

**Pro Gradu -tutkielma**

**Haitallisen vieraslajin komealupiinin (*Lupinus polyphyllus* Lind.) ja alkuperäislaji hiirenvirnan (*Vicia cracca* L.) välinen kilpailu pölyttäjästä**

**Mari Kauppinen**



**Jyväskylän yliopisto**

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja ympäristöhoito

15.11.2011

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja ympäristöhoito

KAUPPINEN M. : Haitallisen vieraslajin komealupiinin (*Lupinus polyphyllus* Lind.) ja alkuperäislaji hiirenvirnan (*Vicia cracca* L.) välinen kilpailu pölyttäjistä

Pro Gradu -tutkielma: 33 s.

Työn ohjaajat: Dos. Anne Lyytinen, Dos. Leena Lindström

Tarkastajat: Prof. Janne Kotiaho, Dos. Atte Komonen

Marraskuu 2011

---

Hakusanat: lajien välinen kilpailu, pölyttäjän uskollisuus, pölytys, siementuotto

## TIIVISTELMÄ

Kilpailu vaikuttaa usein haitallisesti yksilöiden elossa säilymiseen, lisääntymiseen ja kasvuun ja tätä kautta myös lajien populaatiodynamiikkaan, eliöyhteisöjen rakenteeseen ja evoluutioon. Lajien välisessä resurssikilpailussa kilpailun vaikutus välittyy muihin lajeihin epäsuorasti ympäristön resurssien runsauden kautta. Lajien välinen kilpailu voi olla helpommin havaittavaa vieras- ja alkuperäislajien välillä kuin alkuperäislajien välillä, sillä vieras- ja alkuperäislajeilla ei ole yhteistä evolutiivista historiaa, eikä siten adaptaatioita keskinäisiin vuorovaikutuksiin, kuten kilpailun välttämiseen. Vieraslajikasvit voivat kilpailla alkuperäislajien kanssa pölyttäjistä, jolloin alkuperäislajien pölyttäjävierailujen määrä ja siementuotto vähenee. Tässä pro gradu -tutkielmassa tutkittiin kokeellisesti vieraslaji komealupiinin (*Lupinus polyphyllus* Lindley) esiintymisen ja esiintymistiheyden (yksi tai kolme lupiinin kukintoa) vaikutusta alkuperäislaji hiirenvirnan (*Vicia cracca* L.) pölyttäjävierailujen määrään ja siementuottoon kesällä 2009. Jotta voitiin arvioida mahdollisen kilpailun tai fasilitaation esiintymistä, tutkimuksessa selvitettiin myös hiirenvirnan ja lupiinin pölyttäjälajiston samankaltaisuus, sekä se, tarvitsivatko ko. kasvilajit pölyttäjän vierailun tuottaakseen siemeniä. Lupiinin ja hiirenvirnan välillä ei havaittu fasilitaatiota tai kilpailua pölyttäjistä eikä lupiinin esiintyminen tai esiintymistiheyden muutos vaikuttanut hiirenvirnan siementuottoon, vaikka kasvilajeja pölyttivät samat pölyttäjäryhmät ja niiden siementuotto oli pölyttäjärajoittuneista. Tämän tutkimuksen tulosten perusteella voidaan sanoa, että esiintyessään alhaisella tiheydellä lupiinin vaikutus hiirenvirnan pölytysmenestykseen on vähäinen. Mahdollisena syynä sille, että pölyttäjäkilpailua ei lajien välillä ollut, voi olla se, että pölyttäjäresurssi ei ollut rajallinen tutkimusalueilla tai se, että lupiinin ja hiirenvirnan palkitsevuuden ero oli pölyttäjien kannalta vähäinen. On kuitenkin muistettava, että vieraslajin vaikutus alkuperäisten kasvilajien pölytysmenestykseen on todennäköisesti lajikohtaista ja riippuu laajemmasta ekologisesta kontekstista, joka vaihtelee ajallisesti ja paikallisesti.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science

Department of Biological and Environmental Science

Ecology and Environmental Management

KAUPPINEN, M.: Competition for Pollinators Between Alien Large-Leaved  
Lupine (*Lupinus polyphyllus* Lind.) and Native Tufted Vetch  
(*Vicia cracca* L.)

Master of Science Thesis: 33 p.

Supervisors: Dos. Anne Lyytinen, Dos. Leena Lindström

Inspectors: Prof. Janne Kotiaho, Dos. Atte Komonen

November 2011

---

Key Words: flower constancy, interspecific competition, pollination, seed set

## ABSTRACT

Competition has a negative effect on survival, reproduction and growth of an individual, and hence competition affects the population dynamics of species, the structure of communities and evolution. Interspecific resource competition indirectly affects other species through lowered resource levels of the environment. Competition between alien and native species might be observed more easily than competition between native species because invasive and native species do not have common evolutionary history and thus adaptations to mutual interactions such as the avoidance of competition. Invasive plant species can compete with native species for pollination, and hence lower the number of pollinator visits and the seed set in natives. In this master's thesis, the effect of the occurrence of invasive large-leaved lupine (*Lupinus polyphyllus* Lind.) and change of its density on the pollinator's visits and the seed set of native tufted vetch (*Vicia cracca* L.) was studied experimentally in summer 2009. In addition, the similarity of pollinator species between lupine and vetch was studied in order to assess the possibility of competition or facilitation between the two species. It was also examined if lupine and vetch needed pollinator's visit in their flowers to set seeds. In this study, there was no competition or facilitation for pollinator visits between lupine and vetch, nor did the occurrence or the change of density of the lupine affect the seed set of the vetch, even though the species were pollinated by the same pollinator groups and the seed set of both species was limited by pollinators. According to the results of this study, there is only a minimal effect of large-leaved lupine on pollination success of tufted vetch when lupine is occurring in low densities. One reason for the lack of competition for pollination could be that the pollinator resource was not limited in the study sites. Another reason could be that from the point of view of the pollinators the difference in floral rewards of lupine and vetch might not be large enough. However, it should be taken into account that the effect of invasive species on pollination success of native species is probably species specific and depends on the broader ecological context, which varies spatially and temporally.

## Sisältö

|  |           |
|--|-----------|
| <b>1 JOHDANTO</b> .....  | <b>4</b>  |
| 1.1 Kasvi-pölyttäjä -vuorovaikutussuhde .....                    | 6         |
| 1.2 Pölyttävievierailun laatu ja pölyttäjakilpailu .....         | 8         |
| 1.3 Vieraslajikasvin vaikutus alkuperäislajien pölytykseen ..... | 10        |
| 1.4 Tutkimuskysymys .....  | 12        |
| <b>2 AINEISTO JA MENETELMÄT</b> .....                            | <b>13</b> |
| 2.1 Tutkimuslajit .....  | 13        |
| 2.1.1. Komealupiini ( <i>Lupinus polyphyllus</i> Lindl.).....    | 13        |
| 2.1.2. Hiirenvirna ( <i>Vicia cracca</i> L.).....                | 14        |
| 2.2 Tutkimusalueet ja koeyksiköt .....                           | 14        |
| 2.3 Pölyttäjät ja pölyttävievierailujen määrä -koe .....         | 15        |
| 2.4 Siementuotto -kokeet .....                                   | 17        |
| 2.4.1 Siementuotto .....   | 17        |
| 2.4.2 Pölyttäjärajoittuneisuus.....                              | 17        |
| 2.5 Tilastolliset analyysit .....                                | 18        |
| <b>3 TULOKSET</b> .....  | <b>19</b> |
| 3.1 Pölyttäjät ja pölyttävievierailujen määrä -koe .....         | 19        |
| 3.2 Siementuotto -kokeet .....                                   | 22        |
| <b>4 TULOSTEN TARKASTELU</b> .....                               | <b>23</b> |
| <b>Kiitokset</b> .....   | <b>27</b> |
| <b>Kirjallisuus</b> .....  | <b>27</b> |

### 1 JOHDANTO

Kilpailu on yksi luonnonvalinnan tärkeimmistä voimista, joka vaikuttaa lajien populaatioiden dynamiikkaan ja evoluutioon (Darwinin 1859). Kilpailu vaikuttaa haitallisesti yksilöiden elossa säilymiseen, lisääntymiseen ja kasvuun ja tätä kautta myös eliöyhteisöjen rakenteeseen (Begon ym. 1996). Kilpailu voi olla lajin sisäistä tai lajien välistä. Lajien välisessä resurssikilpailussa lajit käyttävät samoja rajallisia resursseja, eli lajien ekolokerot, jotka kuvaavat lajien resurssien ja elinympäristön tarvetta sekä ympäristötoleranssia, ovat päällekkäisiä (Hutchinson 1957). Resurssikilpailun vaikutus välittyy muihin lajeihin epäsuorasti ympäristön resurssien runsauden kautta, ja kilpailussa pärjäävätkin ne yksilöt, jotka menestyvät muita yksilöitä vähäisemmällä resursseilla (Tilman 1986). Klassisen Lotka-Volterra -kilpailumallin ja siitä johdetun syrjäyttävän kilpailun periaatteen (Gause 1934) mukaan kaksi täysin samanlaista, samoja resursseja käyttävää lajia, ei pitkällä aikavälillä voi elää yhdessä samassa eliöyhteisössä (Hardin 1960).

Kilpailun tutkiminen ja sen merkitys kasviyhteisöjen rakenteen muokkaajana onkin ollut ekologisen tutkimuksen yksi kiistanalaisimmista tutkimusaloista (Schoener 1982, Armbruster ym. 1994). Ristiriitaisia mielipiteitä on herättänyt muun muassa se, miksi eliöyhteisöt, etenkin kasviyhteisöt, ovat usein hyvin monimuotoisia ja runsaslajisia, vaikka kasvilajit käyttävät samoja resursseja, kuten vettä, valoa ja ravinteita (Silvertown & Charlesworth 2001). Kasviyhteisöjen monimuotoisuutta eli sitä, miksi suuri määrä samankaltaisia lajeja voi elää yhdessä, on selitetty useilla hypoteeseilla (Wilson 2011). Nämä hypoteesit voidaan jakaa niihin (Wilson 2011), jotka selittävät ilmiötä tasapainottavien (stabilizing) mekanismien tai yhdenmukaistavien (equalizing) mekanismien avulla (Chesson 2000). Tasapainottavat mekanismit tarkoittavat muun muassa eroja lajien ekolokeroissa (Chesson 2000). Niissä lähtökohtana on lajien invasiivisuus (invasibility) eli lajin kyky

runsastua kasviyhteisössä lajin ollessa harvinainen (Chesson & Ellner 1989, Chesson 2000). Kun lajit eroavat ekolokeroiltaan, ovat yhteisöt vakaita, eikä niissä esiinny syrjäyttävää kilpailua, sillä yhteisön lajien sisäinen kilpailu on lajien välistä voimakkaampaa (Schoener 1982, Chesson 2000, Silvertown & Charlesworth 2001). Myös kasviyhteisössä esiintyvät häiriöt ja ympäristöolojen vaihtelu ovat tasapainottavia mekanismeja ja Wilsonin (2011) mukaan tärkeitä monimuotoisuutta selittäviä tekijöitä. Ympäristön vaihtelu ja häiriöt pitävät lajien populaatiokoot selkeästi niiden kantokyvyn alapuolella, jolloin resurssit eivät ole rajallisia, eikä kilpailua siksi esiinny (Schoener 1982). Eliöyhteisöjen monimuotoisuutta on ehkä useimmin selitetty juuri lajien ekolokeroerojen kautta (May & MacArthur 1972, Tilman 2004). Viimeaikoina tämän klassisen ekolokeroiteorian merkitys on myös kyseenalaistettu (Bell 2001, Adler ym. 2010) tai teoriaa on täydennetty (Tilman 2004). Erot ekolokeroeroissa eivät nimittäin välttämättä yksinään riitä selittämään lajien yhteiseloaa, vaan on otettava huomioon myös yhdenvertaistavat (equalizing) prosessit eli lajien väliset erot menestyksessä/kelpoisuudessa, kuten kilpailukyvyssä (Chesson 2000, Adler ym. 2007). Tässä lajien välisillä kelpoisuuseroilla tarkoitetaan eroa lajien välillä yksilöiden kasvunopeudessa vasteena samaan rajalliseen resurssiin (Chesson 2000). Jos lajit ovat hyvin erilaisia kelpoisuudeltaan/kilpailukyvyltään, on niiden ekolokeroerojen ero oltava hyvin suuri, jotta lajit voisivat elää yhdessä (Chesson 2000, Adler ym. 2007). Mutta kelpoisuudeltaan samanarvoiset lajit voivat elää yhdessä, vaikka niiden ekolokeroero olisi vain vähäinen. Jos lajien välillä ei ole eroa ekolokeroissa, syrjäyttävän kilpailun nopeus riippuu oleellisesti lajien kelpoisuus-/kilpailukyvyn eroista, tällöin syrjäyttävä kilpailu on sitä voimakkaampaa, mitä suurempi on lajien ero kilpailukyvyssä (Adler ym. 2010).

Kilpailua tutkittaessa olisi huomioitava evolutiivinen aikaperspektiivi sekä se, että luonnonvalinta toimii jo hyvin pienillä kelpoisuuseroilla, joiden havaitseminen ei välttämättä ole mahdollista suppeilla ja lyhytaikaisilla kilpailukokeilla. Lajien välisen kilpailun esiintymistä ei esimerkiksi voida todeta suoraan pelkällä lajien ominaisuuksien tai ekolokeroerojen erojen vertailulla (Schluter 2000). Esimerkiksi lajeilla ajoittain havaittu ominaisuudensiirtymä, jota on usein pidetty todisteena kilpailusta (Schluter 2000), voi johtua myös muista tekijöistä, kuin resurssikilpailusta (Abrams 2000, Schluter 2000). Kilpailun toteaminen voikin olla helpompaa, kun tutkitaan vieraslajin häiritsemää ekosysteemiä (Mooney & Cleland 2001), koska vieraslajeilla ja alkuperäislajeilla ei ole yhteistä evolutiivista historiaa, eikä siten adaptaatioita keskinäisiin vuorovaikutuksiin, kuten kilpailun välttämiseen. Useat tutkimukset ovat osoittaneet vieraslajien olevan ylivertaisia kilpailijoita uusissa ympäristöissään, vieraslajit ovat kilpailun myötä syrjäyttäneet alkuperäisiä lajeja ja aiheuttaneet sukupuuttoja (Mooney & Cleland 2001, Bøhn ym. 2008). Vieraslajien on todettu vaikuttavan haitallisesti myös ekosysteemipalvelujen toimintaan, kuten alkuperäisiin kasvipölyttäjä -vuorovaikutussuhteisiin (Wilcock & Neiland 2002, Knight ym. 2005, Raeser ym. 2007, Schweiger ym. 2010, Pysek ym. 2011). Kasvilajien eläinpölytyksellä on merkittävä rooli maailmanlaajuisen biodiversiteetin ylläpidossa ja se on yksi tärkeä luonnon ekosysteemipalvelun muoto (Kremen 2005). Epäsuoria vuorovaikutuksia, kuten juuri kasvien ja pölyttäjien välisiä vuorovaikutuksia, on kasviyhteisöjen monimuotoisuuden tutkimuksissa tutkittu selkeästi vähemmän kuin suoria vaikutuksia, kuten suoraa kilpailua (Sargent & Ackerly 2007). Kasvi-pölyttäjä -vuorovaikutussuhteen tunteminen on kuitenkin tärkeää, jotta voitaisiin arvioida siihen kohdistuvien uhkien, esimerkiksi vieraslajien vaikutusta. Tietoa pölytysverkoston vuorovaikutuksista alkuperäislajien välillä ja vuorovaikutusten merkityksestä kasvilajien lisääntymismenestykseen, voidaan käyttää myös vieras- ja alkuperäislajien välisten vuorovaikutussuhteiden ymmärtämiseen (Bjerknes ym. 2007, Morales & Traveset 2009), sillä vieras- ja alkuperäislajien välisistä vuorovaikutuksista tiedetään edelleen hyvin vähän.

Haitallisen vieraslaji komealupiinin (*Lupinus polyphyllus* Lindley) merkittävimpiä tunnettuja haittavaikutuksia ovat aiempien tutkimusten valossa maan ravinnepitoisuuden kasvu ravinneköyhillä alueilla ja siitä johtuvat kasvien yhteisörakenteen sekä lajiston diversiteetin muutokset (Fremstad 2006). Lupiinin vaikutusta alkuperäislajien pölytysverkostoihin ja lisääntymismenestykseen ei sen sijaan ole juurikaan tutkittu. Vieraslajien, kuten lupiinin haitallisten, mutta myös positiivisten vaikutusten tunnistaminen alkuperäisissä kasviyhteisöissä ja pölytysverkostoissa olisi tärkeää, sillä vieraslajin saapuminen kasviyhteisöön luo aina uusia, ja vaikutuksiltaan usein ennalta arvaamattomia yhteyksiä vuorovaikutusverkostoihin, joilla voi edelleen olla vaikutus alkuperäislajien ekologiaan ja evoluutioon. Lupiinin vaikutusten tunnistaminen on siksi tärkeää esimerkiksi käytännön luonnonsuojelutyön kannalta, kun halutaan kohdistaa resursseja vieraslajien torjuntaan tai uhanalaisten alkuperäislajien suojeluun. Vieraslajikasveista, kuten lupiinista voi muodostua yhä merkittävämpi uhka niitylajistolle tulevaisuudessa, sillä sen mahdollinen leviäminen perinnebiotoopeille sekä laajemmin tienpientareille ja muille uusympäristöille voi vähentää monien harvinaistuvien niitylajien elinympäristöjä ja elinmahdollisuuksia entisestään (Rassi ym. 2001, Raunio ym. 2008).

Tässä pro gradu -tutkielmassa tutkitaan kokeellisesti vieraslaji komealupiinin (*Lupinus polyphyllus* Lindley) esiintymisen ja esiintymistiheyden vaikutusta alkuperäislaji hiirenvirnan (*Vicia cracca* L.) pölyttävievailujen määrään ja siementuottoon. Lisäksi tutkimuksessa selvitetään hiirenvirnan ja lupiinin pölyttäjälajiston samankaltaisuus, jotta voidaan arvioida mahdollisen kilpailun esiintymistä lajien välillä. Pölyttäjälajiston odotetaan olevan samankaltainen, sillä molempien lajien pääasiallisia vierailijoita ovat mesipistiäiset (Apidae) (Aarssen ym. 1986, Hanelt & Mettin 1989, Kurlovich 2002). Tutkimuksessa selvitetään myös molempien kasvilajien pölyttäjärajoittuneisuus eli vaikuttaako pölyttäjän vierailu siementuottoon vai tuottavatko hiirenvirna ja lupiini siemeniä itsepölytyksen avulla silloin, kun pölyttäjien pääsy kukkiin estetään. Sekä hiirenvirnan että lupiinin siementuoton odotetaan olevan pölyttäjärajoitteista, kuten *Lupinus perennis* -lupiinilla (Shi ym. 2005) ja *Vicia villosa* spp. *dasycarpa* -virnalla (Al-Ghzawi 2009).

