$ ,  $p < 0,001$ ), kun taas neljä- ja viisi liuskaisten teriöiden painolla ei ollut eroa alempiin kukkiin nähden (4-liuskaiset:  $t = -0,937$ ,  $df=7$ ,  $p=0,380$ ; 5-liuskaiset:  $t = -1,910$ ,  $df = 29$ ,  $p=0,066$ ) (kuva 4).

### 3.3. Kukkien medentuotanto

Kukintojen medentuotanto oli suurimmillaan niinä päivinä, jolloin ylin kukka oli auki ( $t = 3,717$   $df=23$   $p=0,001$ ) (Kuva 5). Populaatioita erikseen tarkasteltaessa tulos oli sama molempien populaatioitten osalta. (Sirkkalampi:  $t=2,279$ ,  $df=17$ ,  $p=0,036$ ; Väärälammen mylly: ( $t=$ ,  $df=5$ ,  $p=0,006$ ).



Kuva 4. Ylimmän kukan keskipaino (+S.E.) verrattuna kahden alemmasta kukinnosta arvoitun kukan painokeskiarvoon teriön liuskojen lukumäärän mukaan jaoteltuna.



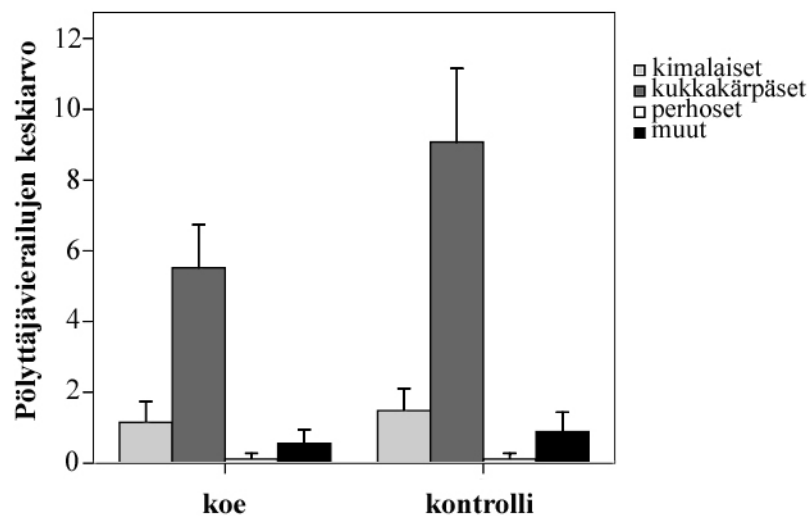
Kuva 5. Ylimmän kukan aukiolon vaikutus kukinnan päivittäiseen medentuotantoon.



### 3.4. Kukinnon ylimmän kukan poistamisen vaikutus pölytysmenestykseen

Pölyttäjät vierailivat selvästi enemmän kontrollikasveissa eli kukinnoissa, joissa ylin kukka oli avoinna kuin niissä kasveissa, joista se oli poistettu ( $t = -4,323$ ,  $df=26$ ,  $p < 0,001$ ) (kuva 6). Testattaessa eroja erikseen eri pölyttäjärühmillä, havaitsin suurimman pölyttäjärühmän, kukkakärpästen osalta merkitsevän eron ( $t = -3,950$ ,  $df=26$ ,  $p=0,001$ ).

Populaatioita erikseen tarkasteltaessa Sirkkalammen osalta eroa pölyttäjävierailujen määrässä koe- ja kontrollikasvien välillä ei havaittu ( $t = -1,582$ ,  $df=6$ ,  $p = 0,165$ ). Sen sijaan Väärälammen myllyn populaatiossa ero oli merkitsevä ( $t = -4,115$ ,  $df=19$ ,  $p=0,001$ ). Sillä, oliko kontrollikasvin ylimmässä kukassa viisi vai kuusi teriön liuskaa, ei ollut vaikutusta pölyttäjävierailujen lukumäärään ( $t=0,241$ ,  $df=25$ ,  $p=0,811$ ).



Kuva 6. Ylimmän kukan poistokoe. Pölyttäjävierailujen lukumäärän keskiarvo (+S.E.) koe- ja kontrollikasveissa hyönteisryhmittäin.

