

Pro Gradu –tutkielma

**Vieraslajin, komealupiinin (*Lupinus polyphyllus*),  
vaikutus koiranputken (*Anthriscus sylvestris*) kasvun  
allokointiin ja siemenpainoihin**

**Minttu Sironen**



**Jyväskylän yliopisto**

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja evoluutiobiologia

20.5.2013

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos  
Ekologia ja evoluutiobiologia

SIRONEN, M.: Vieraslajin, komealupiinin (*Lupinus polyphyllus*), vaikutus koiranputken (*Anthriscus sylvestris*) kasvun allokointiin ja siemenpainoihin

Pro Gradu –tutkielma: 32 s.  
Työn ohjaajat: FT Anne Lyytinen, FT Elisa Vallius, FT Leena Lindström  
Tarkastajat: Prof. Tapio Mappes, FT Tarmo Ketola  
Toukokuu 2013

---

Hakusanat: juurikilpailu, juuri-verso-suhde, maaperän ravinteisuus, resurssikilpailu, valintapaine

## TIIVISTELMÄ

Vieraslajin leviäminen uudelle alueelle luo haasteita niin vieras- kuin paikalliselle lajille. Molempien lajien on sopeuduttava ja vastattava toistensa aiheuttamiin valintapaineisiin. Koska vieraslajit ovat monesti uudessa ympäristössä voimakkaita kilpailijoita, ja siten vaikuttavat muihin lajeihin sekä ympäristöönsä voimakkaasti ja jopa haitallisesti, on mahdollista, että vieraslajin kanssa esiintyvissä paikallisissa lajeissa on havaittavissa muutoksia niiden elinkiertopiirteissä. Vaikka kilpailun tiedetään olevan yksi merkittävimpiä valintapaineita, tietoa vieraslajien vaikutuksista yksittäisiin suomalaisiin lajeihin on vähän. Tutkimalla vieraslajin aiheuttamia evolutiivisia muutoksia paikallisissa lajeissa saadaan lisäksi luonnonsuojelullisesti arvokasta tietoa, jota voidaan käyttää haitallisten vieraslajien vaikutusten arvioimisessa ja niiden haittojen ennaltaehkäisemisessä. Tässä Pro Gradu –tutkielmassa tutkin, kuinka vieraslaji, komealupiini (*Lupinus polyphyllus*), vaikuttaa koiranputken (*Anthriscus sylvestris*) kasvun allokointiin ja siemenpainoihin. Tutkimuksessa, joka tehtiin Jyväskylässä kesällä 2011, mitattiin maastossa 11 tutkimusalueelta koiranputken eri ominaisuuksia (juuri-verso-suhde, maanpinnan yläpuolisten osien koko, juurien kuivabiomassa, pää- ja pikkusarjojen määrät). Jokaiselta tutkimusalueelta valittiin kaksi kasvustoa, joista toisella kasvoi komealupiinia ja toisella ei. Tutkimuksessa ei havaittu selkeää komealupiinista johtuvaa muutosta koiranputken allokointiossa, vaan tulokset vaihtelivat paljon alueittain. Lupiinin havaittiin kuitenkin lisäävän epäsuorasti koiranputken korkeutta, lisäämällä koiranputkia ympäröivän kasvuston korkeutta. Lupiinin vaikutuksen vaihtelua eri alueilla voi selittää esimerkiksi koiranputken ja lupiinin yhteisen historian pituus kyseisellä alueella, tienpientareiden hoidon (niitto) ajankohta tai kasviyhteisön ja maaperäeliöstön rakenteen erot. Vaikka komealupiini on voimakas kilpailija, koiranputki pystyy kasvamaan ja esiintymään lupiinin kanssa samalla kasvupaikalla, eikä koiranputken ominaisuuksissa pystytä havaitsemaan merkkejä suorasta lupiinin aiheuttamasta valintapaineesta.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science

Department of Biological and Environmental Science  
Ecology and Evolutionary Biology

SIRONEN, M.: The effects of invasive alien species, lupine (*Lupinus polyphyllus*), on the growth allocation and seed weights of cow parsley (*Anthriscus sylvestris*)

Master of Science Thesis: p. 32

Supervisors: PhD Anne Lyytinen, PhD Elisa Vallius, PhD Leena Lindström

Inspectors: Prof. Tapio Mappes, PhD Tarmo Ketola

May 2013

---

Key Words: resource competition, root competition, root-shoot ratio, selection pressure, soil nutrition

## ABSTRACT

The invasion of alien species to new areas sets challenges to the invasive species as well as to the local species. Both species have to adapt to changing conditions and respond to selection pressures created by the other. As alien species in the new environments are often strong competitors affecting other species even negatively, it is possible that we might observe changes in life history traits of the local species that are caused by the newcomer. Despite it is known that competition is among the strongest selective forces in nature there is only little information about the effects alien species have on local Finnish species. By studying ecological changes in local species caused by the alien species one can gain valuable conservational information that can be used to estimate and prevent effects of the invasive alien species. In this master's thesis I examined how alien species, lupine (*Lupinus polyphyllus*), affects the growth allocation and seed weights of cow parsley (*Anthriscus sylvestris*). The growth allocation study was conducted in Jyväskylä, Finland in the summer of 2011 by measuring traits of cow parsley from 11 study areas. Within each study area two cow parsley plots, which were relative close to each other, were selected one with and the other without lupine. The growth allocation was measured from 5 cow parsley individuals in each plot. There were no clear directional changes in the growth allocation traits of *A. sylvestris* (root-shoot ratio, the size of the above ground plant parts, the roots dry biomass, the number of umbels and umbellules) that could be linked to the presence of lupine in the study areas. The results varied greatly between different study areas. However, the lupine increased indirectly the height of the *A. sylvestris* by increasing the height of the vegetation growths. Overall the regional differences can be explained for example by the length of shared history of lupine and *A. sylvestris* in particular study area, the point of time when road side management takes place or by the plant community structure and soil microbe differences. Even though lupine is a strong competitor *A. sylvestris* grows and thrives in same vegetation growths as lupine and no signs of selection pressures created directly by lupine can be observed in the traits of *A. sylvestris*.

## Sisältö

<b>1. JOHDANTO .....</b>	<b>5</b>
<b>2. AINEISTO JA MENETELMÄT .....</b>	<b>8</b>
2.1 Tutkimuslajit.....	8
2.1.1 Komealupiini ( <i>Lupinus polyphyllus</i> ) .....	8
2.1.2 Koiranputki ( <i>Anthriscus sylvestris</i> ).....	9
2.2 Tutkimusasetelmat.....	10
2.2.1 Koiranputken vegetatiiviset ja kasvuston ominaisuudet.....	10
2.2.2 Maaperän happamuus ja johtokyky .....	13
2.2.3 Koiranputken siemenpainot .....	14
2.3 Tilastomenetelmät .....	14
<b>3. TULOKSET .....</b>	<b>15</b>
<b>4. TULOSTEN TARKASTELU.....</b>	<b>25</b>
<b>KIITOKSET.....</b>	<b>29</b>
<b>KIRJALLISUUS .....</b>	<b>29</b>

## 1. JOHDANTO

Kilpailu on yksi voimakkaimmista valintaa aiheuttavista tekijöistä (Darwin 1859) ja sen aikaansaamat vasteet voivat ilmetä kilpailevissa lajeissa jo ensimmäisten sukupolvien aikana (Huey ym. 2000, Lee 2002, Maron ym. 2004). Lajien välisen kilpailun aiheuttamat muutokset kilpailevissa lajeissa voivat olla muutoksia elinkierto-ominaisuuksissa, kuten morfologiassa (Huey ym. 2000) tai lisääntymisessä (Lee 2002). Kasvit voivat vaikuttaa toisiinsa kasveihin esimerkiksi hormonien (Tschardt 2001), muiden kemiallisten yhdisteiden (esimerkiksi Bais ym. 2004) tai suoran fyysisen kilpailun kautta (Campbell & Reece 2005). Kilpailu kohdistuu rajallisiin resursseihin, joita kasveilla ovat tila, valo, vesi, ravinteet ja mahdolliset pölyttäjät (Grime 1977). Kasvien välisessä kilpailussa kilpailu jakautuu maanpinnan yläpuolelle ja maanpinnan alapuolelle (juuristokilpailu) tapahtuvaan kilpailuun (Wilson 1988). Maan päänäköinen kilpailu on pääasiassa kilpailua valosta (Casper & Jackson 1997), mutta myös paikasta ja pölyttäjistä (Grime 1977). Valinta suosii yleensä suurta kokoa, koska suuri koko antaa monesti etulyöntiaseman kilpailtaessa maan päänäköisistä resursseista (Keating & Aarssen 2009). Maanpinnan alla puolestaan kilpailu kohdistuu yleensä ravinteisiin, veteen ja tilaan (Casper & Jackson 1997). Kasvien välisen kilpailun ja resurssien allokointin sijoittuminen maanpinnan yläpuolelle tai alapuolelle riippuu kilpailevien tai vuorovaikuttavien kasvien ominaisuuksista, ja myös ympäristöstä, jonka ne jakavat (Chapin ym. 1987). Ravinneköyhässä maaperässä juuristokilpailu on usein voimakkaampaa kuin runsasravinteisessä maaperässä (Cahill 1999, McConnaughay & Coleman 1999, Pugnaire & Luque 2001), kun taas esimerkiksi tiheässä kasvustossa maanpinnan yläpuolisten osien ominaisuudet, kuten kasvin korkeus ja se mille korkeudelle sen lehdet kasvavat, voivat olla avainasemassa kun kilpaillaan riittävästä valon saannista (Weiner ym., 1990, McConnaughay & Coleman 1999). Siten tutkimalla, kuinka kasvit allokoivat resurssejaan eri kasvinosiin erilaisissa kasvuolosuhteissa (Berendse & Möller 2009), voidaan saada tietoa kasvien välisistä vuorovaikutussuhteista.

Kasvit pystyvät tarvittaessa suuntaamaan, eli allokoimaan, resursseja joko maanpinnan yläpuolelle tai alapuolelle osiin riippuen kilpailutilanteesta (Bazzaz & Grace 1997) ja yleisistä ympäristöolosuhteista (Chapin ym. 1987). Allokointi on kasvin tapaa yrittää selvittää vaihtelevissa ympäristöolosuhteissa ja muuttuvien vuorovaikutussuhteiden keskellä (Bloom ym. 1985). Kasvi pyrkii saamaan lisää sitä resurssia, joka eniten rajoittaa sen kasvua, ja allokointi suuntautuu siihen kasvin osaan, jonka avulla rajoitettavaa resurssia saa parhaiten (Bloom ym. 1985). Olosuhteista riippuen kasvi pystyy kasvattamaan tiettyjen osiensa kokoa muiden osiensa kustannuksella (esim. Brewer 1999). Jos esimerkiksi kasvi kasvaa ympäristössä, jossa muu kasvillisuus on tavanomaista korkeampaa, voi kasvi allokoitaa resursseja varren kasvattamiseen juurien kasvattamisen sijaan (Lambers & Posthumus 1980). Tosin joissain tutkimuksissa on havaittu, että maanpinnan yläpuolisten osien kasvu ei pienennä juurien kokoa (Casper ym. 1998). Toisaalta tiheässä kasvustossa kasvit voivat panostaa enemmän juurien kasvuun taatakseen ravinteiden saantinsa, kun taas ilman muiden kasvien aiheuttamaa kilpailua kasvi panostaa enemmän lisääntymiseensä, kuten siementen määrään ja kokoon (Gersani ym. 2001). Kilpailun vaikutus allokointiin voi siis ilmetä eroina kasvinosiin koossa tai eroina esimerkiksi lisääntymispanostuksessa, kuten kukintojen määrässä tai siementen koossa (Bazzaz ym. 2000, Leishman ym. 2000). Siten allokointi voi antaa viitteitä kasviin mahdollisesti kohdistuvan kilpailupaineen laadusta, mikä on tärkeää selvitettäessä lajien välisen kilpailun aiheuttamia valintapaineita tai esimerkiksi ekosysteemiin tulleen uuden lajin aiheuttamia vaikutuksia.

Vieraslajeiksi kutsutaan lajeja, jotka ovat ihmisen toimien johdosta levittäytyneet alueille, joilla ne aikaisemmin eivät ole esiintyneet (Elton 1958, Lee 2002, Olson 2006). Ihmisten liikkuvuuden lisääntyä ja juna-, lento-, laiva- ja henkilöautoliikenteen yleistyttyä, on myös muiden lajien kulkeutumien uusille alueille helpottunut, ja sitä myötä vieraslajien määrä ekosysteemeissä lisääntynyt (Elton 1958, Olson 2006). Ihminen on myös sekä tahattomasti että tahallaan kuljettanut eliöitä alueille, joilla niitä aiemmin ei ole esiintynyt, ja joille ne eivät omatoimisesti olisi välttämättä pystyneet leviämään (Olson 2006). Vieraslajeja tavataan ympäri maapalloa kaikenlaisista ekosysteemeistä, joskin alttiimpia vieraslajeille ovat ihmisen muokkaamat ja säännöllisesti häiriöitä kohtaavat elinympäristöt (Rejmánek ym. 2005). Tehokkaimmin levittäytyviä ja opportunistilajeja tavataan kaikkialla maapallolla napa-alueita lukuun ottamatta. Vieraslajeille ominaisia piirteitä ovat muun muassa nopea kasvu ja lisääntyminen, hyvä dispersaalityky, laaja ekologinen lokero, fenotyypin plastisuus (yksilön kyky ilmentää erilaisia ulkoasuja ympäristöolosuhteista riippuen (Bradshaw 1965)) sekä ihmisen läheisyydessä esiintyminen (Vermeij 1996, Cox 2004). Usein vieraslajit ovat myös hyvin nopeita sopeutumaan uusiin ympäristöihin (esimerkiksi Huey ym. 2000). Vieraslajit ovat kuitenkin monimuotoinen ryhmä, jossa ominaisuudet vaihtelevat lajista riippuen. Vieraslajeista on muodostunut vakavasti otettava uhka monille ekosysteemeille, niiden monimuotoisuudelle ja toiminnalle (Mooney & Cleland 2001, Pimentel ym. 2005). Wilcove ym. (1998) totesivat maailman toiseksi suurimman biodiversiteettiä köyhdyttävän tekijän heti elinympäristöjen tuhoutumisen jälkeen olevan vieraslajit, mutta vieraslajien vaikutusta sukupuuttoihin ja luonnon monimuotoisuuden vähenemiseen on myös kritisoitu (Gurevitch & Padilla 2004, Didham ym. 2005).