### 1.1 Kasvi-pölyttäjä -vuorovaikutussuhde

Kasvien ja eläinten välinen pölytysprosessi on tärkeä lajien välinen mutualistinen vuorovaikutusmuoto. Kasvit tarjoavat vierailijoilleen palkkion, kuten siitepölyä ja mettä, ja vierailijat vuorostaan edistävät kasvien lisääntymistä (Goulson 1999, Thomson 2003, Mitchell ym. 2009). Vaikka kasvi-pölyttäjä -vuorovaikutussuhde on usein molemmille osapuolille hyödyllinen, se ei välttämättä ole täysin ristiriidaton. Pölyttäjän vaikutus voi vaihdella mutualismista loisintaan eri olosuhteista riippuen (Thomson 2003).

Kasvilajeille on luonnonvalinnan ja konvergentin evoluution kautta kehittynyt ominaisuuksia, jotka houkuttelevat kukille tiettyjä pölyttäjiä, ja tätä tilannetta kuvataan pölytyssyndrooma-käsitteellä (Fenster ym. 2004). Kukin syndrooma on luokiteltu kukinnan (anthesis) ajankohdan mukaan sekä kukan ominaisuuksien, kuten värin, koon ja rakenteen mukaan (Faegri & van der Pijl 1979 sit. Fenster ym. 2004, Willmer 2011). Syndroomat kuvaavat oletettuja adaptaatioita kukkien pölyttäjiä houkuttelevissa ominaisuuksissa, jotka ovat syntyneet menneen ja ehkä myös nykyisen luonnonvalinnan suosiessa tiettyjä kukkien fenotyyppisiä (Faegri & van der Pijl 1979 sit. Fenster ym. 2004). Pölytyssyndrooma -käsitteen olettaman pölyttäjälajien erikoistumisen on kuitenkin todellisuudessa havaittu olevan harvinaisempaa, koska suuri osa pölyttäjistä käyttää useampaa kuin yhtä kasvilajia ja suurella osalla kasveja on useampia pölyttäjälajeja (Waser ym. 1996, Thomson 2003). Silti kukkien ominaisuuksien erikoistuneisuus on hyvin laajamittaista (Fenster ym. 2004). Muun muassa tämä ristiriita on johtanut pölytyssyndrooma -käsitteen uudelleenarviointiin. Fenster ym. (2004) ehdottavatkin ratkaisuksi samalla tavoin ja samanlaisen valintapaineen

aiheuttavien pölyttäjälajien jakamista yhteisiin luokkiin riippumatta lajien taksoneista. Tällöin kukintojen ominaisuuksien voitaisiin todella olettaa korreloivan niiden lajien välillä, joita pölyttävät samat pölyttäjäloukat. Thomsonin (2003) mukaan on myös huomioitava, että eri pölyttäjien merkitys kasvilajin lisääntymismenestykseen riippuu oleellisesti ajallisesti ja paikallisesti vaihtelevasta ekologisesta kontekstista, eivätkä yleisimmät vierailijat välttämättä ole aina parhaimpia pölyttäjiä (Aigner 2001, Fenster ym. 2004). Pölyttäjän tehokkuus riippuu sekä vierailujen määrästä, että siitepölyn siirron tehokkuudesta (Thomson 2003).

Pölyttäjälajin preferenssi eli pölyttäjän suosimiskäyttäytyminen tiettyä kasvilajia kohtaan voi olla joko kiinteää tai epävakaa. Kiinteä preferenssi tarkoittaa pysyvää erikoistumista tietyn kasvilajin pölytykseen (spesialisoituminen) (Grant 1994). Preferenssi on epävakaa silloin, kun pölyttäjät vaihtavat käyttämäänsä kasvilajia sen houkuttelevuuden, palkitsevuuden, saatavuuden tai esiintymistiheyden muuttuessa (Levin & Andersson 1970, Goulson 1999). Esimerkiksi optimaalisen ravinnonetsintäteorian mukaan pölyttäjät suosivat enemmän tiiviitä ja saman lajin kukinnon laikkuja kuin yksittäisiä yksilöitä johtuen vähäisemmistä ravinnonetsintään (forage) kuluvista kustannuksista (Willmer 2011). Vaikka suuri osa pölyttäjälajeista on generalisteja, on pölyttäjäyksilöiden usein havaittu vieraillevan vain yhdellä tai muutamilla kasvilajeilla ravinnonhakukerroillaan (Goulson 1999). Tällaista pölyttäjäyksilöillä havaittua suosimiskäyttäytymistä kutsutaan pölyttäjien uskollisuudeksi (constancy, fidelity), ja se on yleistä suurella osalla kukinnoista mettä ja/tai siitepölyä kerääviä hyönteispölyttäjiä (Waser 1986, Grant 1994, Goulson ym. 1997, Goulson 2000, Willmer 2011). Pölyttäjäyksilöiden uskollisuus kasvilajien kukintoihin eroaa käsitteenä pölyttäjälajien preferenssistä siten, että uskollisuudella tarkoitetaan yhden pölyttäjäyksilön yhtä tai muutamaa kasvilajia suosivaa käyttäytymistä yhdellä tai useammalla ravinnonhakukerralla (Waser 1986, Grant 1994, Willmer 2011). Pölyttäjäyksilöt voivat oppia nopeasti suosimaan tiettyjen lajien kukkia, joilta ne ovat saaneet palkkioita (Goulson 1999) ja pölyttäjät hyötyvät oppimastaan, koska ne välttävät vierailut epäsovivissa kukissa (Goulson 1999). Pölyttäjän uskollisuus tiettyä kasvilajia kohtaan voi parantaa yksilön ravinnonhakutehokkuutta, muun muassa vähentämällä yksilön kukkien käsittelyyn ja kukkien etsintään kuluvaa aikaa (Willmer 2011). Mutta toisaalta, uskollisuudesta voi olla myös haittaa, jos pölyttäjä jättää huomiotta muiden lajien palkitsevat kukat (Goulson 1999). Uskollista ravinnonhakukäyttäytymistä on pyritty selittämään usean eri hypoteesin kautta, muun muassa Darwinin (1876) esittämällä häirintä-hypoteesilla, jonka mukaan pölyttäjät oppivat käsittelemään nopeasti vain yhtä lajia kerrallaan, eikä kasvilajin vaihto siksi kannata (Goulson 1999, Goulson 2000). Kuitenkin sekä mehiläisten että kimalaisten on todettu pystyvän muistamaan eri kukintojen vaatimia käsittelytapoja pitkiä aikoja, jopa viikkoja (Chittka 1998). Vaihtoehtoinen hypoteesi uskollisuuden syyksi onkin etsintäkuva-käsitteen (search image) mukainen ravinnonhakukäyttäytyminen, jonka mukaan uskollisuuden oletetaan johtuvan enemmän hyönteisten rajoittuneesta kyvystä tunnistaa erilaisia kukintoja, kuin kukintojen käsittelyyn kuluvasta ajasta (Waser 1986, Goulson 2000). Tätä teoriaa tukevat havainnot siitä, että pölyttäjät vaihtavat kukkalajia enemmän samanväristen kukintojen kuin eriväristen kesken (Waser 1986), vaikka kukintojen rakenne olisi samanvärisillä hyvinkin erilainen (Wilson & Stine 1996). On huomattava, että nämä kaksi hypoteesia eivät ole toisiaan poissulkevia vaan ne voivat toimia myös samanaikaisesti (Wilson & Stine 1996). Pölyttäjien uskollisuus ei kuitenkaan ole absoluuttista, vaan pölyttäjät voivat vieraila ravinnonhakumatallaan monien lajien kukinnoilla etsimässä mahdollisesti palkitsevampia lajeja (Waser 1986, Goulson 1999, Goulson 2000, Willmer 2011). On esimerkiksi havaittu, että uskollisuus vähenee pölyttäjän käyttämän kasvilajin tiheyden laskiessa (Kunin 1993, Goulson ym. 1997). Kasvi-pölyttäjä -vuorovaikutussuhteita arvioitaessa on lisäksi huomioitava, että laajemmassa mittakaavassa pölyttäjien käyttäytymisestä, esimerkiksi

pölyttäjälajien habitaattien valinnasta ja edelleen yksilöiden ravinnonhakualueiden valinnasta, ei tiedetä vielä juuri mitään (Chittka ym. 1999).

## 1.2 Pölyttäjävierailun laatu ja pölyttäjakilpailu

Eläinpölytteisten kasvilajien pölytysmenestykseen ja edelleen lisääntymiseen eli siementuottoon vaikuttavat pölyttäjävierailujen määrä ja laatu. Pölyttäjävierailujen riittämätön määrä tai heikko laatu voivat johtaa siitepölyn riittämättömään määrään tai alhaiseen laatuun ja edelleen laskea kasvin siementuottoa, jolloin siementuotto on siitepölyrajoittuneista (pollen limited) (Wilcock & Neiland 2002, Ashman ym. 2004, Knight ym. 2005). Pölyttäjävierailujen määrät vaikuttavat siirtyvän siitepölyn määrään. Ristipölytteisen kasvien lisääntymismenestys riippuu pölyttäjävierailujen määristä kukissa ja erityisesti samalla kasvilajilla tehdyistä vierailuista (Levin & Andersson 1970, Ashman ym. 2004). Myös itsepölytteisillä kasveilla pölytyksen onnistuminen voi vaatia pölyttäjän vierailun kukassa (Silvertown & Charlesworth 2001). Vaikka pölyttäjävierailujen määrä ei olisikaan rajallinen, voi pölyttäjävierailujen laatu olla heikkoa (Muchhala & Potts 2007). Pölyttäjävierailujen laatu on hyvä silloin, kun kukan emiin saapuu riittävästi oman lajin siitepölyä ja heikkoa esimerkiksi silloin, kun väärän lajin yksilön siitepölyä (interspecific pollen transfer: IPT) kulkeutuu emin luotille ja vie tilaa oman lajin emin luotilta tai siitepöly tukkii tai sulkee emin luotit tai vartalon (Waser 1986, Brown & Mitchell 2001). Pölyttäjävierailujen laatu on heikkoa myös silloin, kun siitepölyä kuluu turhaan väärän lajin kukkiin (Campbell & Motten 1985) tai oman lajin siitepölyä ei saavu riittävästi oman lajin emin luotille (Waser 1986, Brown & Mitchell 2001). Väärän lajin siitepöly voi haitata siementuottoa myös silloin, kun siemenaiheita kuluu hukkaan elinkyvyttömien siemenaiheiden muodostumisessa tai lajien hybridisaatiassa (Rathcke 1983, Levin ym. 1996, Rhymer & Simberloff 1996, Mitchell ym. 2009). Väärän lajin siitepöly voi alentaa siementuottoa myös aiheuttamalla siitepölyallelopatiaa (Thomson ym. 1981). Sukhada & Jayachandra (1980) arvioivat, että kasvin juuristoallelopatialla ja siitepölyallelopatialla on yhteys ja myrkyllinen siitepöly on erityisen haitallista toisille kasvilajeille.

Lajien välisessä pölytyskilpailussa ainakin toisen yhdessä elävän kasvilajin lisääntymismenestys alenee siitepölyrajoittuneisuuden takia (Waser 1978). Pölytyskilpailu on resurssikilpailua, jossa kilpailun kohteena oleva rajallinen resurssi on pölyttäjävierailujen määrä sekä laatu (Kunin 1993, Sargent & Ackerly 2007, Mitchell ym. 2009). Pölytyskilpailu poikkeaa kasvien välisestä kasvullisesta kilpailusta siinä, että pölytyskilpailussa kilpailun vaikutus kohdistuu suoraan lisääntymismenestykseen (Mitchell ym. 2009). Pölytyskilpailun edellytyksenä on lajien sympatrinen esiintyminen, samanaikainen kukinta-aika ja yhteiset pölyttäjät sekä se, että siitepölyn kulkeutuminen pölyttäjistä kilpailevien kasvilajien emien luotille on mahdollista (Morales & Traveset 2008). Pölytyskilpailu ei rajoitu vain lähisukuisten lajien välille tai ole riippuvaista kukkien rakenteen samankaltaisuudesta (Levin & Andersson 1970), esimerkiksi ruohovartistet lajit (esim. voikukka) voivat kilpailla puuvartisten lajien (esim. hedelmäpuun) kanssa, (Free 1968). Pölytyskilpailu on suurimmillaan silloin, kun lajit kasvavat yksittäin, sekaisin kasviyhteisössä (Levin & Andersson 1970). Tällöin suurin osa pölyttäjävierailuista on lajien välisiä, jolloin pölyttäjävierailujen laatu voi olla heikkoa (Morales & Traveset 2008). On mahdollista, että pölyttäjävierailujen laadun aleneminen kasvilajin esiintymistiheyden laskiessa on kasvien lisääntymismenestyselle haitallisempaa kuin pölyttäjävierailujen määrien väheneminen (Kunin 1993).

Pölyttäjien määrä eliöyhteisössä sekä pölyttäjien käyttäytyminen vaikuttavat kukkien pölyttäjävierailujen määriin ja vierailujen laatuun. Pölyttäjien uskollisuuskäyttäytyminen on yksittäiselle kasville aina hyödyllistä (Willmer 2011), sillä se vähentää väärän lajin siitepölyn kulkeutumista emin luoteille (Goulson 1999) ja lisää lajin kukkien pölytystodenäköisyyttä ja edelleen lisääntymismenestystä (Mitchell ym. 2009, Rathcke 1983). Pölyttä-



jien liikkuminen kukissa (probe) voi vähentää siirtyvän siitepölyn määrä, kun siitepölyä irtoaa pölyttäjistä kukan rakenteisiin (Murcia & Feinsinger 1996). Ja lisäksi esimerkiksi mehiläisillä ja kimalaisilla yleinen pölyttäjien puhdistautumiskäyttäytyminen (grooming) voi vähentää siirtyvän siitepölyn määrää huomattavasti (Flanagan ym. 2009).

Pölyttäjakilpailu on kasvien yhteisörakennetta muokkaava tekijä (Rathcke 1983) ja vaikuttaa yksittäisten lajien ominaisuuksiin ekologisten tekijöiden, kuten populaatioiden pienenemisen (Waser 1978) ja syrjäyttävän kilpailun kautta (Levin & Andersson 1970, Waser 1978). Pölyttäjakilpailu vaikuttaa myös evolutiivisten tekijöiden, kuten lisääntymisstrategioiden evoluution (Fishman & Wyatt 1999), kukkien ominaisuuksien ominaisuuden-siirtymän (Armbruster ym. 1994, Caruso 2000, Bjerknes ym. 2007, Muchhala & Potts 2007, Armbruster & Muchhala 2009) ja lisääntymisisolaation vahvistumisen (Grant 1949, Grant 1994, van der Niet ym. 2006) tai lajiutumisen kautta (Fishman & Wyatt 1999, Armbruster & Muchhala 2009). Eläinpölytteiset kasvilajit ovat voineet vähentää pölytyskilpailun haitallisten vuorovaikutusten voimakkuutta lisääntymisbiologiaansa muuttavien adaptaatioiden avulla, erikoistumalla muun muassa tiettyjen pölyttäjälajien houkutteluun, erikoistumalla tiettyyn kukinta-aikaan tai muuttamalla kukan rakennetta, vaikuttaen siten siitepölyn kulkeutumiseen pölyttäjässä ja pölyttäjistä emin luotille (Muchhala & Potts 2007, Armbruster & Muchhala 2009).

Pölyttäjävierailujen määrä ja laatu eivät kuitenkaan ole ainoita tekijöitä, jotka vaikuttavat kasvin lisääntymiseen ja siementuottoon (Knight ym. 2005), sillä siementuottoa voi rajoittaa myös muiden resurssien saatavuus (Ingvarsson & Lundberg 1995b). On huomiotava, että kasvien siementuotto voi riippua pölyttäjävierailujen määrästä vain silloin, kun pölyttäjät ovat rajallinen resurssi kasville (Ingvarsson & Lundberg 1995a, Bierzychudek 1981, Parker 1997). Haigin & Westobyn (1988) kehittämä siementuoton optimointia käsittelevä malli olettaa, että valinta on muokannut siementuoton sellaiseen tasapainotilaan, jossa naaraskukkien resurssien allokointi on yhtä aikaa sekä siitepölyrajoitteista että muiden resurssien rajoittamaa. Mallin mukaan siementuotolla on vaste ainoastaan siitepölyn saatavuuden vähenemiseen, ei kasvuun. Tasapainotila voi vaihdella kustannusten ja resurssitasojen vaihtelun mukaan (Haig & Westoby 1988). Tosin, selkeää käsitystä siitepölyrajoittuneisuuden ja muiden resurssien rajoittuneisuuden keskinäisestä merkityksestä ei edelleen ole (Knight ym. 2005). Pölyttäjien määrä ei välttämättä ole erityisen tärkeä tekijä kasvipopulaatioiden kasvun säätelyssä, vaan pölyttäjien määrän merkitys korostuu kasvipopulaatioiden ollessa pieniä ja pölyttäjien ollessa välttämätön resurssi (Ingvarsson & Lundberg 1995b). Esimerkiksi Kuninin (1993) mukaan kasvipopulaatioilla voi olla populaatiotiheyden osalta tietty alaraja-arvo, jonka alapuolella siitepölyrajoittuneisuus vaikuttaa siementuottoon, etenkin itsepölytykseen kykenemättömillä lajeilla. Kasvien populaatiodynamiikan (Ehrlen & Eriksson 1995, Wilcock & Neiland 2002, Ashman ym. 2004, Knight ym. 2005) tai yhteisöjen koostumuksen osalta (Ashman ym. 2004, Knight ym. 2005) siitepölyrajoittuneisuuden merkitys on edelleen epäselvä.