### 3.5. Kukinnon ylimmän kukan poistamisen vaikutus siementuotantoon

Siementuotannon osalta koe- ja kontrollikasvien välillä ei ollut eroa ( $z=-1,587$ ,  $p=0,112$ ). Myöskään populaatioita erikseen tarkasteltaessa eroja ei ollut (Väärälämmen mylly:  $z=-1,293$ ,  $p=0,196$ ; Sirkkalampi:  $t=0,642$ ,  $df=6$ ,  $p=0,545$ ). Morfeittain tarkasteltunakaan siementuotannossa ei havaittu eroja (lyhyt vartalon morfi:  $t=0,312$ ,  $df=11$ ,  $p=0,761$ ; pitkä vartalon morfi  $z = -1,262$ ,  $p=0,207$ ).

## 4. TULOSTEN TARKASTELU

### 4.1. Kukkien avautumisjärjestys, ylimmän kukan ja kukinnon ominaisuudet

#### 4.1.1. Kukkien avautumisjärjestys, populaatioiden väliset erot ja kasvupaikan vaikutus

Raatteen kukkien avautumisjärjestys on poikkeuksellinen ja vahvasti lajityypillinen. Täysin vastaavalla tavalla kukkivia lajeja ei ole ainakaan Pohjoismaiden alueella tavattavien kasvien joukossa. Samankaltainen, akropetaalisesti avautuvan kukinnon poikkeava avautumisjärjestys esiintyy kuitenkin useilla lajeilla tulikukkien (*Verbascum*) suvussa. Tulikukkien kohdalla avautumisjärjestys on harppova: kukkia aukeaa kukinnossa alhaalta ylöspäin suuntautuvassa järjestyksessä, mutta väliin jää runsaasti myöhemmin aukeavia nappuja. Tulikukkien poikkeava avautumisjärjestys on kuvattu kasvikirjoissa, kun taas raatteen kohdalla kuvittaja on useimmiten "korjannut" avautumisjärjestyksen normaalisti akropetaalisesti eteneväksi (esim. Hämet-Ahti ym.1998, Piirainen ym. 2001, Mossberg & Stenberg 2005).

Populaatiolla ja kasvupaikalla oli yhdysvaikutus ylimmän kukan avautumisen ajankohtaan. Populaation vaikutus avautumisajankohtaan oli selvä sekä maalla että vedessä kasvavilla kukinnoilla. Sen sijaan kasvupaikan vaikutus vaihteli suuresti populaatioittain. Kolmessa populaatiossa kasvupaikan vaikutus oli merkitsevä, kolmessa sitä ei esiintynyt ja kolmessa lukuja ei pystytty vertailemaan. Hankaluus aineiston tulkinnessa johtui otantojen epätasaisuudesta. Joissakin populaatioissa suurin osa kukinnoista kasvoi lampea reunustavan suoalueen turpeella. Toiset populaatiot reunustivat kapeasti lampia, ja kukintoja muodostavat kloonin osat kasvoivat aivan vesirajassa. Niissä kahdessa populaatiossa, joissa otannat olivat tasapainoisimpia, kasvupaikalla ei näyttänyt olevan vaikutusta kukintojen avautumisajankohtaan. Kahdessa populaatiossa vedessä kasvaneet kukinnot näyttivät avaavan ylimmän kukkansa selvästi maalla kasvaneita myöhemmin, mutta näissä populaatioissa otannat olivat huomattavan epätasapainoisia.

Yleisesti aineiston perusteella voi silti varauksella todeta, että veden päällä kasvavien kukintojen ylimmät kukat aukesivat myöhemmin kuin maalla kasvavien kloonien tai kloonin osien ylimmät kukat. Tämä liittyyne johdannossa esittelemääni resurssikilpailun hypoteesiin. Raatteella kärkikukka on paksun kukkaperän päässä, suoraan kukinnon pääangan jatkeena. Jalaksen (1980) mukaan kärkikukka onkin erityisasemassa suotuisan ravintojakauman tuloksena, ja siksi suurikokoinen. Veden päällä kasvavien kukintojen yläosan kukilla runsas vedensaanti ja sen myötä myös ravinteidensaanti on turvatumppaa kuin turpeella kasvavien, joten ne pystyvät tasoittamaan kukinnon kärkikukalle paksusta kukkaperästä koituvaa hyötyä.