Vieraslajeja (invasive/ alien species), jotka uudessa ympäristössään aiheuttavat ongelmia, olivat ne sitten ympäristöllisiä, taloudellisia, sosiaalisia tai esteettisiä, kutsutaan haitallisiksi vieraslajeiksi (Mooney & Cleland 2001, Pyšek & Richardson 2010, Maa- ja metsätalousministeriö 2012). Monet haitallisimmiksi luokitelluista vieraslajeista ovat niin kutsuttuja ekosysteemi-insinöörejä eli lajeja, jotka toiminnallaan aiheuttavat fyysisiä muutoksia ympäristössään ja sitä kautta koko ekosysteemissä (Jones ym. 1994, Campbell & Reece 2005). Ekosysteemi-insinöörit voivat muuttaa ravinteiden tai veden kiertokulkua tai muokata ympäristöään esimerkiksi varjostamalla muita lajeja (Jones ym. 1994). Esimerkiksi tyypeä ilmakehästä sitovat ekosysteemi-insinöörit voivat muokata maaperää niin voimakkaasti, että koko ekosysteemin kehitys muuttuu maaperän typpilisäyksen ja sitä seuraavan lajiston muutoksen myötä (Vitousek ym. 1987). Monet vieraslajit pystyvät myös erittämään maaperään muiden kasvien kasvuun haitallisia allelokemikaaleja, ja siten haitata paikallisten alkuperäislajien kasvuun ja kehitykseen (esimerkiksi Bais ym. 2003). Allelokemikaalien erittäminen eli allelopatia (Molisch 1937) on kasvin keino vähentää itseensä kohdistuvaa kilpailua (Laitinen 1994). Yksi haitallisimmista monia vieraslajeja kuvaavista ominaisuuksista onkin ravintoketjujen ja -verkkojen rakenteen muuttaminen paikallisten lajien kanssa kilpailemalla ja niiden ekolokeroita valtaamalla (Mooney & Cleland 2001). Vieraslajit voivatkin olla alkuperäislajeja voimakkaampia kilpailijoita (Vilà & Weiner 2004) ja siten myös alkuperäislajeille haitallisia (Vilà & Weiner 2004). Lajien levittäytyminen alueilta toisille luo haasteita niin uudelle tulokkaalle kuin alkuperäislajistollekin. Vieraslajin on löydettävä itselleen resursseja ja sopeuduttava sille vieraaseen ympäristöön, kun taas alkuperäislajin on pystyttävä vastaamaan uuden tulokkaan aiheuttamaan valintapaineeseen (Vermeij 1996). Tästä johtuen uuden lajin levittäytyminen ekosysteemiin voi aiheuttaa muutoksia sekä lajiyhteisön rakenteessa että vuorovaikutussuhteissa (esimerkiksi Callaway ym. 2005, Strauss ym. 2006).

Tutkimuksia vieraslajien jo aiheuttamista haitoista (Vitousek ym. 1987, Rhymer & Simberloff 1996, Strauss ym. 2006, Strayer ym. 2006) ja niiden sopeutumisesta uusiin

ympäristöihin on useita (Cox 2004, Sax & Gaines 2008), mutta niiden vaikutuksista alkuperäislajistoon tiedetään vähemmän. Tieto vieraslajien vaikutuksista koko ekosysteemin lajistoon, sen runsauksiin ja lukusuhteisiin on tärkeää, mutta tieto vieraslajin vaikutuksista yksittäiseen alkuperäislajiin on myös arvokasta, jotta vieraslajien aiheuttamia vaikutuksia alkuperäislajistolle pystyttäisiin paremmin arvioimaan. Suomessa vieraskasvilajin vaikutuksista lajistoon on tehty tutkimalla esimerkiksi haittakasvien levinneisyyttä ja vaikutusta pölyttäjämääriin (Valtonen ym. 2006, TIEVA Eteläinen 2007), mutta luonnonsuojelullisesti arvokasta tietoa tulokkaan vaikutuksista yksittäisen paikallisen lajin kasvuun, lisääntymiseen ja ylipäättänsä ekologiaan ei suomalaisista kasvilajeista ole juuri ollenkaan (Valtonen ym. 2006). Tarkempia tutkimuksia tarvitaan nimenomaan alkuperäislajien muutoksista ja sopeutumisesta uusiin lajeihin, koska ekosysteemin toiminnan ymmärtämisen edellytyksenä on lajien välisten vuorovaikutusten tunteminen. Pitkällä aikavälillä voi uuden tulokkaan aiheuttamat muuttuneet olosuhteet esimerkiksi kilpailun takia saada aikaan myös pysyviä geneettisiä muutoksia paikallisessa lajistossa saaden yksilöt sietämään paremmin vieraslajien aiheuttamaa kilpailua (Callaway & Aschehoug 2000, Lau 2006, Goergen ym. 2011). Toisaalta uuden lajin aiheuttamia vaikutuksia alkuperäislajistoon ja koko ekosysteemin toimintaan on haastavaa ennustaa ekosysteemien ja ravintoverkkojen monimutkaisuuden takia (Strayer ym. 2006). Tehokkaasti levittäytyvillä vieraslajeilla on kuitenkin yhteisiä piirteitä (Rejmanek ym. 2005), ja tutkimalla hyviä esimerkkilajeja voidaan saatuja tuloksia käyttää hyödyksi ja mahdollisesti yleistää koskemaan myös muita vieraslajeja, ja siten myös ehkäistä muidenkin haitallisten lajien vaikutuksia.

Komealupiini (*Lupinus polyphyllus*) on Suomessa erittäin haitalliseksi luokiteltu vieraskasvilaji (Maa- ja metsätalousministeriö 2012). Suomen ekosysteemeistä lupiini on runsastunut etenkin keto- ja niitty-ympäristöissä, ja lupiini onkin nykyään yleinen tienpientareiden kasvi (TIEVA Eteläinen 2007). Jo entuudestaan vähentyneet keto- ja niittyalueet (lähinnä tien pientareilla) ovat pienentyneet voimakkaasti alkuperäislajien kanssa kilpailevan lupiinin tieltä. Sen lisäksi, että lupiini erittää maaperään muiden kasvien kasvulle haitallisia allelokemikaaleja (Aniszewski 1993, Muzquiz ym. 2004), se lisää maaperän ravinteisuutta sitomalla ilmasta typpeä ja siirtämällä sitä maaperään (Davis 1991, Fremstad 2006). Erityisesti juuri maaperän ravinteiden lisäys on tienvarsilla vähentänyt köyhän maaperän kasvilajeja ja lisännyt nopeasti kasvavien rikkaruohoiksikin luokiteltavien ja runsaasta tyyppisestä hyötyvien kasvien määrää (Valtonen ym. 2006, TIEVA Eteläinen 2007). Kookkaana ja suurilehtisenä kasvina lupiini kasvattaa muille kasveille epäotollisen korkean ja tiheän kasvuston, ja siten säännölliseen niittoon sopeutuneet matalat tienvarsien ketokasvit tukahtuvat lupiinien lähellä valon ja tilan puutteeseen (Valtonen ym. 2006). Lupiini sen sijaan on kookas kasvi, ja monesti se erottuukin teiden pientareilla muuta kasvustoa korkeampana kasvina (Valtonen ym. 2006). Koiranputki (*Anthriscus sylvestris*) on harvoja alkuperäisiä suomalaisia lajeja, joiden voi nähdä kasvavan lupiinikasvuston joukossa (oma havainto, Valtonen ym. 2006). Koiranputki esiintyy luontaisesti tien pientareilla (Hämet-Ahti ym. 1998, Magnússon 2011) ja lisäksi se viihtyy typpipitoisessa maaperässä (Magnússon 2011). Komealupiini on Suomessa jo vuosikymmeniä esiintynyt voimakkaasti muiden kasvien kanssa kilpaileva laji, ja se esiintyy juuri niillä alueilla joilla koiranputkikin viihtyy. Mahdollista on, että komealupiinin kanssa samalla alueella esiintyvillä koiranputkilla voi olla havaittavissa muutoksia ominaisuuksissa ja kasvun allokoinnissa, jotka johtuvat vieraslajin vaikutuksesta. Koska komealupiini on voimakas kilpailija niin maanpinnan päällä kuin allakin (Fremstad 2006), voi komealupiinin ja koiranputken välinen mahdollinen kilpailu näkyä eroina koiranputken eri ominaisuuksissa ja kasvun allokoinnissa. Juurten kokoa tutkimalla saadaan tietoa mahdollisesta juurikilpailusta (Casper & Jackson 1997). Juuri-

verso-suhteen muutokset sen sijaan viittaavat ravinnekilpailuun (Wilson 1988). Kasvin korkeuden muutokset kertovat valokilpailun määrästä (Weiner ym. 1990, Dudley & Schmitt 1996) ja yleensäkin kasvin maanpäällisten osien koko puolestaan kyseisen kasvin panostuksesta lisääntymiseen (Weiner 1988). Vertaamalla kasvin ominaisuuksia esiintymispaikkojen välillä, joissa toisessa esiintyy kilpailija, ja toisessa ei, saadaan selville minkälaista kilpailua kasvien välillä mahdollisesti on, ja minkälaisia vaikutuksia kilpailulla on tutkittavaan lajiin.

Tässä Pro gradu –tutkielmassa selvitän, vaikuttaako komealupiinin läsnäolo koiranputken resurssien allokoimiseen. Tutkimuskysymykseni on, eroavatko koiranputken ominaisuudet koiranputkikasvustoissa, joissa kasvaa lupiinia, verrattuna koiranputkikasvustoon jossa ei kasva lupiinia? Allokoiko koiranputki kasvuunsa erilalla lupiinillä ollessa? Koska lupiinit ovat kooltaan perinteisiä tienpientareen niitty- ja ketokasveja huomattavasti kookkaampia (Valtonen ym. 2006), ne varjostavat tehokkaasti muita kasveja. Tämä voi luoda valintapaineen, joka suosii niitä kasveja, joiden varret ovat pitkiä ja lehdet isoja ja laajalle ulottuvia (Weiner ym. 1990, Dudley & Schmitt 1996). Jos koiranputki pystyy vastaamaan tähän valintapaineeseen, koiranputkien pitäisi olla korkeampia ja niiden maanpäällisten osien suhteessa suurempia kasvustoissa, joissa kasvaa lupiinia, verrattuna alueisiin, joissa lupiinia ei esiinny. Jos koiranputken ja lupiinien välillä on kilpailua, voi se myös osaltaan johtaa koiranputken koon suurenemiseen, koska suuri koko parantaa kasvin suhteellista kilpailukykyä (relative competitive performance) (Keddy ym. 2002). Lupiinilla on myös suuret ja voimakkaat juuret, joista on etua kilpailtaessa ravinteista (juuristokilpailu). Jos koiranputken ja lupiinien välillä on juuristokilpailua ja koiranputki pystyy vastaamaan tähän valintapaineeseen, koiranputkien juurien tulisi olla suurempia silloin kun lupiinia on läsnä (Hodge 2004). Juuristokilpailun lisääntyminen voi näkyä myös juuri-verso-suhteen kasvuna (Wilson & Tilman 1995). Lupiinien aiheuttama mahdollinen kilpailu voi vähentää koiranputkelle tarjolla olevien resurssien määrää. Vähäiset resurssit voivat ilmetä pienempinä koiranputken siemeninä lupiinien kasvaessa samalla kasvupaikalla (Weiner 1988, Leishman ym. 2000), tai siementen suurempana kokona, mutta vähäisempänä määränä (Venable 1992). Kilpailu ja resurssien saatavuus voi näkyä myös koiranputken kukintojen koossa. Vähäiset resurssit voivat johtaa kukintojen koon pienenemiseen (Worley ym. 2000).

## 2. AINEISTO JA MENETELMÄT

### 2.1 Tutkimuslajit

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

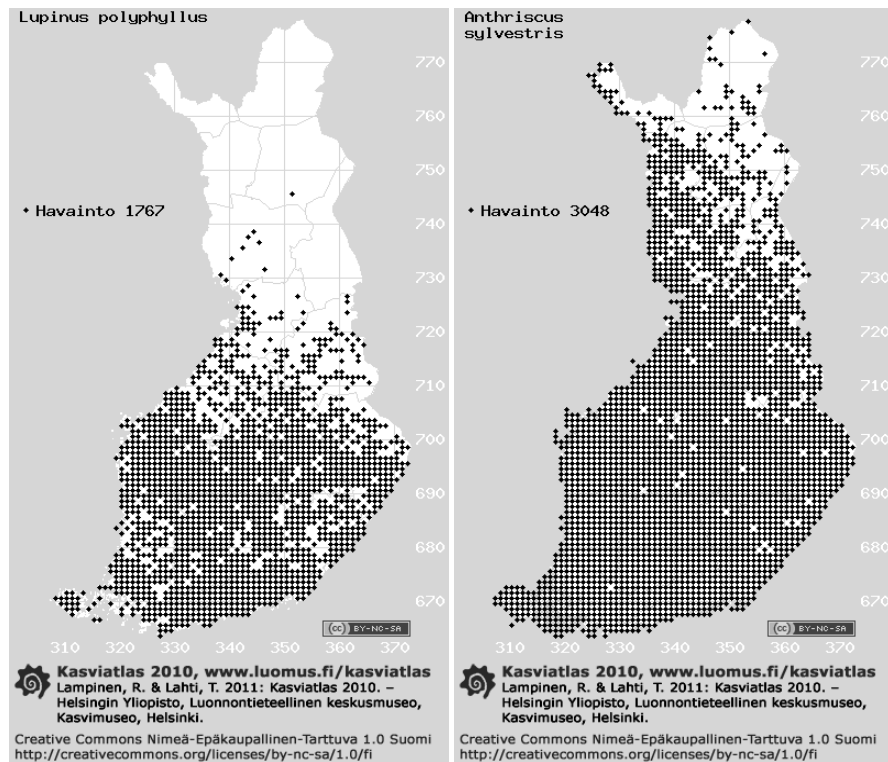
Komealupiini on hernekasveihin (*Fabaceae*) kuuluva, alun perin Pohjois-Amerikasta Eurooppaan ja sitä kautta koristekasviksi Suomeen tuotu, monivuotinen kasvi (Kurlovich 2002). Se kasvaa noin 50–150 cm korkeaksi, ja kukkii kesäkuusta heinäkuuhun. Suomessa komealupiini eli lupiini on päässyt leviämään pihoista luontoon, ja sitä esiintyy teiden ja ratojen varsilla sekä joutomailla lähes koko Suomessa pohjoisinta Suomea lukuun ottamatta (Lampinen & Lahti 2011) (Kuva 1). Kuten monet muutkin hernekasvit, lupiini pystyy sitomaan ilmasta typpeä muuttaen maaperää samalla ravinnepitoisemmaksi ja tehden siitä epäotollisen niukkaravinteisilla alueilla esiintyville, paikoitellen uhanalaisille, paikallisille niitty- ja ketokasveille. Lupiinien voidaan sanoa olevan niin kutsuttu ekosysteemi-insinööri. Suomessa lupiinien levittäytyminen tienvarsille, metsiin ja niityille yksipuolistaa niin paikallista kasvilajistoa kuin myös vähentää niistä riippuvaisten hyönteisten lajirunsausta (TIEVA Eteläinen 2007, Valtonen ym. 2006). Kaliforniassa



tehdyssä tutkimuksessa tyypeä sitovan lupiinin (*Lupinus arboreus*, bush lupine) läsnäolon havaittiin yksipuolistavan paikallista lajistoa ja lisäävän rikkaruohojen määrää Kalifornian rannikon ruohomailla (Maron & Connors 1996). Lupiinit kilpailukykyisinä vieraslajeina ovat vallanneet alaa myös muun muassa Uudessa-Seelannissa (*L. polyphyllus*) (Fremstad 2010) ja Islannissa (*Lupinus nootkatensis*, alaskanlupiini) (Magnússon 2010).