Kasvien välinen vuorovaikutus pölyttäjien kautta voi olla myös positiivista. Yksi tunnetuimmista kasvien toisiaan hyödyttävä vuorovaikutuksista on pölyttäjäfasilitaatio (pollinator-mediated facilitation), jossa yhdessä esiintyvät kukinnot houkuttelevat laajasti ei-valikoivia generalistipölyttäjiä (Rathcke 1983, Moeller 2004, Sargent & Ackerly 2007), jolloin kasvien pölyttäjävierailujen määrät kasvavat (Moeller 2004, Hegland & Totland 2009) ja kasvien lisääntymismenestys paranee (Rathcke 1983, Feldman ym. 2004). Rathcken (1983) kilpailu-fasilitaatio -malli olettaa kasviyksilöiden hyötyvän, kun kukintojen tiheys kasvaa tiettyyn pisteeseen asti, ja tämän pisteen jälkeen kasviyksilöiden välille muodostuu kilpailutilanne. Mallin mukainen fasilitaatio on havaittu saman lajin ja kukinnon rakenteeltaan samankaltaisten lajien määrän kasvaessa (Moeller 2004, Muñoz & Cavieres 2008, Hegland & Totland 2009). Samankaltaisten kukkien pölytysmenestys voi kas-

vaa niiden esiintyessä yhdessä, sillä pölyttäjät eivät välttämättä erota samankaltaisia lajeja toisistaan (Goulson 2000) ja suosivat siksi myös tällaisia eri lajien muodostamia laikkuja kukintojen tiheyden kasvaessa (Rathcke 1983, Hegland & Totland 2009). Toisaalta, myös hyvin erilaisten eri lajien kukinnot voivat edistää toistensa pölytysmenestystä, ja tähän voi olla syynä esimerkiksi se, että esiintyessään yhdessä kasvilajit tarjoavat pölyttäjille monipuolisemman palkkiotarjonnan (Ghazoul 2006). ”Competitor-free space” -hypoteesin mukaan vähemmän palkitsevat kasvilajit voivat hyötyä näyttävämpien ja palkitsevampien lajien esiintymisestä samassa kasviyhteisössä, sillä aggressiivisimmat pölyttäjät voivat tällöin siirtyä näille näyttävämmille kukinnoille ja vaatimattomammille lajeille siirtyä vähemmän aggressiivisia, mutta pölytysominaisuuksiltaan ehkä parempia pölyttäjälajeja (Ghazoul 2006). Lisäksi eri kausina runsaana kukkivat lajit voivat ylläpitää aiempaa suurempia pölyttäjäpopulaatioita ja täten toimia mutualistisessa vuorovaikutuksessa muihin aikoihin kukkivien lajien kesken (Rathcke 1983, Moeller 2004). Myös magneettilaji - käsitettä on käytetty kuvaamaan kasvien välistä positiivista vuorovaikutusta. Hypoteesin mukaan kasvilaji, etenkin houkutteleva ja näyttäväkukkainen voi toimia magneettina ja houkutella pölyttäjiä toisten lajien kukinnoille (Thomson 1978, Johnson ym. 2003, Molina-Montenegro ym. 2008, Hegland & Totland 2009). On kuitenkin huomioitava, että tällöin lisääntyvä lajien välinen vierailujen määrä voi vaikuttaa negatiivisesti pölytyksen laatuun (Waser 1978, Kunin 1993, Stout ym. 1998).

### **1.3 Vieraslajikasvin vaikutus alkuperäislajien pölytykseen**

Vieraslajit ovat lajeja, jotka esiintyvät niiden luontaisen levinneisyysalueen ulkopuolella (Elton 1958). Ne ovat levinneet uusille elinalueille ihmisen myötä, joko tarkoituksella tai tahattomasti, ja eroavat siten luontaisesti leviävistä tulokaslajeista (Elton 1958, Coblentz 1990, Rytteri 2005). Viimeisen 200 vuoden aikana vieraslajien määrä ja vaikutus on kasvanut ihmisten ja tavaroiden yhä vapaamman liikkumisen (di Castri 1989, Williamson & Fitter 1996a Vitousek ym. 1997, Mooney & Cleland 2001, Mack ym. 2000), ihmisen aiheuttaman elinympäristöjen muuttamisen ja maankäytön myötä (D’Antonio & Vitousek 1992) sekä ilmaston lämpenemisen myötä (Dukes & Mooney 1999). Vieraslajien levittäytymisen uusille alueille yhtenäistää eliöstöä maailmanlaajuisesti ja vaikuttaa haitallisesti sekä peruuttamattomasti biodiversiteettiin (Coblentz 1990, Vitousek ym. 1997, Mooney & Cleland 2001, Bøhn ym. 2008). Vieraslajien mukanaan tuomat ekologiset ja evolutiiviset muutokset voivat vaikuttaa alkuperäislajien populaatioihin, eliöyhteisöihin sekä kokonaisuun ekosysteemeihin ja niiden toimintaan, esimerkiksi muuttamalla resurssien saatavuutta sekä eliöyhteisöjen ja ravintoverkkojen rakenteita (Rhymer & Simberloff 1996, Crooks 2002).

Vain pieni osa uusista vieraista lajeista osoittautuu alkuperäiselle luonnolle haitalliseksi, tehokkaasti leviäväksi (invasive) haitalliseksi vieraslajeiksi (Williamson & Fitter 1996b, Mack ym. 2000, Milbau & Stout 2008). Monen tutkimuksen kiinnostuksen kohteena onkin viime aikoina ollut vieraslajien invaasiota edistävien ominaisuuksien tunnistaminen (Mack ym. 2000, Milbau & Stout 2008). Esimerkiksi hyvä kilpailukyky voi selittää sen, miksi vieraat kasvilajit runsastuvat paikallisesti kasviyhteisöissä alkuperäislajien kustannuksella (Mooney & Cleland 2001, Vila & Weiner 2004). Menestystä on selitetty myös kasviyhteisöjen ominaisuuksilla, kuten häiriöalttiudella (Crawley ym. 1999, Davis ym. 2000, Mack ym. 2000, Daehler 2003, Lee & Gelembiuk 2008). Usein vieraslajien menestystä selittävät hypoteesit perustuvat vain joko lajien ominaisuuksiin, lajien välisiin vuorovaikutuksiin tai ympäristön ominaisuuksiin (Catford ym. 2009) ja tarkastelut ovat monesti olleet liian rajattua. Todennäköisemmin ympäristön ja yksilön ominaisuudet ovat keskenään sidoksissa, invaasiota ei voi tapahtua, jos laji ei kykene leviämään uudelle alueelle tai lajilla ei ole kykyä sopeutua uuteen ympäristöön (Kolar & Lodge 2001, Facon ym. 2006,

Shea & Chesson 2002, Catford ym. 2009). Vieraslajien invaasioiden onnistuminen on monien eri tekijöiden yhteisvaikutuksen tulos ja usein erilaiset hypoteesit pätevät vain tapauskohtaisesti (Williamson & Fitter 1996b).

Myös vieraslajikasvien on sopeuduttava uusilla alueilla uusiin ympäristöolosuhteisiin, jotta niiden lisääntyminen ja leviäminen olisi mahdollista. Vieraslajikasvien menestystä selittäviä tekijöitä ja vaikutusta alkuperäislajien pölytysmenestykseen on viime aikoina tutkittu yhä enemmän. Eläinpölytteisten vieraslajien on pystyttävä mukautumaan tilanteeseen, jossa pölyttäjälajisto usein poikkeaa niiden luontaisen levinneisyysalueen lajistosta (Richardson ym. 2000, Stout ym. 2006). Vieraslajikasvien on todettu integroituvan hyvin alkuperäisiin kasvi-pölyttäjä -verkostoihin (Memmott & Waser 2002, Aizen ym. 2008, Morales & Traveset 2008, Vila ym. 2009), koska usein niitä pölyttävät useat pölyttäjät ja niiden pölyttäjät ovat myös generalisteja. Tämä on osaltaan edesauttanut vieraslajien lisääntymismenestystä ja nopeaa leviämistä uusille alueille (Richardson ym. 2000, Stout ym. 2006, Bjerknes ym. 2007, Vila ym. 2009). Vieraslajikasveilla voi olla tiettyjä ominaisuuksia, jotka tekevät niistä pölytyskilpailussa ylivertaisia kilpailijoita alkuperäislajeihin nähden. Ominaisuuksia, joiden avulla ne houkuttelevat pölyttäjiä alkuperäislajeja tehokkaammin, ovat muun muassa kukkien ja kukintojen houkuttelevuus esimerkiksi palkitsevuus, tuoksu, koko ja näyttävyyttä (Chittka & Schürkens 2001, Brown ym. 2002, Moragues & Traveset 2005, Bjerknes ym. 2007, Muñoz & Cavieres 2008, Kandori ym. 2009), sekä alkuperäislajien kaltainen kukkien rakenne, symmetria, väri ja sukulaisuus (Brown ym. 2002, Bjerknes ym. 2007, Kandori ym. 2009, Morales & Traveset 2009). Myös kasvien muodostamat tiiviit ja runsaskukkaiset esiintymät, joiden on todettu houkuttelevan tehokkaasti pölyttäjiä (Thompson 2001, Kunin 1993), voivat vieraslajien kohdalla toimia kilpailuetuna (Bjerknes ym. 2007). Vieraslajikasvien ominaisuudet voivat vaikuttaa pölyttäjien käyttäytymiseen ja johtaa pölytyskilpailuun lajien välillä (Brown ym. 2002, Morales & Traveset 2008, Kandori ym. 2009). Toisaalta esimerkiksi Vila ym. (2009) tutkimuksessa vieras- ja alkuperäislajien kukkien yhteisten ominaisuuksien ja vieraslajin haitallisten vaikutuksen välillä ei havaittu yhteyttä. Lisäksi Morales & Traveset (2009) arvelivat, että vieraslajien pölytyskilpailututkimuksiin on usein valittu näyttäväkukkaisia vieraslajeja ja tästä syystä kokeisiin valitut lajit voivat mahdollisesti vääristää ja korostaa näitä havaittuja ylivertaisia menestysominaisuuksia.

Vieraslajikasvit voivat haitata (Chittka & Schürkens 2001, Brown ym. 2002, Moragues & Traveset 2005, Muñoz & Cavieres 2008, Kandori ym. 2009) tai hyödyttää (Moragues & Traveset 2005, Lopezaraiza-Mikel 2007) alkuperäislajien pölytysmenestystä. Toisaalta useissa tutkimuksissa ei ole saatu selkeää näyttöä vieraslajien haitallisuudesta tai hyödyllisyydestä tai vaikutuksen on havaittu olevan hyvin vähäinen (Jones 2004, Moragues & Traveset 2005, Bjerknes ym. 2007, Nielsen ym. 2008, Kaiser-Bunbury & Müller 2009, Morales & Traveset 2009, Vila ym. 2009). Vieraslajit aiheuttavat pölytyskilpailua vähentämällä alkuperäislajien pölyttäjävierailujen määriä, heikentämällä vierailujen laatua ja siten alentamalla alkuperäislajien siementuottoa (Morales & Traveset 2009). Kilpailua pölyttäjien vierailujen määristä on havaittu useissa tutkimuksissa (Brown ym. 2002, Chittka & Schürkens 2001, Tscheulin ym. 2009, Dietzsch ym. 2011), mutta pölyttäjävierailujen laatua on harvemmin tutkittu suoraan (Da Silva & Sargent 2011). Joitain kokeellisia tutkimuksia on kuitenkin tehty, joissa on arvioitu vieraslajikasvin siitepölyn vaikutusta alkuperäislajien siementuottoon (Brown & Michell 2001, Takakura ym. 2009, Matsumoto ym. 2010, Da Silva & Sargent 2011). Vieraslajikasvi voi aiheuttaa myös vieras- ja alkuperäislajien välistä risteytymistä ja introgressiota, jotka voivat vähentää alkuperäislajien populaatioiden geneettistä monimuotoisuutta ja hävittää paikallisiin oloihin sopeutuneita genotyyppisiä, sekä siten johtaa vähemmän sopeutuneisiin alkuperäislajien populaatioihin tai jopa sukupuuttoihin (Rhymer & Simberloff 1996). Vieraslaji voi sen sijaan hyötyä hybridisaa-

tiosta ja introgressiosta, koska ne voivat lisätä vieraslajin invaasiokykyä (Ellstrand & Schierenbeck 2000).

Vieraan kasvilajin vaikutus alkuperäisten kasvilajin pölytykseen voi olla myös positiivinen (Moragues & Traveset 2005, Morales & Traveset 2009). Tämä voi johtua esimerkiksi Rathcken (1983) kilpailu-fasilitaatio -hypoteesin mukaisesti siitä, että vieraslaji lisää alueen kukintojen kokonaismäärää, jolloin alue houkuttelee enemmän pölyttäjiä ja kukkien pölyttäjävierailujen määrät kasvavat (Muñoz & Cavieres 2008). Positiivisten vuorovaikutusten arvellaankin olevan kasviyhteisöissä aiempaa oletettua tärkeämpiä (Hegland & Totland 2009). Kuitenkin mielenkiintoista on, että Morales & Traveset (2009) yli 40 tutkimusta sisältävässä kokoomatutkimuksessa vieraslajien kohdalla havaittiin negatiivisen vaikutuksen olevan selvästi positiivisia yleisempiä.

#### 1.4 Tutkimuskysymys

Tässä kokeessa selvitetään esiintyykö hiirenvirnan ja lupiinin välillä pölytyskilpailua eli vähentääkö lupiinin esiintyminen ja esiintymistiheyden kasvu hiirenvirnan pölyttäjävierailujen määriä ja siementuottoa. Viimeaikaiset tutkimukset ovat osoittaneet näyttäväkukkaisen vieraslajien aiheuttavan merkittävää haittaa alkuperäislajien lisääntymiselle, muun muassa vähentämällä siementuottoa ja pölyttäjävierailujen määrää (Chittka & Schürkens 2001, Brown ym. 2002, Muñoz & Cavieres 2008). Vieras- ja alkuperäislajien välisen pölytyskilpailun on todettu olevan voimakkaampaa kuin alkuperäislajien välisen kilpailun (Morales & Traveset 2009) ja voimakas vaikutus on havaittu erityisesti näyttäväkukkaisen vieraslajien kohdalla (Chittka & Schürkens 2001, Brown ym. 2002) sekä vieraslajin suhteellisen runsauden kasvaessa alkuperäislajien ympäristössä (Muñoz & Cavieres 2008, Morales & Traveset 2009). Kukkien näyttävyys, palkitsevuus ja esiintymistiheys vaikuttavat pölyttäjien käyttäytymiseen ja tätä kautta edelleen kasvien lisääntymismenestykseen (Levin & Andersson 1970, Kunin 1997, Chittka & Schürkens 2001, Brown ym. 2002). Tässä kokeessa odotetaan kookas- ja näyttäväkukkaisen lupiinin houkuttelevan pölyttäjiä tehokkaammin kuin pienempikukkainen hiirenvirna ja alentavan siten hiirenvirnan pölyttäjävierailujen määriä ja siementuottoa. Lisäksi kilpailun odotetaan voimistuvan lupiinin esiintymistiheyden kasvaessa, (Muñoz & Cavieres 2008), koska runsaat kukinnot houkuttelevat enemmän pölyttäjiä kuin yksittäiset kukinnot (Kunin 1993).

Koska vieraslajilla voi myös olla myönteisiä vaikutuksia alkuperäislajeihin, tässä kokeessa selvitetään myös, esiintyykö hiirenvirnan ja lupiinin välillä pölyttäjäfasilitaatiota sekä toimiiko lupiini magneettilajina hiirenvirnalta. Pölyttäjäfasilitaatiossa kasviyhteisössä yhdessä esiintyvät kukinnot houkuttelevat laajasti ei-valikoivia generalistipölyttäjiä (Rathcke 1983, Moeller 2004, Sargent & Ackerly 2007), jolloin kasvien pölyttäjävierailujen määrät kasvavat (Moeller 2004, Hegland & Totland 2009) ja kasvien lisääntymismenestys paranee (Rathcke 1983, Feldman ym. 2004). Näyttäväkukkainen kasvi voi toimia myös magneettilajina, jolloin se houkuttelee pölyttäjiä myös lähiympäristönsä muiden lajien kasviyksilöille ja parantaa niiden pölytysmenestystä (Thomson 1978, Johnson ym. 2003, Molina-Montenegro ym. 2008). Kokeessa tutkitaan myös lupiinin kukkien määrän vaikutusta hiirenvirnan pölytykseen. Lupiinin esiintymisen (1 lupiinin kukinto) odotetaan lisäävän hiirenvirnan pölyttäjävierailujen määriä, koska lupiini lisää alueen kukintojen kokonaismäärää ja alueen kukintojen suurempi kokonaismäärä houkuttelee enemmän pölyttäjiä kuin hiirenvirna houkutteleisi yksin (ks. Muñoz & Cavieres 2008). Näyttäväkukkainen lupiini voi toimia myös magneettilajina esiintyessään alhaisella tiheydellä (1 lupiinin kukinto) ja houkuttella pölyttäjiä samalla myös hiirenvirnan kukille, koska niiden kukat ovat rakenteeltaan ja väriltään samankaltaisia. Samankaltaisten kukkien pölytysmenestyksen on todettu kasvavan niiden esiintyessä yhdessä, sillä pölyttäjät eivät välttämättä erota samankaltaisia lajeja toisistaan (Goulson 2000) ja suosivat siksi myös eri

lajien muodostamia laikkuja (Rathcke 1983, Hegland & Totland 2009). Rathcken (1983) kilpailu-fasilitaatio -mallin mukaan alueen kukintojen tiheyden kasvaessa riittävän suureksi, kukintojen välille muodostuu kilpailua pölyttäjästä. Tässä kokeessa tutkitaan, muuttaako lupiinin suuri esiintymistiheys (3 kukintoa) paikallisen pölyttäjäresurssin rajalliseksi, jolloin lajien välillä syntyy kilpailua pölyttäjästä. Tässä tutkimuksessa käytetyn lupiinitheyden (1 tai 3 kukintoa) oletetaan vastaavan lupiinin pienen populaation vakiintumisvaihetta, sen ilmestyttyä uuteen kasvuyhteisöön yhden tai vain muutaman yksilön tiheydellä.

## 2 AINEISTO JA MENETELMÄT

### 2.1 Tutkimuslajit

#### 2.1.1. Komealupiini (*Lupinus polyphyllus* Lindl.)

Komealupiini (*L. polyphyllus*) on monivuotinen, 60-100 cm korkuinen ja kuuluu hernekasvien (Fabaceae) heimoon. Suomen luonnossa se lasketaan uustulokkaaksi (Hämet-Ahti 1998) ja monessa Euroopan maassa, myös Suomessa, lupiini on määritelty haitalliseksi vieraslajiksi (Fremstad 2006, Suomen ympäristökeskus 2008). Lupiini on alun perin kotoisin Pohjois-Amerikasta (Hämet-Ahti 1998) ja se on levinnyt Eurooppaan jo 1800-luvulla (Fremstad 2006). Pohjois-Euroopan maihin lupiini on tuotu pääasiassa koristekasviksi puutarhoihin (Fremstad 2006). Lupiini voi vaikuttaa kasvuyhteisön rakenteeseen monin tavoin, esimerkiksi muuttamalla maaperän ravinnepitoisuutta (Fremstad 2006). Muiden hernekasvien tavoin lupiini sitoo ravinteita ja rehevöittää maaperää; lupiini on symbioosissa typensitojabakteerin kanssa, joka muuttaa ilmakehän tyypeä kasvien käyttöön sopivaan muotoon (Fremstad 2006). Tiheiden lupiinikasvustojen on todettu vähentävän muiden lajien elintilaa, lajirunsautta sekä diversiteettiä kasvuyhteisöissä (Valtonen ym. 2006). Myös lupiinin sisältävien alkaloidien on epäilty liittyvän kasvien välisiin vuorovaikutuksiin allelopatian muodossa (Lovett & Jessop 1982 sit. Laitinen 1994).

