



**TURUN
YLIOPISTO**

Matemaattis-luonnontieteellinen
tiedekunta

Distylisten vieraslaji lammikin (*Menyanthaceae*: *Nymphoides peltata*) lisääntymisbiologia Suomessa

Jere Kallio

Biologia
LuK-tutkielma
Laajuus: 8 op

3.2.2025

Turku

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

Luonnontieteiden kandidaatintutkielma

Pääaine: Biologia (ekologia ja evoluutiobiologia)
Tekijä: Jere Patrik Kallio
Otsikko: Distylisten vieraslaji lammikin (Menyanthaceae: *Nymphoides peltata*)
lisääntymisbiologia Suomessa
Ohjaaja: Satu Ramula
Sivumäärä: 26 sivua ja 1 liitesivu
Päivämäärä: 3.2.2025

Vuonna 2012 Suomessa uutena löydetty vieraslaji lammikki (*Nymphoides peltata* (S.G.Gmel.) Kuntze) on näyttävä keltakukkainen raatekasvien (Menyanthaceae) heimon kuuluva euraasialainen kelluslehtinen vesikasvi. Lammikki on levinnyt useisiin maihin ympäri maailmaa vieraslajiksi erityisesti sen koristekasvihistorian vuoksi. Nykypäivänä Suomessa vakiintuneen lammikin levinneisyys kattaa jo useita Varsinais-Suomen vesistöjä. Laji lisääntyy niin suvullisesti kukkimalla kuin suvuttomasti kasvullisesti rönsyilevän varren avulla. Lammikki on distylinen eli emiltään erilaisvartaloisen kasvilaji, jolla esiintyy kahdenlaisia kukkia: lyhytvartaloista kukkamuotoa pitkällä heteillä ja pitkävartaloista kukkamuotoa lyhyillä heteillä. Distylian tarkoituksena pidetään ristipölytyksen maksimointia eri kukkamuotojen välillä. Alkuperäisellä levinneisyysalueella populaatioita esiintyy niin mono- kuin dimorfisesti hyvin eri kukkamuotosuhtein, mutta vieraslajipopulaatioiden on havaittu koostuvan usein monomorfisesti yhdestä kukkamuodosta lajin kasvullisen lisääntymisen yleisyyden takia. Tutkin kahdeksan suomalaisen lammikkipopulaation lisääntymisbiologiaa, joista seitsemän oli vieraslajiesiintymiä eri Turun seudun vesistöistä ja yksi istutettu puutarhakasvusto. Tutkimuspaikoilta keräsin kukkia eri rakenteiden mittausta varten. Lisäksi laskin populaatioista neliömetrin kasvillisuusruudun avulla keskimääräisen peittävyysprosentin ja avointen kukkien lukumäärän eli kukkatiheyden. Populaatioiden välistä vaihtelua kukkarakenteiden osalta tarkastelin pääkomponenttianalyysillä, jonka tuloksena havaitsin osittaista ryhmittymistä. Kaikki tutkitut populaatiot osoittautuivat samaa lyhytvartaloista kukkamuotoa edustaviksi kuin ensimmäinen suomalainen esiintymä, joka viittaa kasvullisen lisääntymisen yleisyyteen. Distylian kannalta mielenkiintoista herkogamiaa eli lisääntymisrakenteiden välistä korkeuseroa tutkin yhdessä peittävyuden ja kukkatiheyden kanssa. Emin ja heteen pituuksien välillä havaitsin positiivisen yhteyden. Peittävyys ja kukkatiheys eivät olleet yhteydessä emin kokoon, eivätkä peittävyys ja kukkatiheys myöskään korreloineet keskenään. Geneettistä lisätutkimusta tarvitaan varmistamaan Suomen kasvien alkuperä.

Avainsanat: keltalammikki, *Nymphoides peltata*, erilaisvartaloisuus, vieraslaji, itseinkompatibiliteetti, kasvutiheys, vesikasvi, lisääntymisbiologia

Sisällys

1	Johdanto	4
1.1	Lammikki vieraslajina	4
1.2	Distylinen lisääntymisstrategia	6
1.3	Kasvutiheys ja kasvien lisääntyminen	8
1.4	Tutkimuskysymykset ja hypoteesit	9
2	Aineisto ja menetelmät	10
2.1	Tutkimuspaikat	10
2.2	Tutkimusaineisto	11
2.3	Tilastolliset menetelmät	13
3	Tulokset	14
3.1	Kukkamuoto ja kukkarakenteet	14
3.2	Emin kokoon vaikuttavat tekijät	15
4	Tulosten tarkastelu	17
4.1	Populaatioiden väliset erot	17
4.2	Lisääntyminen Suomessa	19
	Kiitokset	21
	Lähteet	22
	Liite 1. Mitattujen kukkien kukkarakenteiden arvot	27

1 Johdanto

1.1 Lammikki vieraslajina

Vuonna 2012 Liedon ja Kaarinan rajalla sijaitsevalta Littoistenjärveltä löydettiin Suomen luonnolle uusi laji, lammikki eli keltalammikki (*Nymphoides peltata* (S.G.Gmel.) Kuntze) (Aurajokisäätiö 2024). Aikaisemmin Suomessa ainoastaan puutarhakasvina kasvatettu lammikki on siten toinen Suomen luonnossa esiintyvistä raatekasveista (Menyanthaceae) luontaisen kosteikkokasvi raatteen (*Menyanthes trifoliata* L.) lisäksi. Nykyään lammikkia pidetään Suomessa vakiintuneena vieraslajina (Suomen lajitietokeskus 2024).

Vieraslajeiksi kutsutaan ihmisen vaikutuksesta levinneitä, alkuperäiseen lajistoon kuulumattomia eliölajeja. Vakiintumaan onnistuneita ja alkuperäiselle luonnolle haitalliseksi osoittautuvia vieraslajeja säädetään haitallisiksi vieraslajeiksi. Haitalliset vieraslajit ovat usein tehokkaita kilpailijoita ja vähentävät monimuotoisuutta syrjäyttämällä alkuperäistä lajistoa muuttaen samalla jopa kokonaisten ekosysteemien toimintaa vaikuttamalla niin esimerkiksi aineiden kiertokulkuun kuin maaperään (Jauni & Seppälä 2020, s. 198–201). Ilmastonmuutoksen oletetaan lisäävän entistä useamman lajin mahdollisuuksia levittäytyä uusille alueille ja nostavan siten vieraslajien määrää tulevaisuudessa (Jauni & Seppälä 2020, s. 204).

Ulkonäöltään lammikki on helppo tunnistaa. Kelluslehtisenä makean veden vesikasvina se voi nopealla vilkaisulla muistuttaa hieman ulpukoiden (*Nuphar* Sm. spp.), kilpukan (*Hydrocharis morsus-ranae* L.) ja rentukan (*Caltha palustris* L.) välimuotoa. Herttamaiset lehdet ovat pienemmät kuin ulpukalla, 3–10 cm leveät, ja alapuolelta violettiin taittavat ja punertavan pilkulliset (engl. hydropotes, aineiden vaihtoon erikoistuneita epidermin rakenteita). Lehtien koko vaihtelee kuitenkin riippuen kasvusyvyyydestä sekä siitä, ovatko lehdet varresta vai kukintovarresta kasvavia. Rönsyilevä varsi voi kasvaa pituudeltaan puolestatoista metristä jopa kolmimetriseksi (Mossberg & Stenberg 2005, s. 474; Darbyshire & Francis 2008). Lammikin viisiterälehtiset 3–5 cm leveät keltaiset kukat (kuva 1) ovat kauttaaltaan ripsilaitaisia ja pitkäperäisiä kurottaen korkealle veden pinnasta (Darbyshire & Francis 2008).

Laji viihtyy runsasravinteisissa ja hitaasti virtaavissa vesistöissä yleensä alle kahden metrin syvyydessä, mutta kasvaa joskus jopa rannalla vesirajan yläpuolella (Darbyshire & Francis 2008).

Suomessa juuri keskiravinteisilla ja ravinteisilla sisävesistöillä on luontotyypeistä suurin ja kasvanein vieraslajiuhka (Lammi ym. 2018, s. 109). Vieraslajina lammikki on yleisesti osoittautunut hyvinkin haitalliseksi, sillä sen muodostamat suuret ja tiiviit kasvustot (kuva 2) haittaavat erityisesti uposkasvien kasvua (Larson 2007), huonontavat vesistöjen virkistyskäyttöä sekä pahentavat hajotessaan vesistöjen tilaa entisestään vapauttamalla ravinteita (Larson & Willén 2006). Laji selviää pitkän talven juurakoidensa voimin, jotka sietävät jopa $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$ pakkasta (Darbyshire & Francis 2008).

Lammikin alkuperäinen levinneisyysalue kattaa laajan alueen Euraasian lauhkealla ilmasto-vyöhykkeellä. Lajin katsotaan levinneen vieraslajina alkuperäisen levinneisyysalueensa ulkopuolelle muun muassa Pohjois-Amerikkaan, Taiwaniin, Uuteen-Seelantiin, Ruotsiin ja Irlantiin (Darbyshire & Francis 2008). Kansallisen Punaisen kirjan uhanalaisluokituksen lammikki on saanut esimerkiksi Espanjassa, Valko-Venäjällä, Liettuassa, Tšekissä, Sveitsissä, Saksassa ja Japanissa (Uesugi ym. 2009; Lansdown 2014). Myös Italiassa ja Puolassa lammikki on hyvin harvinainen luonnossa (Urbisz & Urbisz 1998; Lansdown 2014). Suomen lammikkihavainnot painottuvat vahvasti Varsinais-Suomen alueelle (Suomen Lajitietokeskus 2024). Ensimmäinen esiintymä Littoistenjärvellä on saatu hävitettyä onnistuneesti (Ranta & Piekkala 2018). Suomessa lammikkia on kasvatettu puutarhakasvina mm. Turun yliopiston kasvitieteellisessä puutarhassa, jonka nykyinen kanta on todennäköisesti peräisin Uppsalasta vuodelta 1996 (ylipuu-tarhuri Simo Laine, suullinen tiedonanto). Varsinais-Suomen ulkopuolella havaintoja on muun muassa Kärkölässä sijaitsevassa Huovilan puistossa, johon lammikkia on istutettu puutarha-alueen lampiin (Ranta & Piekkala 2018). Lammikkia ei ole toistaiseksi säädetty Suomessa haitalliseksi vieraslajiksi suppean levinneisyytensä vuoksi, joten sen kasvattaminen ja myynti on edelleen sallittua (Suomen Lajitietokeskus 2024).