### 2.1.2 Koiranputki (*Anthriscus sylvestris*)

Koiranputki on sarjakukkaisiin (*Apiaceae*) kuuluva monivuotinen ja alkuperäinen suomalainen kasvi. Koiranputki kukkii keskikesältä elokuulle valkoisin kukin, ja se on hyvin yleinen koko Suomessa. Koiranputki viihtyy typpipitoisessa maaperässä, ja sitä kasvaakin runsaina kasvustoina muun muassa teiden varsilla, pientareilla ja pihoissa (Kuva 1) (Hiitonen ym. 2005, Magnússon 2011). Koiranputkea tavataan samoilta kasvupaikoilta kuin lupiinia, ja monesti tiheässä lupiinikasvustossa koiranputki on ainoa sieltä erottuva laji lupiinin lisäksi (oma havainto). Koska koiranputki esiintyy luonnostaan satunnaisia tai säännöllisiä häiriöitä kokevilla alueilla, kuten joutomailla, kesantopelloilla ja tienpientareilla (Hämet-Ahti ym. 1998, Hiitonen ym. 2005, Magnússon 2011), voi olla, että se sietää monia muita suomalaisia kasvilajeja paremmin myös komealupiinin aiheuttamaa valintapainetta. Koiranputki kasvattaa suuren, jopa 2 metriä pitkän, pitkulaisen juurakon, johon se varastoi ravinteita (Magnússon 2011). Kun resursseja on vähän ja kilpailu vähäisistä resursseista on kovaa, pystyy koiranputki hyödyntämään varastoimiaan ravinteita selviytyäkseen. Selviytyminen vararavinnon avulla tekee koiranputkesta sitkeän kasvin, ja siitä voi olla olennaisesti hyötyä kasvustossa, jossa on paljon lupiinia. Juurikilpailun on havaittu olevan erityisen voimakasta kasville etenkin tiheässä ja varjoisassa kasvustossa, sekä paljon juuria sisältävässä maaperässä (Schenk 2002, Scherber ym. 2010), joskin tapauksissa, joissa maaperä on runsasravinteinen voi juurikilpailun merkitys olla vähäisempi (Schenk 2002). Koiranputken tiedetään viihtyvän ravinteikkaassa maaperässä (Magnússon 2011), joka myös osaltaan voisi selittää koiranputken viihtymistä ja selviytymistä samoilla kasvupaikoilla lupiinin kanssa. Koiranputki myös leviää tehokkaasti juuristonsa avulla ja se tuottaa suuren määrän siemeniä yhden kasvukauden aikana, mikä osaltaan edesauttaa kasvin leviämistä (Magnússon 2011). Koiranputki mielletäänkin monesti rikkakasviksi, jonka kasvuston hävittäminen vaatii useamman kesän niittämisen. Muun muassa edellä mainitut koiranputken ominaisuudet ovat auttaneet sen leviämisessä normaalin esiintymisalueensa ulkopuolelle, ja se onkin haitallinen vieraslaji Grönlannissa ja Islannissa (Magnússon 2011).



Kuva 1. Komealupiinin (*Lupinus polyphyllus*) ja koiranputken (*Anthriscus sylvestris*) levinneisyyskartat (Lampinen & Lahti 2011).

## 2.2 Tutkimusasetelmat

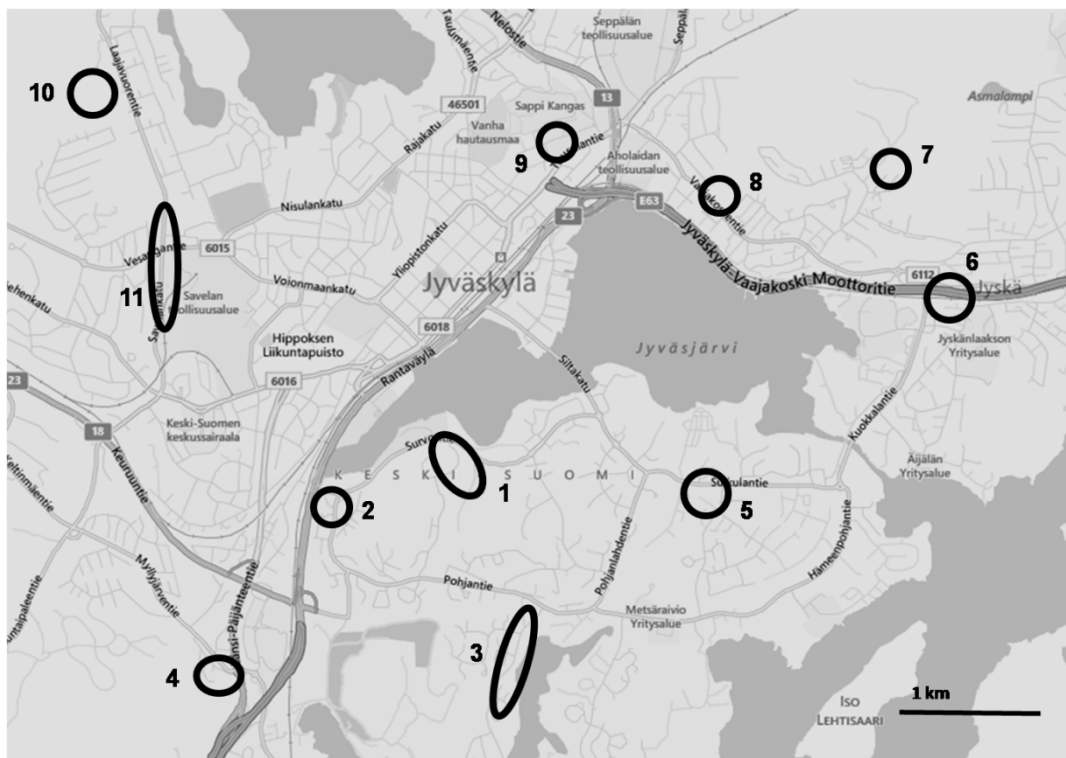
### 2.2.1 Koiranputken vegetatiiviset ja kasvuston ominaisuudet

Koiranputkien eri ominaisuuksia mitattiin maastossa, jotta saataisiin selville eroavatko koiranputket lupiinikasvustossa ja alueilla, joilla ei kasva lupiinia. Maastomittaukset tehtiin 6.–20.6.2011, jolloin koiranputken kukinta oli huipussaan. Maastomittauksia tehtiin 11 Jyväskylän kaupunginosassa (Ylistö, Ristonmaa, Ristikivi, Kuokkala, Jyskä, Halssila, Kivistö, Tourula, Laajavuori, Kortepohja ja Keljo) (Kuva 2, Taulukko 1). Kaupunginosista valittiin koiranputkikasvustot niin, että ne olivat ympäristöltään ja kasvuolosuhteiltaan toisiaan vastaavat. Tutkimusaloiksi valittiin aurinkoisia tien pientareita, jotka ovat mahdollisia koiranputken ja komealupiinin kasvupaikkoja. Jokaiselta alueelta valittiin 2 koiranputkikasvustoa (tutkimusalaa) niin, että toisessa kasvustossa kasvoi ("koe") ja toisessa ei kasvanut komealupiinia ("kontrolli"). Tutkimusalat sijaitsivat vähintään 5 m päässä toisistaan. Koiranputkia 50 cm:n säteellä ympäröivän kasvuston korkeus mitattiin. Kasvuston korkeus vaihteli tutkimusaloilla lupiinin läsnäolon ja alueen suhteen (Taulukko 2). Kaikkiaan kahdeksalla alueella kymmenestä kasvuston korkeus oli kuitenkin suurempi, kun lupiinia kasvoi kasvustossa, ja keskimäärin kasvusto oli korkeampaa lupiinin läsnä ollessa (Kuva 3). Alueet myös erosivat toisistaan silloin kun lupiinia ei kasvanut koiranputken kanssa.

Taulukko 1. Jyväskylän tutkimusalueet ja niiden maantieteellinen sijainti.

TUTKIMUSALUEIDEN KOORDINAATIT*		
Alue	N/ leveyttä	E/ pituutta
Halssila	62° 15.193'	25° 48.985'
Jyskä	62° 14.4'	25° 49.464'
Keljo	62° 12.8'	25° 42.902'
Kivistö	62° 14.75'	25° 47.115'
Kortepohja	62° 14.54'	25° 42.273'
Kuokkala	62° 13.562'	25° 47.177'
Laajavuori	62° 15.467'	25° 41.628'
Ristikivi	62° 12.84'	25° 45.302'
Ristonmaa	62° 13.341'	25° 43.551'
Tourula	62° 15.017'	25° 45.682'
Ylistö	62° 13.73'	25° 44.827'

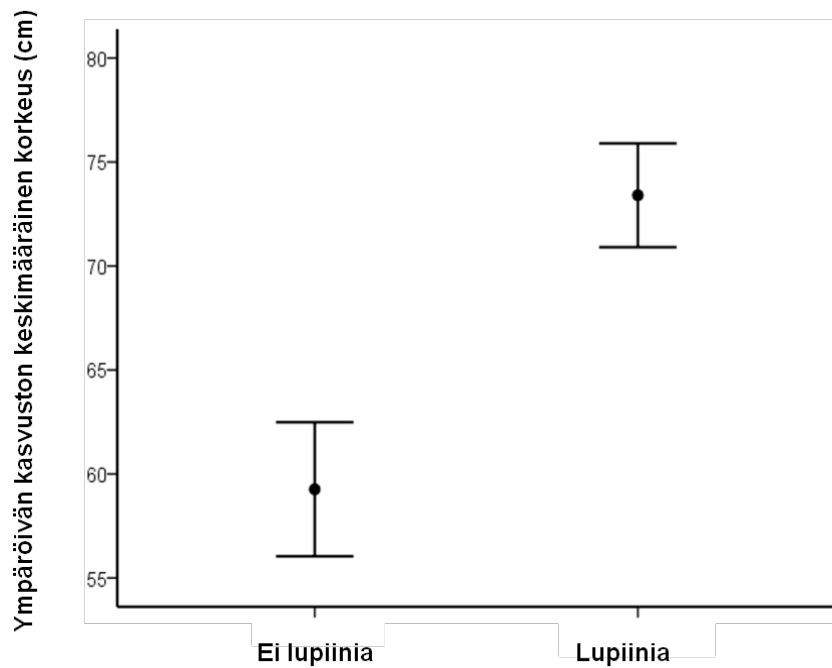
\*ETRS89 maantieteellinen koordinaatisto (~WGS84)



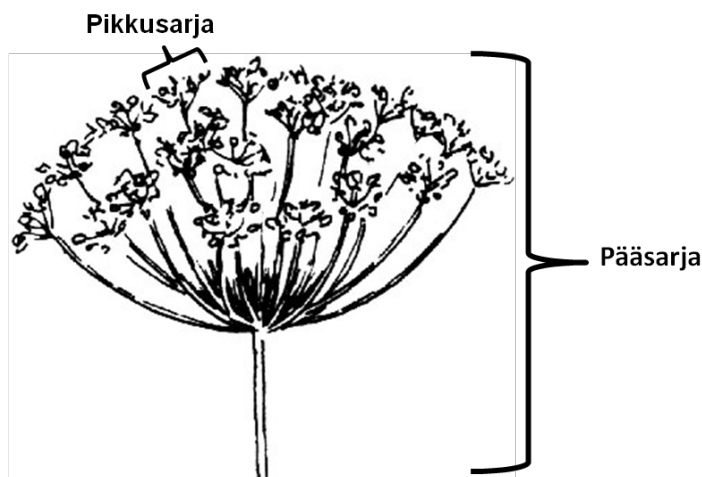
Kuva 2. Kaupunginosat, joilta koiranputkia kerättiin: 1. Ylistö, 2. Ristonmaa, 3. Ristikivi, 4. Keljo, 5. Kuokkala, 6. Jyskä, 7. Halssila, 8. Kivistö, 9. Tourula, 10. Laajavuori ja 11. Kortepohja.

Koe- ja kontrollialoilta valittiin 5 keskimääräisen kokoista koiranputkiyksilöä. Jokaisen valitun kasvin kohdalla kirjattiin seuraavat ominaisuudet: kasvaako 2 metrin säteellä komealupiinia (kyllä/ ei), koiranputken korkeus (cm), kukinnon pääsarjojen ja pikkusarjojen lukumäärä (Kuva 4), ja koiranputkea ympäröivän kasvuston keskimääräinen

korkeus (cm). Koiranputkien kukinnot, varsi lehtineen ja juuri laitettiin paperipusseihin ja kuivattiin 40 °C asteessa 3 viikkoa. Suurimpia juuria ja varsia pilkottiin pienemmiksi ennen kuivausta niiden kuivamisen nopeuttamiseksi. Kasvit punnittiin (Rautes Satorius BL1500S) heti kuivauksen päättymisen jälkeen, jotta näytteet eivät keräisi kosteutta.



Kuva 3. Koiranputkia ympäröivän kasvuston keskimääräinen korkeus koealoilla ( $\pm$  SE), joissa oli tai ei ollut lupiinia.



Kuva 4. Sarjakukkaisen kasvin kukinto (mukailtu [www.answers.com](http://www.answers.com)).