Populaatioiden välinen suuri vaihtelu ylimmän kukan avautumisajankohdassa saattaa selittyä osaltaan sillä, että populaatiot muodostuvat usein vain muutamasta kasvikkloonista. Näin ollen vaihtelu saattaa kohdentua pikemminkin yksilöiden kuin populaatioiden välille.

#### 4.1.2. Ylimmän kukan koko

Paksu kukkaperä auttaa kukkien välisessä resurssikilpailussa, mutta se ei yksin riitä selittämään ylimmän kukan aikaista aukeamista ja suurta kokoa. Raatteen kärkikukka on samankokoinen tai, ollessaan kuusiliuskainen, jopa suurempi kuin kukinnon alemmat kukat, mikä on epätyypillistä terttukukintoisten, akropetaalisesti kukkansa aukaisevien kasvien joukossa (Weberling 1992). Kärkikukan suuri koko lienee yhteydessä aikaiseen

aukeamiseen, ts. aikaan, jolloin kukan kehittymiseen tarvittavien resurssien saatavuus on vielä hyvä. Koska ylimmän kukan funktiona näyttää olevan viestiä pölyttäjäille kukinnan tarjoaman palkkion maksimimäärän ajankohdasta (ks. 4.1.4. ja 4.1.5.), on tärkeää, että se on mahdollisimman helposti havaittava.

#### 4.1.3. Kukan morfin vaikutus

Emin vartalon pituus (kukkamorfi) ei vaikuttanut kärkikukan avautumisen ajankohtaan. Distylisillä kasveilla evoluution oletetaan johtavan kaksikotisuuteen siten, että lyhytvartalosisista kasveista kehittyisi hedekasveja, ja pitkävartalosisista kasveista siemeniä tuottavia emikasveja (Barret 1980). Raateen kohdalla selvää erilaistumista siementen ja siitepölyn tuotannon suhteen ei kuitenkaan ole havaittu. Pikemminkin tutkimus on tällä lajilla kohdistunut heterostylian mahdolliseen muuntumiseen homostyliaksi, mistä ei kuitenkaan myöskään ole löytynyt todisteita (Olesen 1987, Thompson ym. 1998).

#### 4.1.4. Päivittäinen kukintokoko

Raateella päivittäinen kukintokoko on suurimmillaan ylimmän kukan aukeamisen aikaan. Raateen kohdalla kukinnan päivittäisen koon lisäksi voidaan puhua päivittäisestä kukintokorkeudesta; ylimmän kukan aukeaminen pidentää kukinnan hetkellistä korkeutta huomattavasti, kun kukinnan alimmat kukat ovat avoinna samaan aikaan kookkaan kärkikukan kanssa. Ylimmän kukan avautuminen helpottaa myös kukinnan havaitsemista ylhäältäpäin, osoittaahan se kohtisuoraan ylöspäin.

#### 4.1.5. Medentuotanto

Kukintojen suurin medentuotanto osui päiviin, jolloin kärkikukka oli auki. Koska pölyttäjät välttävät riskinottoa ruokailukäyttäytymisessään valiten mieluummin varman palkinnon kuin satunnaisen suurenkaan mesimäärän (Real 1981), on ylimmän kukan "merkkivalo"-funktio tehokas tapa pitää pölyttäjät uskollisina kukinnan kiivaimpana aikana. Kukinnan näyttävyyden evolutiivista vaikutusta pölyttäjien houkutteluun rajoittavat konfliktit kukinnan muiden toimintojen kanssa. Toisin kuin kukinnan koon, medentuotannon ainoa tarkoitus on pölyttäjien käyttäytymiseen liittyvä. Medentuotannon vaihtelut vaikuttavat sekä pölyttäjävierailuiden määrään että vierailukäyntien kestoon (Harder & Thomson 1989).

Harderin ja Cruzanin (1990) mukaan evolutiivinen vaihtelu päivittäisessä kukintokoossa vaatii luultavasti vastaavaa vaihtelua medentuotannossa, jotta kasvin houkuttelevuus metta keräävien pölyttäjien näkökulmasta säilyy. Omassa tutkimuksessani ylimmän kukan aukeamisen, medentuotannon ja päivittäisen kukintokoon maksimin sekä pölyttäjävierailuiden määrän välinen yhteys vaikuttaa selvältä.