Lupiinia esiintyy Suomessa yleisenä Oulun korkeudella asti (Hämet-Ahti 1998). Lajin tärkeimpiä kasvupaikkoja ovat hiekkaiset tienpientareet, sorakuopat ja joutomaat (Mossberg & Stenberg 2003). Keski-Euroopassa lupiinia esiintyy edellä mainittujen alueiden lisäksi myös metsissä, metsänreunoissa sekä niityillä (Fremstad 2006), joten voi olla mahdollista, että tulevaisuudessa lupiini levittäytyy myös Suomessa luonnonmukaisemmillem kasvupaikoille.

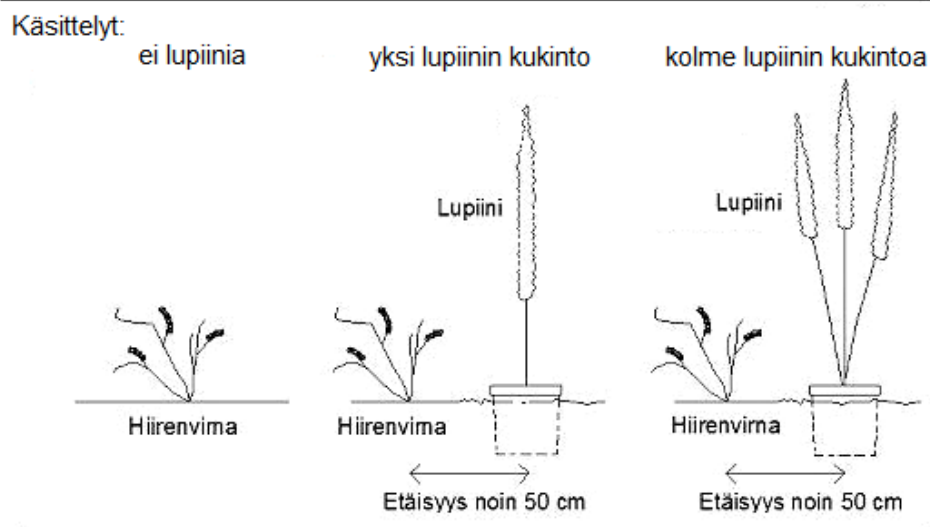
Lupiini kukkii kesäkuusta elokuuhun (Hämet-Ahti 1998). Kukinto on kookas ja näytävä, varsipäätteinen terttu, teriön väri on tavallisimmin sininen, valkoinen tai kirjava ja kukat ovat kaksineuvoisia (Hämet-Ahti 1998) ja ristipölytteisiä (Kurlovich 2002). Lupiinin itsepölytteisyysaste on kuitenkin epäselvä. Lupiini leviää pääasiassa siemenillä, jotka valmisteuvat loppukesällä (Hämet-Ahti (1998). Palot, jotka sisältävät kukin noin 5-9 siementä, avautuvat räjähdysmäisesti ja siemenet leviävät lyhyelle etäisyydelle emokasvista (Hämet-Ahti 1998, Fremstad 2006). Lupiinia pölyttävät mesipistiäiset (Kurlovich 2002). Kasvi ei tuota pölyttäjäille palkkioksi mettä (Haynes & Mesler 1984, Dobson ym.1996, Kurlovich 2002), mutta houkuttelee pölyttäjiä kirkkaalla värityksellään, siitepölyllä sekä kukkien tuoksuvalla nesteellä (Kurlovich 2002). Mehiläiset eivät pysty visuaalisesti arvioimaan lupiinin kukkien siitepölytarjontaa, sillä siitepöly on kukassa piilossa, eikä kukissa tapahdu pölyttäjävierailun jälkeistä värin muutosta (Haynes & Mesler 1984), kuten joillain lupiinilajeilla (Wainwright 1978). On myös havaittu, että kimalaiset saavat kullakin vierailullaan kukista ainoastaan pienen osan siitepölystä mukaansa ja yhden kukan tyhjentämiseen voi kulua 10 – 20 vierailukertaa (Haynes & Mesler 1984).

### 2.1.2. Hiirenvirna (*Vicia cracca* L.)

Hiirenvirna kuuluu lupiinin tavoin hernekasvien heimoon. Lajilla on lupiinin kanssa samankaltaiset elinympäristövaatimukset ja levinneisyys on eteläisessä Suomessa päällekkäinen (Hämet-Ahti 1998). Laji on luokiteltu eteläisintä ja läntisintä Suomea lukuun ottamatta muinaistulokkaaksi. Hiirenvirnan kukinto on tiheä ja runsaskukkainen (10–30 kukkaa), pitkäperäinen terttu. Teriöt ovat sinisiä tai sinivioletteja, kukat kaksineuvoisia (Hämet-Ahti 1998) ja sopeutuneet rakenteeltaan ristipölytykseen (Aarssen ym. 1986). Hiirenvirnaa pölyttävät pääasiassa mesipistiäiset (Aarssen ym. 1986, Hanelt & Mettin 1989), mutta kukinnan vierailijoita ovat usein myös kärpäset ja perhoset, joilla ei kuitenkaan ole merkitystä kukkien pölytyksessä (Knuth 1906). Hiirenvirna tuottaa pölytyspalkkioksi mettä ja siitepölyä (Aarssen ym. 1986). Laji on luokiteltu haitalliseksi vieraslajiksi Pohjois-Amerikassa, Alaskassa (University of Alaska, Anchorage 2011).

### 2.2 Tutkimusalueet ja koeysiköt

Pölyttävievierailujen määrä ja siementuotto -kokeiden koeysiköiden tutkimusalueiksi valittiin alueita, joilla esiintyi hiirenvirnaa. Kohteet olivat olosuhteiltaan mahdollisimman samankaltaisia: niittymäisiä tienpientareita, metsäteiden pientareita sekä metsänhakuualueita. Tutkimus suoritettiin Päijät-Hämeessä: Asikkalassa ja Lahdessa kesällä 2009. Suurin osa kokeen hiirenvirna-kohteista valittiin 26.5.2009 mennessä. Tutkimuksen koeysiköiden lupiinit hankittiin yhdeltä, Asikkalan Mustjärven kylässä sijaitsevalta piha-alueelta 27.–28.5.2009, jossa lupiinikasvusto oli hyvin laaja. Koelupiiniyksilöt ( $n = 60$ ) kaivettiin maasta taimivaiheessa ja istutettiin 7,5 litran muovivastioihin valeistutukseen. Valeistutusalueen ympäristössä ei 200 metrin etäisyydellä esiintynyt lupiinia. Valeistutuksessa olleita taimia kasteltiin tarpeen mukaan. 22 astialupiinia siirrettiin tutkimuksen koeysiköihin 6.–7.6.2009, jolloin siirrettyissä taimissa oli vähintään yksi kukinnon nappu. Valeistutettuja lupiiniyksilöitä kasteltiin maastossa tarpeen mukaan. Tutkimuksen pölyttäjärajoittuneisuus -kokeen kontrollilupiineiksi valittiin satunnaisesti 16 vapaasti kasvavaa lupiiniyksilöä tienpientareilta ja piha-alueilta Lahdesta ja Asikkalasta. Kontrolliyksilöt kasvoivat useiden satojen yksilöiden populaatioissa.



Kuva 1. Pölyttävievierailujen määrä ja siementuotto -kokeiden käsittelyryhmät. Lupiini, jossa oli 1 kukinto tai 3 kukintoa, istutettiin noin 50 cm päähän hiirenvirnasta. Hiirenvirnat, jotka kasvoivat ilman lupiinia, toimivat kokeessa kontrolleina.

Taulukko 1. Pölyttäjävierailujen määrä ja siementuotto -kokeen käsittelyryhmät ja koeyksiköiden lukumäärät. Taulukossa on esitetty myös käsittelyjen koeyksiköiden hiirenvirnayksilöiden ja hiirenvirnalla tarkkailtujen kukintojen määrä. Koeyksikköön otettiin mukaan kaksi lähekkään kasvavaa hiirenvirnayksilöä, jos näin pystyttiin tarkkailemaan kahta kukintoa. Taulukossa myös pölyttäjävierailujen määrä -kokeen tarkkailujen yhteenlaskettu tarkkailuaika (h) käsittelyryhmittäin.

| Käsittely | Lupiiniyksilö<br>n kukintojen<br>määrä | Käsittely-<br>yksiköiden<br>määrä | Hiirenvirnan<br>yksilöiden<br>määrä |    | Hiirenvirnalla<br>tarkkailtujen<br>kukintojen |    | Tarkkailuaika<br>yhteensä<br>(h) |
|-----------|--|-----------------------------------|-------------------------------------|----|---|----|----------------------------------|
|           |  |                                   | 1                                   | 2  | 1   | 2  |                                  |
|           |  |                                   | ei lupiinia                         | 12 | 11  | 1  |                                  |
| 1         | 10                                     | 9                                 | 1                                   | 1  | 9   | 10 |                                  |
| 3         | 12                                     | 10                                | 1                                   | 2  | 10  | 12 |                                  |

Pölyttäjävierailujen määrä ja siementuotto -kokeiden koeyksiköt (n = 34) jaettiin kolmeen käsittelyryhmään lupiinin esiintymisen ja sen kukintojen määrän mukaan (Kuva 1). Koeyksiköt, joissa oli mukana lupiini, muodostuivat luonnossa kasvaneista hiirenvirnayksilöistä sekä niiden viereen valeistutukseen 33–240 cm etäisyydelle (keskiarvo  $\pm$  SD: 79  $\pm$  52 cm, n = 22) istutetusta lupiiniyksilöstä. Koeasetelman tavoitteena oli vastata tilannetta, jossa lupiini saapuu yksittäisenä vieraslajiyksilönä uuteen kasvuyhteisöön. Kontrollioimalla lupiinin esiintymistä ja sen kukintojen määrää (ei lupiinia, yksi 1 tai 3 lupiinin kukintoa) käsittelyittäin, arvioitiin lupiinin kukintojen esiintymisen ja esiintymistiheyden vaikutusta hiirenvirnan pölyttäjävierailujen määriin ja siementuottoon (Taulukko 1). Eri käsittelyjen hiirenvirnojen pölyttäjävierailujen määriä ja siementuottoa verrattiin keskenään, jotta voitiin arvioida, oliko hiirenvirnan pölyttäjävierailujen määrissä tai siementuotossa eroa silloin kun hiirenvirna kasvoi yksin tai silloin, kun se kasvoi lupiinin kanssa, lupiinin eri tiheyksillä. Hiirenvirnayksilöitä kuului kuhunkin koeyksikköön joko 1 tai 2. Jos yksikössä oli mukana kaksi hiirenvirnayksilöä, tilastollisissa analyyseissä käytettiin näiden ominaisuuksien keskiarvoja. Koeyksiköiden lupiinit istutettiin hiirenvirnan läheisyyteen, noin 50 cm etäisyydelle, sillä kasvilajin mahdollinen vaikutus toisen lajin pölytykseen voi olla suurimmillaan silloin, kun lajit sijaitsevat lähekkään (Nielsen ym. 2008). Koe- ja kontrolliyksiköt sijoituivat vähintään 200 metrin etäisyydelle toisistaan sekä vähintään 200 metrin etäisyydelle ympäristössä vapaasti kasvaneista lupiineista.

### 2.3 Pölyttäjät ja pölyttäjävierailujen määrä -koe

Pölyttäjävierailujen määrien tarkkailut suoritettiin 24.6.–12.7.2009 välisenä aikana. Ennen pölytystarkkailun alkua koeyksiköiden lupiinin ylimääräiset kukintojen nuput katkaistiin, jotta lupiineissa oli käsittelyjä vastaava määrä kukkivia kukintoja. Tarkkailijoita oli kaksi (Mari Kauppinen ja Sari Siltala), mutta koeyksiköitä tarkkailtiin pääasiassa yksin. Tarkkailut tehtiin aurinkoisina ja puolipilvisinä päivinä kello 10–18 välillä (Taulukot 2, 3 ja 4). Tarkkailuhetkien lämpötila oli aina yli 18 °C (keskiarvo  $\pm$  SD: 23,5  $\pm$  2,3 °C). Pölyttäjien vierailuja kukinnoissa seurattiin päivässä koeyksiköittäin 30 minuuttia, kahdessa 15 minuutin lähes peräkkäisessä jaksossa. Yksiköiden tarkkailukerrat sijoituivat vähintään 6 vuorokauden sisään ja keskimäärin tarkkailukertojen väli oli 2 vuorokautta. Kutakin koeyksikköä tarkkailtiin kaksi kertaa eli yhteensä tunnin ajan (Taulukko 1). Kokeessa laskettiin sekä hiirenvirnan että lupiinin hyönteisvierailujen lukumäärät ja kirjattiin ylös vierailija-/pölyttäjälajiston koostumus. Pölytystarkkailussa vierailuksi luettiin hyönteisen laskeutuminen kukinnolle. Koeyksiköiden hiirenvirnayksilöistä seurattiin kahta kukintoa, jos

tarkkailtavassa hiirenvirnassa oli useampi kuin yksi kukinto (Taulukko 1). Lupiin kukintoja (kolme tai yksi) tarkkailtiin kokonaisuudessaan. Käsittelyjen hiirenvirnayksilöiden pölyttävierailujen määriä verrattiin keskenään, jotta voitiin tutkia lupiinin esiintymisen ja esiintymistiheyden vaikutusta hiirenvirnan pölyttävierailujen määriin. Havainnoimalla kasvilajeilla vierailevia mahdollisia pölyttäjiä voitiin arvioida myös kukintojen houkuttelevuutta ja lajien vierailijalajiston rakennetta ja samankaltaisuutta. Lajiston samankaltaisuus selvitettiin, jotta voitiin arvioida lajienvälisen pölytyskilpailun tai positiivisten vuorovaikutusten esiintymistä. Vierailijan laji määritettiin lahkotasolle: kovakuoriaiset (Coleoptera), perhoset (Lepidoptera) ja pistiäiset (Hymenoptera), joista tarkemmin kimalaiset (*Bombus*) ja mehiläiset (*Apis*), sekä alalahko kärpäset (Brachycera) ja tarkemmin kukkakärpäset (Syrphidae). Lupiinin ja hiirenvirnan hyönteisvierailijoiden joukosta varsinaisia pölyttäjiä sekä hiirenvirnalla että lupiinilla olivat kirjallisuuden (Knuth 1906, Aarssen ym. 1986, Hanelt & Mettin 1989, Kurlovich 2002) mukaan kimalaiset ja mehiläiset. Pölyttävierailujen määrä -kokeen analyyseissä pölyttäjämääriin laskettiin kimalaisten ja mehiläisten lisäksi mukaan myös kärpäset, koska ne olivat yksilömäärältään runsain vierailijaryhmä sekä siksi, että hiirenvirnan itsepölytysaste on epäselvä, ja kärpäsellä voi olla merkitystä hiirenvirnan mahdollisen itsepölytyksen avustamisessa.

Taulukko 2. Pölyttävierailujen määrä -kokeen olosuhteet (kellonaika, tuulisuus, aurinkoisuus, tarkkailija) eivät eronneet käsittelyjen välillä eri tarkkailukerroilla 1 ja 2.

| G <sup>2</sup> -testi | 1. tarkkailukerta |    |       | 2. tarkkailukerta |    |       |
|-----------------------|-------------------|----|-------|-------------------|----|-------|
|                       | G <sup>2</sup>    | df | P     | G <sup>2</sup>    | df | P     |
| Kellonaika            | 1,863             | 2  | 0,402 | 1,844             | 2  | 0,398 |
| Tuulisuus             | 2,979             | 2  | 0,226 | 6,534             | 4  | 0,163 |
| Aurinkoisuus          | 3,934             | 4  | 0,415 | 0,742             | 2  | 0,690 |
| Tarkkailija           | 1,904             | 4  | 0,753 | 3,537             | 4  | 0,472 |

Taulukko 3. Pölyttävierailujen määrä -kokeen olosuhteet (kellonaika, tuulisuus, aurinkoisuus, tarkkailija) eivät eronneet tarkkailukertojen välillä eri käsittelyissä.

| G <sup>2</sup> -testi | ei lupiinia    |    |       | yksi lupiinin kukinto |    |       | kolme lupiinin kukintoa |    |       |
|-----------------------|----------------|----|-------|-----------------------|----|-------|-------------------------|----|-------|
|                       | G <sup>2</sup> | df | P     | G <sup>2</sup>        | df | P     | G <sup>2</sup>          | df | P     |
| Kellonaika            | 0,000          | 1  | 1,000 | 0,000                 | 1  | 1,000 | 0,168                   | 1  | 0,682 |
| Tuulisuus             | 1,430          | 1  | 0,232 | 1,297                 | 1  | 0,255 | 3,165                   | 2  | 0,205 |
| Aurinkoisuus          | 1,247          | 1  | 0,264 | 2,532                 | 1  | 0,112 | 1,445                   | 2  | 0,486 |
| Tarkkailija           | 0,168          | 1  | 0,682 | 0,000                 | 2  | 1,000 | 0,834                   | 2  | 0,659 |

Taulukko 4. Pölyttävierailujen määrä -kokeen lämpötilat (C°) eivät eronneet käsittelyryhmittäin eri tarkkailukertojen sisällä eivätkä tarkkailukertojen välillä.

| ToistomittausANOVA         | df | MS     | F     | P     |
|----------------------------|----|--------|-------|-------|
| Tarkkailukerta             | 1  | 1,844  | 0,546 | 0,466 |
| Käsittely x tarkkailukerta | 2  | 10,030 | 2,970 | 0,066 |
| Error (tarkkailukerta)     | 31 | 3,378  |       |       |



Kokeessa mitattiin hiirenvirnan kukintojen määrä ja lupiinien kukintojen koko (cm), koska on mahdollista, että kasviyksilön kukinnon koko sekä kukkien ja kukintojen määrä voivat vaikuttaa pölyttäjävierailujen määriin (Thompson 2001, Hegland & Totland 2005) ja siitepölyrajoittuneisuuteen (Knight ym. 2005). Ensimmäisellä tarkkailukerralla mitattiin lupiinien kukinnoista tuoreen eli tarkkailuhetkellä kukkivan kukinnon koko (cm) (yksi lupiinin kukinto: keskiarvo  $\pm$  SD:  $15 \pm 4$  cm,  $n = 10$ , kolme lupiinin kukintoa: keskiarvo  $\pm$  SD:  $44 \pm 22$  cm,  $n = 12$ ) sekä hiirenvirnalla kukkivien kukintojen määrä (ei lupiinia: keskiarvo  $\pm$  SD:  $4 \pm 2$ ,  $n = 12$ , yksi lupiinin kukinto: keskiarvo  $\pm$  SD:  $3 \pm 2$ ,  $n = 10$ , kolme lupiinin kukintoa: keskiarvo  $\pm$  SD:  $3 \pm 2$ ,  $n = 12$ ). Lupiinin kukinnon koko oli odotetusti suurempi käsittelyssä, jossa oli kolme lupiinin kukintoa kuin käsittelyssä, jossa oli yksi kukinto (Mann-Whitney U -testi:  $U = 3,000$ ,  $n = 22$ ,  $p < 0,001$ ). Hiirenvirnan kukintojen määrissä ei ollut eroa käsittelyjen välillä (1-ANOVA:  $F_2 = 0,203$ ,  $p = 0,818$ ).