Taulukko 2. Ympäröivän kasvuston vegetatiivinen kasvu lupiinin vaikutuksen alaisena eri alueiden välillä. Taulukossa esitetty lupiinin, alueen ja mittauspäivän vaikutus koiranputkia ympäröivän kasvuston korkeuteen (logaritmimuunnettu aineisto). A) Kovarianssianalyysin tulokset, jossa vastemuuttujana on ympäröivän kasvuston korkeus, kiinteänä faktorina lupiinin esiintyminen (on/ ei ole lupiinia (lupiini)), satunnaisfaktorina kaupunginosa (alue) ja kovariaattina mittausajankohta. B) Lupiinin esiintymisen (lupiinia/ ei-lupiinia) ja C) alueiden päävaikutukset testattiin yksinkertaisten vaikutusten avulla.

Vaihtelun lähde	df	MS	F	P
A Lupiini	1	3809,585	4,336	0,068
Alue	10	1096,499	1,330	0,338
Lupiini*Alue	9	837,018	3,026	0,004**
Mittausajankohta	1	53,333	0,193	0,662
B Lupiini vs. ei lupiinia				
Kuokkala	1	122,500	0,443	0,508
Jyskä	1	4013,889	14,511	<0,001** +
Halssila	1	1960,000	7,086	0,009** +
Kivistö	1	81,692	0,295	0,588
Ristonmaa	1	61,289	0,222	0,639
Ylistö	1	40,000	0,145	0,705
Tourula	1	4442,135	16,059	<0,001** +
Kortepohja	1	73,059	0,264	0,609
Laajavuori	1	3,296	0,012	0,913
Keljo	1	90,000	0,325	0,570
C Alueiden väliset erot				
Lupiinia	10	496,920	1,796	0,081
Ei lupiinia	10	1368,919	4,949	<0,001**

\* Tulos tilastollisesti merkitsevä  $P < 0,05$

\*\* Tulos tilastollisesti merkitsevä  $P < 0,01$

+ Lupiinin läsnä ollessa muuttujan arvo suurempi kuin ilman lupiinia

– Lupiinin läsnä ollessa muuttujan arvo pienempi kuin ilman lupiinia

### 2.2.2 Maaperän happamuus ja johtokyky

Koealueiden maaperänäytteistä määritettiin happamuus ja ravinnepitoisuus, jotta nähtäisiin vaikuttaako lupiini yleisiin kasvuolosuhteisiin. Näytteet kerättiin 3 päivän aikana: 5.7, 18.7 ja 21.7.2011. Jokaiselta 11 alueelta, jolla tehtiin koiranputkien maastomittauksia (Kuva 2, Taulukko 1), otettiin istutuslapiolla 3 maaperänäytettä (näytekooko noin 3 dl), jotka ulottuivat maanpinnasta 15 cm syvyyteen. Useamman näytteen ottaminen jokaisesta kasvustosta (noin 20 m<sup>2</sup>/ kasvusto) mahdollisti ravinteiden laikuttaisen jakautumisen (Jackson & Caldwell 1993) aiheuttaman vaikutuksen sulkemisen pois mittaustuloksista. Näytteestä poistettiin kasvin osat, jotta ne eivät vaikuttaisi näytteen maaperäravinteisuuteen ja happamuuteen. Näytteet säilöttiin suljettaviin Minigrip-

pusseihin, ja kuivattiin huoneenlämmössä 3 viikkoa. Kuivauksen jälkeen näytteitä säilytettiin kylmiössä (8 °C) analysointiin asti (5.– 8.10.2011).

Maaperänäytteistä mitattiin johtokyky, joka kuvaa maanesteeseen liuenneiden ravinnesuolojen kokonaismäärää ja antaa siten kuvan maaperän ravinteisuudesta (Smith & Doran 1996). Koska johtokykyyn eniten vaikuttavat nitraattityppi, kalium, sulfaatti ja kloori, antaa johtokyky hyvin viitteitä maaperän tyyppipitoisuudesta. Jokaisena maaperänäytteiden analysointipäivinä analysoitiin sekä ei-lupiini- että lupiinalueiden näytteitä, jotka oli valittu satunnaisesti. Kuivaa maaperänäytettä ja tislattua vettä (enintään 2 päivää vanhaa) laitettiin lasipulloon tilavuussuhteessa 1:4. Pulloa ravistettiin voimakkaasti, niin että vesi ja maa-aines sekoittuivat hyvin keskenään, ja näyte jätettiin tasaantumaan 10–12 tunniksi. Jokaisesta kerätyistä näytteestä tehtiin 3 sisäistä näytettä mittaustuloksen tarkkuuden parantamiseksi. Johtokyky mitattiin johtokymittarilla aina ennen happamuuden mittaamista digitaalisella pH-mittarilla (VWR pHenomenal pH1000H). Ennen mittausten aloittamista johtokymittari kalibroitiin tislattulla vedellä. Ennen ensimmäisen oikean näytteen mittaamista (niin happamuutta kuin johtokykyä mitattaessa) mittarien tasaamiseksi mitattiin aina yhden ylimääräisen edellä mainitulla tavalla tehdyn vesifaasinäytteen ominaisuuksia. Jokaisen näytteen vesifaasia myös pyöräytettiin kevyesti ennen mittausta, jotta nesteessä olevat hiukkaset olisivat siinä tasaisesti jakautuneet. Näytteistä mitattiin ensin johtokyky, jonka jälkeen happamuus samassa järjestyksessä kuin johtokyky. Johtokykyä mitattaessa ylös kirjattiin mittarin antama ominaissähköjohtokyky ( $\text{mS m}^{-1}$ ) sadasosan tarkkuudella, sen hetkinen nesteen lämpötila (°C) ja lämpötilan mukainen korjauskerroin, jolla korjataan mitattua johtokykyä. Happamuutta mitattaessa ylös kirjattiin mittarin antama pH sadasosan tarkkuudella. Molemmissa mittauksissa mittaria luettiin vasta kun lukema ei enää heilahdellut vaan tasaantui pysyväksi.

Koealojen maaperän ominaisuudet eivät eronneet toisistaan lupiinin läsnäolon (happamuus: 2-ANOVA:  $F_{1,20} = 0,715$ ,  $p = 0,408$ ; johtokyky:  $F_{1,20} = 0,453$ ,  $p = 0,509$ ) tai kaupunginosien suhteen (happamuus:  $F_{10,11} = 1,639$ ,  $p = 0,215$ ; johtokyky:  $F_{10,11} = 1,412$ ,  $p = 0,289$ ).

### 2.2.3 Koiranputken siemenpainot

Komealupiinin vaikutusta koiranputken siemenpainoihin tutkittiin keräämällä koiranputkien siemeniä kesällä 2010 Jyväskylästä kolmelta alueelta (Ylistö, Halssila ja Kortepohja). Jokaiselta alueelta siemeniä kerättiin kahdesta koiranputkikasvustosta, joista toisessa ei kasvanut ja toisessa kasvoi lupiinia. Näiden kasvustojen etäisyys toisistaan oli vähintään 10 m. Molemmista kasvustoista kerättiin siemeniä useammalta eri kasvuyksilöltä (Ylistö: ei lupiinia  $n = 9$ , lupiinia  $n = 11$ , Kortepohja: ei lupiinia  $n = 16$ , lupiinia  $n = 13$ , Halssila: ei lupiinia  $n = 17$ , lupiinia  $n = 17$ ). Jokaisen alueen kummastakin kasvustosta (lupiinia/ ei lupiinia) valittiin 5 yksilöä, joilta punnittiin 25 siementä. Tämän lisäksi lopuilta yksilöistä punnittiin jokaiselta 6 satunnaisesti valittua siementä. Siemenet säilytettiin paperipusseissa 22 °C asteen lämpötilassa. Siemenet punnittiin (Mettler Toledo XS105DU analyysivaaka) 0,1 milligramman tarkkuudella.

## 2.3 Tilastomenetelmät

Lupiinin vaikutusta koiranputken ominaisuuksiin (pää- ja pikkusarjojen lukumäärät, juuri-verso-suhde ja juurien koko) analysoitiin kovarianssianalyysillä, ja siementen painoa, maaperän happamuutta ja johtokykyä kaksisuuntaisella varianssianalyysillä. Analyysissä selittävinä muuttujina olivat lupiini (on/ ei ole kasvustossa; kiinteämuuttuja) ja alue (satunnaismuuttuja). Kovarianssianalyysissä kovariaatteina olivat lisäksi koiranputkia ympäröivän kasvuston korkeus (cm) ja mittausajankohta (pvm). Mittausajankohta kertoo

ensimmäisen ja viimeisen maastossa tehdyn mittauksen välillä kuluneen ajan. Ottamalla mittaajajankohta mukaan analyysihin voitiin maastomittausten aikana tapahtuva kasvustojen muuttuminen huomioida tuloksissa. Jos yhdysvaikutus oli merkitsevä tai lähellä merkitsevää, testattiin päävaikutukset yksinkertaisten vaikutusten testillä tulosten varmistamiseksi. Koiranputken korkeuteen vaikuttavia tekijöitä analysoitiin kovarianssianalyysillä, jossa vastemuuttujana oli koiranputken korkeus, kiinteänä muuttujana lupiinin esiintyminen, satunnaisfaktorina kaupunginosa (alue) ja kovariaattina koiranputkia ympäröivän kasvuston korkeus ja mittaajajankohta. Juuri-verso-suhteesta, juurien kuivapainoista, pääsarjojen ja pikkusarjojen lukumääristä sekä koiranputken korkeuksista käytettiin analyysissä logaritimuunnettuja arvoja, jotta varianssianalyysin normaalijakautuneisuusoletus toteutuisi kaikissa käsittelyryhmissä (alueiden lupiinia/ ei-lupiinia-kasvustot). Logaritimuunnoksesta huolimatta pää- ja pikkusarjoissa, koiranputken korkeudessa ja ympäröivän kasvuston korkeudessa joidenkin käsittelyryhmien normaalijakautuneisuus ei toteutunut. Koska kovarianssianalyysi ei ole herkkä poikkeavuuksille normaalijakautuneisuudesta (Underwood 1997), testattiin muuttujat kovarianssianalyysillä. Pääkomponenttianalyysillä (PCA) tehtiin koiranputken maanpinnan yläpuolisia osia kuvaavista muuttujista (pikkusarjojen lukumäärä, pääsarjojen lukumäärä, varren kuivapaino ja kukinnon kuivapaino) uusi muuttuja, joka kuvaa koiranputken kokonaispanostusta maanpinnan yläpuolisiin osiin. Pääkomponenttianalyysi tuotti vain yhden komponentin, joka sisälsi 88,48 % analyysissä käytettyjen muuttujien vaihtelusta (ominaisarvolla 3,539). Maanpinnan yläpuolisia osia kuvaava aineisto ei täyttänyt varianssianalyysin oletusta varianssien yhtäsuuruudesta, joten lupiinin vaikutusta kaupunginosan sisällä testattiin parametrittömällä Mann-Whitney U-testillä ja kaupunginosien välisiä eroja lupiinin suhteen parametrittömällä Kruskal-Wallis testillä. Ristikiven lupiinia-koealueelta ei ole saatavilla muuttujia: pääsarjat, pikkusarjat, koiranputken korkeus, ympäröivän kasvuston korkeus ja maanpinnan yläpuoliset osat (ks. Hulbert 1984). Kaikki aineistot analysoitiin PASW Statistics 18.0-ohjelmalla.

### 3. TULOKSET

Lupiinin esiintyminen tai alue ei vaikuttanut maanpinnan yläpuolisten osien kokoon (Taulukko 5). Lupiinin esiintymisen ja alueen välinen yhdysvaikutus oli merkitsevä, kun testattiin lupiinin ja alueen vaikutuksia juurien kuivapainoon, koiranputken korkeuteen ja siemenpainoon (Taulukot 4, 6 ja 9). Hyvin lähellä merkitsevää oli yhdysvaikutus juuri-verso-suhteessa, pää- ja pikkusarjoissa (Taulukot 3, 7 ja 8). Tämä viittaa siihen, että lupiinin läsnäolon vaikutus vaihteli alueittain. Lupiini vaikutti koiranputken kuivapainoon, pikkusarjojen lukumääriin ja korkeuteen kolmella alueella yhdestätoista. Niin alueet, jolla erot olivat merkitseviä, sekä vaikutuksen suunta vaihtelivat muuttujasta riippuen. Lupiinin esiintyminen lisäsi koiranputken siemenpainoa vain yhdellä kolmesta alueesta (Kuva 7). Muilla alueilla ei havaittu vaikutusta. Kasvuston korkeus ja mittaajajankohta vaikuttivat koiranputken korkeuteen ja juurien kuivapainoon. Koiranputket olivat sitä korkeampia, mitä korkeampi niitä ympäröivä kasvusto oli (Kuva 6). Lisäksi ympäröivän kasvuston korkeus vaikutti pää- ja pikkusarjojen lukumääriin (Taulukot 7 ja 8): pää- ja pikkusarjoja oli enemmän mitä korkeampi ympäröivä kasvusto oli.

Kun lupiinia kasvoi koiranputken kanssa, alueet erosivat merkitsevästi maanpinnan yläpuolisen osien, pää- ja pikkusarjojen ja siemenpainojen suhteen (Taulukot 5, 7, 8 ja 9) (Kuvat 5 ja 7). Lupiinin vaikutus juuri-verso-suhteeseen oli päinvastainen: alueet erosivat toisistaan silloin kun lupiinia ei ollut kasvustossa (Taulukko 3) (Kuva 5). Juurien kuivapainoa ja koiranputken korkeutta tarkasteltaessa selkeää lupiinin läsnäolosta johtuvia

alueiden välisiä eroja ei ollut. Alueet erosivat merkitsevästi toisistaan sekä silloin lupiinia kasvoi että ei kasvanut koiranputken kanssa (Taulukot 4 ja 6).

Taulukko 3. Lupiinin, alueen, ympäröivän kasvuston ja mittauspäivän vaikutus juuri-versosuhteeseen (logaritmimeunnettu aineisto). A) Kovarianssianalyysin tulokset, jossa vastemuuttujana on juuri-verso-suhde, kiinteänä faktorina lupiinin esiintyminen (on/ ei ole lupiinia (lupiini)), satunnaisfaktorina kaupunginosa (alue) ja kovariaatteina ympäröivän kasvuston korkeus ja mittausajankohta. B) Lupiinin esiintymisen (lupiinia/ ei-lupiinia) ja C) kaupunginosien päävaikutukset testattiin yksinkertaisten vaikutusten avulla.