## 4.2. Ylimmän kukan avautumisajankohdan vaikutus lisääntymismenestykseen

### 4.2.1. Pölytysvierailut

Ylimmän kukan poistokokeet osoittivat, että kukinnon kärkikukalla on erityistä merkitystä raatteen kukkien saavuttamalle pölytysmenestykselle. Pölyttäjät vierailivat enemmän kukinnoissa, joissa ylin kukka oli auki verrattuna kukintoihin, joista se oli poistettu. Kärkikukka vaikuttaa auki ollessaan paitsi kukinnon kokoon, myös sen muotoon. Kartiomaisessa kukinnossa ylimmän kukan vaikutus on todennäköisesti pölyttäjien näkökulmasta suurempi kuin pelkkä yhden kukan lisäys kukintokokoon. Se vaikuttaa kukinnon arkkitehtuuriin avointen kukkien osalta tehden kukinnosta hetkellisesti symmetrisemmän ja huomattavasti kookkaamman näköisen (kts. päivittäinen kukintokorkeus) kuin kukinto olisi auetessaan suoraviivaisesti alhaalta ylöspäin. Kuten johdannossa totesin, pölyttäjät suosivat suuria kukintoja pieniä enemmän. Raatteen kohdalla tämä ilmiö näyttää kokeen perusteella selvältä, ja poikkeuksellinen kukkien avautumisjärjestys vaikuttaa lajin sopeumalta generalistipölyttäjien houkutteluun.

Raatteen tärkeimpiä pölyttäjiä ovat kimalaiset ja kukkakärpäset (Jalas 1980, Olesen 1987, Thompson ym. 1998). Kukkien suhteellisen avoin, säteittäissymmetrinen muoto mahdollistaa lyhytkielisten generalistipölyttäjien tehokkaat pölytyskäynnit (Thompson ym. 1998). Kimalaisten ruokailukäyttäytymistä tutkiessaan Pyke (1978) totesi, että kimalaiset etenevät pystysuorassa terttukukinnossa pystysuoraan alhaalta ylöspäin, jättäen joitakin kukkia väliin matkallaan ja lähtevät kukinnosta yleensä ennen kuin saavuttavat sen huipun. Raatteen kärkikukka saattaa toimia kimalaisen kiintopisteenä sen edetessä kohti kukinnon huippua, ja siten se houkuttelee kimalaista pysymään kukinnossa mahdollisimman pitkään. Tällöin kimalainen pölyttää yhdellä käynnillään useita kukkia. Koska raatteella ainoastaan toista kukkamorfia edustavasta kasvista lähtöisin oleva siitepöly saa aikaan munasolujen hedelmöityksen, ei geitonogamia ja siihen usein liittyvät, sisäsiitosheikkoudeksi kutsutut ongelmat ole sille yhtä haitallista kuin monille muille hyönteispölytteisille kasveille. Raatteella geitonogamian mahdollisuus on käytännössä hyvin pieni, käsipölytykselläkin sen on todettu olevan vain kolmen prosentin luokkaa (Thompson ym. 1998). Useassa kukinnon kukassa vieraileva pölyttäjä voi kuitenkin raatteenkin tapauksessa toimia haitallisesti siirtäessään muualle lähteväksi tarkoitettua siitepölyä kukinnon sisällä, sillä näin toimiessaan se aiheuttaa arvokkaan siitepölyn hukkaantumista. Lisäksi kasvin oma siitepöly saattaa runsaana emin luotille kerrostuessaan estää kasville tärkeän vieraan siitepölyn pääsyn kosketukseen luotin pinnan kanssa (Nic Lughadha & Parnell 1989).

Pölyttäjävierailujen aineiston analysointia populaatioittain hankaloitti jonkin verran Sirkkalammen populaatiosta saadun aineiston pienuus. Pölyttäjien seuranta osui Sirkkalammella kukkimisen viimeisiin päiviin, jonka vuoksi otanta jäi pieneksi (n=7). Pölyttäjiä myös vieraili tuossa vaiheessa kukinnoissa vähän, oletettavasti siksi, että ne olivat ehtineet siirtyä raatetta hieman myöhemmin kukkiviin kasveihin raatteen kukinnan vähitellen hiipussa (Willson & Bertin 1979). Tutkimusalueella pölyttäjien mielenkiinto näyttää raatteen jälkeen kohdistuvan isokarpaloon (V. Salonen, suullinen tieto).