## 2.4 Siementuotto -kokeet

### 2.4.1 Siementuotto

Hiirenvirnat kerättiin maastosta siemenpalkojen kypsyttyä 1.-3.8.2009, ja niistä laskettiin yksilöiden siementen määrät. Lupiinin esiintymisen ja esiintymistiheyden vaikutusta hiirenvirnan siementuottoon tutkittiin vertaamalla hiirenvirnan siementuottoa eri käsittelyissä. Hiirenvirnayksilöistä mitattiin pisimmän haaran kokonaispituus (cm) (ei lupiinia: keskiarvo  $\pm$  SD:  $73 \pm 20$  cm,  $n = 12$ , yksi lupiinin kukinto: keskiarvo  $\pm$  SD:  $73 \pm 17$  cm,  $n = 10$ , kolme lupiinin kukintoa: keskiarvo  $\pm$  SD:  $74 \pm 14$  cm,  $n = 12$ ), jotta voitiin ottaa huomioon kasvin koon mahdollinen vaikutus hiirenvirnan siementuottoon.

Kokeessa selvitettiin myös, eroavatko koeyksiköiden valeistutetut lupiinit ja vapaasti kasvaneet kontrollilupiinit siemenmääriltään tai kukinnon kooltaan. Lupiinilla koekasveja olivat pölyttäjävierailujen määrä -kokeen (ks. 2.3) käsittelyjen koeyksiköiden lupiinit ( $n = 22$ ). Kontrollikasveja olivat 16 vapaasti kasvavaa lupiiniyksilöä. Lupiineista mitattiin kukinnan päätyttyä (16.-19.7.2009) pisimmän kukinnon kuivan kukinnon pituus (cm) ja siemenmäärä. Kontrolli- ja koekasveja verrattiin, jotta voitiin arvioida, oliko valeistutus vaikuttanut lupiinin kukinnon kokoon/näyttävyyteen ja siementuottoon. Valeistutuksella ei ollut vaikutusta lupiinin siementuottoon tai kuivan kukinnon kokonaispituuteen (cm) (kuivan kukinnon kokonaispituus: t-testi:  $t = -1,759$ ,  $df = 36$ ,  $p = 0,087$ , siemenmäärä: Mann-Whitney U -testi:  $U = 137,500$ ,  $n_{\text{valeistutettu}} = 22$ ,  $n_{\text{vapaasti kasvaneet}} = 11$ ,  $p = 0,528$ ). Analyysistä jätettiin pois yksilöt ( $n_{\text{vapaasti kasvaneet}} = 5$ ), joiden siementen laskeminen oli mahdotonta siemenpalkojen homeesta johtuen.

### 2.4.2 Pölyttäjärajoittuneisuus

Pölyttäjärajoittuneisuutta eli sitä, tarvitsivatko hiirenvirna ja lupiini pölyttäjän vierailun kukkiinsa tuottaakseen siemeniä, tutkittiin kokeessa, jossa verrattiin vapaasti kasvaneiden kasviyksilöiden siementuottoa sellaisten kasviyksilöiden siementuottoon, joihin pölyttäjien pääsy oli estetty. Hiirenvirnan siementuoton pölyttäjärajoittuneisuuden kontrollikasveja ( $n = 12$ ), joihin pölyttäjillä oli esteetön pääsy, olivat pölyttäjävierailu- ja siementuottokokeen kontrollikäsittelyn (ei lupiinia) hiirenvirnayksilöt. Koekasvit (Asikkalassa  $n = 16$ ) peitettiin kokonaan ennen kukkien avautumista (10.-11.6.2009) läpinäkyvällä tiiviillä verkkokankaalla, joka esti lentävien pölyttäjien pääsyn kukkiin. Hiirenvirnojen koe- ja kontrolli- yksilöt kerättiin kasvupaikoiltaan siemenpalkojen kypsyttyä 1.-3.8.2009. Yksilöistä laskettiin siementen määrät sekä mitattiin yksilöiden kokonaispituus pisimmän haaran mukaan (cm), jotta voitiin verrata siementuottoa koe- ja kontrolli- yksilöiden välillä sekä arvioida manipulaation vaikutusta hiirenvirnan kasvuun.

Kokeessa tutkittiin myös lupiin pölyttäjärajoittuneisuutta vertaamalla siementuottoa vapaasti kasvaneiden ( $n = 16$ ) ja huputettujen ( $n = 19$ ) lupiinikukintojen välillä. Lupiinien huputetut kukinnot peitettiin ennen kukkien avautumista läpinäkyvällä tiiviillä verkkokankaalla, joka esti lentävien pölyttäjien pääsyn kukkiin.

## 2.5 Tilastolliset analyysit

Tutkimuksen aineisto analysoitiin PAWS Statistiscs 18 -ohjelmalla. Varianssianalyysien ja korrelaatiokerrointen normaalisuusoletukset testattiin Shapiro-Wilk -testillä ja varianssien yhtäsuuruus Levenen testillä.

Hiirenvirnan ja lupiin vierailijalajiston samankaltaisuutta arvioitiin Piankan ekolo-kerojen päällekkäisyys -indeksin avulla (Pianka 1973, Muñoz & Cavieres 2008). Hiirenvirnan pölyttjävierailujen määrien eroa eri käsittelyjen välillä (ei lupiinia, yksi lupiin kukinto, kolme lupiin kukintoa) testattiin kovarianssianalyysillä. Analyysin selittävänä muuttujana oli lupiin esiintyminen ja sen kukintojen määrän muutos. Analysoinneissa vastemuuttujana käytettiin hiirenvirnan hyönteisvierailujen määrää, joka oli kimalaisten, mehiläisten sekä karpästen yhteenlaskettu vierailumäärä käsittely-yksikköä kohden, kun eri tarkkailukertojen (1 ja 2) vierailut oli laskettu yhteen. Varianssien yhtäsuuruus oli voimassa (Levenen testi:  $p = 0,618$ ), mutta normaalisuusoletus ei toteutunut kontrollikäsittelyssä (Shapiro-Wilk: ei lupiinia:  $p < 0,001$ , yksi lupiin kukinto:  $p = 0,180$ , kolme lupiin kukintoa:  $p = 0,058$ ). Vaikka normaalisuusoletus ei toteutunut, analyysissä käytettiin varianssianalyysiä, joka ei ole herkkä ei-normaalisuudelle (Underwood 1997). Analyysin kovariaattina käytettiin hiirenvirnalla ensimmäisellä tarkkailuhetkellä kukkivien kukintojen määrää.

Hiirenvirnan ja lupiin pölyttjävierailujen määrien ero testattiin t-testillä käsitellyissä, joissa lupiini esiintyi. Normaalisuusoletus toteutui sekä hiirenvirnan että lupiin pölyttjävierailujen määrien kohdalla (Shapiro-Wilk: hiirenvirna: yksi lupiin kukinto  $p = 0,180$ , kolme lupiin kukintoa  $p = 0,058$ , lupiini: yksi lupiin kukinto  $p = 0,097$ , kolme lupiin kukintoa  $p = 0,169$ ). Lupiin pölyttjävierailujen määrän vaikutusta hiirenvirnan pölyttjävierailujen määriin tarkasteltiin myös käsittelyittäin (1 lupiin kukinto ja 3 lupiin kukintoa) Pearsonin korrelaatioanalyysillä.

Lupiinin tiheyden vaikutusta hiirenvirnan sekä lupiin pölyttjävierailujen määriin tarkasteltiin tarkemmin Spearmanin korrelaatiokertoimen avulla. Lupiinin esiintymistiheyttä kuvaavana muuttujana oli koeyksiköittäin yhteenlaskettu lupiinin tuoreen kukinnon koko (cm), joka oli mitattu 1. tarkkailukerralla. Analyysiin käytettiin käsittelyistä yksi lupiin kukinto ja kolme lupiin kukintoa yhdistettyä aineistoa. Yhdistetyssä aineistossa normaalisuusoletus ei toteutunut hiirenvirnan ja lupiin pölyttjävierailujen määrien kohdalla (Shapiro-Wilk: hiirenvirna:  $p = 0,016$ , lupiini:  $p = 0,028$ ), eikä lupiin tuoreen kukinnon kokonaispituuden kohdalla (Shapiro-Wilk:  $p = 0,002$ ).

Siementuotto -kokeen osalta aineisto analysoitiin kovarianssianalyysillä, jossa vastemuuttujana oli hiirenvirnan siemenmäärä jaettuna ensimmäisellä tarkkailuhetkellä kukkivien kukintojen määrällä. Selittävä muuttuja analyysissä oli lupiin esiintyminen ja esiintymistiheys (ei lupiinia, yksi lupiin kukinto, kolme lupiin kukintoa). Kovariaatteja olivat kimalaisten, mehiläisten ja karpästen yhteenlaskettu pölyttjävierailujen määrä hiirenvirnalla koeyksiköittäin sekä hiirenvirnan kokonaispituus (cm). Varianssit olivat yhtä suuria (Levenen testi:  $p = 0,085$ ), mutta siementuoton normaalisuusoletus ei toteutunut kaikissa käsittelyissä (Shapiro-Wilk: ei lupiinia:  $p = 0,012$ , yksi lupiin kukinto:  $p < 0,001$ , kolme lupiin kukintoa:  $p = 0,113$ ). Vaikka normaalisuusoletus ei toteutunut, analyysissä käytettiin varianssianalyysiä, joka ei ole herkkä ei-normaalisuudelle (Underwood 1997). Jos yksiköissä oli mukana kaksi hiirenvirnayksilöä, tilastollisissa analyyseissä käytettiin näiden ominaisuuksien keskiarvoja.

Lisäksi tarkasteltiin Spearmanin korrelaatiokerroimen avulla lupiinin kuivan kukinnon kokonaispituuden (cm) vaikutusta hiirenvirnan siementuottoon. Käsittelyjen yksi lupiin kukinto ja kolme lupiin kukintoa aineisto yhdistettiin testiä varten. Tilastolliseen analyysiin käytettiin parametritonta korrelaatiokerrointa, koska hiirenvirnan siementuotto (Shapiro-Wilk:  $p < 0,001$ ) ja lupiin kuivan kukinnon kokonaispituus (Shapiro-Wilk:  $p = 0,019$ ) eivät noudattaneet normaalijakaumaa.

Hiirenvirnan pölyttäjärajoittuneisuus kokeen tilastollisessa analyysissä hiirenvirnan koe- ja kontrolliryhmien siemenmääriä verrattiin Mann-Whitney U -testillä, koska normaalisuusoletus (Shapiro-Wilk: koe:  $p < 0,001$ , kontrolli:  $p < 0,001$ ) ei toteutunut. Analyysin vastemuuttujana oli kasviyksilöiden kokonaissiemenmäärä. Huppumanipulaation mahdollista vaikutusta hiirenvirnan kasvuun arvioitiin vertaamalla hiirenvirnan koe- ja kontrolliryhmien kokonaispituuksia Mann-Whitney U -testillä. Aineisto oli normaalisti jakautunut (Shapiro-Wilk: koe:  $p = 0,938$ , kontrolli:  $p = 0,538$ ), mutta analyysissä käytettiin parametritonta testiä, koska varianssien yhtäsuuruusoletus ei toteutunut (Levenen testi:  $p = 0,012$ ).

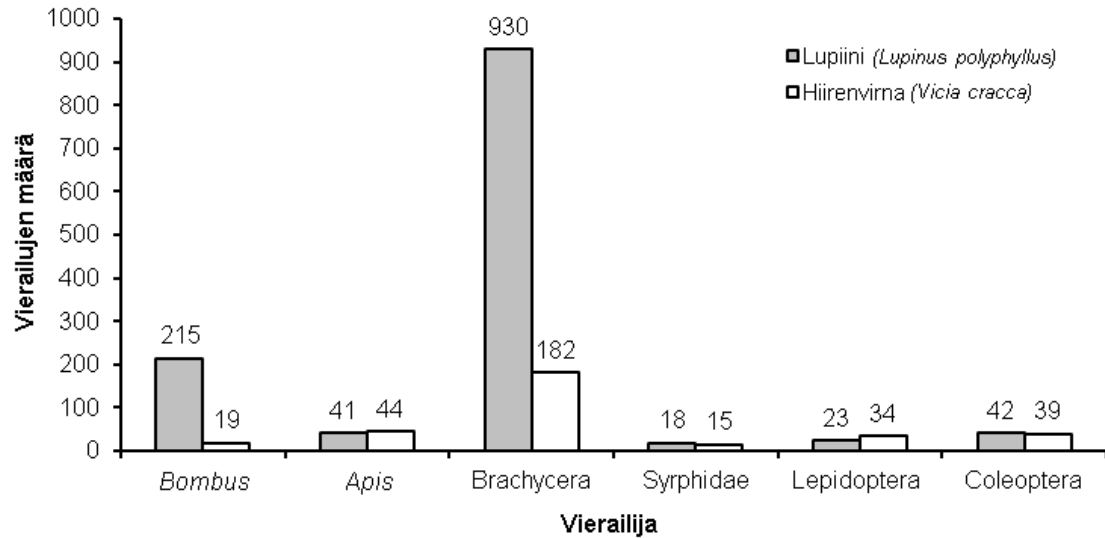
Lupiinin pölyttäjärajoittuneisuutta testattiin vertaamalla huputettujen ja vapaasti kasvaneiden lupiinien siemenmääriä keskenään. Aineisto analysoitiin Mann-Whitney U -testillä, koska normaalisuusoletus ei toteutunut huputettujen koelupiinien ryhmässä (Shapiro-Wilk: koe:  $p < 0,001$ , kontrolli:  $p = 0,529$ ).

### 3 TULOKSET

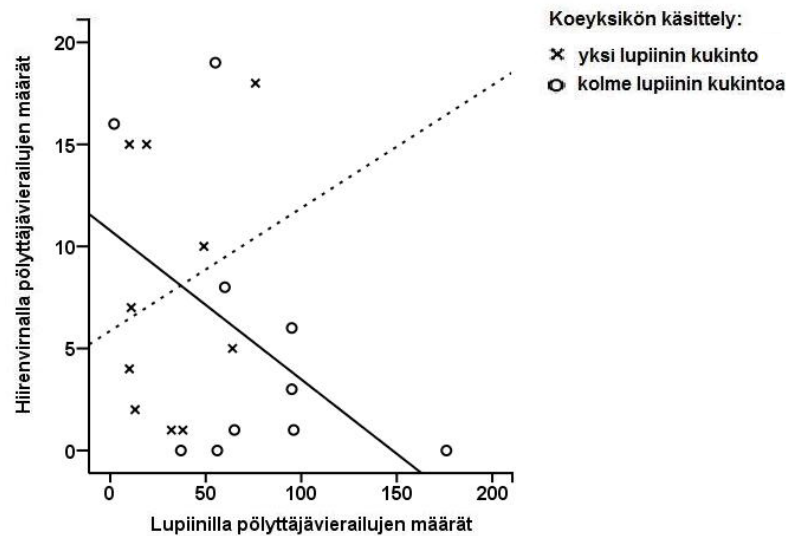
#### 3.1 Pölyttäjät ja pölyttjävierailujen määrä -koe

Kokeessa havaittujen vierailijoiden lajisto oli lahkotasolla samankaltainen sekä lupiinilla että hiirenvirnalla (Kuva 2; Piankan ekolokerojen päällekkäisyys -indeksin arvot yksi lupiin kukinto: 0,608; kolme lupiin kukintoa: 0,732). Lupiin ja hiirenvirnan pölyttjävierailujen määrien välillä ei ollut korrelaatiota (Kuva 3) (yksi lupiin kukinto: Pearsonin korrelaatio:  $r = 0,229$ ,  $n = 10$ ,  $p = 0,525$ , kolme lupiin kukintoa:  $r = -0,495$ ,  $n = 12$ ,  $p = 0,100$ ).

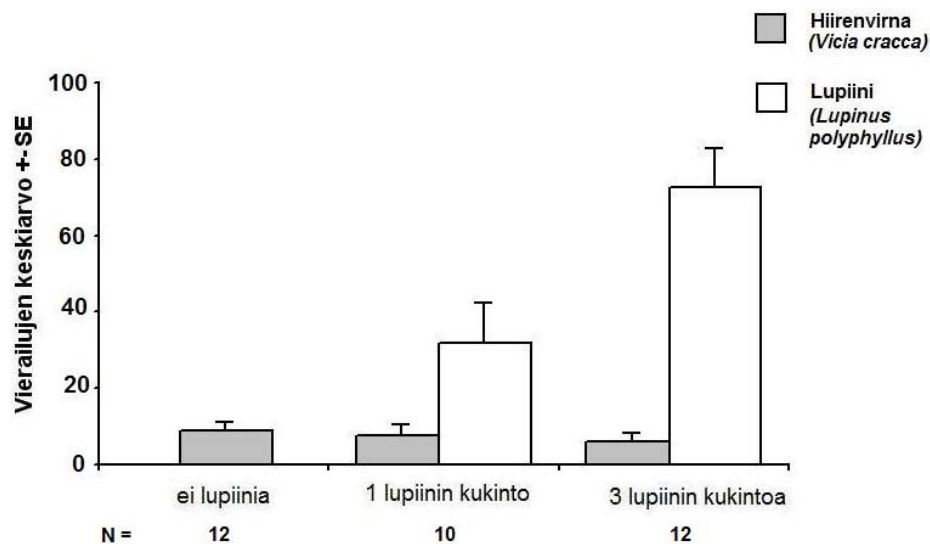
Pölyttjävierailujen (kimalaiset, mehiläiset, kärpäset) määrät olivat suurempia lupiinilla kuin hiirenvirnalla (yksi lupiin kukinto: parittaisten vertailujen t -testi:  $t = -3,288$ ,  $df = 9$ ,  $p = 0,009$ , kolme lupiin kukintoa:  $t = -4,965$ ,  $df = 11$ ,  $p < 0,001$ ) (Kuva 4). Lupiinien esiintymisellä, esiintymistiheydellä (Kuva 4, Taulukko 5) tai kukinnon koolla (Spearmanin korrelaatiokerroin:  $r_s = -0,252$ ,  $n = 22$ ,  $p = 0,258$ ) ei ollut vaikutusta hiirenvirnan pölyttjävierailujen määriin. Sen sijaan lupiin hyönteisvierailujen määrät kasvoivat lupiin tuoreen kukinnon koon kasvaessa ( $r_s = 0,521$ ,  $n = 22$ ,  $p = 0,013$ ).