Vaihtelun lähde	df	MS	F	P	
<b>A</b>					
Lupiini	1	0,138	1,830	0,207	
Alue	10	0,073	0,595	0,528	
Lupiini*Alue	9	0,077	1,871	0,068	
Ympäröivän kasvuston korkeus	1	0,019	0,453	0,503	
Mittausajankohta	1	0,010	0,231	0,632	
<b>B</b>					
Lupiini vs. ei lupiinia					
Ristikivi	1	0,022	0,471	0,494	
Kuokkala	1	0,130	3,147	0,080	
Jyskä	1	0,072	1,732	0,192	
Halssila	1	0,033	0,794	0,375	
Kivistö	1	6,493e <sup>-5</sup>	0,002	0,969	
Ristonmaa	1	0,001	0,034	0,855	
Ylistö	1	0,180	4,342	0,040*	-
Tourula	1	0,280	6,772	0,011*	+
Kortepohja	1	0,012	0,298	0,587	
Laajavuori	1	0,125	3,026	0,089	
Keljo	1	0,001	0,018	0,894	
<b>C</b>					
Alueiden väliset erot					
Lupiinia	9	0,023	0,567	0,820	
Ei lupiinia	9	0,096	2,318	0,019*	

\* Tulos tilastollisesti merkitsevä  $P < 0,05$

\*\* Tulos tilastollisesti merkitsevä  $P < 0,01$

+ Lupiinin läsnä ollessa muuttujan arvo suurempi kuin ilman lupiinia

- Lupiinin läsnä ollessa muuttujan arvo pienempi kuin ilman lupiinia



Taulukko 4. Lupiinin, alueen, ympäröivän kasvuston ja mittauspäivän vaikutus juurien kuivapainoon (logaritmimeunnettu aineisto). A) Kaksisuuntaisen varianssianalyysin tulokset, jossa vastemuuttujana on juurien kuivapaino, kiinteänä faktorina lupiinin esiintyminen (on/ ei ole lupiinia (lupiini)), satunnaisfaktorina kaupunginosa (alue) ja kovariaatteina ympäröivän kasvuston korkeus ja mittausajankohta B) Lupiinin esiintymisen (lupiinia/ ei-lupiinia) ja C) kaupunginosien päävaikutukset testattiin yksinkertaisten vaikutusten avulla.

	Vaihtelun lähde	df	MS	F	P	
A	Lupiini	1	0,611	0,697	0,452	
	Alue	10	0,697	0,784	0,647	
	Lupiini*Alue	9	0,907	2,912	0,005**	
	Ympäröivän kasvuston korkeus	1	1,357	4,414	0,039*	
	Mittausajankohta	1	1,797	5,767	0,019*	
B	Lupiini vs. ei lupiinia					
	Kuokkala	1	1,104	3,543	0,063	
	Jyskä	1	0,332	1,065	0,305	
	Halssila	1	0,013	0,042	0,839	
	Kivistö	1	1,976	6,342	0,014*	-
	Ristonmaa	1	3,499	11,229	0,001**	+
	Ylistö	1	0,822	2,639	0,108	
	Tourula	1	0,111	0,355	0,553	
	Kortepohja	1	0,909	2,919	0,091	
	Laajavuori	1	2,528	8,114	0,006**	-
Keljo	1	0,082	0,264	0,609		
C	Alueiden väliset erot					
	Lupiinia	9	0,740	2,375	0,019*	
	Ei lupiinia	10	0,674	2,163	0,028*	

\* Tulos tilastollisesti merkitsevä  $P < 0,05$

\*\* Tulos tilastollisesti merkitsevä  $P < 0,01$

+ Lupiinin läsnä ollessa muuttujan arvo suurempi kuin ilman lupiinia

- Lupiinin läsnä ollessa muuttujan arvo pienempi kuin ilman lupiinia

Taulukko 5. Lupiinin ja alueen vaikutus maanpinnan yläpuolisten osien kokoon. A) Parametrittoman Mann-Whitney-testin tulokset lupiinin (on/ ei lupiinia) ja B) Kruskal-Wallis-testin tulokset alueen vaikutuksesta maanpinnan yläpuolisten osien kokoon ja C) Alueiden väliset erot lupiinia/ ei-lupiinia-kasvustoissa (Kruskal-Wallis).

A	Vaihtelun lähde	n	Z	P
	Lupiini	105	- 1,225	0,220
B	Vaihtelun lähde	df	$\chi^2$	P
	Alue	10	10,376	0,408
C	Alueiden väliset erot	df	$\chi^2$	P
	Lupiinia	9	17,284	0,044*
	Ei lupiinia	10	14,034	0,171

\* Tulos tilastollisesti merkitsevä  $P < 0,05$

\*\* Tulos tilastollisesti merkitsevä  $P < 0,01$

+ Lupiinin läsnä ollessa muuttujan arvo suurempi kuin ilman lupiinia

– Lupiinin läsnä ollessa muuttujan arvo pienempi kuin ilman lupiinia

Taulukko 6. Lupiin, alueen, ympäröivän kasvuston ja mittauspäivän vaikutus koiranputken korkeuteen. A) Kovarianssianalyysin tulokset, jossa vastemuuttujana on koiranputken korkeus, satunnaisfaktorina kaupunginosa (alue) ja kovariaattina koiranputkia ympäröivän kasvuston korkeus ja mittausajankohta. B) Lupiinin esiintymisen (lupiinia/ ei-lupiinia) ja C) alueiden päävaikutukset testattiin yksinkertaisten vaikutusten avulla.

	df	MS	F	P	
A Lupiini	1	0,007	0,129	0,728	
Alue	10	0,063	1,155	0,417	
Lupiini*Alue	9	0,055	2,412	0,018*	
Ympäröivän kasvuston korkeus	1	0,179	7,791	0,007**	
Mittausajankohta	1	0,193	8,432	0,005**	
B Lupiinia vs. ei lupiinia					
Kuokkala	1	0,063	2,761	0,100	
Jyskä	1	0,004	0,178	0,674	
Halssila	1	0,009	0,406	0,526	
Kivistö	1	0,132	5,782	0,018*	-
Ristonmaa	1	0,240	10,477	0,002**	+
Ylistö	1	0,078	3,404	0,069	
Tourula	1	0,026	1,151	0,287	
Kortepohja	1	0,123	5,373	0,023*	-
Laajavuori	1	0,052	2,269	0,136	
Keljo	1	0,011	0,472	0,494	
C Alueiden väliset erot					
Lupiinia	9	0,062	2,687	0,009**	
Ei lupiinia	10	0,055	2,414	0,014*	

\* Tulos tilastollisesti merkitsevä  $P < 0,05$

\*\* Tulos tilastollisesti merkitsevä  $P < 0,01$

+ Lupiinin läsnä ollessa muuttujan arvo suurempi kuin ilman lupiinia

- Lupiinin läsnä ollessa muuttujan arvo pienempi kuin ilman lupiinia

Taulukko 7. Lupiinin, alueen, ympäröivän kasvuston ja mittauspäivän vaikutus pääsarjojen lukumääriin (logaritmimuunnettu aineisto). A) Kaksisuuntaisen varianssianalyysin tulokset, jossa vastemuuttujana on pääsarjojen lukumäärä, kiinteänä faktorina lupiinin esiintyminen (on/ ei ole lupiinia (lupiini)), satunnaisfaktorina kaupunginosa (alue) ja kovariaatteina ympäröivän kasvuston korkeus ja mittausajankohta. B) Lupiinin esiintymisen (lupiinia/ ei-lupiinia) ja C) kaupunginosien päävaikutukset testattiin yksinkertaisten vaikutusten avulla.

	Vaihtelun lähde	df	MS	F	P	
A	Lupiini	1	0,024	0,082	0,781	
	Alue	10	0,301	1,011	0,496	
	Lupiini*Alue	9	0,302	1,856	0,069	
	Ympäröivän kasvuston korkeus	1	1,060	6,545	0,012*	
	Mittausajankohta	1	0,409	2,522	0,116	
B	Lupiinia vs. ei lupiinia					
	Kuokkala	1	0,223	1,375	0,244	
	Jyskä	1	0,006	0,036	0,850	
	Halssila	1	0,028	0,174	0,678	
	Kivistö	1	1,890	11,670	0,001**	-
	Ristonmaa	1	0,883	5,451	0,022*	+
	Ylistö	1	0,002	0,014	0,908	
	Tourula	1	0,475	2,932	0,091	
	Kortepohja	1	0,143	0,884	0,350	
	Laajavuori	1	0,024	0,145	0,704	
Keljo	1	0,002	0,009	0,923		
C	Alueiden väliset erot					
	Lupiinia	9	0,512	3,159	0,003**	
	Ei lupiinia	10	0,143	0,880	0,555	

\* Tulos tilastollisesti merkitsevä  $P < 0,05$

\*\* Tulos tilastollisesti merkitsevä  $P < 0,01$

+ Lupiinin läsnä ollessa muuttujan arvo suurempi kuin ilman lupiinia

- Lupiinin läsnä ollessa muuttujan arvo pienempi kuin ilman lupiinia

Taulukko 8. Lupiinin, alueen, ympäröivän kasvuston ja mittauspäivän vaikutus pikkusarjojen lukumääriin (logaritimuunnettu aineisto). A) Kovarianssianalyysin tulokset, jossa vastemuuttujana on pikkusarjojen lukumäärä, kiinteänä faktorina lupiinin esiintyminen (on/ ei ole lupiinia (lupiini)), satunnaisfaktorina kaupunginosa (alue) ja kovariaatteina ympäröivän kasvuston korkeus ja mittausajankohta. B) Lupiinin esiintymisen (lupiinia/ ei-lupiinia) ja C) alueiden päävaikutukset testattiin yksinkertaisten vaikutusten avulla.

Vaihtelun lähde	df	MS	F	P	
A Lupiini	1	0,129	0,351	0,567	
Alue	10	0,472	1,148	0,421	
Lupiini*Alue	9	0,378	1,982	0,053*	
Ympäröivän kasvuston korkeus	1	1,273	6,678	0,012*	
Mittausajankohta	1	0,453	2,375	0,127	
B Lupiinia vs. ei lupiinia					
Kuokkala	1	0,313	1,644	0,203	
Jyskä	1	0,012	0,064	0,800	
Halssila	1	0,064	0,337	0,563	
Kivistö	1	1,532	8,038	0,006**	-
Ristonmaa	1	1,538	8,070	0,006**	+
Ylistö	1	0,029	0,153	0,697	
Tourula	1	0,927	4,863	0,030*	+
Kortepohja	1	0,152	0,798	0,374	
Laajavuori	1	0,007	0,037	0,847	
Keljo	1	0,120	0,630	0,430	
C Alueiden väliset erot					
Lupiinia	9	0,689	3,616	0,001**	
Ei lupiinia	10	0,205	1,076	0,390	

\* Tulos tilastollisesti merkitsevä  $P < 0,05$

\*\* Tulos tilastollisesti erittäin merkitsevä  $P < 0,01$

+ Lupiinin läsnä ollessa muuttujan arvo suurempi kuin ilman lupiinia

- Lupiinin läsnä ollessa muuttujan arvo pienempi kuin ilman lupiinia

Taulukko 9. Lupiinin ja alueen vaikutus koiranputken siementen painoon. A) Kaksisuuntaisen varianssianalyysin tulokset, jossa vastemuuttujana on siemenpaino, kiinteänä faktorina lupiinin esiintyminen (on/ ei ole lupiinia (lupiini)) ja satunnaisfaktorina kaupunginosa (alue). B) Lupiinin esiintymisen (lupiinia/ ei-lupiinia) ja C) kaupunginosien päävaikutukset testattiin yksinkertaisten vaikutusten avulla.

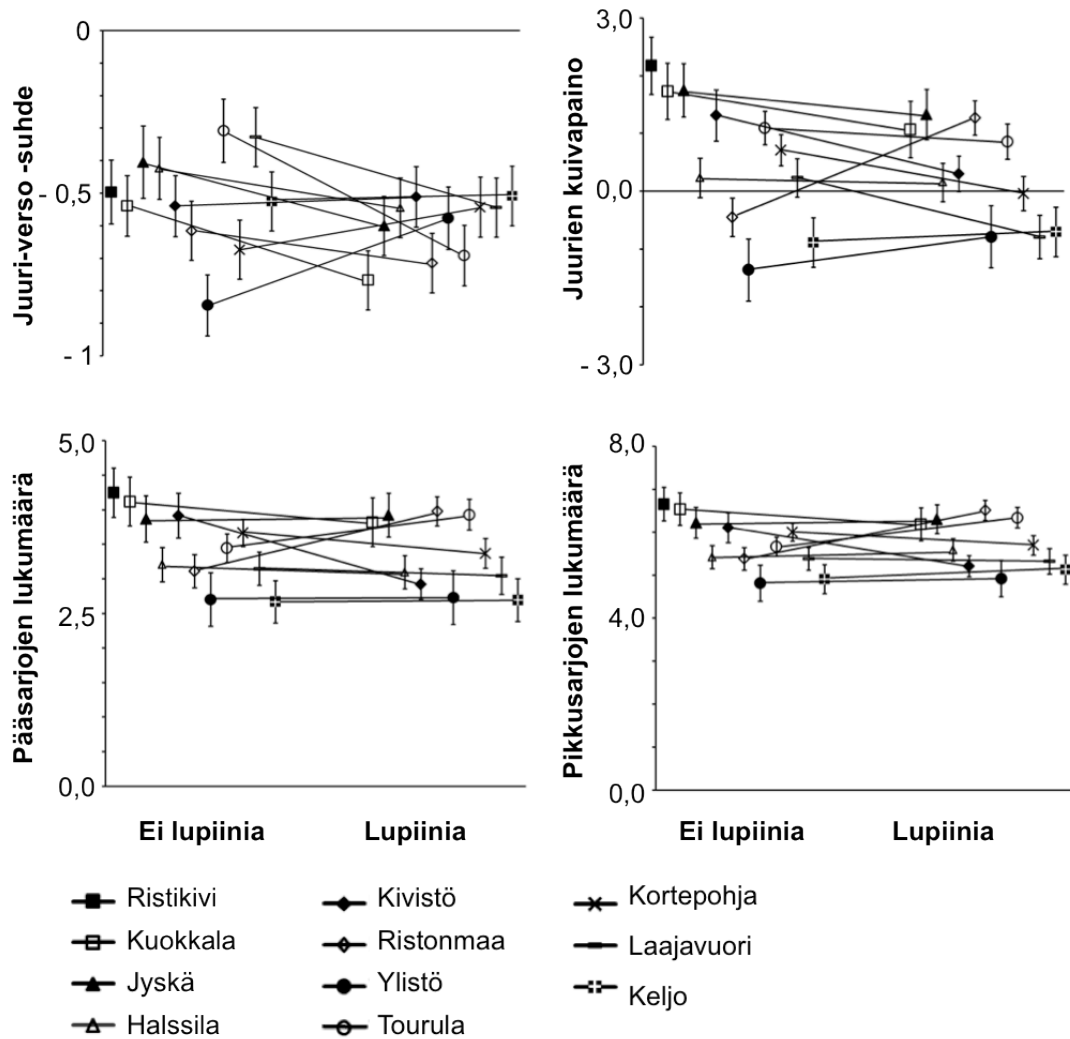
Vaihtelun lähde	df	MS	F	P
A Lupiini	1	0,643	0,327	0,624
Alue	2	0,905	0,451	0,689
Lupiini*Alue	2	2,007	4,381	0,016*
B Lupiinia vs. ei lupiinia				
Halssila	1	0,471	1,028	0,314
Ylistö	1	0,920	2,008	0,161
Kortepohja	1	3,918	8,554	0,005** +
C Alueiden väliset erot				
Lupiinia	2	2,860	6,245	0,003**
Ei lupiinia	2	0,115	0,250	0,779