Lammikki lisääntyy niin suvullisesti kukkimalla kuin suvuttomasti eli aseksuaalisesti kasvullisesti voimakkaasti rönsyilevän varren avulla, josta irtoavat palat levittäytyvät helposti uusille kasvupaikoille. Kasvullisen lisääntymisen tuloksena syntyy maavarresta kasvavia itsenäisesti selviytyviä rametteja eli emokasvin kanssa geneettisesti identtisiä klooneja. Jokainen ramettikasvi kehittää yleensä yhden kukkaverson (Wang ym. 2005; Tippery 2010, s. 109). Kukat ovat avoinna vain yhden päivän ajan, minkä jälkeen ne pölyttyneinä uppoavat veden alle muodostaen kotahedelmän. Hyönteispölytteisten kukkien pölyttäjinä toimivat lähinnä mesipistiäiset (Anthophila) ja kärpäset (Brachycera) (Darbyshire & Francis 2008). Lammikin kukat ovat kak-sineuvoisia sisältäen niin emin että viisi hedettä. Lammikki on distylinen kasvilaji, eli sillä

esiintyy kahta erilaista kukkamuotoa (Ornduff 1966). Distylia on erilaisvartaloisuuden eli heterostyliaan tyyppi, jossa kukan emin vartaloista esiintyy kahta eri pituutta, pitkävartaloista kukkamuotoa lyhyillä heteillä (engl. long-styled flower) ja lyhytvartaloista muotoa pitkällä heteillä (engl. short-styled flower). Lammikilla yksi kasvi edustaa kokonaisuudessaan yhtä kukkamuotoa. Kasvullisesti syntyneet rametit edustavat siten emokasvinsa kanssa automaattisesti samaa kukkamuotoa (Tippery 2010, s. 111).



Kuva 1. Lyhytvartaloisen kukkamuodon lammikin (*Nymphaeoides peltata*) kukkia ja lehtiä. Kuva: Jere Kallio.



Kuva 2. Suomen suurin lammikkiesiintymä Haunisten altaalla Raisiossa (tutkimuspaikka 3). Kuva: Jere Kallio.

1.2 Distylinen lisääntymisstrategia

Distyliaan perimmäisenä tarkoituksena pidetään itsepölytyksen sekä sisäisen pölytyksen minimoimista samaan kukkamuotoon kuuluvien kasvien kanssa (Barrett & Shore 2008, s. 4; Tippery ym. 2023). Lisääntymisrakenteiden välinen korkeusero eli herkogamia vähentää todennäköisyyttä itsepölyttyä autogamisesti kukan omalla siitepölyllä (Barrett & Shore 2008, s. 4). Kasvullinen lisääntyminen lisää populaation sisäsiittoisuutta, sillä sen seurauksena on todennäköisempää pölyttyä geneettisesti samankaltaisen yksilön kanssa. Monille kasveille on kehittynyt mekanismeja, jotka estävät tai vähentävät itsepölytystä ja geitonogamista naapuripölytystä saman yksilön eri kukkien välillä. Erilaisvartaloisuuden lisäksi tällaisia ovat esimerkiksi kaksineuvoisten kukkien dikogamia, jossa heteet ja emit kypsyvät eriaikaisesti, sekä pisimmälle vietynä kaksikotisuus, jossa hede- ja emirakenteet sijaitsevat kokonaan eri yksilöissä (Vallejo-

Marín ym. 2010). Erilaisvartaloisuus, josta distylian lisäksi esiintyy kolmen kukkamuodon tristyliaa, on lammikkien (*Nymphoides* Ség.) lisäksi yleistä muille voimakkaasti kasvullisesti lisääntyville ja massoittain kukkiville kasveille, kuten vesihyasinteille (*Eichhornia* Kunth), käenkaaleille (*Oxalis* L.) ja samaan heimoon kuuluville raatteille (*Menyanthes* L.) (Vallejo-Marín ym. 2010). Myös Yhdysvalloissa vieraslajina tavattava euraasialainen rantakukka (*Lythrum salicaria* L.) on erilaisvartaloisen kasvilaji (Costa ym. 2017; Rogers ym. 2022). Distyilia on kasvukunnassa suhteellisen harvinaista, ja sen on havaittu kehittyneen itsenäisesti ainakin 28 eri heimossa. Distylyisyyttä esiintyy esimerkiksi esikoiden (*Primula* L.) ja imiköiden (*Pulmonaria* L.) suvuissa (Brys & Jacquemyn 2015).

Erilaisvartaloisuus on osa laajempaa fysiologista itseinkompatibiliteettijärjestelmää (engl. self-incompatibility) eli kyvyttömyyttä lisääntyä itsensä kanssa, johon liittyy herkogamian lisäksi usein myös geneettisiä säätelymekanismeja estämään kasvin itsesiitosta (Barrett & Shore 2008, s. 4; Tippery 2010, s. 111). Itseinkompatibiliteetin periaatteena on lisätä ristipölystä eri kasvuyksilöiden kesken ja lisätä siten lajinsisäistä geneettistä monimuotoisuutta, joka parantaa populaatioiden mahdollisuuksia sopeutua muuttuviin elinolosuhteisiin. Erilasia inkompatibiliteettijärjestelmiä tunnetaan konvergenttisen evoluution tuloksena sopeumina useilla eri kasviryhmillä (Hiscock & Allen 2008, s. 73). Yleisesti lajinsisäisiä emin vartalon kokoeroja tunnetaan 34 kasviheimossa yhteensä 247 suvussa (Simón-Porcar ym. 2024). Tämänkaltaisia ristipölytystä lisääviä rakenteellisia eroja ja herkogamiaa ei tule sekoittaa erilaisvartaloisuuteen, joka sisältää laajemman itseinkompatibiliteettijärjestelmän (Brys & Jacquemyn 2015).

Lammikin lisääntymisrakenteet sijaitsevat suurin piirtein samalla korkeudella kuin toisessa kukkamuototyypissä vastakkainen rakenne (van der Velde ja van der Heijden 1981). Lyhytvartaloiset kukat tuottavat lisäksi pitkävartaloisia suurempia siitepölyhiukkasia ja niiden emien luotit ovat kooltaan pienempiä (Ornduff 1966). Luontaisella levinneisyysalueellaan lammikki-populaatioiden on havaittu koostuvan eri kukkamuodoista hyvin erilaisin suhtein (Tippery 2010, s. 112–113). Esimerkiksi Isossa-Britanniassa useiden luonnonpopulaatioiden on huomattu koostuvan pääasiassa kokonaan pitkävartaloisesta kukkamuodosta, ja siellä esiintyy vain yksittäisiä kokonaan lyhytvartaloisia tai molempia kukkamuotoja sisältäviä populaatioita (Ornduff 1966). Kiinassa valtaosa populaatioista on dimorfisia eli molempia kukkamuotoja sisältäviä (Wang ym. 2005). Aikaisemmissa vieraslajitutkimuksissa on havaittu, että Yhdysvalloissa lammikit edustavat ainoastaan lyhytvartaloista kukkamuotoa (Tippery 2010, s. 121).

Lammikin tapauksessa oletus toimivasta itseinkompatibiliteetista ei täysin toteudu ja on ristiriitaista, miten hyvin lammikki lisääntyy suvullisesti monomorfisissa yhden kukkamuodon muodostamissa populaatioissa sisäisen pölytyksen avulla. Joissakin tutkimuksissa lammikkien on havaittu tuottavan itsepölytyksen ja saman kukkamuodon sisäisen pölytyksen tuloksena siemeniä heikosti (Wang ym. 2005). Kuitenkin Yhdysvaltojen kokonaan lyhytvartalosisista kasveista koostuvan vieraslajikannan on todettu kykenevän tuottamaan itäviä siemeniä (Tippery 2010, s. 125–126). Ornduffin (1966) mukaan itsepölytyksen ja saman kukkamuodon sisäisen pölytyksen seurauksena valmistuneet kodat ovat pienempiä niin kooltaan kuin siemenmäärältään kuin kahden kukkamuodon välisessä pölytyksessä syntyneiden. Vastaavien siementaimien selviäminen sirkkalehtivaiheen ylitse on heikkoa huolimatta siementen hyvästä itävyydestä.

1.3 Kasvutiheys ja kasvien lisääntyminen

Monilla kasvilajeilla on useita lisääntymistapoja. Kasvullinen lisääntyminen on hyvin yleistä monivuotisten koppisiemenisten (Angiospermae) kukkakasvien keskuudessa (Vallejo-Marín ym. 2010) ja se tuo kasveille monia hyötyjä. Kasvullisen lisääntymisen on havaittu monivuotisilla kasveilla olevan keino kasvattaa vakiintunutta populaatiota entisestään (Vallejo-Marín ym. 2010; Yang & Kim 2016). Tiiviissä kasvuympäristössä kasvit kilpailevat keskenään kuitenkin eri resursseista, kuten valosta, ravinteista ja vedestä. Tällöin kasveilla tapahtuu resurssien allokoitua eli jakamista kasvun ja eri lisääntymiskeinojen välillä (Coelho ym. 2005; Vallejo-Marín ym. 2010). Kasvullisen lisääntymisen on tutkittu olevan suosiollista matalan tiheyden populaatioille, joissa on edelleen levittäytymismahdollisuuksia paikallisesti (Abrahamson 1975).