### 4.2.2 Siementuotanto

Koe- ja kontrollikasvien siementuotannossa ei ilmennyt eroa. Tähän tulokseen mahdollisesti vaikuttavia selittäviä tekijöitä on useita. Heterostyylisillä, itsepölytykseen

kykenemättömillä kasveilla pölyttäjähönteisen käynti kukassa ei välttämättä takaa onnistunutta pölytystä. Koska luotille saapuvan siitepölyn tulee olla peräisin eri kukkamorfia edustavasta kasvista, jotta hedelmöitys voisi toteutua, vaikuttavat sekä eri kukkamorfeja edustavien kukintojen keskinäinen suhde populaatioissa että kloonilaikkujen koko ja etäisyys toista kukkamorfia edustavasta laikusta oikeanlaisen siitepölyn saatavuuteen ja sitä kautta siemenkotien ja siementen määrään (Wyatt & Hellwig 1979). Koska hönteispölytteisten kasvien siitepölyn kulkeutumismatka on yleensä lyhyt, saattaa heterostyylisillä kasveilla suhteellisen pienikin eri kukkamorfien välinen alueellinen eristyneisyys johtaa selvästi huonontuneeseen lisääntymismenestykseen (Hicks ym. 1985.)

Sekä omani että muut raatetutkimukset ovat havainneet eri kukkamorfien välisen suhteen populaatioissa poikkeavan 1:1 –suhteesta. (Nic Lughadha & Parnell 1989, Thompson ym. 1998). Toisen kukkamorfin hallitsevuus eli anisopletia on tyypillistä kasveille, jotka ovat voimakkaasti riippuvaisia kasvullisesta lisääntymisestä. Vesikasveilla kasvullisen ja seksuaalisen lisääntymisen yhdistäminen on tavanomaista. (Barret 1980, Eckert & Barret 1993). Thompsonin ym. (1998) raatetutkimuksessa kumpikaan kukkamorfi ei ollut jatkuvasti dominoiva, mikä olisi viitannut parempaan suvulliseen tai suvuttomaan lisääntymismenestykseen. Tietyn morfin dominanssi populaatioissa onkin todennäköisemmin historiallisten tekijöiden kuin valinnan aiheuttamaa (Eckert & Barret 1995). Raatteen kohdalla siementen leviämässä ja uusien populaatioiden syntymisessä usein tärkein vaikuttava tekijä on veden virtaukset (Olesen 1987).

Wyatt ja Hellwig (1979) totesivat heterostyylisen *Houstonia caerulean* lisääntymismenestystä tutkiessaan, että tiiviissä monomorffisissa kasvilaikuissa kukkien emin luotille kerrostui siinä määrin oman kukkamorfin siitepölyä, että se häytti siemenmuodostusta. Tätä ilmiötä raatteen kohdalla tukee tutkimus, jossa raatteen luotilta löytyi suuria määriä oman kukkamorfin siitepölyä ja keskimäärin vain kymmenen hiukkasta hedelmöitysten kannalta oikeanlaista siitepölyä (Nic Lughadha & Parnell 1989). Tutkijat totesivat myös raatteen siementen lukumäärän hyvin alhaiseksi siemenaiheiden lukumäärään nähden. Siementuotannon kannalta olennaisempaa saattaakin olla kasvin sijainti kloonilaikussa kuin pölyttäjäkäyntien lukumäärä. Nic Lughadha ja Parnell (1989) totesivat tutkimuksessaan, että yli 80 %:n todennäköisyydellä raatteen siemen on syntynyt sellaisen pölytyksen tuloksena, jossa siitepölyn tuottaja löytyy 4,4 metrin säteeltä.

Seitsemässä tapauksessa koekasvi, jolta kärkikukka oli poistettu, kuoli ennen kokeen päättymistä. Kontrolliryhmässä kuolleita kasveja ei sen sijaan esiintynyt. Kärkikukan poistamisesta on oletettavasti koitunut kukinnolle suurta haittaa, koska sen perä on paksu ja kiinnittynyt suorana jatkeena kukintovarteeseen. Koska en aiheuttanut kontrollikasveille vastaavaa leikkaushaavaa, ovat kontrollikasvit saattaneet olla koekasveja edullisemmassa asemassa siementuotannon suhteen, sillä niiden ei tarvinnut toipua kukan poistosta. En myöskään punninnut tai idättänyt siemeniä, mikä olisi voinut kertoa lisää niiden mahdollisista kelpoisuuseroista.