\* Tulos tilastollisesti merkitsevä  $P < 0,05$

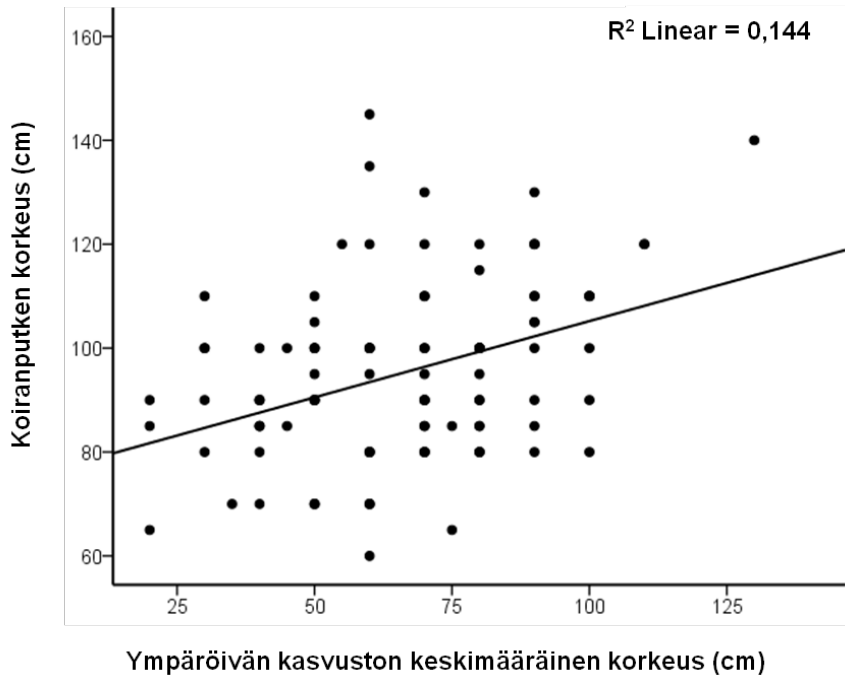
\*\* Tulos tilastollisesti merkitsevä  $P < 0,01$

+ Lupiinin läsnä ollessa muuttujan arvo suurempi kuin ilman lupiinia

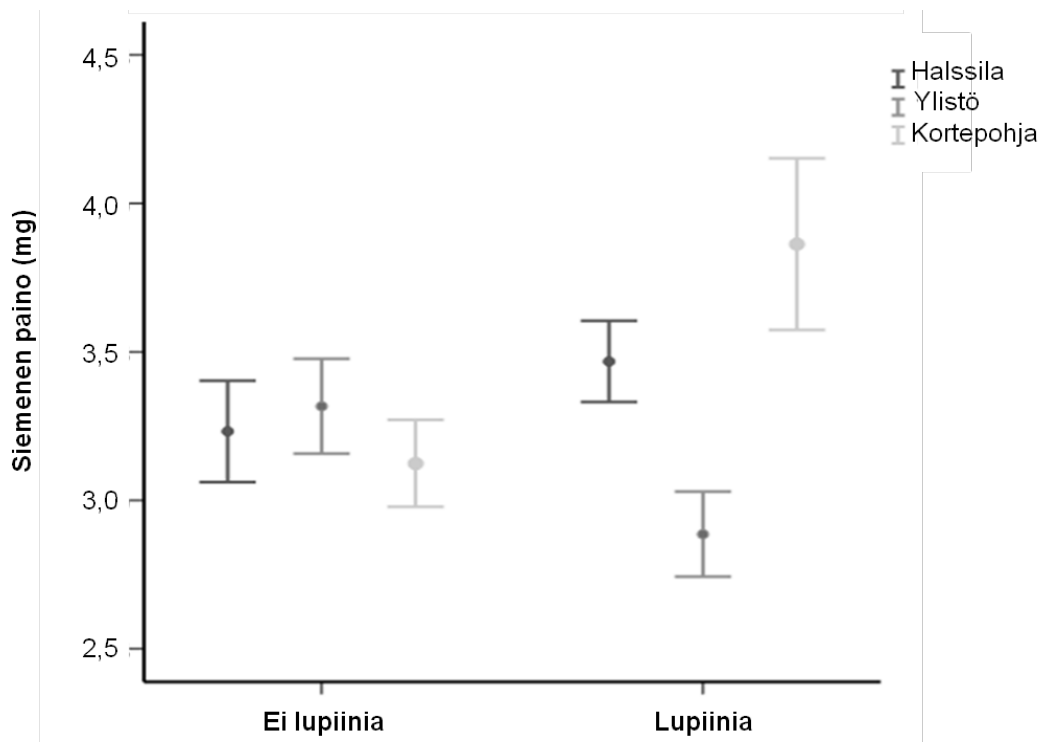
– Lupiinin läsnä ollessa muuttujan arvo pienempi kuin ilman lupiinia



Kuva 5. Juuri-verso-suhde, juurien kuivapaino ja pääsarjojen sekä pikkusarjojen lukumäärät (logaritmimuunnetut) alueittain lupiinikasvustoissa ja ilman lupiinia. Kuvassa korjatut keskiarvot, joissa kovariaattien (mittausajankohta ja ympäröivän kasvuston korkeus) vaikutus on vakioitu. X-akselilla lupiinin esiintyminen kasvustossa, ja y-akselilla kukin muuttuja ( $\pm$  SE).



Kuva 6. Koiranputken korkeus (cm) suhteessa ympäröivän kasvuston keskimääräiseen korkeuteen.  $R^2$  Linear = selitysaste.



Kuva 7. Koiranputkien siementen painot (mg  $\pm$  SE) kasvustossa, joissa ei kasvanut ja kasvoi lupiinia.



#### 4. TULOSTEN TARKASTELU

Tämän tutkielman tavoitteena oli selvittää, kuinka haitallisen vieraslajin, komealupiinin (*Lupinus polyphyllus*), esiintyminen samalla kasvupaikalla vaikuttaa paikallisen koiranputken (*Anthriscus sylvestris*) kasvun allokointiin ja siemenpainoihin. Koiranputken allokointia tutkimalla haluttiin myös selvittää, onko koiranputken ja lupiinin välillä kilpailua. Saadut tulokset vaihtelivat suuresti eri tutkimusalueiden kesken, niin koiranputken siemenpainoissa kuin kasviosien suhteissa, ja alueesta riippuen tulokset saattoivat olla myös täysin päinvastaisia tai vaikutuksia ei havaittu lainkaan. Selkeää systemaattista lupiinin aiheutuvaa vaikutusta koiranputkeen ei siten havaittu.

Resurssien ja kasvun allokoinnin kannalta mielenkiintoisimmat tutkitut koiranputken ominaisuudet olivat juuri-verso-suhde, juurien kuivapaino ja maanpinnan yläpuolisten osien koko, koska kasvinosien ja niiden suhteiden muutoksia tutkimalla voi saada tietoa mahdollisesta lajien välisestä kilpailusta, ja sen sijoittumisesta maanpinnan päälle tai alle. Oletuksena oli, että lupiinin läsnä ollessa juuristokilpailu olisi voimakkaampaa, ja se näkyisi koiranputkissa juuri-verso-suhteen suurenemisena (juuret suuret suhteessa versoon) ja siten myös juurien kuivapainojen kasvamisena (Hodge 2004, Wilson & Tilman 1995). Lupiinin vaikutuksella ei kuitenkaan ollut selkeää suuntaa edellä mainittuihin koiranputken ominaisuuksiin, vaan lupiinin vaikutus vaihteli alueittain hyvin paljon eivätkä vaikutukset olleet yhdensuuntaisia. Lupiini vaikutti juuri-verso-suhteeseen vain kahdella alueella: Tourulassa lupiinin läsnä ollessa juuri-verso-allokaatio versoon oli pienempää, kun taas Ylistöllä allokaatio versoon oli suurempaa (Taulukko 3) (Kuva 5). Juurien kuivapainon suhteen Tourulassa ja Ylistöllä ei ollut eroja lupiinia ja ei-lupiinia -kasvustojen välillä (Taulukko 4) (Kuva 5), vaikka oletusten ja juuri-verso-allokaation mukaan niin olisi voinut olettaa. Juurien kuivapainot olivat Kivistöllä ja Laajavuoressa lupiinin läsnä ollessa pienempiä ja Ristonmaalla sen sijaan suurempia kuin ilman lupiinia. Maanpinnan yläpuolisiin osiin ei lupiini tai alue vaikuttanut (Taulukko 5), vaikka oletusten mukaan koiranputkeen kohdistuvan lisääntyneen kilpailun perusteella allokaatio maanpinnan yläpuolisiin osiin olisi pitänyt lisääntyä valo- ja tilakilpailun lisääntyessä. Tulokset viittaavat siihen, että merkkejä mahdollisesta lupiinin ja koiranputken välisestä kilpailusta ilmennee joillain alueilla, mutta kilpailu ei ole samanlaista kaikilla alueilla. Esimerkiksi Tourulassa, jossa koiranputket kasvattivat enemmän juuria verrattuna versoon, kun ne kasvoivat samalla alueella kuin lupiinit, voi juurien suhteellisesti suurempi koko kertoa lisääntyneestä juuri- ja ravinnepitoisuudesta (Wilson & Tilman 1995). Sen sijaan Ylistöllä juuri-verso-suhde oli lupiinia kasvavalla alueella pienempi, joka viittaisi kilpailun painottuvan maan yläpuolisiin resurssihin kuten valoon ja tilaan (Weiner ym. 1990, Dudley & Schmitt 1996).

Se, että selkeää lupiinin läsnäolosta aiheutuvaa muutosta juuri-verso-suhteissa, juuripainoissa ja maanpinnan yläpuolisissa osien koossa ei havaittu, voi osaltaan selittyä sillä, että maaperän ravinnepitoisuudet eivät eronneet eri alueilla toisistaan. Vaikka lupiinin tiedetäänkin lisäävän maaperän ravinteisuutta (Davis 1991), tässä tutkimuksessa siitä ei saatu viitteitä vaan maaperän resurssit olivat lähes samat kaikissa kasvustoissa. Tutkimusalojen keskimääräinen johtokyky oli  $3,6 \text{ mS m}^{-1}$  (keskihajonta 1,4), joka vastaa kutakuinkin suomalaisen tuoreen metsän tai pellon muokkauskerroksen johtokykyä (Huttunen ym. 2009). Johtokyky voi kuitenkin vaihdella suuresti myös samankaltaisten metsien ja peltojen välillä, joten vertailtaessa eri alueiden johtokykyä tulee kiinnittää huomiota mahdolliseen vaihteluun. Ravinteiden kohtalaisesta määrästä johtuen koiranputken ja lupiinin välille ei ehkä ole syntynyt kilpailua kasvulle elintärkeistä ravinteista, mikä sitten näkyisi juuri-verso-suhteen muutoksena. Koska koiranputki viihtyy

ravinteikkaassa maaperässä, se voi vähäravinteiseen maaperään tottuneita kasveja tehokkaammin pystyä myös hyödyntämään maaperässä tarjolla olevia ravinteita, ja siten selviytyä paremmin voimakkaan kilpailijan läsnä ollessa. Se, että lupiinin läsnäolo ei pääasiassa aiheuttanut eroja juuri-verso-suhteessa, voidaan myös selittää kasvin fenotyypillisellä plastisuudella, kuten Aerts ym. (1991) havaitsivat kanervalla (*Calluna vulgaris*), kellokanervalla (*Erica tetralix*) ja siniheinällä (*Molinia caerulea*) tehdyssä tutkimuksessaan. Fenotyypillisellä plastisuudella tarkoitetaan yksilön kykyä ilmentää erilaisia ulkoasuja ympäristöolosuhteista riippuen (Bradshaw 1965). Jos vuorovaikutuksessa olevilla kasveilla yhteinen historia on lyhyt, voivat muutokset kasveissa, ja tässä tapauksessa myös erot alueiden välillä johtua fenotyypillisestä plastisuudesta, eikä varsinaisista geneettisistä eroista kasvipopulaatioiden välillä, joita lyhyellä aikavälillä ei ole vielä ehtinyt kehittyä. Fenotyypillisesti plastinen kasvi pystyy paremmin mukautumaan muuttuviin ympäristöolosuhteisiin (Bradshaw 1965), ja siten esimerkiksi sietämään uutta kilpailevaa kasvilajia (Strauss ym. 2006). Jos plastisuus parantaa yksilön kilpailukykyä (Strauss ym. 2006), siitä voi olla suurta hyötyä paikalliselle lajille etenkin invaasion alkuvaiheessa, jolloin sopeutumisen on tapahduttava nopeasti eikä geneettisiä sopeumia ole vielä ehtinyt kehittyä (Strauss ym. 2006). Koska tässä tutkimuksessa ei selvitetty koiranputken plastisuuden osuutta, ei voida myöskään sanoa mitkä havaitut muutokset tai erot ovat geneettisiä ja mitkä fenotyypistä plastisuutta. Lupiinin läsnäolo vähensi alueiden välisiä eroja koiranputken juuri-verso-suhteessa (Taulukko 3) (Kuva 5), joka voi selittyä sillä, että suurena (Lampinen & Lahti 2011) ja monesti tiheästi kasvavana (Valtonen ym. 2006, TIEVA Eteläinen 2007) kasvina lupiini muodostaa kasvustoja, joissa lajisto on homogeenisempi. Siten yleiset kasvuolosuhteet eri lupiinikasvustoissa ovat mahdollisesti keskenään samankaltaisempia, kuin tyyppillisessä suomalaisessa tienpientareen heterogeenisessä kasvustossa ilman yhtä valtalajia (Valtonen ym. 2006, TIEVA Eteläinen 2007). Tällöin homogeenisessä kasvustossa koiranputkiyksilöissäkin koon ja kasvinosien suhteiden vaihtelu on pientä, kun taas (resurssiltaan) heterogeenisessä kasvustossa yksilöiden välillä on usein enemmän vaihtelua (Hutchings ym. 2003). Edellä mainittua selitystä tukee tulos koiranputkia ympäröivän kasvillisuuden korkeudesta. Koiranputkia ympäröivän kasvillisuuden korkeus oli alueiden kesken samankaltaisempi, kun lupiinia esiintyi kasvustossa (Taulukko 2), eli juuri-verso-suhteen tapaan eroja alueiden välillä oli vähemmän kun lupiinia kasvoi paikalla.