Kasvullinen lisääntyminen tapahtuu paikallisesti rajoitetun etäisyyden sisällä emoyksilöstä, jonka vuoksi suvullinen lisääntyminen on useimmille kasveille ensisijainen levittäytymiskeino uusille kasvupaikoille. Näin on esimerkiksi lammikin kanssa ekologiaaltaan samankaltaisella pistialla (*Pistia stratioides* L.), joka on luokiteltu haitalliseksi vieraslajiksi koko Euroopan unionin alueella (Coelho ym. 2005; Jauni 2024). Pistia on vehkakasveihin (Araceae) kuuluva pantrooppinen lemnidi eli vedessä irtokelluva vesirikkaruoho, joka muodostaa lammikin tapaan tiiviitä mattomaisia kasvustoja ja lisääntyy pääasiallisesti kasvullisesti rönsyillä, mutta myös kukkimalla. Pistiayksilöiden on todettu panostavan suvulliseen lisääntymiseen niin kukintojen lukumäärällä kuin suuremmalla biomassalla, kun populaation tiheys kasvaa suureksi (Coelho ym. 2005). Levittäytyminen uusille kasvupaikoille ja siten geneettisen jatkuvuuden turvaami-

nen on suvullisen lisääntymisen tuloksena tuotettujen siementen pääasiallinen tarkoitus tiiviskasvuissa ympäristöissä (Coelho ym. 2005). Toisaalta myös kasvien lehtiruusukkeiden ja rametteja tuottavien rönsyjen koko ovat pistialla suurempia vastaavassa tiiviskasvuissa kilpailutilanteessa. Suuremmat ruusukkeet maksimoivat yhteyttävän lehtipinta-alan kilpailuissa olosuhteissa (Coelho ym. 2005). Kellusaniaiset (*Salvinia* Ség.) vievät tämän vielä pidemmälle kasvattamalla suuremman pinta-alan lisäksi lehdistä kuperia fotosynteesin tehostamiseksi (Coelho ym. 2000). Tiheissä olosuhteissa kookkaammat rönsyt tai varret mahdollistavat ramettien sijoittamisen kasvuston sisällä suotuisimmille paikoille, joissa kilpailua on vähiten (de Kroon & Schieving 1991; Coelho ym. 2005).

Tiheissä massoittain kukkivissa lammikkipopulaatioissa on reunimmaisten yksilöiden havaittu tuottavan paremmin hedelmiä kuin kasvuston keskellä sijaitsevien yksilöiden. Tämä saattaa johtua paremmin onnistuneesta pölytyksestä tai yleisesti paremmasta resurssien saatavuudesta kasvustojen reunoilla (Wang ym. 2005). Suuressa kukkatiheydessä pölytyksen onnistuminen on todennäköisintä kasvuston reunimmaisissa kukissa, sillä pölyttäjien liikkuminen on epätodennäköisempää keskellä oleviin sekä etäällä toisistaan sijaitseviin kukkiin (Reusch 2001; Wang ym. 2005).

1.4 Tutkimuskysymykset ja hypoteesit

Helposti leviävän lammikin biologian ja erityisesti lisääntymisen tutkiminen on lajin vieraslaajistatuksen vuoksi tärkeää. Lammikin levinneisyys on Suomessa toistaiseksi hyvin rajallinen, ja lisääntymisbiologista tietoa voidaankin soveltaa esimerkiksi niin lajin torjuntatöihin kuin levittäytymismalleihin ja -ennusteisiin.

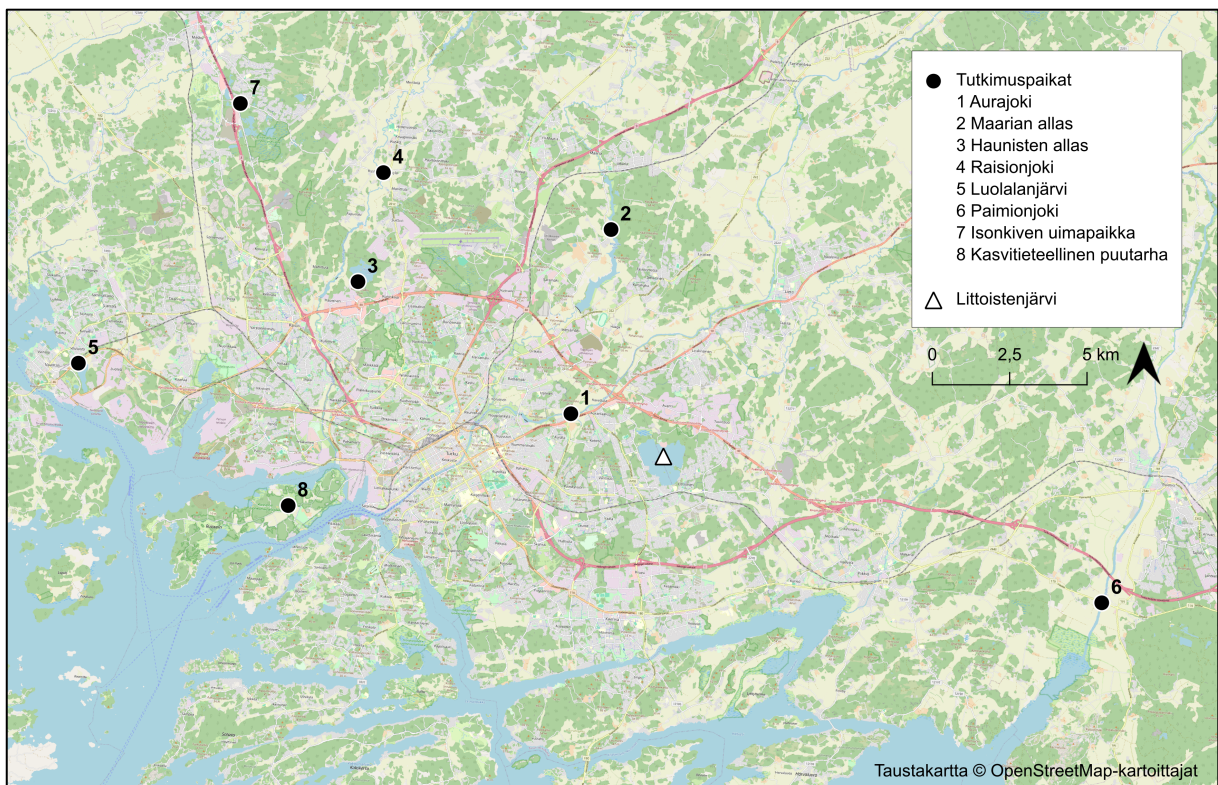
Tarkastelen tutkielmassani lammikin lisääntymisbiologiaa Suomessa. Erityisesti selvitän mitä kukkamuotoa Suomen lammikit edustavat. Hypoteesini on, että kaikki Suomen lammikit edustavat samaa lyhytvartaloista kukkamuotoa, koska Littoistenjärven ensimmäisestä esiintymästä peräisin oleva herbaarionäyte (TUR-A 413562) on kukkamuodoltaan lyhytvartaloinen. Selvitän myös, vaikuttaako heteen koko kasvuston peittävyys ja kukkien lukumäärään eli kukkatiheyden kanssa emin kokoon. On mahdollista, että tiheydellä on yhteys kasvun allokontiin lisääntymisrakenteisiin, sillä akvaattisten makrofyyttien on todettu panostavan kasvuun ja suurempaan kokoon ainakin osassa kasvin rakenteita tiheyden kasvaessa. Kelluslehtisillä vesikasveilla esiintyy vedenpinnan tasossa horisontaalia kilpailua kasvutilasta (Gopal & Goel 1993), jolloin

kasvuston peittävyys kuvastaa kasvien kilpailua lehtien peittämästä yhteyttävästä pinta-alasta. Lisäksi tutkin vaikuttaako kasvuston peittävyys suoraan lammikin suvullisen lisääntymisen aktiivisuuteen eli kukkien lukumäärään. Lisääntymisrakenteiden herkogamian tutkiminen on myös distyliian kannalta kiinnostava tutkimuskohde erityisesti lajin mahdollisesti heikon itseinkompatibiliteetin vuoksi.

2 Aineisto ja menetelmät

2.1 Tutkimuspaikat

Valitsin tutkimuspaikat Suomen lammikkihavaintojen runsaimpien esiintymismäärien perusteella laji.fi (Suomen lajitietokeskus 2024) ja gbif.org (GBIF Secretariat 2023) -sivustojen havaintojen pohjalta. Sivustoille ilmoitettuja kansalaishavaintoja voidaan pitää hyvinkin luotettavina, sillä lammikki on lajina helposti tunnistettavissa myös ei-ammattilaisen silmin. Tutkimusyksikön ollessa populaatio valitsin tutkimuspaikat niin, että ne sijaitsivat eri vesistöissä lajin kasvullisen leviämistavan vuoksi.



Kuva 3. Tutkimuspaikkojen sijainnit merkittynä Turun seudun kartalle. Lisäksi merkittynä Littoistenjärvi, josta ensimmäinen lammikkiesiintymä löytyi. Kartta tehty QGIS-ohjelmistolla (versio 3.34.12 Prizren, QGIS Development Team 2024).

Valitut tutkimuspaikat (kuva 3) olivat 1) Aurajoki Turun Kuralassa, 2) Maarian allas Vähäjoes-
sa Turun Paimalassa, 3) Haunisten allas Raisiossa, 4) Raisionjoki eli Ruskonjoki Ruskon Kir-
konkylällä, 5) Luolalanjärvi Naantalissa, 6) Paimionjoen alajuoksu Paimion Hevonpäässä ja 7)
Isonkiven uimapaikka Maskussa. Lisäksi 8) Turun yliopiston kasvitieteellisessä puutarhassa
Turun Ruissalossa lammikkia kasvoi pieni istutettu esiintymä arboretumalueen ylälammissa.