Raatteen siementuotantoa olisi kiinnostavaa tutkia enemmän. Pölyttäjäkäyntien perusteella olisi odotettavissa, että kukinnan alin kolmannes olisi kukinnan muita osia tehokkaampi siementen tuottaja. Toinen kiinnostava tutkimusaihe olisi seurata siementuotantoa manipuloimattomilla kukinnoilla siten, että vertailupareiksi valittaisiin ominaisuuksiltaan muutoin samankaltaisia kukintoja, joista toisen ylin kukka aukeaisi luonnostaan myöhemmin. Tällöin voitaisiin selvittää kärkikukan "merkkivalo" -funktion vaikutusta siementuotantoon ilman kukkavarren katkaisusta aiheutuvaa haittaa.

## KIITOKSET

Veikko Salonen antoi minulle tutkimusaiheen, ohjasi työtäni ja kommentoi käsikirjoitusta kärsivällisesti pitkäksi venähtäneen rupeaman aikana. Osan Konneveden kenttätöistä vietin rehtorin stipendin turvin. Tanja Siippainen, Sami Laine ja Veli Liikanen auttoivat kenttätöissä, SPSS- ja Photoshop -ohjelmien käytössä sekä kommentoivat käsikirjoitusta. Tahdon esittää heille kaikille suuret kiitokseni.

## KIRJALLISUUS

- Barret S.C.H. 1980: Dimorphic incompatibility in *Nymphoides indica* (Menyanthaceae). - *Can. J. Bot.* 58: 1938-1942.
- Diggle P.K. 1995: Architectural effects and the interpretation of patterns of fruit and seed development. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 531-52.
- Eckert C.G. & Barret S.C.H. 1993: Clonal reproduction and patterns of genotypic diversity in *Dedocon verticillatus* (Lythraceae). - *Am. J. Bot.* 80: 1175-1182.
- & Barret S.C.H. 1995: Style morph ratios in tristylous *Dedocon verticillatus* (Lythraceae): selection versus historical contingency. - *Ecology* 76: 1051-1066.
- Ehrlén J. 1997: Risk of grazing and flower number in a perennial plant. - *Oikos* 80: 428-434.
- Elmqvist T., Liu D., Carlsson U. & Giles B.E. 1993: Anther-smut infection in *Silene dioica*: variation in floral morphology and patterns of spore deposition. - *Oikos* 68: 207-216.
- Firmage D.H. & Cole F.R. 1988: Reproductive success and inflorescence size of *Calopogon tuberosus* (Orchidaceae). - *Am. J. Bot.* 75: 1371-1377.
- Harder L.D. & Thomson J.D. 1989: Evolutionary options for maximizing pollen dispersal of animal-pollinated plants - *Am. Nat.* 133: 323-344.
- & Cruzan M.B. 1990: An evolution of the physiological and evolutionary influences of inflorescence size and flower depth on nectar production. - *Func. Ecol.* 4: 559-572.
  - & Barret S.C.H. 1995: Mating costs of large floral displays in hermaphrodite plants. - *Nature* 373: 512-515.
  - , Jordan C.Y., Gross W.E. & Routley M. B. 2004: Beyond floriculture: The pollination function of inflorescences. - *Plant Spec. Biol.* 19: 137-148.
- Heinrich B. 1975: Thermoregulation in bumblebees II. Energetics in warm-up and free flight. - *J. Comp. Phys.* 96: 155-166.
- Hemborg A.M. & Després L. 1999: Oviposition by mutualistic seed-parasitic pollinators and its effects on annual fitness of single- and multi-flowered host plants. - *Oecologia* 120: 427-436.
- Hewett D.G. 1964: Biological flora of the British Isles. *Menyanthes trifoliata* L. - *J. Ecol.* 52: 723-735. (Ref. Olesen (1987)).
- Hicks D.J., Wyatt R. & Meagher T.R. 1985: Reproductive biology of distylous partridgeberry, *Mitchella repens*. - *Am. J. Bot.* 72: 1503-1514.
- Hämet-Ahti L., Suominen J., Ulvinen T. & Uotila P. 1998: *Retkeilykasvio* - 656s., Luonnotieteellinen keskusmuseo, kasvimuseo, Helsinki.
- Jalas J. (toim.) 1980: *Suuri kasvikirja III* - 944 s., Otava, Keuruu.
- Molau U., Eriksen B. & Teimann Knudsen J. 1989: Predispersal seed predation in *Bartsia alpina* - *Oecologia* 81: 181-185.
- Morse D.H. 1986: Inflorescence choice and time allocation by insects foraging on milkweed - *Oikos* 46, 226-236.
- Mossberg b. & Stenberg L. 2005: *Suuri Pohjolan kasvio* - 928 s., Tammi, Helsinki.