Lupiinin vaikutus koiranputken korkeuteen vaihteli alueittain, eikä siten oletus suuren lupiinin kanssa korkeiksi kasvavista koiranputkista toteutunut. Vain Kortepohjassa, Kivistöllä ja Ristonmaalla lupiinin vaikutus korkeuteen oli merkitsevä, Kortepohjassa ja Kivistöllä korkeuden ollessa pienempi lupiinin kanssa esiintyessään ja Ristonmaalla päinvastaisesti suurempi (Taulukko 6). Kivistön ja Ristonmaan tulokset ovat samansuuntaisia juurien koon suhteen siten, että pienijuurisella kasvulla varsi on lyhyempi, kun taas suurijuurisella kasvulla myös varren pituuskin on suurempi. Kivistöllä panostus juurien kokoon oli vähäistä, joten pienet juuret jo itsessään rajoittavat korkeuskasvua, koska korkea kasvi tarvitsee pystyssä pysyäkseen tukevat juuret. Ristonmaalla vaikutus oli vastakkainen, ja koiranputken suurempi allokointi kasvuun näkyi siellä sekä juurien isona kokona, että korkeana vartena. Vaikka yhdenmukaisuutta koiranputkien korkeuden ja lupiinin esiintymisen suhteen ei suurimmalla osalla alueista havaittu, vaikutti lupiini kuitenkin epäsuorasti koiranputken korkeuteen. Kasvillisuus oli keskimääräisesti korkeampaa lupiinikasvustoissa kuin alueilla, joissa lupiinia ei kasvanut (Kuva 3). Toisaalta mitä korkeampaa ympäröivä kasvillisuus oli, sitä korkeampia olivat koiranputkien varret (Kuva 6). Kasvuston korkeutta koskevat tulokset ovat yhteneväisiä vuonna 2006 tehdyn tutkimuksen kanssa (Valtonen ym.). Tutkimuksessa (Valtonen ym.

2006) todettiin myös, että tyypillistä ketokasvillisuutta korkeammaksi kasvavat kasvit kuten timotei (*Phelum pratense*), karhunputki (*Angelica sylvestris*) ja nurmipuntarpää (*Alopecurus pratensis*) pystyvät matalia kasveja paremmin kilpailemaan valosta lupiinikasvustoissa, joka osaltaan selittää myös koiranputken painetta kasvaa korkeammaksi lupiinin lähistöllä. Korkeassa ja tiheässä kasvustossa resurssien allokoiminen pitemmän varren kasvattamiseen on koiranputken keino vastata lisääntyneeseen kilpailuun valosta (Weiner ym. 1990, Dudley & Schmitt 1996), ja pitkän varren kasvattaminen toimii myös yleisenä vasteena kilpailutilanteessa (Keddy ym. 2002). Voimakkaasti muuntelevana kasvina (korkeus 50–150 cm) (Hämet-Ahti ym. 1998) koiranputki pystyykin korkeassa kasvustossa ja lupiinin läsnä ollessa vastaamaan paineeseen kasvaa korkeammaksi.

Pikku- tai pääsarjojen kukintojen määrän suhteen ei havaittu mitään selkeää lupiinista aiheutuvaa suuntaa allokaatioissa, joskin jälleen Kivistöllä ja Ristonmaalla lupiinin vaikutus oli merkitsevä (Taulukko 7 ja 8). Kivistöllä pieni juurten koko ja varren korkeus, ja siten kaiken kaikkiaan pieni koko, lienevät vaikuttaneen myös siihen, että pää- ja pikkusarjat olivat lukumäärältään vähäisempiä lupiinin kanssa esiintyessään. Ristonmaalla sen sijaan kukintojen määrät olivat lupiinikasvustoissa suurempia, niin pää- kuin pikkusarjoissakin. Allokaatio juureen, varren pituuteen ja kukintoihin on Ristonmaalla ollut lupiinin kanssa suurempaa kuin ilman lupiinia, vaikka suurimmalla osalla alueista mitään näin selkeää lupiinista aiheutuvaa allokaatiota ei havaittu. Oletuksena oli, että koiranputkeen kohdistuu valintapaine tuottaa suuria ja näyttäviä kukintoja lupiinin kanssa esiintyessään, jotta se suurien lupiinin kukkien joukossa erottuisi ja saisi pölyttäjävierailuja (Weiner 1988, Brody & Mitchell 1997). Toisaalta lupiinin läheisyydessä esiintyvän kasvin kukintojen koon voisi olettaa pienenevän, koska suuri ja näyttäväkukkainen lupiini voi toimia niin sanottuna magneettilajina, ja houkutellessa pölyttäjiä myös paikalla kasvavalle koiranputkelle (Molina-Montenegro ym. 2008). Tuloksissa ei kuitenkaan ollut viitteitä pölyttäjakilpailusta, resurssakilpailusta tai edes magneettilajiteoriasta. Myöskään aiemmassa tutkimuksessa (Kauppinen 2011) ei havainnut komealupiinin lisäävän läheisten hiirenvirtojen pölyttäjävierailuja. Se, että maaperän ravinnepitoisuuksissa ei ollut eroja kasvustojen välillä, selittää osaltaan miksei pää- tai pikkusarjojenkaan määrissä havaita mitään kilpailuun viittaavaa.

Selvää koiranputken siemenen painon muutosta lupiinista riippuen ei havaittu, vaan tulokset olivat ristiriitaisia: lupiinikasvustoissa kerätyt koiranputken siemenet olivat isompia, pienempiä tai samankokoisia kuin jos alueella ei kasvanut lupiinia (Taulukko 9) (Kuva 7). Yhtenä oletuksista oli, että koiranputken on siemenkilpailussa pärjätäkseen tuotettava entistä suurempia siemeniä (Leishman ym. 2000), koska massaltaan suuremmat siemenet itävät pienempiä todennäköisemmin ja suuremmista siemenistä kehittyneet versot kasvavat nopeammin ja tuottavat enemmän kukintoja (Dolan 1984, Stanton 1984). Suuret siemenet ovat myös yleisesti kilpailukykyisempiä (Leishman ym. 2000). Kuitenkin vain yhdellä alueella kolmesta siemenpainot olivat selkeästi suurempia lupiinikasvustoissa, eikä siten oletukset toteutuneet. Toisaalta lupiinikasvustossa kasvaville koiranputkille voi olla hyötyä pienistä siemenistä, jotka kulkeutuvat isoja ja painavia siemeniä helpommin kauemmaksi emokasvista (Leishman ym. 2000), ja siten myös lupiineista. Kulkeutuminen kauemmaksi lupiineista voi vähentää siemenkilpailua, koska kookkaiden lupiinin siementen ei ole havaittu leviävän kuin korkeintaan 2 metrin päähän lupiinikasvustosta (Jantunen ym. 2005, Nieminen & Rantanen 2012). Tämäkään hypoteesi ei kuitenkaan saanut voimakasta tukea. Vain yhdellä alueella koiranputken siemenet olivatkin pienempiä lupiinin läsnä ollessa. Ristiriitaisia tuloksia voi selittää se, että lupiinin ja koiranputken välillä ei ole kilpailua tai ainakaan riittävän voimakasta kilpailua esimerkiksi resurssista, joka johtaisi siemenkoon muutoksiin. Koska maaperän ravinteisuus, joka voi vaikuttaa

koiranputken siemenpanostukseen (Weiner 1988, Leishman ym. 2000), ei eronnut kasvustojen välillä, voidaan maaperän resurssien vaikutus siemenpainoihin sulkea pois. Alueet erosivat toisistaan siemenpainojen suhteen silloin, kun lupiinia kasvoi koiranputken kanssa (Taulukko 9). Alueiden välisten erojen syynä voi olla mahdollisesti erot muissa kasvulosuhteissa kuin maaperässä ja se, että vaihtelu siemenkoossa on suurta. Pää- ja pikkusarjojen kohdalla havaittiin samainen lupiinista johtuva alueiden välisten erojen kasvu (Taulukko 7 ja 8) (Kuva 5). Siemenpainot ja kukintojen määrät kertovat molemmat kasvin panostuksesta lisääntymiseen (Campbell & Reece 2005), joten voi olla, että lupiinin läsnäolo aiheuttaa koiranputken lisääntymispanostukseen jonkinlaista hajauttavaa vaikutusta (Campbell & Reece 2005), jonka takia myös ääripäiden siemenet ja kukinnot ovat yleistyneet populaatioissa.

Kaiken kaikkiaan tutkimusalueiden välillä oli paljon eroja tuloksissa. Vaikka kasvupaikat olivat silmämääräisesti toistensa kaltaisia, ei tutkimuksessa saatu tietoa esimerkiksi niiden maankäytön historiasta, mikä voisi selittää eroja niin maaperässä kuin kasvillisuudessakin (Steenwerth ym. 2002). Alueiden välisiin eroihin voivat vaikuttaa myös kaupunkialueiden tienpientareilla, ja siten myös kokeessa käytetyillä koealoilla suoritettavat hoitotoimenpiteet. Koska niittojen ajankohta Jyväskylän kaupunkialueilla vaihtelee, niiton aiheuttaman häiriön suuruus voi vaihdella riippuen alueen kasvien kehitysvaiheesta niittohetkellä ja siten resurssien määrästä eri kasvinosissa, ja vaikuttaa kunkin alueen dynamiikkaan (Weiner 2004). Myöskään lupiinin leviämishistoriaa ei tiedetä. Kaikkien koealueiden koiranputkipopulaatioilla ei ole välttämättä lupiinin kanssa yhtä pitkää yhteistä historiaa. Koska pitkään yhdessä kasvaneille lajeille on ehtinyt jo kehittyä vasteita toistensa aiheuttamiin valintapaineisiin, pitemmän aikaa uuden vieraslajin kanssa kasvanut kasviyhteisö voi olla kilpailukykyisempi kuin vasta hiljattain uuden lajin invaasion kokenut kasviyhteisö (Lau 2006, Strauss ym. 2006, Leger & Espeland 2010, Goergen ym. 2011). Toisaalta on mahdollista, että tähän tutkimukseen valituilla koealueilla, joilla ei tutkimuksen tekohetkellä kasvanut lupiinia, on sitä kuitenkin voinut aikaisemmin kasvaa. Siten näiden alueiden koiranputkipopulaatiot ovat voineet aikaisemmin esiintyä lupiinin kanssa, ja ne ovat voineet jo sopeutua lupiinin läsnäoloon, minkä seurauksena lupiinin vaikutusta ei havaita. Erot alueiden välillä voivat johtua erilaisesta kasviyhteisön tai maaperän lajiyhteisön rakenteesta, joka osaltaan vaikuttavat kaikkiin yhteisön sisäisiin vuorovaikutussuhteisiin ja prosesseihin, ja siten myös kasvi- kasvi –, sekä kasvi- mikrobikilpailuun (Kaye & Hart 1997, DeDeyn ym. 2004, Reinhart & Callaway 2006). Jotta kasvupaikka- ja historiatekijät voitaisiin sulkea pois, ja syy-seuraussuhteet olisivat yksiselitteisemmin tulkittavissa, koe tulisi tehdä kontrolloiduissa kasvatusolosuhteissa. Tämäkin tutkimus oli alun perin tarkoitus tehdä kasvattamalla koiranputken ja komealupiinin taimia kasvihuoneessa. Tästä suunnitelmasta jouduin kuitenkin luopumaan ja keräämään aineiston maastosta, koska koiranputken siemenet eivät itäneet. Aiotun kokeen kaltaisia tutkimuksia on tehty muun muassa pohjoisamerikkalaisilla lajeilla ja siellä kasvavilla vierasperäisillä lajeilla (Goergen ym. 2011), mutta suomalaisista lajeista vastaavia tutkimuksia ei ole.

Tämän tutkimuksen perusteella voidaan sanoa, että vaikka komealupiinia pidetään Suomessa haitallisena vieraslajina (Fremstad 2010), voivat sen vaikutukset vaihdella alueellisesti hyvinkin paljon. Muun muassa tutkimuksessa käytettävien alueiden maankäytön ja invaasion historialla voi olla vaikutus siihen, kuinka hyvin kyseinen populaatio on sopeutunut uuden lajin läsnäoloon ja sen aiheuttamaan kilpailuun (Lau 2006, Strauss ym. 2006, Leger & Espeland 2010, Goergen ym. 2011). Vaikka monien kasvien on havaittu kärsivän lupiinin läsnäolosta ja sen aiheuttamasta kilpailusta (Valtonen ym. 2006, Fremstad 2010), ei tässä tutkimuksessa lupiinilla ollut selkeästi havaittavia haitallisia vaikutuksia koiranputkeen. Haitallisuuden sijaan lupiinista voi jopa olla hyötyä

koiranputkelle esimerkiksi luomalla muihin tienvarren kasvustoihin verrattuna tasaisemmat kasvuolosuhteet. Vaikka lupiinini ei suoranaisesti havaittu aiheuttavan muutoksia koiranputken allokoinnissa, aiheutti lupiini epäsuorasti koiranputken korkeuden kasvamisen, lisäämällä koiranputkia ympäröivän kasvillisuuden korkeutta.

## KIITOKSET

Ennen kaikkea haluan kiittää ohjaajiani Anne Lyytistä, Elisa Valliusta ja Leena Lindströmiä neuvoista ja vinkeistä, joita olette antaneet. Kiitos rahoituksesta kuuluu Suomen Kulttuurirahastolle, ja erityiskiitos Marjo Uimille, joka auttoi maastotöiden tekemisessä. Kiitos myös Ossi, joka olet jaksanut kannustaa ja neuvoa minua koko graduprosessin ajan.