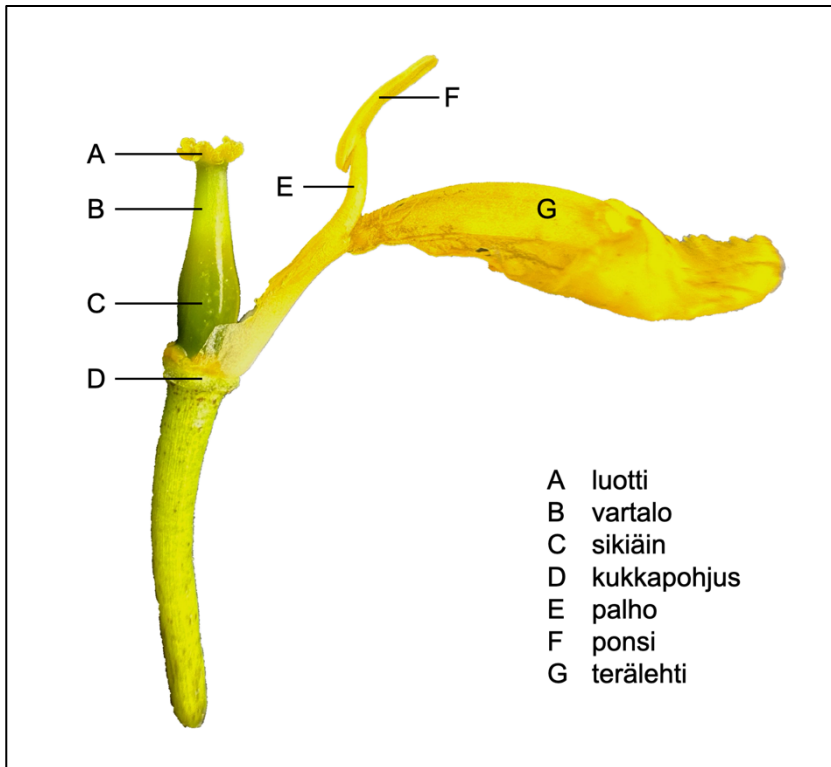
2.2 Tutkimusaineisto

Lammikin kukinta-aika on Suomessa pääasiassa heinä–elokuussa. Maastotyöt tein tutkimus-
paikoilla runsaan kukinnan aikana 27.–28.7.2024. Koska aineiston yhtäläisyyden kannalta ku-
kintatilanteen tuli olla mahdollisimman samankaltainen kaikilla tutkimuspaikoilla, keräsin
koko aineiston kahtena peräkkäisenä päivänä. Tutkimuspaikoilla 1–7 keräsin 15 satunnaisesti
valittua, rannalta käsin saatavissa olevaa kukkaa. Kasvitieteelliseltä puutarhalla (tutkimus-
paikka 8) keräsin kaikki saatavilla olevat neljä avointa kukkaa. Apuna kukkien keräämisessä
käytin pitkävärtistä oksaleikkuria, johon oli kiinnitetty muoviastia kukkien keräystä varten.

Määritin kukista heti keräyksen jälkeen niiden edustaman kukkamuodon, mittasin kukkaraken-
teet ja kukan halkaisijan (mm) viivainta käyttäen sekä kirjasin ylös mahdolliset muut huomiot.
Mitatut kukkarakenteet olivat emin ja satunnaisesti valitun heteen kokonaispituudet kukkapoh-
juksesta, sekä myös saman heteen palhon ja ponnen pituudet ja emin luotin halkaisija (kuva 4).
Heteen kokonaispituuden laskin sikiäimen tyvestä kukkapohjuksesta ponnen kärkeen asti van
der Velden ja van der Heijdenin (1981) mittaustavan mukaisesti, sillä distylian kannalta merki-
tyksellistä on vastakkaisten kukkarakenteiden pituuksien korkeusero. Sikiäispäällisten kukkien
kehälehdet ja heteet ovat kiinnittyneet emin sikiäimen yläpuolelle (kuva 5), jolloin heteen pi-
tuus erosi siten ponnen ja palhon summasta. Palhon pituuden mittasin heteen erkanemiskoh-
dasta ponnen kiinnittymiskohtaan.

Kukkien lisäksi keräsin tutkimuspaikoilla 1–7 neliömetriaineistoa tasasivuisen metrin kasvilli-
suusruudun avulla. Kasvitieteelliseltä puutarhalla (tutkimuspaikka 8) en kerännyt neliömetriai-
neistoa esiintymän pienen koon vuoksi. Kelluvaan ja vedenkestävään kasvillisuusruutuun, joka
oli vahvistettu kulmapaloin pysymään muodossa, oli kiinnitetty naru rannalta heittämistä var-
ten. Ruudun avulla mittasin avoimien kukkien lukumäärän, lammikin peittävyuden (%) sekä
mahdollisten muiden kasvilajien peittävyuden (%) ja lajilistan ruudun eli yhden neliömetrin

alueella. Kasvillisuusruutu satunnaistettiin heittämällä se esiintymän päälle ja toistettiin kolme kertaa jokaisella tutkimuspaikalla 1–7.



Kuva 4. Lammikin kukkarakenteet. Lyhytvartalosisesta kukasta poistettu muut paitsi yksi terälehti heteineen. Emin kokonaispituus mitattiin kukkapohjuksesta luottiin A–D ja heteen kokonaispituus kukkapohjuksesta ponsin kärkeen D–F. Kuva: Jere Kallio.



Kuva 5. Poikkileikkaus lyhytvartalosisesta lammikin kukasta. Kukan kehänalainen sikiäinen erottuu selkeästi. Verhiö on syvästi viisiliuskainen. Kuva: Jere Kallio.

Lopullinen aineiston otoskoko oli yhteensä 109 kukkaa ja 21 kasvillisuusruutua. Kasvillisuusruutuaineistosta laskin populaatiokohtaiset keskiarvot avointen kukkien lukumäärälle ja lammin peittävyydelle (%) neliömetrin alalla. Näistä avointen kukkien lukumäärä vaihteli 2–22,7 kukan ja peittävyys 61,7–90 %:n välillä populaatioiden kesken.

2.3 Tilastolliset menetelmät

Kaikki tilastolliset analyysit suoritin R-ohjelmointikielellä (versio 4.3.3, R Core Team 2024). Tutkin kukkarakenteiden vaihtelua populaatioiden välillä pääkomponenttianalyysin (engl. Principal Component Analysis, PCA) avulla (FactoMineR-paketin PCA-funktio, Le ym. 2008). Pääkomponenttianalyysi auttaa tunnistamaan luultavasti korreloivien kukkarakenteiden vaihtelun ja populaatioiden väliset erot tiivistämällä aineiston yhteen selkeään ja helposti tulkittavaan muotoon. Muuttujia analyysissä olivat kukan halkaisija (halkaisija), heteen kokonaispituus (hede), ponnin pituus (ponsi), pähkön pituus (ponsi), emin kokonaispituus (emi) ja luotin halkaisija (luotti). Kaikki muuttujat skaalasin niin, että niiden keskihajonnaksi tuli 1, sillä halkaisijan varianssi oli moninkertainen muihin muuttujiin verrattuna. Pääkomponenttianalyysin tulokset visualisoin ggplot2-paketilla (Wickham 2016).

Tutkin emin pituuteen vaikuttavia tekijöitä lineaarisella sekamallilla (lme4-paketin lmer-funktio, Bates ym. 2015). Mallissa emin pituus oli selitettävä vastemuuttujana ja selittävinä kiinteinä tekijöinä olivat heteen pituus sekä populaatiokohtaiset keskiarvot kukkatiheydestä ja kasvuston peittävyysprosentista neliömetrin alalla. Mallissa populaatiot huomioitiin satunnais-tekijöinä, joka mahdollistaa populaatiokohtaisen vaihtelun huomioimisen. Mallissa otin huomioon tutkimuspaikoilta 1–7 kerätyn aineiston, sillä 8) kasvitieteellisestä puutarhasta ei kerätty kasvillisuusruutuaineistoa. Testasin mallin kiinteiden tekijöiden tilastollisen merkitsevyyden F-testillä perustuen Kenward-Rogerin menetelmään (lmerTest-paketin anova-funktio, Kuznetsova ym. 2017). Tarkistin vastemuuttujien jakaumat residuaalien hajontakaaviosta ja jäännösten normaalijakaumaoletuksen kvantiilikäyrän avulla. Tulosten visualisoimiseen käytin ggplot2 (Wickham 2016) ja dplyr (Wickham ym. 2023) -paketteja.

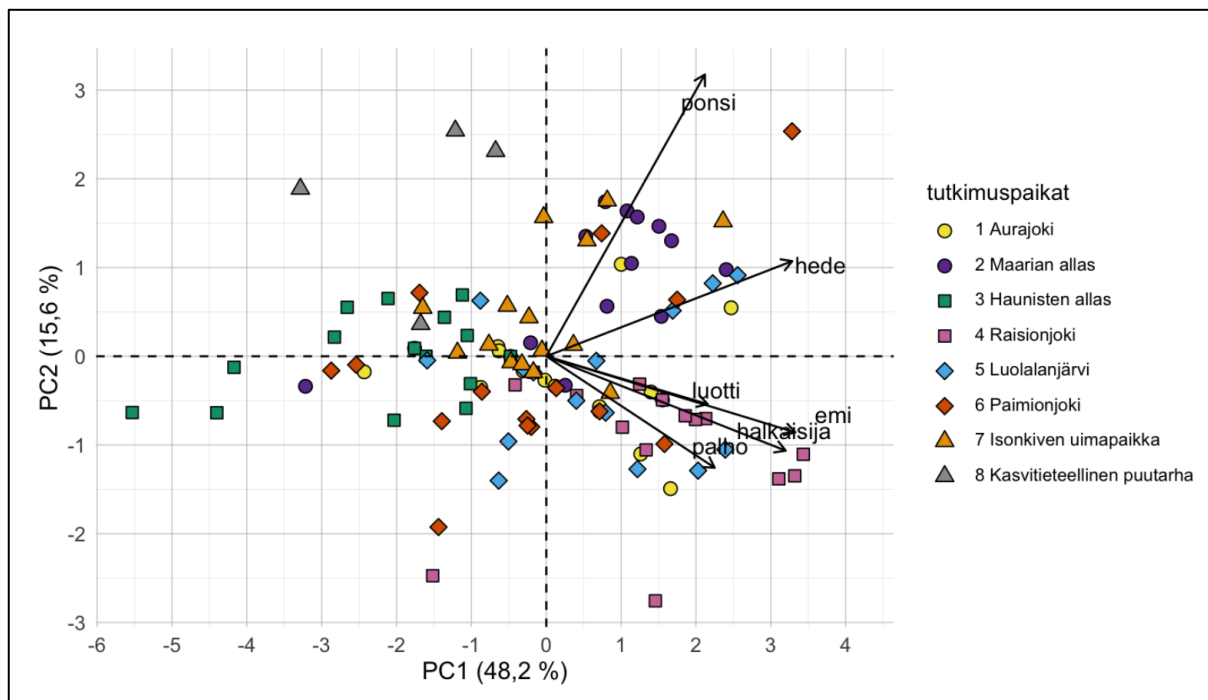
Peittävyys ja kukkatiheyden välistä yhteyttä tutkin Spearmanin korrelaatiotestillä, sillä peittävyys ei ollut normaalijakautunut Shapiro-Wilkin testin mukaan. Populaatiokohtaisilla keskiarvoilla tehdyssä korrelaatiotestissä muuttujina toimivat kasvuston peittävyys (%) neliömetrin alueella ja kukkatiheys eli avointen kukkien lukumäärä neliömetrin alueella.