Kuva 2. Lupiinin (n = 22) ja hiirenvirnan (n = 34) hyönteisvierailijoiden yhteenlasketut määrät kaikista koeyksiköistä ja molemmilta tarkkailukerroilta. Vierailijoita olivat *Bombus* = kimalaiset, *Apis* = mehiläiset, Brachycera = kärpäset, Syrphidae = kukkakärpäset, Lepidoptera = perhoset ja Coleoptera = kovakuoriaiset.



Kuva 3. Lupiinin ja hiirenvirnan hyönteisvierailujen (kimalaiset, mehiläiset ja kärpäset) määrien suhde koeyksiköittäin käsittelyissä, joissa oli yksi tai kolme lupiinin kukintoa. Käsittelyssä, jossa oli yksi lupiinin kukinto lupiinin ja hiirenvirnan pölyttävievailujen määrien välillä ei ollut korrelaatiota (katkoviiva). Käsittelyssä, jossa oli kolme lupiinin kukintoa, korrelaatio oli negatiivinen, mutta ei tilastollisesti merkitsevä (ehyt viiva).



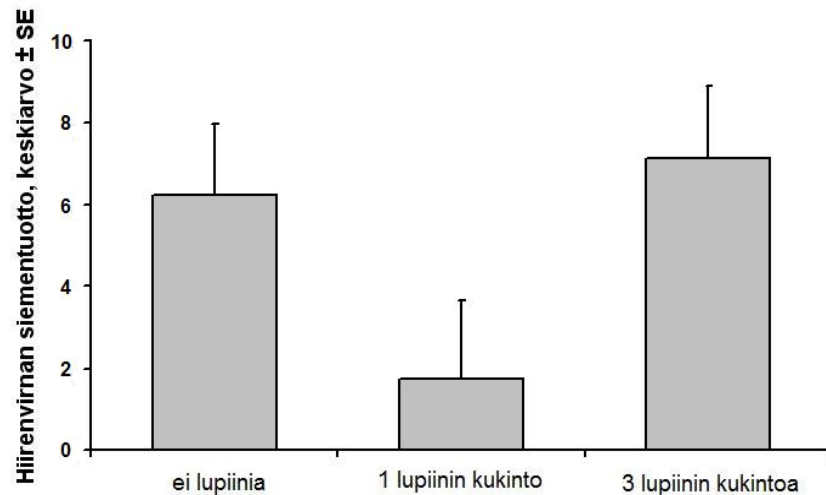
Kuva 4. Pölyttäjävierailujen (kimalaiset, mehiläiset ja kärpäset) määrät hiirenvirnalla ja lupiinilla käsitellyittäin. Kuvassa vierailujen keskiarvot (estimated marginal means) sekä keskiarvon keskivirhe.

Taulukko 5. Kovariansitaulukko pölyttäjävierailujen määristä sekä siementuotosta hiirenvirnalla. Pölyttäjävierailujen määrä -analyysissä vastemuuttujana oli kimalaisten, mehiläisten ja kärpästen vierailumäärät hiirenvirnalla ja kovariaattina hiirenvirnan kukintojen määrä ensimmäisellä tarkkailukerralla. Siementuotokokeessa vastemuuttuja oli hiirenvirnan siementuotto ja kovariaatteina hiirenvirnan pölyttäjävierailujen määrät sekä hiirenvirnan koko (cm). Käsitelyllä (faktori) eli lupiinin esiintymisellä tai esiintymistiheydellä (ei lupiinia, yksi lupiinin kukinto, kolme lupiinin kukintoa) tai kovariaateilla ei ollut tilastollista vaikutusta hiirenvirnan pölyttäjävierailujen määriin tai siementuottoon.

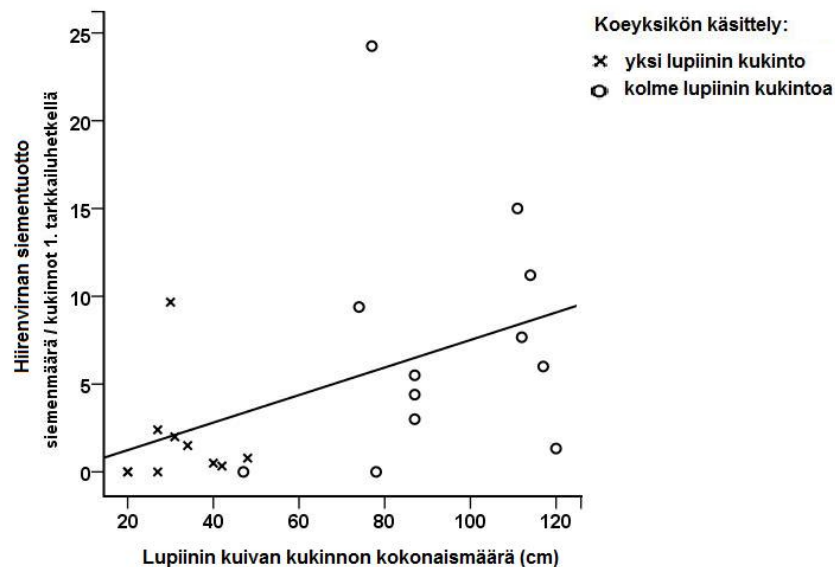
|  | Malli                                      | df | MS     | F     | P     |
|--|--|----|--------|-------|-------|
| <b>Pölyttäjävierailujen määrä -koe</b> |  |    |        |       |       |
| Vastemuuttuja                          | Vierailut kim+meh+kärp hiirenvirnalla      |    |        |       |       |
| Faktori                                | Käsittely                                  | 2  | 22,952 | 0,288 | 0,751 |
| Kovariaatti                            | Hiirenvirnan kukintojen määrä 1. tarkkailu | 1  | 5,866  | 0,074 | 0,788 |
| Error                                  |  | 30 | 79,563 |       |       |
| <b>Siementuotto -koe</b>               |  |    |        |       |       |
| Vastemuuttuja                          | Siementuotto hiirenvirnalla                |    |        |       |       |
| Faktori                                | Käsittely                                  | 2  | 88,275 | 2,458 | 0,103 |
| Kovariaatit                            | Pölytys kim+meh+kärp                       | 1  | 38,258 | 1,065 | 0,311 |
|  | Hiirenvirnan koko (cm)                     | 1  | 5,706  | 0,159 | 0,693 |
| Error                                  |  | 29 | 35,903 |       |       |

### 3.2 Siementuotto -kokeet

Lupiinin esiintymisellä tai esiintymistiheydellä ei ollut vaikutusta hiirenvirnan siementuottoon (Taulukko 5, Kuva 5). Kun tarkasteltiin tarkemmin lupiinin esiintymistiheyden (yksi lupiinin kukinto ja kolme lupiinin kukintoa) vaikutusta hiirenvirnan siementuottoon havaittiin, että lupiinin kuivan kukinnon koon ja hiirenvirnan siementuoton välillä oli positiivinen korrelaatio (Kuva 6): lupiinin kukinnon koon kasvaessa myös hiirenvirnan siementuotto kasvoi (Spearmanin korrelaatio:  $r_s = 0,526$ ,  $n = 22$ ,  $p = 0,012$ ).



Kuva 5. Hiirenvirnan siementuotto oli tilastollisesti yhtä suuri kaikissa käsittelyryhmissä. Kuvassa siementuoton keskiarvot eri käsittelyissä (estimated marginal means)  $\pm$  keskiarvon keskiarvo. (Siementuotto = koeyksikön hiirenvirnan siemenmäärä jaettuna ensimmäisellä pölytystarkkailuhetkellä hiirenvirnalla kukkivien kukintojen määrällä.)



Kuva 6. Hiirenvirnan siementuoton havaittiin kasvavan lupiinin kuivan kukinnon koon (cm) kasvaessa, kun tarkasteltiin yhden ja kolmen lupiinikukinnon käsittelyjen koeyksikköjä yhdessä.

Pölyttäjärajoittuneisuuskokeessa huppumanipulaatiolla oli vaikutus hiirenvirnan siementuottoon. Huputetuissa hiirenvirnoissa, joissa pölyttäjien pääsy kukkiin oli estetty verkkokankaalla, ei ollut siemeniä (Mann-Whitney U -testi:  $U = 17,000$ ,  $n_{\text{kontrolli}} = 12$ ,  $n_{\text{huputettu}} = 16$ ,  $p < 0,001$ ), (kontrolli (keskiarvo  $\pm$  SD):  $27 \pm 45$ , huputettu:  $0 \pm 0,3$ ). Huppumanipulaatiolla oli vaikutus myös hiirenvirnan kasvuun; vapaasti kasvaneet yksilöt olivat pidempiä kuin huputetut (Mann-Whitney U -testi:  $U = 25,500$ ,  $n_{\text{kontrolli}} = 12$ ,  $n_{\text{huputettu}} = 16$ ,  $p = 0,001$ ), (kontrolli (keskiarvo  $\pm$  SD):  $73 \pm 20$  cm, huputettu:  $50 \pm 9$  cm). Myös lupiinin siemenmäärät olivat pienemmät huputetuilla yksilöillä kuin vapaasti kasvaneilla kontrolliryhmän lupiineilla (Mann-Whitney U -testi:  $U = 201,00$ ,  $n_{\text{kontrolli}} = 11$ ,  $n_{\text{huputettu}} = 19$ ,  $p < 0,001$ ), (kontrolli (keskiarvo  $\pm$  SD):  $115 \pm 72$ , huputettu:  $4 \pm 5$ ).

#### 4 TULOSTEN TARKASTELU

Tässä pro gradu -tutkielmassa selvitettiin vieraslaji komealupiinin (*Lupinus polyphyllus* Lindley) esiintymisen ja esiintymistiheyden vaikutusta alkuperäislaji hiirenvirnan (*Vicia cracca*) pölyttäjävierailujen määriin ja siementuottoon. Tutkimuksen tulosten perusteella näyttää siltä, että esiintyessään alhaisella tiheydellä (kokeen käsittelyt yksi tai kolme lupiinin kukintoa) lupiini ei vähennä eikä lisää hiirenvirnan pölyttäjävierailujen määriä tai vaikuta hiirenvirnan siementuottoon; tässä kokeessa ei havaittu lajien välistä pölytyskilpailua, pölyttäjäfasilitaatiota tai lupiinin toimimista magneettilajina.

Hiirenvirnalla ja lupiinilla vierailivat samat hyönteisryhmät (Kuva 2), joten molemmat lajit käyttivät yhteistä pölyttäjäresurssia. Pölyttäjäresurssi oli Piankan (1973) ekoloke-rojen päällekkäisyys -indeksin arvojen mukaan (1 lupiinin kukinto 0,61 ja 3 lupiinin kukintoa 0,73) hiirenvirnalla ja lupiinilla päällekkäinen. Lisäksi sekä hiirenvirna että lupiini tarvitsivat pölyttäjiä siementen tuottamiseen eli lajit olivat odotusten mukaisesti pölyttäjärajoittuneisia. Lajien välillä ei kuitenkaan ollut kilpailua pölyttäjistä, kun lupiini esiintyi hiirenvirnan läheisyydessä yhden tai kolmen kukinnon tiheydellä (Kuva 4). Yksi mahdollinen syy siihen, miksi kilpailua pölyttäjävierailujen määristä ei ollut, voi olla se, että pölyttäjäresurssi ei ollut rajallinen kokeen niittymäisissä tienvarsiympäristöissä. Samansuuntaisia tuloksia on saatu myös eräässä tutkimuksessa lauhkean vyöhykkeen lajirikkailla niittyalueilla, joissa kilpailu tutkimuslajien välillä oli harvinaista (Hegland & Totland 2009). Johtopäätöstä siitä, että pölyttäjäresurssi ei ollut rajallinen, voidaan perustella sillä, että lupiinin esiintyminen tai sen kukinnon koon kasvu ei vaikuttanut hiirenvirnan pölyttäjävierailujen määriin, vaikka pölyttäjiä vieraili enemmän lupiinilla kuin hiirenvirnalla (Kuva 4) ja lupiinin pölyttäjävierailujen määrät kasvoivat lupiinin kukinnon koon kasvaessa. Myös muissa tutkimuksissa on havaittu vieraslajin pölyttäjävierailujen määrien olevan suurempia kuin alkuperäislajien, mutta kilpailua lajien välillä ei ole silti havaittu (Nielsen ym. 2008). Se, että pölyttäjäresurssi ei ollut rajallinen, voi selittää myös sen, miksi hiirenvirnan siementuotto ei eronnut käsittelyjen välillä (Kuva 5). Toisin sanoen, siementuotto riippuu pölyttäjävierailujen määristä vain silloin, kun pölyttäjät ovat rajallinen resurssi (Bierzchudek 1981, Haig & Westoby 1988, Ingvarsson & Lundberg 1995a, Parker 1997). Koska siementuotto ei eronnut käsittelyjen välillä, voidaan päätellä, että hiirenvirnan eri käsittelyissä saamat pölyttäjävierailujen määrät eivät poikenneet toisistaan ja riittivät keskimääräiseen siementuottoon. Tämän tutkimuksen siementuottokokeen luotettavuutta olisi voitu parantaa kokeen vastemuuttujan osalta, joka analysoinnissa oli hiirenvirnan koko kasviyksilön siemenmäärää suhteutettuna ensimmäisen tarkkailukerran yksilön kaikkien kukintojen määrään. Vaikka ensimmäisen tarkkailukerran kukintojen määrää voidaankin pitää otokse-na koko kukintakaudesta, olisi hiirenvirnan kukintojen määrän mittaaminen esimerkiksi jokaisella pölyttäjätarkkailukerralla ja keskiarvon laskeminen kuvannut paremmin todellista kukkien määrää. Lisäksi hiirenvirnan siemenpaloissa havaittiin siemenpredaatiota.

Johtopäätöstä siitä, että pölyttäjät eivät olleet rajallinen resurssi, eikä kilpailua pölyttäjistä siksi esiintynyt, voidaan tarkastella myös Rathcken (1983) kilpailu-fasilitaatio -mallin perusteella. On mahdollista, että tässä tutkimuksessa koealueina olleet hiirenvirnan niittymäiset elinympäristöt sijoituivat kilpailu-fasilitaatio -jatkumossa alhaiselle kukintojen kokonaistiheydelle, eikä pölyttäjakilpailua siksi esiintynyt. Myöskään kokeen manipulaationa käytetty yhden tai kolmen lupiinin kukinnon lisääminen ei aiheuttanut sellaista kukintojen kokonaistiheyden kasvua koealueilla, että se olisi muuttanut pölyttäjaresurssin rajalliseksi hiirenvirnan lähiympäristössä. On kuitenkin muistettava, että pölytyskilpailussa kilpailun kohteena olevan resurssin rajallisuus, eli pölyttäjien määrä ja laatu, voi vaihdella ajallisesti tai paikallisesti ympäristöolosuhteiden mukaan ja vaikutus kasvien lisääntymismenestykseen voi vaihdella vuosittain (Aigner 2004, Moragues & Traveset 2005). Myös pölyttäjälajistossa ja yhteisörakenteessa voi tapahtua muutoksia, ja esimerkiksi yleisin pölyttäjälaji voi vaihdella (Waser ym. 1996, Aigner 2004). Tästä syystä voikin olla mahdollista, että lupiini esiintyessään hyvin suurella tiheydellä alkuperäislajien läheisyydessä voi muuttaa pölyttäjaresurssin rajalliseksi, jolloin kilpailua kasvilajien välillä voi esiintyä. Vieraslajien haitallisen vaikutuksen on nimittäin todettu kasvavan niiden esiintymistiheyden kasvaessa (Bjerknes ym. 2007, Morales & Traveset 2009), sillä kasvien muodostamien tiividen ja runsaskukkaisten esiintymien on todettu houkuttelevan pölyttäjiä tehokkaasti (Thompson 2001, Kunin 1993). Rathcken (1983) kilpailumallin käytön tueksi olisi kuitenkin ollut tärkeää tuntee koeyksiköiden hiirenvirnapopulaatioiden tai muiden lajien kukintojen kokonaistiheys ja -määrä. Vaikka kokeen kohdealueet valittiin niiden samankaltaisen niittymäisen kasvillisuuden ja elinympäristöolojen perusteella, ei kokeessa kuitenkaan kontrolloitu ympäristössä olevien hiirenvirnan tai muiden lajien kukintojen määrää tai tiheyttä. Erityisesti hiirenvirnayksilöiden kukintojen tiheys ja määrä olisi ollut tärkeä ottaa huomioon, sillä pölyttäjien uskollisuus- ja preferenssikäyttäytymisen on todettu muuttuvan van kukintojen määrän/tiheyden mukaan (Waser 1986, Kunin 1997). Tutkimusalueiden pölyttäjälajeilla voidaan mahdollisesti olettaa olleen preferenssi niittymäisillä tutkimusalueilla yleisenä esiintyvää hiirenvirnaa kohtaan, sillä hiirenvirnan pölyttäjävierailujen määrät olivat samansuuruiset (Kuva 4) tutkimusalueiden koeyksiköissä. Lisäksi voidaan olettaa, että pölyttäjälajeilla ei ollut aiempaa preferenssiä tai opittua uskollisuuskäyttäytymistä lupiinia kohtaan, sillä lupiineja esiintyi tutkimusalueella ainoastaan yksittäin koeyksiköissä. On kuitenkin mahdollista, että tutkimuksessa koeyksiköiden välillä käytetty 200 metrin etäisyys toisistaan ja luonnon lupiinipopulaatioista ei ollut riittävä takaamaan sitä, etteivät koeyksiköiden pölyttäjät olleet aiemmin käyttäneet lupiinia ravintokohteenaan. Esimerkiksi kimalaiset voivat lentää pitkiä, yli kilometrin matkoja ravinnonhakukerroillaan (Schulke & Waser 2001, Osborne ym. 2008). Lisäksi on huomioitava, että tämän kokeen käsittelyjen toistojen määrät (ei lupiinia  $n = 12$ , yksi lupiinin kukinto  $n = 10$ , kolme lupiinin kukintoa  $n = 12$ ) tai kokonaistarkkailuaika (34 h) eivät välttämättä olleet riittäviä havaitsemaan lajien välistä kilpailua, koska kokeessa kuitenkin havaittiin, että lupiinilla vieraili enemmän pölyttäjiä kuin hiirenvirnalla (Kuva 4) ja lupiinin pölyttäjävierailijoiden määrät kasvoivat lupiinin tiheyden kasvaessa.

Tutkimuksessa havaittiin negatiivinen suuntaus, jossa lupiinin pölyttäjävierailujen määrien kasvaessa hiirenvirnan pölyttäjävierailujen määrät laskivat, kun hiirenvirnan läheisyydessä oli kolmen kukinnon lupiini (Kuva 3). Vaikka tässä kokeessa ei suoraan mitattu lajeilla vierailevien pölyttäjien uskollisuuskäyttäytymistä, voi tämä havaittu suuntaus johtua siitä, että pölyttäjien uskollisuus lupiinia kohtaan kasvoi lupiinin kukintojen määrän kasvaessa (Kunin 1993, Kunin 1997). Tällöin voi olla mahdollista, että lupiinin ja hiirenvirnan välisten pölyttäjävierailujen määrä väheni ja samalla hiirenvirnalta kulkeutuneen väärän lajin (lupiinin) siitepölyn määrä väheni (Waser 1986, Brown & Mitchell 2001). Tämä pölyttäjien voimistuva uskollisuus lupiinia kohtaan voikin selittää tutkimuksen ha-



vainnon siitä, että hiirenvirnan siementuotto kasvoi lupiin kukinnan koon kasvaessa (Kuva 6).

