

Pro gradu -tutkielma
Maantiede
Luonnonmaantiede

BIOOTTISTEN INTERAKTIOIDEN MERKITYS YMPÄRISTÖGRADIENTEILLA.
ESIMERKINÄ VARIKSENMARJAN VAIKUTUS ARKTIS-ALPIINISESSA
KASVILLISUUDESSA.

Heidi Mod

2012

Ohjaajat:
Peter C. le Roux ja Miska Luoto

HELSINGIN YLIOPISTO
GEOTIETEIDEN JA MAANTIETEEN LAITOS
MAANTIETEEN OSASTO

PL 64 (Gustaf Hällströmin katu 2)
00014 Helsingin yliopisto

Sisällys

1. Johdanto	3
2. Stressi ja häiriö arktis-alpiinisen kasvillisuuden määrittäjinä	6
2.1 Tutkimusalueen kasvillisuus ja ympäristötekijät.....	9
3. Bioottiset interaktiot.....	13
3.1 Fasilitaatio	14
3.2 Kilpailu.....	15
3.3 Allelopatia	15
3.4 Stressigradienttihypoteesi.....	16
4. Variksenmarja.....	19
4.1 Variksenmarja fasilitaattorina	20
4.2 Variksenmarja kilpailijana ja sen allelopatiset ominaisuudet	21
5. Geomorfologiset prosessit ja maaperän kosteus – häiriö ja stressi	23
5.1 Geomorfologiset prosessit.....	23
5.1.1 Kryoturbaatio.....	24
5.1.2 Solifluktio.....	25
5.1.3 Deflaatio	26
5.1.4 Fluviaaliset prosessit.....	27
5.2 Maaperän kosteus	28
6. Lisääntymiskelpoisuus ja kasvien piirteet.....	29
6.1 Lisääntymiskelpoisuus	29
6.2 Kasvien CSR-strategiat	30
6.3 Kasvien kasvumuodot.....	32
6.4 Mykorritsat	32
7. Tutkimusmenetelmät.....	34
7.1 Aineiston kerääminen	34
7.1.1 Tutkimusasetelma	34
7.1.2 Lajien kelpoisuus ja peittävyys	36
7.1.3 Ympäristömuuttujat	37
7.1.4 Kasvien erityispiirteet	38
7.2 Tilastolliset menetelmät	38
7.2.1 Aineiston tarkastelu ja alustava analyysi	39
7.2.2 Mallintaminen.....	39

8.	Tulokset.....	44
8.1	Esimerkkilajit.....	44
8.2	Selittävät muuttujat.....	46
8.3	Muuttujien jakaumat.....	48
8.4	Esimerkkilajien suhde selittäviin muuttujiin.....	51
8.5	Selittävien muuttujien keskinäinen korrelaatio.....	56
8.6	Mallien tulokset.....	60
9.	Tulosten tarkastelu.....	72
9.1	Variksenmarjan vaikutus muiden kasvien lisääntymiseen.....	72
9.2	Variksenmarjan vaikutuksen muutos ympäristögradien-teilla.....	76
9.3	Stressigradien-tihypoteesin toteutuminen.....	80
9.4	Kasvien piirteet bioottisten interaktioiden suunnan ennustamisessa.....	83
9.5	Tulosten luotettavuustarkastelut.....	84
9.6	Ehdotuksia jatkotutkimukselle.....	86
10.	Johtopäätökset.....	88
11.	Lähteet.....	90
	Liitteet:.....	103

1. Johdanto

Tietyille alueelle kehittyvään ja sopeutuvaan kasvillisuuteen vaikuttavat alueen ympäristötekijät, kuten lämpötila, kosteusolot ja maaperä (Grime 1977). Kasvillisuuden levinneisyyteen ja rakenteeseen vaikuttavat ympäristötekijöiden lisäksi myös bioottiset interaktiot (Brooker & Callaghan 1998; Walker et al. 2001; Callaway et al. 2002; Bruno et al. 2003; Lortie et al. 2004a; Kissling et al. 2011; le Roux et al. 2012, Wisz et al. 2012). Bioottisilla interaktioilla tarkoitetaan kasviyksilöiden ja -lajien välisiä vuorovaikutussuhteita, jotka voivat olla positiivisia tai negatiivisia. Positiivista vuorovaikutusta kutsutaan myös fasilitaatioksi ja sillä tarkoitetaan tilannetta, jossa kasvilaji tai -yksilö parantaa toisen kasvilajin tai -yksilön pärjäämistä (esiintyminen, kasvu, lisääntyminen) ympäristössään (Callaway 1995). Negatiivista vuorovaikutusta on kasvien välinen kilpailu resursseista tai muiden kasvien lajien tarkoituksellinen häirintä, allelopatia (Fuerst & Putnam 1983). Kilpailun vaikutus kasviyhdykskunnille on tunnettu pitkään, mutta kasvien välisiä positiivisia vuorovaikutuksia on tutkittu vasta viime vuosikymmeninä, kun niiden tärkeys kasviyhdykskunnissa on huomattu (Brooker & Callaghan 1998; Brooker et al. 2008). Kasvien välisten interaktioiden tunteminen on muuttuvassa ympäristössä, jotta kasvilajien leviämistä ennustavissa malleissa osataan huomioida kaikki muuttujat (Guisan & Thuiller 2005; Araújo & Luoto 2007; Pellisier et al. 2010; le Roux et al. 2012; Wisz et al. 2012).