3 Tulokset

3.1 Kukkamuoto ja kukkarakenteet

Kaikki tutkimuksen aikana kerätyt 109 kukkaa kahdeksasta eri populaatiosta edustivat lyhytvartaloista kukkamuotoa (kuva 5). Koko aineiston keskiarvo \pm keskihajonta emin pituudelle oli $9,3 \pm 0,8$ mm pituuksien vaihdellessa 7,1–11,5 mm välillä. Heteiden keskiarvo oli 15,0 mm ($\pm 0,9$ mm) 12,0–17,0 mm vaihteluvälillä. Liitteen 1 taulukosta 1.1 löytyvät populaatiokohtaisesti erotellut arvot kukkarakenteiden pituuksista ja kukkien halkaisijoista.

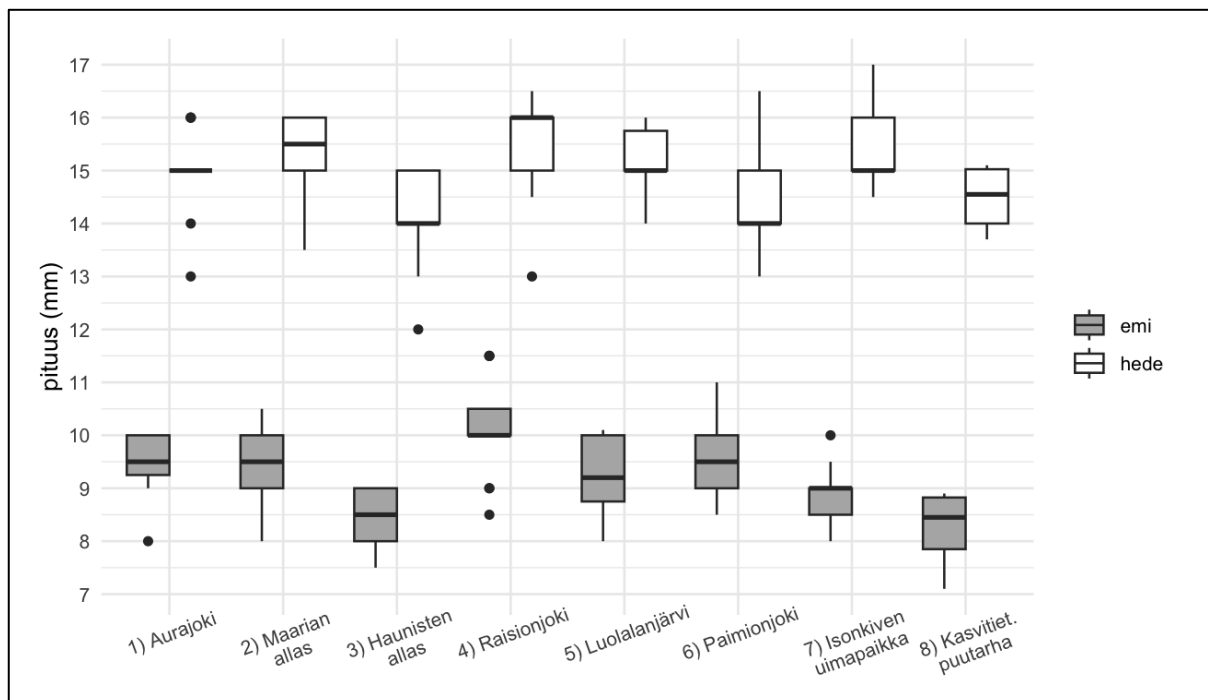
Kukkarakenteiden pääkomponenttianalyysin (kuva 6) ensimmäinen pääkomponentti selitti lähes puolet vaihtelusta, 48,23 %, ja toinen pääkomponentti 15,60 %. Kahden ensimmäisen pääkomponentin kokonaisselitysaste oli yhteensä 63,83 % eli ne tiivistävät hyvin aineistoa. Kukkarakenteista halkaisija, hede ja emi korreloivat vahvasti ensimmäisen pääkomponentin kanssa. Ponsi eroaa muista muuttujista ja korreloi vahvasti toisen pääkomponentin kanssa. Emin vartalo ja luotin halkaisija ovat keskenään vahvasti korreloituneita analyysissa. Jotkin populaatiot erottuvat selkeämmin omana joukkonaan. Esimerkiksi tutkimuspaikat 3) Haunisten allas ja erityisesti 8) Kasvitieteellinen puutarha erottuvat selkeimmin omina ryhminään. Myös tutkimuspaikoilla 2) Maarian allas, 4) Raisionjoki ja 7) Isonkiven uimapaikka on havaittavissa ainakin osittaista ryhmittäytymistä. Sen sijaan tutkimuspaikat 1) Aurajoki, 5) Luolalanjärvi ja 6) Paimionjoki näyttävät kuvaajassa eniten hajautuneina, mikä tarkoittaa niissä esiintyvän muita populaatioita enemmän vaihtelua. Tutkimuspaikan 4) Raisionjoki populaatio näyttää korreloivan niin emin, luotin, pähkön kuin halkaisijan kanssa eniten. Pönnän kanssa eniten samansuuntaisia ovat 2) Maarian altaan otokset. Negatiivisesti kaikkien muuttujien kanssa korreloi 3) Haunisten altaan populaatio.



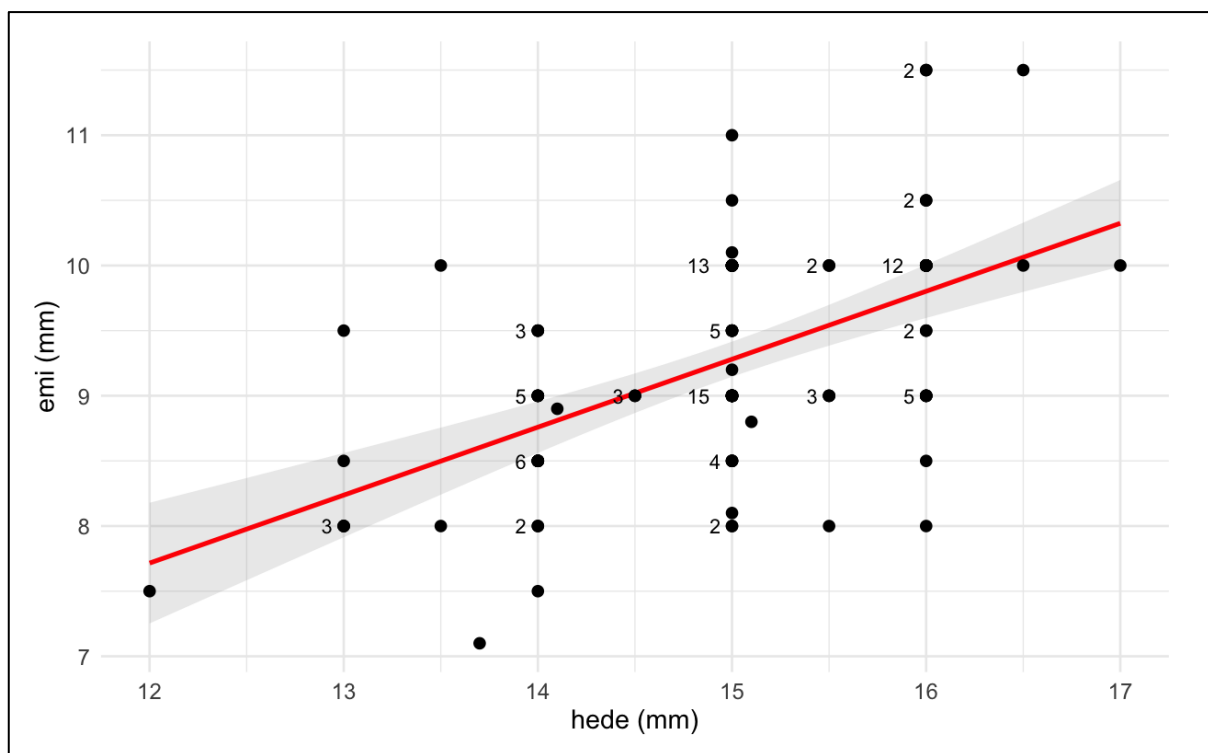
Kuva 6. Lammikin kukkarakenteiden pääkomponenttianalyysin komponenttien 1 ja 2 kuvaaja (n = 109; tutkimuspaikat 1–7 n = 15 ja tutkimuspaikka 8 n = 4). Vektorinuolet on skaalattu nelinkertaisiksi molempien pääkomponenttien suuntiin havainnollisuuden parantamiseksi.