## KIRJALLISUUS

- Aerts R., Boot R., & van der Aart P. 1991. The relation between above- and belowground biomass allocation patterns and competitive ability. *Oecologia*. 87: 551–559.
- Aniszewski T. 1993. Nutritive quality of the alkaloid-poor Washington lupin (*Lupinus polyphyllus* lindl var SF/TA) as a protein crop. *J. Sci. Food. Agr.* 61: 409–421.
- Bais, H., Vepachedu, R., Gilroy, S., Callaway, R. & Vivanco J. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: from molecules and genes to species interactions. *Science*. 301: 1377–1380.
- Bais H., Park S., Weir T., Callaway R. & Vivanco J. 2004. How plants communicate using the underground information super highway. *TRENDS Plant Sci.* 9: 26–32.
- Bazzaz F. & Grace J. 1997. *Plant resource allocation*. Academic Press. San Diego.
- Bazzaz F., Ackerly D. & Reekie E. 2000. Reproductive Allocation in Plants. Teoksessa: Fenner M. (toim.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*, CAB International, Oxon, s. 1–29.
- Berendse F. & Möller F. 2009. Effects of competition on root-shoot allocation in *Plantago lanceolata* L.: adaptive plasticity or ontogenetic drift? *Plant Ecology*. 201: 567–573.
- Bloom A., Chapin F. & Mooney H. 1985. Resource Limitation in Plants- An Economic Analogy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16: 363–392.
- Bradshaw A. 1965. Teoksessa: Caspar E. (toim.), *Advances in genetic*, Academic Press, Lontoo, s. 115–152.
- Brewer J. 1999. Short-term effects of fire and competition on growth and plasticity of the yellow pitcher plant, *Sarracenia alata* (*Sarraceniaceae*). *Am. J. Bot.* 86: 1264–1271.
- Brody A. & Mitchell R. 1997. Effects of experimental manipulation of inflorescence size on pollination and pre-dispersal seed predation in the hummingbird-pollinated plant *Ipomopsis aggregate*. *Oecologia*. 110: 86–93.
- Cahill J. Jr. 1999. Fertilization effects on interactions between above- and belowground competition in an old field. *Ecology*. 80: 466–480.
- Callaway R. & Aschehoug E. 2000. Invasive plants versus their new neighbors: A mechanism for exotic invasion. *Science*. 290: 521–523.
- Callaway R., Ridenour W., Laboski T., Weir T. & Vivanco J. 2005. Natural selection for resistance to the allelopathic effects of invasive plants. *J. Ecol.* 93: 576–583.
- Campbell N. & Reece J. 2005. *Biology*. Seventh edition. Benjamin Cummings. San Francisco.
- Casper B. & Jackson R. 1997. Plant Competition Underground. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 545–570.
- Casper B., Cahill, J. Jr. & Hyatt L. 1998. Above-ground competition does not alter biomass allocated to roots in *Abutilon theophrasti*. *New Phytol.* 140: 231–238.
- Chapin F., Bloom A., Field C. & Waring R. 1987. Plant Responses to Multiple Environmental Factors. *BioScience*. 37: 49–57.
- Cox G. 2004. *Alien species and evolution. The evolutionary ecology of exotic plants, animals, microbes and interacting native species*. Island Press. Washington.
- Davis M. 1991. The comparative phosphorus requirements of some temperate perennial legumes. *Plant Soil*. 199: 17–30.

- Darwin C. 1859. *The origin of species*. Murray. London.
- De Deyn G., Raaijmakers C. & Van Der Putten W. 2004. Plant community development is affected by nutrients and soil biota. *J. Ecol.* 92: 824–834.
- Didham R., Tylianakis J., Hutchison M., Ewers R. & Gemmill N. 2005. Are invasive species the drivers of ecological change? *TRENDS Ecol. Evol.* 20: 470–474.
- Dolan, R. W. 1984. The effect of seed size and maternal source on individual size in a population of *Ludwigia leptocarpa* (*Onagraceae*). *Am. J. Bot.* 71: 1302–1307.
- Dudley S. & Schmitt J. 1996. Testing the Adaptive Plasticity Hypothesis: Density-Dependent Selection on Manipulated Stem Length in *Impatiens capensis*. *Am. Nat.* 147: 445–465.
- Elton C. 1958. *The ecology of invasions*. Chapman and Hall. London.
- Fremstad E. 2010. 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](http://www.nobanis.org).
- Gersani M., Brown J., O'Brien E., Maina G. & Abramsky Z. 2001. Tragedy of the commons as a result of root competition. *J. Ecol.* 89: 660–669.
- Goergen E., Leger E. & Espeland E. 2011. Native perennial grasses show evolutionary response to *Bromus tectorum* (Cheatgrass) invasion. *PLoS ONE*. 6: e18145.
- Grime J. 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *Am. Nat.* 111: 1169–1194.
- Gurevitch J. & Padilla D. 2004. Are invasive species a major cause of invasions? *TRENDS Ecol. Evol.* 19: 470–474.
- Hiitonen I., Kurto A. & Helynranta L. 2005. *Otavan väriskasvio*. Otava. Keuruu.
- Hodge A. 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytol.* 162: 9–24.
- Huey R., Gilchrist G., Carlson M., Berrigan D. & Serra L. 2000. Rapid evolution of a geographic cline in size in an introduced fly. *Science*. 287: 308–309.
- Huttunen E., Kallioniemi K., Kiminki I-E. ja Sytcheva I. 2009. Kemialliset ympäristötekijät maaperässä ja järvivedessä. Ekologian kenttäkurssi. Helsingin Yliopisto.
- Hulbert S. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecol. Monogr.* 54: 187–211.
- Hutchings M., John E. & Wijesinghe D. 2003. Toward Understanding the Consequences of Soil Heterogeneity for Plant Populations and Communities. *Ecology*. 84: 2322–2334.
- Hämet-Ahti L., Suominen J., Ulvila T. & Uotila P. (toim.). 1998. *Retkeilykasvio*. 4. Painos. Luonnontieteellinen keskusmuseo, Kasvimuseo. Helsinki.
- Jackson R. & Caldwell M. 1993. Geostatistical Patterns of Soil Heterogeneity Around Individual Perennial Plants. *J. Ecol.* 81: 683–692.
- Jantunen J., Saarinen K. & Valtonen A. 2005. Niitettyjen tienpientareiden kasvillisuus. Vuoden 2005 tulokset. Raportti 4. Etelä-Karjalan Allergia- ja Ympäristöinstituutti, Joutseno. 26 s.
- Jones C., Lawton J. & Shachak M. 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*. 69: 373–386.
- Kauppinen M. 2011. Haitallisen vieraslajin komealupiinin (*Lupinus polyphyllus* Lind.) ja alkuperäislaji hiirenvirnan (*Vicia cracca* L.) välinen kilpailu pölyttäjistä. Ekologian ja ympäristöhoidon Pro Gradu –tutkielma. Jyväskylän Yliopisto.
- Kaye J. & Hart S. 1997. Competition for nitrogen between plants and soil micro organisms. *Trends Ecol. Evol.* 12: 139–143.
- Keating L. & Aarssen L. 2009. Big plants- Do they limit species coexistence? *J. Plant Ecol.* 2: 119–124.
- Keddy P., Nielsen K., Weiher E. & Lawson R. 2002. Relative competitive performance of 63 species of terrestrial herbaceous plants. *J. Veg. Sci.* 13: 5–16.
- Kurlovich B. 2002. *Lupins: geography, classification, genetic resources, and breeding*. Oy International North Express. Pietari.
- Laitinen P. 1994. Allelopatia -Kasvien ja muiden eliöiden biokemiallinen vuorovaikutus. *Maataloudentutkimuslaitos*. Jokioinen. 44 s.
- Lambers H. & Posthumus F. 1980. The Effect of Light Intensity and Relative Humidity on Growth Rate and Root Respiration of *Plantago lanceolata* and *Zea mays*. *J. Exp. Bot.* 31: 1621–1630.

- Lampinen, R. & Lahti, T. 2011. Kasviatlas 2010. Helsingin Yliopisto, Luonnontieteellinen keskusmuseo, Kasvimuseo. Helsinki. <http://www.luomus.fi/kasviatlas>.
- Lau J. 2006. Evolutionary responses of native plants to novel community members. *Evolution*. 30: 56–63.
- Lee C. 2002. Evolutionary genetics of invasive species. *TRENDS Ecol. Evol.* 17: 386–391.
- Leishman M., Wright I., Moles A. & Westoby M. 2000. Comparative ecology of seed size and dispersal. Teoksessa: Fenner M. (toim.), *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. CAB International, Oxon, s. 31–57.
- Leger E. & Espeland E. 2010. Coevolution between native and invasive plant competitors: implications for invasive species management. *Evol. Appl.* 3: 169–178.
- Maa- ja metsätalousministeriö. 2012. *Kansallinen vieraslajistrategia*. Juvenes Print. Helsinki.
- Magnússon B. 2010. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Lupinus nootkatensis*. – From: Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS [www.nobanis.org](http://www.nobanis.org).
- Magnússon S. 2011. NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – *Anthriscus sylvestris*. – From: Online Database of the European Network on Invasive Alien Species – NOBANIS [www.nobanis.org](http://www.nobanis.org).
- Maron J. & Connors P. 1996. A native nitrogen-fixing shrub facilitates weed invasion. *Oecologia*. 105: 302–312.
- Maron J., Vilà M., Bommarco R., Elmendorf S. & Beardsley P. 2004. Rapid Evolution of an Invasive Plant. *Ecol. Monograph*. 74: 261–280.
- McConnaughay K. & Coleman J. 1999. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*. 80: 2581–2593.
- Molina-Montenegro M., Badano E. & Cavieres L. 2008. Positive interactions among plant species for pollinator service: assessing the ‘magnet species’ concept with invasive species. *Oikos*. 117: 1833–1839.
- Molisch H. 1937. *Der Einfluss einer Pflanze auf die andere – Allelopathie*. Fischer.
- Mooney H. & Cleland E. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *PNAS*. 98: 5446–5451.
- Muzquiz M., de la Cuarda C., Cuadrado C., Burbano C. & Calvo R. 2004. Herbicide-like effect of *Lupinus* alkaloids. *Ind. Crop. Prod.* 2: 273–280.
- Nieminen A. & Rantanen P. 2012. Komealupiinin (*Lupinus polyphyllus*) levittäytymiskyky ja taimien kasvuun vaikuttavat tekijät. Ekologian ja evoluutioekologian Pro Gradu –tutkielma. Jyväskylän Yliopisto.
- Olson L. 2006. The Economics of Terrestrial Invasive Species: A Review of the Literature. *Agr. Res. Econ. Rev.* 35: 178–194.
- Pimentel D., Zuniga R. & Morrison D. 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecol. Econ.* 52: 273–288.
- Pugnaire F. & Luque M. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*. 93: 42–49.
- Pyšek P. & Richardson D. 2010. Invasive Species, Environmental Change and Management, and Health. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 35: 25–55.
- Rejmánek M., Richardson D. & Pyšek P. 2005. Plant invasions and invasibility of plant communities. Teoksessa: van der Maarel E. (toim.), *Vegetation Ecology*, Blackwell Publishing, Oxford, s. 332–355.
- Reinhart K. & Callaway R. 2006. Soil biota and invasive plants. *New Phytol.* 170: 445–457.
- Rhymer J. & Simberloff D. 1996. Extinction by hybridization and introgression. *Annu. Rev. Ecol. Sys.* 27: 83–109.
- Sax D. & Gaines S. 2008. Species invasions and extinction: The future of native biodiversity on islands. *PNAS*. 105: 11490–11497.
- Schenk H. 2002. Root competition: beyond resource depletion. *J. Ecol.* 94: 725–739.
- Scherber C., Mwangi P., Schmitz M., Scherer-Lorenzen M., Beßler H., Engels C., Eisenhauer N., Migunova V., Scheu S., Weisser W., Schulze E.-D. & Schmid B. 2010. Biodiversity and below ground interactions mediate community invasion resistance against a tall herb invader. *J. Plant Ecol.* 3: 99–108.

- Smith J. & Doran J., 1996. Measurement and use of pH and electrical conductivity for soil quality analysis. Teoksessa: Smith J. (toim.) & Doran J. (toim.), *Methods for Assessing Soil Quality*, SSSA, Madison, s. 169–185.
- Stanton M. 1984. Seed Variation in Wild Radish: Effect of Seed Size on Components of Seedling and Adult Fitness. *Ecology*. 65: 1105–1112.
- Steenwerth K., Jackson L., Calderón F., Stromberg M. & Scowd K. 2002. Soil microbial community composition and land use history in cultivated and grassland ecosystems of coastal California. *Soil Biol. Biochem.* 34: 1599–1611.
- Strauss S., Lau J. & Carroll S. 2006. Evolutionary responses of natives to introduced species: what do introductions tell us about natural communities? *Eco. Lett.* 9: 357–374.
- Strayer D., Eviner V., Jeschke J. & Pace M. 2006. Understanding the long-term effects of species invasions. *TRENDS Ecol. Evol.* 21: 645–651.
- TIEVA Eteläinen. 2007. *Tienvarsien kunnostus- ja maisemanhoito-hanke. Loppuraportti*. Keski-Suomen ympäristökeskus. Edita Prima Oy. Helsinki. 136 s.
- Tscharntke T., Thiessen S., Dolch R. & Boland W. 2001. Herbivory, induced resistance, and interplant signal transfer in *Alnus glutinosa*. *Biochem. Sys. Ecol.* 29: 1025–1047.
- Underwood A. 1997. *Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Valtonen A., Jantunen J. & Saarinen K. 2006. Flora and Lepidoptera adversely affected by invasive *Lupinus polyphyllus* along road verges. *Biol. Cons.* 133: 389–396.
- Venable D. 1992. Size-Number Trade-Offs and the Variation of Seed Size with Plant Resource Status. *Am. Nat.* 140: 287–304.
- Vermeij G. 1996. An agenda for invasion biology. *Biol. Cons.* 78: 3–9.
- Vilà M. & Weiner J. 2004. Are invasive plant species better competitors than native plant species? -Evidence from pair-wise experiments. *Oikos*. 105: 229–238.
- Vitousek P., Walker L., Whiteaker L., Mueller-Dombois D. & Matson P. 1987. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science*. 238: 802–804.
- Weiner J. 1988. The Influence of Competition on Plant Reproduction. Teoksessa: Doust J. & Doust L. (toim.), *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. Oxford University Press, New York, s. 228–245.
- Weiner J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspect. Plant Ecol.* 6: 207–215.
- Weiner J., Berntson G. & Thomas S. 1990. Competition and Growth Form in a Woodland Annual. *J. Ecol.* 78: 459–469.
- Wilcove D., Rothstein D., Dubow J., Phillips A. & Losos E. 1998. Quantifying Threats to Imperiled Species in the United States. *BioScience*. 48: 607–615.
- Wilson J. 1988. Shoot competition and root competition. *J. App. Ecol.* 25: 279–296.
- Wilson S. & Tilman D. 1995. Competitive Responses of Eight Old-Field Plant Species in Four Environments. *Ecology*. 76: 1169–1180.
- Worley A., Baker A., Thompson J. & Barrett S. 2000. Floral Display in Narcissus: Variation in Flower Size and Number at the Species, Population, and Individual Levels. *Int. J. Plant Sci.* 161: 69–79.