Yksi mahdollinen syy siihen, miksi lupiin ja hiirenvirnan välillä ei ollut kilpailua, on myös se, että lupiin ja hiirenvirnan houkuttelevuuden ja palkitsevuuden ero tai lupiin kukintojen runsaus ei ollut riittävä muuttamaan pölyttäjien käyttäytymistä ja muuttamaan siten hiirenvirnan pölyttäjävierailujen määriä. Lajien palkitsevuuden vähäinen ero voi olla syynä myös siihen, miksi magneettilaji -hypoteesin ennusteet eivät toteutuneet (Thomson 1978, Johnson ym. 2003). Lupiini ei tuota vierailijoille palkkioksi mettä, vaan ainoastaan siitepölyä (Dobson ym. 1996), sen sijaan pienempikukkainen hiirenvirna tuottaa siitepölyn lisäksi myös mettä (Aarssen ym. 1986). Esimerkiksi eräässä tutkimuksessa vieraslajin arveltiin houkutelleen alkuperäislajia enemmän pölyttäjiä ja aiheuttaneen pölyttäjakilpailua juuri palkitsevuutensa ja runsaan medentuottonsa takia (Kandori ym. 2009). Myös yhteisöteorioiden kannalta tarkasteltuna mahdollinen syy siihen, miksi kilpailua ei hiirenvirnan ja lupiinin välillä esiintynyt lajien ekolokeroiden suuresta päällekkäisyydestä huolimatta (Piankan (1973) ekolokeroiden päällekkäisyysindeksi: 1 lupiin kukinto 0,61 ja 3 lupiinin kukintoa 0,73), voi olla hyvin vähäinen ero hiirenvirnan ja lupiinin kelpoisuudessa/kilpailukyvyssä (Chesson 2000, MacDougall ym. 2009). Kelpoisuudeltaan/kilpailukyvyltään samanarvoiset lajit vaativat vain vähäisen eron ekolokeroissa voidakseen esiintyä yhdessä (Chesson 2000, Adler ym. 2007). Pölyttäjakilpailussa pölyttäjaresurssin (ekolokeron päällekkäisyyden) voidaan olettaa olevan vieras- ja alkuperäislajien kanssa ainakin osittain päällekkäinen, sillä vakiintuessaan alkuperäiseen pölytysverkostoon, ristipölytteisen vieraslajin on useimmiten oltava generalistipölytteisiä, jotta lisääntyminen onnistuisi myös uudella levinneisyysalueella. Sekä vieraslaji lupiinia että hiirenvirna voidaan pitää generalistipölytteisinä, sillä molempia pölyttävät yleiset pölyttäjälajit, kuten useat mesipistiäiset (Aarssen ym. 1986, Hanelt & Mettin 1989, Kurlovich 2002) ja ne ovat levinneet ja lisääntyneet suvullisesti vieraslajeina omilla uusilla levinneisyysalueillaan, lupiini Euroopassa (Fremstad 2006, Suomen ympäristökeskus 2008a) ja hiirenvirna Pohjois-Amerikassa (University of Alaska, Anchorage 2011).

Lupiinin ja hiirenvirnan hyönteisvierailijoiden (kimalaiset, mehiläiset, kovakuoriaiset, perhoset, kukkakärpäset ja kärpäset) joukosta varsinaisia pölyttäjiä sekä hiirenvirnalla että lupiinilla olivat tämän tutkimuksen havaintojen sekä kirjallisuuden (Knuth 1906, Aarssen ym. 1986, Hanelt & Mettin 1989, Kurlovich 2002) mukaan kimalaiset ja mehiläiset. Lisäksi nämä kasvilajit myös kuuluvat samaan mehiläispölytteisten kasvien pölytysyndroomaan. Kokeen aineiston analyyseissä pölyttäjämääriin laskettiin mukaan myös kärpäset, koska ne olivat yksilömäärältään runsain vierailijaryhmä ja myös siksi, että hiirenvirnan itse-pölytysaste on epäselvä, ja kärpäsillä voi olla merkitystä hiirenvirnan mahdollisen itse-pölytyksen avustamisessa. Hiirenvirnoista mettä imevät perhoset jätettiin pois analyysistä, sillä ne eivät vaikuta hiirenvirnan pölytykseen (Knuth 1906). Hiirenvirnalla vierailee myös mesipistiäisistä joitain mesirosvolajeja (Aarssen ym. 1986, Pekkarinen & Teräs 1998), jotka tässä kokeessa luokiteltiin pistiäisiksi, eikä niitä tarkasteltu omana ryhmänään. Pölytystutkimuksissa tulisi kuitenkin ottaa huomioon kaikki vierailijat perinteisen pölytysyndroomakäsitteen mukaisten yleisimpien vierailijoiden lisäksi, juuri niiden mahdollisten yllättävien kasvien lisääntymiseen kohdistuvien vaikutusten takia (Waser ym. 1996). Kaikkien vierailijoiden ja varsinaisten pölyttäjien tunnistaminen sekä vierailutapah-tuman tarkempi määrittäminen olisi tässä kokeessa ollut tärkeää, sillä tällöin olisi esimerkiksi voitu arvioida hyödyllisten ja haitallisten pölyttäjävierailujen, esimerkiksi mesirosvoavien lajien, suhteellisia osuuksia. Haitalliset vuorovaikutukset voivat vaikuttaa haitallisesti kasvin pölytysmenestykseen ja siementuottoon (Irwin & Brody 2011) ja edelleen esimerkiksi kukkien ominaisuuksien evoluutioon (Ollerton ym. 2009).

Ristiriitaiset tulokset siitä, että toisissa tutkimuksissa vieras- ja alkuperäislajien välillä on havaittu kilpailua pölyttäjistä (Brown & Mitchell 2001, Brown ym. 2002, Chittka & Schürkens 2001), kun taas toisissa pölyttäjäkilpailua ei ole havaittu (Larson ym. 2006, Nielsen ym. 2008, tämä tutkimus), voidaan osittain selittää esimerkiksi pölyttäjäresurssin ja ympäristöolojen ajallisella tai paikallisella vaihtelulla (Moragues & Traveset 2005, Larson ym. 2006), tai sillä, että vieraslajin esiintymistiheyttä ei ole tutkimuksissa otettu huomioon (Muñoz & Cavieres 2008). Tulosten ristiriitaisuus voi johtua myös siitä, millaisia lajeja tutkimuksiin on valittu (Vila & Weiner 2004, Morales & Traveset 2009). Useissa kilpailukokeissa vieraslajit ovat olleet hyvin näyttävä- ja suurikukkaisia sekä palkitsevia (Morales & Traveset 2009) ja kohdelajiksi on valittu harvinainen ja vähälukuinen alkuperäislaji (Vila & Weiner 2004). Tällöin on mahdollista, että harvinaisuus on jo heijastanut heikkoa kilpailukykyä ja vieraslajien kilpailukyvyn ylivoimaisuus on korostunut liikaa (Vila & Weiner 2004, Morales & Traveset 2009).

Vieraslajikasvien vaikutuksista alkuperäislajien pölytykseen, siementuottoon ja lajien populaatiodynamiikkaan tiedetään kuitenkin edelleen hyvin vähän. Tämä tulee huomioida tarkasteltaessa vieraslajin vaikutusta alkuperäislajien siementuottoon ja sen suhteellista merkitystä alkuperäislajien populaatiokokoon ja sen muutoksiin (Kandori ym. 2009). Tämä pro gradu -tutkimus antaa arvokasta tietoa siitä, miten vieraslajit voivat vaikuttaa alkuperäislajien pölytykseen. Tutkimuksen perusteella voidaan vieraslajin vaikutusten arvioinnissa, monien muiden vastaavien tutkimusten tavoin, korostaa vieraslajin tiheyden vaikutuksen huomioimista (Muñoz & Cavieres 2008, Dietzsch ym. 2011), pölyttäjäresurssin, myös sen ajallisen ja paikallisen vaihtelun, tarkempaa tuntemista tutkimuksen kohteena olevassa ympäristössä (Moragues & Traveset 2005, Larson ym. 2006, Bjerknes ym. 2007) sekä vieraslajin vaikutusten tarkastelua laajemmassa alueellisessa mittakaavassa (Bjerknes ym. 2007, Kaiser-Bunbury & Müller 2009). Tämän tutkimuksen alkuperäislaji hiirenvirna oli pölyttäjien kannalta palkitseva ja niittymäisessä elinympäristössään yleinen, eikä lupiini, sen koostaa tai näyttävyydestä huolimatta aiheuttanut pölyttäjäkilpailua lajien välillä. On kuitenkin muistettava, että vieraslajin vaikutus alkuperäisten kasvilajien pölytysmenestykseen on todennäköisesti lajikohtaista ja riippuu ekologisesta kontekstista, joka vaihtelee ajallisesti ja paikallisesti (Moragues & Traveset 2005). Tästä syystä vieraslaji lupiinin vaikutus alkuperäislajien pölytysverkostoihin voi mahdollisesti vaihdella haitallisesta neutraalin kautta jopa hyödylliseen vaikutukseen, kuten Moragues & Traveset (2005) sekä Larson ym. (2006) havaitsivat tutkimuksissaan. On esimerkiksi mahdollista, että pölyttäjäresurssi muuttuu rajalliseksi vieraslajien usein muodostamien laajojen populaatioiden myötä, jolloin erityisesti samassa elinympäristössä, samanaikaisesti kukkivat harvinaiset lajit voivat kärsiä siitepölyrajoittuneisuudesta (Ashman ym. 2004). Siitepölyrajoittuneisuuden merkitys korostuuakin kasvilajeilla, joilla siementuoton määrä säätelee kasvilajin populaatiokokoa (Ashman ym. 2004). Tällöin on muun muassa mahdollista, että kasviyhteisön lajisto voi suuntautua kohti vähiten siitepölyrajoitteisten lajien dominanssia. Voidaankin pohtia sitä, ovatko hiirenvirnan, tai yleisemminkin niittymäisen elinympäristön ja kasviyhteisön yksilöt siitepölyrajoitteisia siementuotossaan, eli ovatko pölyttäjät ylipäättään rajallinen resurssi kasveille? Tai onko hiirenvirna Haigin & Westobyn (1988) kuvaamassa tasapainotilassa, ja voisiko lupiini kuitenkin häiritä alkuperäislajien tasapainoa esiintymällä huomattavasti suuremmilla tiheyksillä kuin tässä tutkimuksessa käytettiin. Luonnonsuojellinen kiinnostus lupiinin nykyisillä ja mahdollisilla invasioalueilla tulisikin kohdistaa juuri itse-pölytykseen kykenemättömien, harvinaisten ja yksittäin esiintyvien ja alkuperäislajien menestykseen (Larson ym. 2006, Dietzsch ym. 2011) sekä lisäksi, tämän tutkimuksen perusteella, olisi hyvä huomioida myös sellaiset lajit, joiden pölyttäjille tarjoamat palkkiot ovat vähäisiä.

Tutkimuksen tulosten perusteella voidaankin yleistää, että esiintyessään alhaisella tiheydellä lupiinin merkitys hiirenvirnan pölytysmenestykseen on vähäinen. Kokeessa käytetyn lupiinitihedden (yksi tai kolme kukintoa) voidaan ajatella vastaavan lupiinin pienen populaation vakiintumisvaihetta, sen ilmestyttyä uuteen kasvuyhteisöön yhden tai vain muutaman yksilön tiheydellä. Koska tutkimuksessa havaittiin suuntaus (Kuva 3) hiirenvirnan vierailujen määrän laskusta lupiinin pölyttäjävierailujen määrän kasvaessa, on mahdollista, että lupiini esiintyessään hyvin laajoina, usein satojen yksilöiden tiiviinä luonnonpopulaatioina, voi muuttaa paikallisen niittymäisen ympäristön pölyttäjäresurssin rajalliseksi. Tämä yhdistettynä lupiinin muihin kilpailuominaisuuksiin ja maailmanlaajuisesti havaittuun pölyttäjäkantojen heikkenemiseen (Kearns ym. 1998) on huolestuttavaa alkuperäislajien pölytysmenestyksen kannalta ja antaa ehdottomasti aihetta jatkotutkimuksiin. Tämän tutkimuksen tulosten perusteella voidaan suositella, että vieraslaji lupiinin mahdollinen torjunta alkuperäislajien elinympäristöissä aloitettaisiin jo lupiinin populaation kasvun varhaisessa vaiheessa, jolloin sen vaikutukset alkuperäisiin pölytysverkostoihin ovat pienimmillään.

## KIITOKSET

Suuri kiitos ohjaajilleni Dos. Anne Lyytiselle ja Dos. Leena Lindströmille korvaamattomasta avusta, neuvoista ja kommentteista, olen oppinut tässä työn edetessä todella paljon. Kiitos tutkimuksen rahoituksesta Suomen Biologian Seura Vanamolle, sekä Suomen Akatemialle ja Suomen Kulttuurirahastolle (projekti: Vieraslaji lupiinin vaikutukset paikallisiin kasvilajeihin). Kiitos Peltosen tilalle koekäyttöön saamistani lupiineista. Sarille paljon kiitoksia avusta pölyttäjätarkkailuissa. Lisäksi Sarille sekä Mialle kiitos työn oikeinkirjoituksen tarkastuksesta ja vanhemmilleni ja muille kotijoukoille suuri kiitos avusta useissa kokeen käytännön järjestelyissä, sekä kallisarvoisesta ajasta. Kiitos Niklas ja Oskari, kannustustanne todella tarvittiin.

## KIRJALLISUUS

- Aarssen L.W., Hall I. & Jensen I.N. 1986. *The biology of Canadian weeds*. 76. *Vicia angustifolia* L., *V. cracca* L., *V. sativa* L. *V. tetrasperma* (L.) Schreb., and *V. villosa* Roth. *Canadian Journal of Plant Science* 66: 711–737.
- Abrams P.A. 2000. Character Shifts of Prey Species That Share Predators. *Am. Nat.* 156: S45–S61.
- Adler P.B., HilleRisLambers J. & Levine J.M. 2007. A niche for neutrality. *Ecology Letters* 10: 95–104.
- Adler P.B., Ellner S.P. & Levine J.M. 2010 Coexistence of perennial plants: an embarrassment of niches. *Ecology Letters* 13: 1019–1029.
- Aigner P.A. 2001. Optimality Modeling and Fitness Trade-Offs: When Should Plants become Pollinator Specialists? *Oikos* 95: 177–184.
- Aigner P.A. 2004. Ecological and genetic effects on demographic processes, pollination, clonality and seed production in *Dithyrea maritime*. *Biological Conservation* 116: 27–34.
- Aizen M.A., Morales C.L. & Morales J.M. 2008. Invasive Mutualists Erode Native Pollination-Webs. *PLOS Biology* 6: 396–403.
- Al-Ghzawi A.A., Samarah N., Zaitoun S. & Alqudah A. 2009. Impact of bee pollinators on seed set and yield of *Vicia villosa* spp. *dasycarpa* (Leguminosae) grown under semiarid conditions. *Italian Journal of Animal Science* 8: 65–74.
- Armbruster W.S. & Muchhala N. 2009. Associations between floral specialization and species diversity: cause, effect, or correlation? *Evol Ecol* 23: 159–179.
- Armbruster W.S., Edwards M.E. & Debevec E.M. 1994. Character displacement generates assemblage structure of Western Australian triggerplants (Stylidium). *Ecology* 75:315–329.
- Ashman T-L., Knight T.M., Steets J.A., Amarasekare P., Burd M., Campbell D.R., Dudash M.R., Johnston M.O., Mazer S.J., Mitchell R.J., Morgan M.T. & Wilson W.G. 2004. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85: 2408–2421.

- Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R. 1996. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Science, Milano.
- Bell G. 2001. Neutral macroecology. *Science* 293: 2413–2418.
- Bierzychudek P. 1981. Pollinator Limitation of Plant Reproductive Effort. *Biology* 22: 415–427. *Biology* 22: 415–427.
- Bjerknes A-L., Totland Ø., Hegland S.J. & Nielsen A. 2007. Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species? *Biological Conservation* 138: 1–12.
- Bøhn T., Amundsen P-A. & Sparrow A. 2008. Competitive exclusion after invasion? *Biol. Invasions* 10: 359–368.
- Brown B.J. & Mitchell R.J. 2001. Competition for pollination: effects of pollen of an invasive plant on seed set of a native congener. *Oecologia* 129: 43–49.
- Brown B.J., Mitchell R.J. & Graham S.A. 2002. Competition for pollination between an invasive species (purple loosestrife) and native congener. *Ecology* 83:2328–2336.
- Campbell D.R. & Motten A.F. 1985. The Mechanism of Competition for Pollination between Two Forest Herbs. *Ecology* 66: 554–563.
- Caruso C.M. 2000. Competition for pollination influences selection on floral traits of *Ipomopsis aggregate*. *Evolution* 54: 1546–1557.
- Catford J.A., Jansson R. & Nilsson C. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity & Distributions* 15: 22–40.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 31: 343–366.
- Chesson P. & Ellner S.P. 1989. Invasibility and stochastic boundedness in monotonic competition models. *J. Math. Biol.* 27: 117–138.
- Chittka L. 1998. Sensorimotor learning in bumblebees: long-term retention and reversal training. *The Journal of Experimental Biology* 20: 515–524.
- Chittka L. & Schürkens S. 2001. Successful invasion of a floral market. *Nature* 411: 653.
- Chittka L., Thomson J.D. & Waser N.M. 1999. Flower constancy, Insect Psychology, and Plant Evolution. *Naturwissenschaften* 86: 361–377.
- Coblentz B. E. 1990. Exotic Organisms: A Dilemma for Conservation Biology. *Conservation Biology* 4: 261–265.
- Crawley M.J., Brown S.L., Heard M.S. & Edwards G.R. 1999. Invasion-resistance in experimental grassland communities: species richness or species identity? *Ecology Letters* 2: 140–148.
- Croocs J. 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97: 153–166.
- D’Antonio C.M. & Vitousek P.M. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23: 63–87.
- Da Silva E.M. & Sargent R.D. 2011. The effect of invasive *Lythrum salicaria* pollen deposition on seed set in the native species *Decodon verticillatus*. *Botany* 89: 141–146.
- Daehler C.C. 2003. Performance Comparisons of Co-Occurring Native and Alien Invasive Plants: Implications for Conservation and Restoration. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 183–211.
- Darwin C. 1859. *On the Origin of Species by means of natural selection*. John Murray, Lontoo.
- Darwin C. 1876. *The effects of cross- and self-fertilization in the animal kingdom*. John Murray, Lontoo.
- Davis M.A., Grime J.P. & Thompson K. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility. *Ecology* 88: 528–534.
- di Castri F. 1989. History of biological invasions with emphasis on the Old World. Teoksessa: Drake J., di Castri F., Groves R., Kruger F., Mooney H.A., Rejmanek M. & Williamson M., *Biological invasions: a global perspective*. John Wiley & Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore, s. 1–30.
- Dietzsch A.C., Stanley D.A. & Stout J.C. 2011. Relative abundance of an invasive plant affects native pollination processes. *Oecologia* 167: 469–79.
- Dobson H.E.M., Groth I. & Bergstrom G. 1996. Pollen advertisement: Chemical contrasts between whole-flower and pollen odors. *American Journal of Botany* 83: 877–885.
- Dukes J.S. & Mooney H.A. 1999. Does global change increase the success of biological invaders? *Trends in Ecology and Evolution* 14: 135–139.