3.2 Emin kokoon vaikuttavat tekijät

Lineaarisen sekamallin tuloksena havaittiin, että emin koon vaihtelussa populaatioiden väliset satunnaisvaikutukset olivat hyvin pieniä verrattuna yksilöiden väliseen vaihteluun (kuva 7). Kokonaisvaihteluun suhteutettuna populaatiot selittivät aineiston välisestä vaihtelusta noin 42 %. Mallin tuloksena heteen pituus selitti tilastollisesti merkitsevästi emin pituuden vaihtelua (taulukko 1). Heteen pituuden kasvu selitti positiivisesti emin pituuden kasvua estimaatilla 0,50 (taulukko 1, kuva 8). Peittävyys ja kukkatiheys eivät vaikuttaneet emin pituuteen merkitsevästi. Peittävyuden ja kukkatiheyden välillä ei ollut merkitsevää yhteyttä (Spearmanin korrelaatio-testi: $r = -0,23$, $n = 7$, $p = 0,61$).



Kuva 7. Laatikkojanakaavio lammikin emin ja heteen pituuksista populaatioittain. Tutkimuspaikkojen 1–7 n = 15 ja tutkimuspaikan 8 n = 4. Laatikoiden ylä- ja alareuna edustavat havaintojen interkvartiiliväliä, joista janat 1,5-kertaisella interkvartiilivälillä. Laatikoiden sisällä viivalla merkittynä mediaani. Yksittäiset ulkopuoliset satunnaishavainnot visualisoitu pistein.



Kuva 8. Lammikin emin vartalon ja heteen pituuksien välinen positiivinen yhteys. Punainen lineaarinen regressiosuora varjostettu 95 %:n luottamusvälein. Pisteet edustavat yksittäisiä mitattuja kukkia tutkimuspaikoilta 1–8 (n = 109). Arvoiltaan päällekkäisten otosten lukumäärä ilmoitettu pisteiden vieressä.

Taulukko 1. Lammikin emin pituuteen vaikuttavia tekijöitä testaavan sekamallin tulokset.

	estimaatti	df	dff	F	p
hede (mm)	0,499	1	100,033	49,227	< 0,001
peittävyys (%)	0,014	1	3,989	1,027	0,368
avoimet kukat	$3,049 \times 10^{-3}$	1	3,988	0,009	0,929

4 Tulosten tarkastelu

4.1 Populaatioiden väliset erot

Hypoteesin mukaisesti tutkimani Suomen lammikkipopulaatiot olivat monomorfisia ja edustivat kaikki lyhytvartaloista kukkamuotoa. Kasvustojen peittävyydellä ja kukkatiheydellä ei havaittu vaikutusta emin kokoon. Sen sijaan emin ja heteen pituuksien välillä huomattiin positiivinen yhteys. Peittävyuden ja kukkatiheyden välillä ei havaittu korrelaatiota.

Saadut mittaustulokset kukkarakenteista vastaavat selkeästi myös aiemmissä tutkimuksissa saatuja mittauksia lyhytvartaloisista kukista. Tutkimukseni aineistossa emin pituus on $9,3 \pm 0,8$ mm (keskiarvo \pm keskihajonta). Van der Velden ja van der Heijdenin (1981) tutkimuksessa Alankomaissa mitattujen lyhytvartaloisten kukkien emit vaihtelivat 9–11 mm ($10,5 \pm 0,6$ mm) ja pitkävartaloisten 17–19,6 mm ($18 \pm 0,8$ mm). Luotit olivat näin keskimäärin 7,5 mm lyhytvartaloisia korkeammalla pitkävartaloisissa kukissa. Tulosta tukevat myös saadut pituudet heteille ($15 \pm 0,9$ mm) ja ponsille ($5,1 \pm 0,5$ mm). Van der Velden ja van der Heijdenin (1981) tutkimuksessa lyhytvartaloisen kukkamuodon heteiden pituus oli keskimäärin $13 \pm 1,2$ mm (pitkävartaloisissa $10,3 \pm 0,7$ mm) ja ponsien pituus $5,8 \pm 0,4$ mm (pitkävartaloisissa $4,4 \pm 0,4$ mm). Erilaisvartaloiset kasvipopulaatiot voivat kehittyä kasvullisen lisääntymisen ja sen tuloksena puutteellisen pölytyksen seurauksena homostylisiksi, joka johtuu itsesiitosta suosivasta valintapaineesta (Barrett & Shore 2008, s. 10). Distylisten lajin homostylisissä kukissa lisääntymisrakenteet ovat yhdistelmä toisen kukkamuodon emin ja toisen kukkamuodon heteen pituudesta, jolloin ne sijaitsevat samalla korkeudella (Barrett 1979; Wang ym. 2005). Mitatut rakenteiden pituudet eivät kuitenkaan viittaa tähän ilmiöön Suomen lammikeilla. Lammikeilla tunnetaan kuitenkin homostyliaa ainakin Japanissa. Laji on siellä uhanalaiseksi luokiteltu ja jäljellä

on ainoastaan yksi populaatio, jossa esiintyy distylian kannalta kriittisesti molempia kukka-
muotoja (Takagawa ym. 2006; Tippery 2010, s. 113).

Kukkarakenteiden pääkomponenttianalyysin tuloksena huomataan pieniä populaatiokohtaisia eroja Varsinais-Suomessa. Varmaa puutarhakantaa peräisin olevat kasvitieteellisen puutarhan kukat asettuvat analyysissä selkeimmin erilleen muista populaatioista, mikä osaltaan voi selittyä puutarhan eroavilla kasvatusolosuhteilla luonnonvesiin verrattuna. Toisaalta kasvitieteellisen puutarhan otoskoko oli huomattavasti pienempi verrattuna muihin populaatioihin. Populaatioiden eroavaisuudet pääkomponenttianalyysin tuloksissa ovat kuitenkin vain arvailua populaatioiden sukulaissuhteista. Myös koska lammikin kukat ovat auki vain yhden vuorokauden ajan, alkoivat osat kukan rakenteista, erityisesti terälehdet ja heteet, nuutumaan jo iltapäivästä. Tämä saattaa vaikuttaa mitattujen pituuksien luotettavuuteen ja vertailukelpoisuuteen populaatioiden välillä. Populaatiokohtaisesti kaikki kukat mitattiin kuitenkin samaan aikaan, jolloin myös kukkien nuutumisen voidaan olettaa olleen yhtäläinen. Sekamallin tuloksena populaatioiden väliset erot olivat pieniä. Yksilöiden välisiin eroihin voi vaikuttaa esimerkiksi resurssien erilainen saanti.

Positiivinen yhteys emin ja heteen pituuksien välillä on tuloksena johdonmukainen, sillä kukan koon kasvaessa voidaan kaikkien sen rakenteiden oletetusti kasvavan kokoa ja päinvastoin esimerkiksi epäedullinen kasvuympäristö heijastuu koko kasvin kasvuun negatiivisesti. Tulos ei viittaa herkogamian eli etäisyyden kasvuun lisääntymisrakenteiden välillä niiden kasvaessa kokoa. Jotkin lammikkilajit (*Nymphoides* spp.), kuten Yhdysvalloissa kotoperäiset *N. cordata* (Elliott) Fernald ja akvaariokasvinakin tunnettu *N. aquatica* (J.F.Gmel.) Kuntze, ovat korvanneet distylian tehokkaammin sisäsiittoisuutta estävällä kaksikotisuudella, jossa vastakkaiset lisääntymisrakenteet sijaitsevat eri yksilöiden kukissa (Ornduff 1966; van der Velde & van der Heijden 1981). Kaksikotisuus on erityisesti kasvullisesti pääasiallisesti lisääntyvien niin maan kuin suolaisen veden kasvilajien joukossa terrestrisiä kasveja yleisempää (Les 1988). Suvun keskuudessa primitiivisen erilaisvartaloisuuden yhdistettynä keltalammikin heikoksi todettuun itseinkompatibiliteettiin voisi olettaa Ornduffin (1966) oletusten mukaisesti johtavan kaksikotisuuteen, johon saatu tulos ei viittaa vastakkaisten lisääntymisrakenteiden negatiivisen yhteyden eli kokoeron kasvun puuttuessa.

Lammikkikasvuston peittävyden ja kukkatiheyden välisen korrelaation puuttumiseen tutkimuksessani voi olla monia syitä. Aineistoa oli suhteessa vähän (kahdeksan populaatiota). Suomalaisista populaatioista vain muutamat muodostivat hyvin laajoja ja tiheitä kasvustoja. Verrottuna pistialla (*Pistia stratioides*) tehtyyn tutkimukseen, jossa suuri tiheys aiheutti kasvullisesti tuotettujen ramettien selviytymistodennäköisyyden laskua (Coelho ym. 2005), havaittiin suurimmassa osassa lammikkipopulaatioista kasvuston sisällä vapaata kasvutilaa. Lajin peittävyys neliometriä kohden ei missään populaatioista ollut 100 %:a, jolloin tiheyden aiheuttavaa kilpailua kasvutilasta ja muista resursseista ei yksilöiden välillä välttämättä esiinny tarpeeksi. Akvaattisten kasvien on todettu toisaalta olevan hyvin plastisia eli mukautuvia erilaisiin olosuhteisiin (Gopal & Goel 1993), jolloin tiheyden vaikutusten ennustaminen ja arvioiminen on hankalaa.

4.2 Lisääntyminen Suomessa

Havaitsemani kukkarakenteiden vähäisen vaihtelun vuoksi on hyvin todennäköistä, että kaikki Suomen vakiintuneet lammikkikasvustot Varsinais-Suomessa ovat lähtöisin yhteisestä alkupeirästä ja geneettisesti samanlaisia. Koska vesistöt sijaitsevat hyvin lähellä toisiaan, on perusteltua olettaa, että siemeniä tai irronneita rametteja on kulkeutunut niiden välillä. Kasvamaan onnistuneen taimen lisääntyminen ei ole lajille ongelma. Lopulta suurikokoiset ja vakiintuneet populaatiot pystyvät levittäytymään vesistön sisällä tehokkaasti uusille paikoille veden virtauksen mukana kulkeutuvien kasvinosien ja siementen avulla. Lisäksi lammikkia vastaan tehdyt aktiiviset torjunta- ja hävitystoimet ainakin Aurajoessa (Aurajokisäätiö) ovat saattaneet myös vaikuttaa populaatioiden genotyypikoostumukseen ja irronneiden palojen avulla auttaa levittäytymisessä uusille kasvupaikoille.