- Nic Lughadha E.M. & Parnell J.A. 1989: Heterostyly and gene-flow in *Menyanthes trifoliata* L. (Menyanthaceae). – *Bot. J. Linn. Soc.* 100: 337-354.
- Nilsson L.A. 1981: Pollination ecology and evolutionary process in six species of Orchids. - *Abstracts of Uppsala dissertations from the faculty of science and technology* 593: 1-40. (Ref.. Vallius (2000)).
- Olesen J.M. 1987: Heterostyly, homostyly and long.distance dispersal of *Menyanthes trifoliata* to Greenland. - *Can. J. Bot.* 65: 1509-1513.
- Piirainen M., Piirainen P. & Vainio H. 2001: *Kotimaan luonnonkasvit* 2. painos. – 511 s., WSOY, Porvoo.
- Pleasants J.M. & Zimmerman M. 1979: Patchiness in the dispersion of nectar resources: evidence for hot and cold spots. - *Oecologia* 41: 283-288.
- Proctor M., Yeo P. & Lack A. 1996. *The Natural History of Pollination* – 479 s., Timber Press, Portland, Oregon.
- Pyke G.H. 1978: Optimal Foraging in Bumblebees and Coevolution with Their Plants. – *Oecologia* 36: 281-293.
- Real L.A. 1981: Uncertainty and pollinator-plant interactions: the foraging behaviour of bees and wasps on artificial flowers. – *Ecology* 62: 20-26.
- Shykoff J.A., Bucheli E. & Kaltz O. 1997. Anther smut disease in *Dianthus silvester* (Caryophyllaceae): natural selection on floral traits. - *Evolution* 51: 383-392.
- Thompson F.A., Hermanutz L.A. & Innes D.J. 1998: The reproductive ecology of island populations of distylous *Menyanthes trifoliata* (Menyanthaceae). – *Can. J. Bot.* 76: 818-828.
- Thomson J.D. & Plowright R.C. 1980: Pollen carryover, nectar rewards, and pollinator behaviour with special reference to *Diervilla lonicera*. – *Oecologia* 46: 68-74.
- Thrall P.H. & Jarosz A.M. 1994. Host-pathogen dynamics in experimental populations of *Silene alba* and *Ustilago violaceae*. I. Ecological and genetic determinants of disease spread. - *J. Ecol.* 82: 549-559.
- Vallius E. 2000: Position-dependent reproductive succes of flowers in *Dactylorhiza maculata* (Orchidaceae). - *Func. Ecol.* 14: 573-579.
- Weberling F. 1992: *Morphology of flowers and inflorescences* – 405 s. Cambridge university press, Cambridge.
- Willson M.F. & Bertin R.I. 1979: Flower-visitors, nectar production and inflorescence size of *Asclepias syriaca*. – *Can. J. Bot.* 57: 1380-1388.
- Wolfe L.M. 1992: Why does the size of reproductive stuctures decline through time in *Hydrophyllum appendiculatum* (Hydrophyllaceae)?: development constraints vs. resource limitation. - *Am. J. Bot.* 79: 1286-1290.
- Wyatt R. & Hellwig R.L. 1979: Factors determining fruit-set in heterostylous bluets, *Houstonia caerulea* (Rubiaceae). – *Syst. Bot.* 4: 103-114.
- 1982: Inflorescence architecture: How flower number, arrangement, and phenology affect pollination and fruit-set. – *Am. J. Bot.* 69: 585-594.