- Ehrlen J. & Eriksson O. 1995. Pollen limitation and population growth in a herbaceous perennial legume. *Ecology* 76: 652–656.
- Ellstrand N.C. & Schierenbeck K.A. 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *PNAS* 97: 7043–7050.
- Elton C.S. 1958. *The ecology of invasions by animals and plants*. Redwood Burn Limited, Lontoo.
- Facon B., Genton B.J., Shykoff J., Jarne P., Estoup A. & David P. 2006. A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 130–135.
- Feldman T.S., Morris W.F. & Wilson W.G. 2004. When can two plant species facilitate each other's pollination? *Oikos* 105: 197–207.
- Fenster C.B., Armbruster W.S., Wilson P., Dudash M. & Thomson J.D. 2004. Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35: 375–403.
- Fishman L. & Wyatt R. 1999. Pollinator-mediated competition, reproductive character displacement and evolution of selfing in *Arenaria uniflora* (Caryophyllaceae). *Evolution* 53: 1723–1733.
- Flanagan R.J., Mitchell R.J., Knutowski D. & Karron J.D. 2009. Interspecific pollinator movements reduce pollen deposition and seed production in *Mimulus ringens* (Phrymaceae). *American Journal of Botany* 96: 809–815.
- Free J. 1968. Dandelion as competitor to fruit trees for bee visits. *Journal of Applied Ecology* 5: 169–178.
- Fremstad E. 2006. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Lupinus polyphyllus*. – Online Database of the North European and Baltic Network on Invasive Alien Species – NOBANIS www.nobanis.org. Luettu 16.3.2009
- Gause G.F. 1934. *The Struggle for Existence*. The Williams & Wilkins company, Baltimore.
- Ghazoul J. 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology* 94: 295–304.
- Goulson D. 1999. Foraging strategies for gathering nectar and pollen, and implications for plant ecology and evolution. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2: 185–209.
- Goulson D. 2000. Are insects flower constant because they use search images to find flowers? *Oikos* 88: 547–552.
- Goulson D., Ollerton J. & Sluman C. 1997. Foraging strategies in the small skipper butterfly, *Thymelicus flavus*: when to switch? *Anim. Behav.* 53: 1009–1016.
- Grant V. 1949. Pollination systems as isolating mechanisms in plants. *Evolution* 3: 82–97.
- Grant V. 1994. Modes and origins of mechanical and ethological isolation in angiosperms. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 91: 3–10.
- Haig D. & Westoby M. 1988. On limits to seed production. *Am. Nat.* 131: 757–759.
- Hanelt P. & Mettin D. 1989. Biosystematics of the genus *Vicia* L. (Leguminosae). *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20: 199–223.
- Hardin G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292–1297.
- Haynes J. & Mesler M. 1984. Pollen foraging by bumblebees: Foraging patterns and efficiency on *Lupinus polyphyllus*. *Oecologia* 61: 249–253.
- Hegland S.J. & Totland J-A.G.Ø. 2005. Relationships between species' floral traits and pollinator visitation in temperate grassland. *Oecologia* 145: 586–594.
- Hegland S.J., & Totland J-A. G.Ø. 2009. The relative importance of positive and negative interactions for pollinator attraction in a plant community. *Ecol. Res.* 24: 929–936.
- Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium Quantitative Hämet-Ahti, L., Suominen, J., Ulvinen, T. & Uotila, P. (toim.) 1998. *Retkeilykasvio*. Luonnontieteellinen keskusmuseo, Kasvimuseo, Yliopistopaino, Helsinki.
- Ingvarsson P.K. & Lundberg S. 1995a. Pollinator dynamics: functional response and pollinators as a limiting plant population resource. *Theoretical Population Biology* 54: 44–49.
- Ingvarsson P.K. & Lundberg S. 1995b. Pollinator functional response and plant population dynamics: pollinators as a limiting resource. *Evolutionary Ecology* 9: 421–428.

- Irwin R.E. & Brody A.K. 2011. Additive effects of herbivory, nectar robbing and seed predation on male and female fitness estimates of the host plant *Ipomopsis aggregata*. *Oecologia* 166: 681–692.
- Johnson, S.D., Peter, C.I., Nilsson, L.A. & Aegren, J. 2003. Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology* 84: 2919–2927.
- Jones K.N. 2004. Do dandelion flowers influence seed set of a native plant (*Delphinium nuttallianum*) in subalpine meadows? *The American Midland Naturalist* 151: 201–205.
- Kaiser-Bunbury C.N. & Müller C.B. 2009. Indirect interactions between invasive and native plants. *Naturwissenschaften* 96: 339–346.
- Kandori I., Hirao T., Matsunaga S. & Kurosaki T. 2009. An Invasive dandelion unilaterally reduces reproduction of a native congener through competition for pollination. *Oecologia* 159: 559–569.
- Kearns C.A., Inouye D.W. & Waser N.M. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 83–112.
- Knight T.M., Steets J.A., Vamosi J.C., Mazer S.J., Burd M., Campbell D.R., Dudash M.R., Johnston M.O., Mitchell R.J. & Ashman T-A. 2005. Pollen Limitation of Plant Reproduction: Pattern and Process. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36: 467–497.
- Knuth P. 1906. *Handbook of flower pollination based upon Hermann Müller's work 'The fertilisation of flowers by insect*. Clarendon press, Oxford.
- Kolar C.S. & Lodge D.M. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 199–204.
- Kremen C. 2005. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology Letters* 8: 468–479.
- Kunin W.E. 1993. Sex and the single mustard population - density and pollinator behaviour effects on seed-set. *Ecology* 74: 2145–2160.
- Kunin W.E. 1997. Population size and density effects in pollination: pollinator foraging and plant reproductive success in experimental arrays of *Brassica kaber*. *Journal of Ecology*: 85 225–234.
- Kurlovich B.S. 2002. *Lupins: geography, classification, genetic resources, and breeding*. Oy International North Express, Pietari.
- Laitinen P. 1994. *Allelopatia - kasvien ja muiden eliöiden biokemiallinen vuorovaikutus*. Maatalouden tutkimuskeskus, Kasvinsuojelun tutkimuslaitos, 14/94, Jokioinen.
- Larson D.L., Royer R.A. & Royer M.R. 2006. Insect visitation and pollen deposition in an invaded prairie plant community. *Biological Conservation* 130: 148–159.
- Lee C.E. & Gelembiuk W. 2008. Evolutionary origins of invasive populations. *Evolutionary Applications* 1: 427–448.
- Levin D.A. & Anderson W.W. 1970. Competition for Pollinators between Simultaneously Flowering Species. *The American Naturalist* 104: 455–467.
- Levin D.A., Francisco-Ortega J. & Jansen R.K. 1996. Hybridization and the Extinction of Rare Plant Species. *Conservation Biology* 10: 10–16.
- Lopezaraiza-Mikel M.E., Haynes R.B., Whalley M.R. & Memmott J. 2007. The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach. *Ecology Letters* 10: 539–550.
- MacDougall A.S., Gilbert B. & Levine J.M. 2009. Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology* 97: 609–615.
- Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W., Evans H., Clout M. & Bazzaz F. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications* 10: 689–710.
- Matsumoto T., Takakura K-I. & Nishida T. 2010. Alien pollen grains interfere with the reproductive success of native congener. *Biological Invasions* 12: 1617–1626.
- May R.M. & MacArthur R.H. 1972. Niche Overlap as a Function of Environmental Variability. *PNAS* 69: 1109–1113.
- Memmott J. & Waser N.M. 2002. Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 2395–2399.

- Milbau A. & Stout J.C. 2008. Factors Associated with Alien Plants Transitioning from Casual, to Naturalized, to Invasive. *Conservation Biology* 22: 308–317.
- Mitchell R.J., Flanagan R.J., Brown B.J., Waser N.M. & Karron J.D. 2009. New frontiers in competition for pollination. *Annals of Botany* 103: 1403–1413.
- Moeller D.A. 2004. Facilitative interactions among plants via shared pollinators. *Ecology* 85: 3289–3301.
- Molina-Montenegro M.A., Badano E.I. & Cavieres L.A. 2008. Positive interactions among plant species for pollinator service: assessing the ‘magnet species’ concept with invasive species. *Oikos* 117: 1833–1839.
- Mooney H.A. & Cleland E.E. 2001. The evolutionary impacts of invasive species. *The National Academy of Sciences* 98: 5446–5451.
- Moragues E. & Traveset A. 2005. Effect of *Carpobrotus* spp. on the pollination success of native plant species of the Balearic Islands. *Biological Conservation* 122: 611–619.
- Morales C.L. & Traveset A. 2008. Interspecific Pollen Transfer: Magnitude, Prevalence and Consequences for Plant Fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences* 27: 221–238.
- Morales C.L. & Traveset A. 2009. A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecol Lett.* 12: 716–728.
- Mossberg B. & Stenberg L. 2003. *Suuri Pohjolan kasvio*. Kustannusosakeyhtiö Tammi, Helsinki.
- Muchhala N. & Potts M.D. 2007. Character displacement among bat-pollinated flowers of the genus *Burmeistera*: analysis of mechanism, process, and pattern. *Proc. R. Soc. B* 274: 2731–2737
- Muñoz A.A. & Cavieres L.A. 2008. The presence of a showy invasive plant disrupts pollinator service and reproductive output in native alpine species only at high densities. *Journal of Ecology* 96: 459–467.
- Murcia C. & Feinsinger P. 1996. Interspecific pollen loss by hummingbirds visiting flower mixtures: Effects of floral architecture. *Ecology* 77: 550–560.
- Nielsen C., Heimes C. & Kollmann J. 2008. Little evidence for negative effects of an invasive alien plant on pollinator services. *Biological Invasions* 10: 1353–1363.
- Ollerton J., Alarcon R., Waser N.M., Price M.V., Watts S., Cranmer L., Hingston A., Peter C.I. & Rotenberry J. 2009. A global test of the pollination syndrome hypothesis. *Annals of Botany* 103: 1471–1480.
- Osborne J.L., Martin A.P., Carreck N.L., Swain J.L., Knight M.E., Goulson D., Hale R.J. & Sanderson R.A. 2008. Bumblebee flight distances in relation to the forage landscape. *Journal of Animal Ecology* 77: 406–415.
- Parker I.M. 1997. Pollinator limitation of *Cytisus scoparius* (Scotch broom), an invasive exotic shrub. *Ecology* 78: 1457–1470.
- Pekkarinen A. & Teräs I. 1998. Mesipistiäiset – kasviemme tärkeimmät pölyttäjähyönteiset. *Luonnon tutkija* 102: 88–102.
- Pianka 1973. The structure of lizard communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4: 53–74.
- Pysek P., Jarosik V., Chytrý M., Danihelka J., Kühn I., Pergl J., Tichý L., Biesmeijer J.C., Ellis W.N., Kunin W.E. & Settele J. 2011. Successful invaders co-opt pollinators of native flora and accumulate insect pollinators with increasing residence time. *Ecological Monographs* 81: 277–293.
- Raaser J.K., Meyerson L.A., Cronk Q., De Poorter M., Eldrege L.G., Green E., Kairo M., Latasi P., Mack R.N., Mauremootoo J., O’Dowd D., Orapa W., Sastroutomo S., Saunders A., Shine C., Thraisson S. & Vaiutu L. 2007. Ecological and socioeconomic impacts of invasive alien species in island ecosystems. *Environmental Conservation* 34: 98–111.
- Rassi P., Alanen A., Kanerva T. & Mannerkoski I. (toim.) 2001. *Suomen lajien uhanalaisuus 2000*. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus, Helsinki.
- Rathcke B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. Teoksessa: Real L. (toim.) *Pollination Biology*, Academic Press, Orlando, s. 305–329.
- Raunio A., Schulman A. & Kontula T. (toim.) 2008. *Suomen luontotyypin uhanalaisuus – Osa 1: Tulokset ja arvioinnin perusteet*. Suomen ympäristö 8. Vammalan Kirjapaino Oy, Vammala.
- Rhymer J.M. & Simberloff D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 27: 83–109.

- Richardson D.M., Allsopp N., D'Antonio C.M., Milton S.J., Rejmanek M. 2000. Plant invasions – the role of mutualisms. *Biol. Rev.* 75: 65–93.
- Ryttäri T. 2005. Haitalliset vieraslajit. Teoksessa: Mikael Hildén M., Ari-Pekka Auvinen A-P. & Primmer E. (toim.), *Suomen biodiversiteettihjelman arviointi*, Vammalan Kirjapaino Oy, Vammala 2005 s. 97–99.
- Sargent R.D. & Ackerly D.D. 2007. Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 123–130.
- Schluter D. 2000. Ecological character displacement in adaptive radiations. *Am. Nat.* 156: S4–S16.
- Schoener T.W. 1982. The controversy over interspecific competition. *American Scientist* 70: 586–595.
- Schulke B. Waser N.M. 2001. Long-distance pollinator flights and pollen dispersal between populations of *Delphinium nuttallianum*. *Oecologia* 127: 239–245.
- Schweiger O., Biesmeijer J.C., Bommarco R., Hickler T., Hulme P.E., Klotz S., Kühn I., Moora M., Nielsen A., Ohlemüller R., Petanidou T., Potts S.G., Pyšek P., Stout J.C., Sykes M.T., Tscheulin T., Vilà M., Walther G-R., 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.
- Shea K. & Chesson P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 170–176.
- Shi X.J., Michaels H.J. & Mitchell R.J. 2005. Effects of self-pollination and maternal resources on reproduction and offspring performance in the wild lupine, *Lupinus perennis* (Fabaceae). *Sexual Plant Reproduction* 18: 55–64.
- Silvertown J. & Charlesworth D. 2001. *Introduction to Plant Population Biology*. Blackwell Science, Oxford.
- Stout J.C. Allen J.A. & Goulson D. 1998. The influence of relative plant density and floral morphological complexity on the behaviour of bumblebees. *Oecologia* 117: 543–550.
- Stout J.C., Parnell J.A.N., Arroyo J. & Crowe T.P. 2006. Pollination ecology and seed production of *Rhododendron ponticum* in native and exotic habitats. *Biodiversity and Conservation* 15: 755–777.
- Sukhada K. & Jayachandra 1980. Pollen Allelopathy – a New Phenomenon. *New Phytol.* 84: 739–746.
- Suomen ympäristökeskus 2008. Luettelo luonnolle haitallisista koristekasveista. <http://www.ymparisto.fi/download.asp?contentid=67857&lan=fi> Luettu 9.10.2011.
- Takakura K-I., Nishida T., Matsumoto T. & Nishida S. 2009. Alien dandelion reduces the seed-set of a native congener through frequency-dependent and one-sided effects. *Biological Invasions* 11: 973–981.
- Thompson J.D. 2001. How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? *Oecologia* 126: 386–349.
- Thomson J.D. 1978. Effects of stand composition on insect visitation in two-species mixtures of *Hieracium*. *American Midland Naturalist* 100: 431–440.
- Thomson J. 2003. When Is It Mutualism? 2003. *Am.Nat.* 162: S1–S9.
- Thomson J.D., Andrews B.J. & Plowright R.C. 1981. The effect of a foreign pollen on ovule development in *Diervilla lonicera* (Caprifoliaceae). *New Phytol.* 90: 777–783.
- Tilman D. 1986. Resources, Competition, and the Dynamics of Plant Communities. Teoksessa: Crawley M. (toim.) *Plant Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, s. 51–75.
- Tilman D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *PNAS* 101: 10854–10861.
- Tscheulin T., Petanidou T., Potts S.G. & Settele J. 2009. The impact of *Solanum elaeagnifolium*, an invasive plant in the Mediterranean, on the flower visitation and seed set of the native co-flowering species *Glaucium flavum*. *Plant Ecol.* 205: 77–85.
- University of Alaska, Anchorage 2011. Alaska Exotic Plant Information Clearinghouse database Alaska Natural Heritage Program. <http://akweeds.uaa.alaska.edu/> Luettu 30.6.2011.
- Valtonen A., Jantunen J. & Saarinen K. 2006. Flora and lepidoptera fauna adversely affected by invasive *Lupinus polyphyllus* along road verges. *Biological conservation* 133: 389–396.



- van der Niet T., Johnson S.D. & Linder H.P. 2006. Macroevolutionary data suggest a role for reinforcement in pollination systems shifts. *Evolution* 60: 1596–1601.
- Vila M. & Weiner J. 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? – evidence from pair-wise experiments. *Oikos* 105: 229–238.
- Vila M., Bartomeus I., Dietzsch A.C., Petanidou T., Steffan-Dewenter I., Stout J.C. & Tscheulin T. 2009. Invasive plant integration into native plant-pollinator networks across Europe. *Proc. R. Soc. B* 276: 3887–93.
- Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J. & Melillo J.M. 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277: 494–499.
- Wainwright C.M. 1978. The floral biology and pollination ecology of two desert lupines. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 105: 24–38.
- Waser N.M. 1978. Interspecific pollen Transfer and Competition between Co-Occurring Plant Species. *Oecologia* 36: 223–236.
- Waser N.M. 1986. Flower constancy: definition cause and measurement. *Am. Nat.* 127: 593–603.
- Waser N.M., Chittka L., Price M.V., Williams N.M. & Ollerton J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043–1060.
- Wilcock C. & Neiland R. 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in Plant Science* 7: 270–277.
- Williamson M.H. & Fitter A. 1996 a. The characters of successful invaders. *Biological Conservation* 78:163–170.
- Williamson M. & Fitter A. 1996 b. The varying success of invaders. *Ecology* 77: 1661–1666.
- Willmer P. 2011. *Pollination and Floral Ecology*. Princeton University Press, New Jersey.
- Wilson J.B. 2011. The twelve theories of co-existence in plant communities: the doubtful, the important and the unexplored. *Journal of Vegetation Science* 22: 184–195.
- Wilson P. & Stine M. 1996. Floral constancy in bumble bees: handling efficiency or perceptual conditioning? *Oecologia* 106: 493–499.