Todennäköisimpänä syynä lammikin leviämiseen Suomen luontoon voidaan pitää levinnyttä puutarhakantaa tai vesilintujen levittämiä siemeniä. Tahallisuutta ei voida rajata pois, sillä koristearvon lisäksi esimerkiksi Ruotsissa lajia on tarkoituksella istutettu mm. parantamaan kalakantoja (Larson & Willén 2006). Siemenlevittäytyminen Ruotsin puoleltakaan ei ole mitenkään mahdotonta. Alankomaissa molempia muotoja sisältävän kasvuston on todettu tuottavan jopa yli 3000 siementä kasvuston neliometriä kohden (van der Velde & van der Heijden 1981). Vaikka siementuotto ja taimien selviäminen olisi huomattavastikin heikompa monomorfisissa populaatioissa, on todennäköisyys kasvamaan onnistuneelle siementaimelle silti suuri. Pitkään itämiskelpoiset siemenet kypsyvät 32–60 päivän kuluttua pölytyksestä ja kelluvat lyhyen aikaa

veden mukana uusille kasvupaikoille (van der Velde & van der Heijden 1981; Wang ym. 2005). Karvaisten trikomireunaisten ja litteiden siementen on todettu tarttuvan helposti kiinni lammikin hedelmiä ravintona käyttäviin vesilintuihin, kuten juuri Suomessa lammikin esiintymisalueella hyvin yleisiin sinisorsiin (*Anas platyrhynchos*) ja nokikanoihin (*Fulica atra*) (Cook 1990). Siemenet pystyvät muodostamaan pohjamutaan siemenpankin, josta laji voi palautua takaisin ennalleen (Takagawa ym. 2006). Itäneitä lammikin siemeniä on havaittu jo Suomen vesistöistä (Ranta & Piekkala 2018), mutta mahdolliset lintujen mukana kulkeutuneet siemenet voivat olla peräisin Suomen rajojen ulkopuoleltakin. Varsinais-Suomen esiintymien lähin puutarhakanta Ruissalossa kasvitieteellisellä puutarhalla ei ole kuitenkaan tiettävästi tuottanut itäneitä siementaimia (ylipuutarhuri Simo Laine, suullinen tiedonanto).

Ristikukkaiskasveilla (Brassicaceae) on havaittu lammikin kaltaista pseudoitseinkompatibilitteettia joka mahdollistaa niin sekä ristipölytyksen tuomat edut kuin tarpeen tullen itsepölytyksen, kun esimerkiksi sopivia lisääntymiskumppaneita tai pölyttäjiä on vähän (Nasrallah & Sherman-Broyles 2008, s. 136). Hallitsevaan kasvulliseen lisääntymiseen yhdistettynä osittain toimivasta itseinkompatibiliteettijärjestelmästä voisi kuvitella olevan lajille hyötyä. Pitkääikäisesti pelkkään kasvulliseen lisääntymiseen perustuvat populaatiot eivät ole evoluution kannalta kovinkaan edullisia. Ilman geneettistä rekombinaatiota populaatioilta puuttuu kyky sopeutua mahdollisiin ympäristön muuttuviin olosuhteisiin (Ornduff 1966). Lammikille tämä ei kuitenkaan vielä ole osoittautunut tilanteeksi, sillä esimerkiksi Ruotsissa lammikin historia ulottuu 1800-luvun loppupuolelle asti ja nykyisellään geneettisesti samankaltaisia aggressiivisesti leviäviä populaatioita esiintyy useissa kymmenissä maan etelä- ja keskiosien vesistöissä (Larson & Willén 2006; Larson 2007). Myös haitalliseksi vieraslajiksi määritelty kanadanvesirutto (*Elodea canadensis* Michx.) leviää tehokkaasti pelkästään kasvullisesti koko Euroopan alueella, sillä alueella tunnetaan vain emikasveja. Vesirutto lähtee kasvamaan pienistäkin varren palasista, jotka siirtyvät vesistöistä toisiin helposti esimerkiksi eläinten, veneiden ja kalastusvälineiden mukana (Kuoppala ym. 2014).

Ruotsissa lammikkien geneettistä perimää tutkittaessa seitsemästä vesistöistä havaittiin kuuden olevan kokonaan täysin samaa genotyyppiä (Larson 2007). Myös Tipperyn (2010, s. 106–107) väitöskirjatutkimuksen tulos viittaa siihen, että kaikki yhdysvaltalaiset lammikit ovat geneettisesti lähes kokonaan samankaltaisia toistensa ja siellä puutarhakokoelmissa olevien kasvien kanssa, todennäköisesti jopa kaikkien käytettyjen kahdeksan mikrosatelliittilokuksen osalta.

Mikrosatelliitit ovat DNA:n toistuvia emäsparialueita, joita käytetään markkereina geneettisessä tutkimuksessa. Yhdysvaltalaiset lammikit todettiin olevan myös geneettisesti läheistä sukua eurooppalaisille kasveille (Tippery ym. 2023). Luontaisella levinneisyysalueella kasvavien kasvien todettiin olevan heterotsygoottisia useiden lokusten alleelien osalta (Tippery 2010, s. 106). Suomen lammikkien sukulaissuhteiden ja alkuperän varmistamiseksi tarvitaankin geneettistä lisätutkimusta.

Kiitokset

Haluan kiittää ohjaajaani Satu Ramulaa avusta ja tuesta tutkielmani työstämisessä ja suunnittelussa. Kiitän myös Turun yliopiston kasvitieteellistä puutarhaa saaduista lammikkitiedoista, välineiden lainaamisesta sekä aineiston keräysluvasta puutarhan alueella.

Lähteet

- Abrahamson, W. G. (1975). Reproductive strategies in dewberries. *Ecology*, 56: 721–726.
<https://doi.org/10.2307/1935508>
- Aurajokisäätiö. (2024). Lammikki – Kutsumaton vieras Aurajoella.
<https://aurajoki.net/projektit/keltalammikki/> [Luettu 22.11.2024]
- Barrett, S. C. H. (1979). The evolutionary breakdown of tristylly in *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms (water hyacinth). *Evolution*, 33: 499–510.
<https://doi.org/10.2307/2407638>
- Barrett, S. C. H. & Shore, J. S. (2008). New insights on heterostyly: Comparative biology, ecology and genetics. Teoksessa: *Self-incompatibility in flowering plants* (Franklin-Tong, V. E., toim.), s. 3–32. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-68486-2>
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67: 1–48.
<https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Brys, R. & Jacquemyn, H. (2015). Disruption of the distylous syndrome in *Primula veris*. *Annals of Botany*, 115: 27–39. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu211>
- Coelho, F. F., Deboni, L. & Lopes, F. S. (2005). Density-dependent reproductive and vegetative allocation in the aquatic plant *Pistia stratiotes* (Araceae). *Revista de Biología Tropical*, 53: 369–376. <https://doi.org/10.15517/rbt.v53i3-4.14599>
- Coelho, F. F., Lopes, F. S. & Sperber, C. F. (2000). Density-dependent morphological plasticity in *Salvinia auriculata* Aublet. *Aquatic Botany*, 66: 273–280.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(99\)00084-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00084-4)
- Cook, C. D. K. (1990). Seed dispersal of *Nymphoides peltata* (S.G. Gmelin) O. Kuntze (Menyanthaceae). *Aquatic Botany*, 37: 325–340. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(90\)90019-H](https://doi.org/10.1016/0304-3770(90)90019-H)
- Costa, J., Castro, S., Loureiro, J. & Barrett, S. C. H. (2017). Experimental insights on Darwin's cross-promotion hypothesis in tristylous purple loosestrife (*Lythrum salicaria*). *American Journal of Botany*, 104: 616–626.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1600408>

- Darbyshire, S. J. & Francis, A. (2008). The biology of invasive alien plants in Canada. 10. *Nymphoides peltata* (S. G. Gmel.) Kuntze. *Canadian Journal of Plant Science*, 88: 811–829. <https://doi.org/10.4141/CJPS07208>
- de Kroon, H. & Schieving, F. (1991). Resource allocation patterns as a function of clonal morphology: A general model applied to a foraging clonal plant. *Journal of Ecology*, 79: 519–530. <https://doi.org/10.2307/2260730>
- GBIF Secretariat. (2023). *Nymphoides peltata* (S.G.Gmel.) Kuntze. *GBIF Backbone Taxonomy*. <https://www.gbif.org/species/8810827> [Luettu 23.11.2024]
- Gopal, B. & Goel, U. (1993). Competition and allelopathy in aquatic plant communities. *Botanical Review*, 59: 155–210.
- Hiscock, S. J. & Allen, A. M. (2008). Evolution and phylogeny of self-incompatibility systems in angiosperms. Teoksessa: *Self-incompatibility in flowering plants* (Franklin-Tong, V. E., toim.), s. 73–101. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-68486-2>
- Jauni, M. (2024). *Pistia – Pistia stratiotes*. Luonnonvarakeskuksen vieraslajisivusto Vieraslajit.fi. <https://vieraslajit.fi/lajit/MX.5014772> [Luettu 10.12.2024]
- Jauni, M. & Seppälä, M. (2020). Haitalliset vieraslajit : uhka luonnolle. Teoksessa: *Elämän verkko – Luonnon monimuotoisuutta edistämässä* (Mattila, H., toim.), s. 196–212. Gaudeamus, Helsinki. ISBN 978-952-345-061-5.
- Kuoppala, M., Väisänen, A. & Hellsten, S. (2014). Sisävesien vieraslajit – Vesikasvit. Suomen ympäristökeskus. Saatavissa: <http://urn.fi/URN:NBN:fi-fe201701311402>
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. & Christensen, R. (2017). lmerTest package: Tests in linear mixed effects models. *Journal of Statistical Software*, 82: 1–26. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>
- Lammi, A., Kokko, A., Kuoppala, M., Aroviita, J., Ilmonen, J., Jormola, J., Karonen, M., Kotanen, J., Luotonen, H., Muotka, T., Mykrä, H., Rintanen, T., Sojakka, P., Teeriaho, J., Teppo, A., Toivonen, H., Urho, L. & Vuori, K.-M. (2018). Sisävedet ja rannat. Teoksessa: *Suomen luontotyyppien uhanalaisuus 2018. Luontotyyppien punainen kirja – Osa 1: Tulokset ja arvioinnin perusteet* (Kontula, T. & Raunio, A., toim.), s. 81–115. Suomen ympäristökeskus & ympäristöministeriö, Helsinki. Suomen ympäristö 5/2018. ISBN 978-952-11-4816-3. Saatavissa: <https://julkaisut.valtioneuvosto.fi/bitstream/handle/10024/161233/Suomen%20luontotyyppien%20uhanalaisuus%202018%20OSA1.pdf?sequence=1&isAllowed=y>

- Lansdown, R. V. (2014). *Nymphoides peltata*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2014. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T164309A42398483.en> [Luettu 4.11.2024]
- Larson, D. (2007). Non-indigenous freshwater plants – patterns, processes and risk evaluation. [Väitöskirja] Swedish University of Agricultural Sciences. ISBN 91-576-7314-5.
- Larson, D. & Willén, E. (2006). Främmande och invasionsbenägna vattenväxter i Sverige. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 100: 5–15. Saatavissa: http://webstar.vatten.slu.se/IMA/Publikationer/sbt_100_1_5.pdf
- Le, S., Josse, J. & Husson, F. (2008). FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, 25: 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Les, D. H. (1988). Breeding systems, population structure, and evolution in hydrophilous angiosperms. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 75: 819–835. <https://doi.org/10.2307/2399370>
- Mossberg, B. & Stenberg, L. (2005). *Suuri Pohjolan kasvio* (Vuokko, S. & Väre, H., käänt.). Tammi, Helsinki. ISBN 951-31-2924-1.
- Nasrallah, J. B. & Sherman-Broyles, S. (2008). Self-incompatibility and evolution of mating systems in the Brassicaceae. Teoksessa: *Self-incompatibility in flowering plants* (Franklin-Tong, V. E., toim.), s. 123–147. Springer Berlin Heidelberg. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-68486-2>
- Ornduff, R. (1966). The origin of dioecism from heterostyly in *Nymphoides* (Menyanthaceae). *Evolution*, 20: 309–314. <https://doi.org/10.2307/2406632>
- QGIS Development Team. (2024). *QGIS Geographic Information System* (versio 3.34.12 Prizren). QGIS Association. <https://www.qgis.org/>
- R Core Team. (2024). *R: A language and environment for statistical computing* (versio 4.3.3). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Ranta, P. & Piekkala, J. (2018). Lammikki Suomessa 2018. *Lutukka*, 34: 80–85. Luonnontieteellisen keskusmuseon kasvitieteen yksikkö.
- Reusch, T. B. H. (2001). Fitness-consequences of geitonogamous selfing in a clonal marine angiosperm (*Zostera marina*). *Journal of Evolutionary Biology*, 14: 129–138. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00257.x>
- Rogers, J., Humagain, K. & Pearson, A. (2022). Mapping the purple menace: Spatiotemporal distribution of purple loosestrife (*Lythrum salicaria*) along roadsides in northern New York State. *Scientific Reports*, 12: 5270. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-09194-w>

- Simón-Porcar, V., Escudero, M., Santos-Gally, R., Sauquet, H., Schönenberger, J., Johnson, S. D. & Arroyo, J. (2024). Convergent evolutionary patterns of heterostyly across angiosperms support the pollination-precision hypothesis. *Nature Communications*, 15: 1237. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-45118-0>
- Suomen Lajitietokeskus. (2024). Lammikki (keltalammikki) – *Nymphoides peltata*. Suomen Lajitietokeskuksen Laji.fi-portaali. <https://laji.fi/taxon/MX.52869> [Luettu 22.11. 2024]
- Takagawa, S., Washitani, I., Uesugi, R. & Tsumura, Y. (2006). Influence of inbreeding depression on a lake population of *Nymphoides peltata* after restoration from the soil seed bank. *Conservation Genetics*, 7: 705-716. <https://doi.org/10.1007/s10592-005-9107-4>
- Tipperry, N. (2010). Chapter 4: Population biology and the invasive potential of *Nymphoides peltata*. Teoksessa: *Systematics and evolution of Menyanthaceae and the floating-leaved genus Nymphoides* (s. 106–146). [Väitöskirja] University of Connecticut.
- Tipperry, N. P., Harms, N. E., Purcell, M. F., Hong, S. H., Häfliger, P., Killoy, K., Wolfe, A. L. & Thum, R. A. (2023). Assessing the genetic diversity of *Nymphoides peltata* in the native and adventive range using microsatellite markers. *Biological Invasions*, 25: 3949–3963. <https://doi.org/10.1007/s10530-023-03151-y>
- Uesugi, R., Nishihiro, J. & Washitani, I. (2009). Population status and genetic diversity of *Nymphoides peltata* in Japan. *The Ecological Society of Japan*, 14: 13–24.
- Urbisz, A. & Urbisz, A. (1998). Rośliny chronione południowo-zachodniej części Wyżyny Śląskiej. *Prace Naukowe Uniwersytetu Śląskiego w Katowicach, Acta Biologica Silesiana*, 33: 113–142.
- Vallejo-Marín, M., Dorken, M. E. & Barrett, S. C. H. (2010). The ecological and evolutionary consequences of clonality for plant mating. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41: 193–213. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120258>
- van der Velde, G. & van der Heijden, L. A. (1981). The floral biology and seed production of *Nymphoides peltata* (GMEL.) O. Kuntze (Menyanthaceae). *Aquatic Botany*, 10: 261–293. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(81\)90027-9](https://doi.org/10.1016/0304-3770(81)90027-9)
- Wang, Y., Wang, Q., Guo, Y. & Barrett, S. C. H. (2005). Reproductive consequences of interactions between clonal growth and sexual reproduction in *Nymphoides peltata*: A distylous aquatic plant. *New Phytologist*, 165: 329–336. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2004.01234.x>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag.

- Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K. & Vaughan, D. (2023). *dplyr: A Grammar of Data Manipulation* (versio 1.1.4). <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>
- Yang, Y. Y. & Kim, J. G. (2016). The optimal balance between sexual and asexual reproduction in variable environments: A systematic review. *Journal of Ecology and Environment*, 40, 12. <https://doi.org/10.1186/s41610-016-0013-0>

Liite 1. Mitattujen kukkien kukkarakenteiden arvot

Taulukko 1.1. Mitattujen lammikin kukkarakenteiden ja kukan halkaisijan minimi- (min.) ja maksimiarvot (max.) sekä keskiarvo (ka.) keskihajonnalla (\pm) tutkimuspaikoittain. Tutkimuspaikkojen 1–7 n = 15 ja tutkimuspaikan 8 n = 4. Lisäksi koko aineiston (n = 109) arvot (yht.).

		1 Aurajoki	2 Maarianallas	3 Haunisten allas	4 Raisonjoki	5 Luolalanjärvi	6 Paimionjoki	7 Isonkiiven uima- paikka	8 Kasvitieteellinen puutarha	yht.
emin pituus (mm)	max.	10,0	10,5	9,0	11,5	10,1	11,0	10,0	8,9	11,5
	min.	8,0	8,0	7,5	8,5	8,0	8,5	8,0	7,1	7,1
	ka.	9,5 \pm 0,6	9,4 \pm 0,7	8,4 \pm 0,5	10,1 \pm 0,9	9,2 \pm 0,7	9,5 \pm 0,6	8,9 \pm 0,5	8,2 \pm 0,8	9,3 \pm 0,8
heteen pituus (mm)	max.	16,0	16,0	15,0	16,5	16,0	16,5	17,0	15,1	17,0
	min.	13,0	13,5	12,0	13,0	14,0	13,0	14,5	13,7	12,0
	ka.	15 \pm 0,8	15,4 \pm 0,8	14,1 \pm 0,9	15,4 \pm 0,9	15,2 \pm 0,7	14,4 \pm 0,8	15,4 \pm 0,7	14,5 \pm 0,7	15,0 \pm 0,9
ponnen pituus (mm)	max.	6,0	6,0	5,0	5,0	6,0	7,0	6,0	6,0	7,0
	min.	5,0	4,5	4,0	4,0	4,2	4,0	5,0	5,0	4,0
	ka.	5,1 \pm 0,4	5,6 \pm 0,5	4,7 \pm 0,4	4,9 \pm 0,4	5,2 \pm 0,5	5,1 \pm 0,7	5,3 \pm 0,5	5,6 \pm 0,5	5,1 \pm 0,5
palhon pituus (mm)	max.	5,0	4,0	4,0	5,0	5,0	4,0	5,0	3,2	5,0
	min.	4,0	4,0	3,0	4,0	3,5	3,0	4,0	3,0	3,0
	ka.	4,2 \pm 0,4	4,0 \pm 0,0	3,6 \pm 0,5	4,1 \pm 0,3	4,2 \pm 0,4	3,8 \pm 0,4	4,1 \pm 0,3	3,1 \pm 0,1	4,0 \pm 0,4
luotin halkaisija (mm)	max.	4,0	4,0	3,0	4,0	4,0	3,5	3,2	3,0	4,0
	min.	2,5	3,0	2,5	2,5	3,0	2,0	2,5	2,6	2,0
	ka.	3,0 \pm 0,4	3,2 \pm 0,3	2,9 \pm 0,2	3,3 \pm 0,4	3,2 \pm 0,4	2,9 \pm 0,4	3,0 \pm 0,2	2,9 \pm 0,2	3,0 \pm 0,4
kukan halkaisija (mm)	max.	52,0	50,0	47,0	55,0	54,0	54,0	50,0	47,0	55
	min.	44,0	39,0	40,0	47,0	46,0	45,0	45,0	45,0	39
	ka.	48,5 \pm 2,6	46,1 \pm 2,6	43,9 \pm 2,2	50,9 \pm 2,4	49,3 \pm 2,0	48,9 \pm 2,6	46,7 \pm 1,3	46,0 \pm 0,8	47,7 \pm 3,1