Bioottisten interaktioiden tutkimuksissa on havaittu, että ympäristötekijät vaikuttavat näihin suhteisiin: kasvien ankaraksi kokemassa ympäristössä positiiviset interaktiot ovat yleisempiä kuin negatiiviset (ks. kokooma-artikkeli: Brooker et al. 2008). Teoriaa interaktioiden suunnan muuttumisesta negatiivisesta positiiviseksi ympäristöstressigradien-teilla ankarampaan suuntaan edettäessä ehdottivat ensimmäisenä Bertness & Callaway (1994). Myöhemmin ilmiötä on alettu kutsua stressigradien-tihypoteesiksi (Stress gradient hypothesis = SGH). Hypoteesia on sen jälkeen tutkittu lukuisissa biogeografian ja ekologian tutkimuksissa ja siitä on yritetty rakentaa erilaisia malleja, mutta täydelliseen yhteisymmärrykseen sen mekanismeista ei ole päästy (Brooker & Callaghan 1998; Maestre et al. 2009)

Viime vuosikymmenien SGH-tutkimusten tulokset kokoava artikkeli (Brooker et al. 2008) ehdottaa, että jatkossa interaktiotutkimusta on parannettava sillä, että interaktioita pitäisi tutkia suhteessa useaan eri ympäristögradien-ttiin useilla eri ympäristöstressin tasoilla kahden

eri ympäristöstressitason vertailun sijaan (myös Malkinson & Tielbörger 2010). Lisäksi interaktioita pitäisi tutkia useampien lajien välillä. Toiset tutkimukset painottavat myös kasvien lisääntymiskelpoisuutta kasvien määrää, levinneisyyttä tai kokoa tärkeämpänä vastemuuttujana (Brooker & Callaghan 1998; Tielbörger & Kadmon 2000; Tirado & Pugnaire 2003). Tutkimukseni noudattaa näitä ohjenuoria, ja yhdistää ne lajien levinneisyyksille tilastollisen mallinnuksen keinoin (Davis et al. 1998; Araújo & Luoto 2007; Pellisier et al. 2010).

Tutkimus sijoittuu Kilpisjärven arktis-alpiiniseen ympäristöön, joka voidaan nähdä kasvillisuuden kannalta haastavana kasvuympäristönä leveysasteiden ja korkeuden puolesta (Greenland & Losleben 2001: 29; Körner 2003a: 1). Arktis-alpiininen ympäristö yksinkertaisuudessaan helpottaa analyysia ja tarjoaa pienellä maantieteellisellä alueella vaihtelevia ympäristöjä ja mahdollistaa pitkät ympäristögradientit (Brooker & Callaghan 1998), joilla voi tarkastella biotisten interaktioiden suuntien (positiivinen vuorovaikutus / negatiivinen vuorovaikutus) vaihtelua.

Tutkimuksen biotisen interaktion toisena lajina on pohjanvariksenmarja (*Empetrum nigrum* ssp. *hermaphroditum*) (jatkossa variksenmarja), joka on tunturikasvillisuuden dominoivimpia lajeja ja sitä on tutkittu paljon vahvana kilpailijana ja sen allelopatisten ominaisuuksien takia (Carlsson ja Callaghan 1991; Eurola & Virtanen 1991; Nilsson et al. 1993; Wallstedt et al. 1997; Tybirk et al. 2000; Aerts 2010; Pellisier et al. 2010). Vastinlajeina (jatkossa esimerkkilajit) on tunturikasvillisuudelle tyypillisimpiä lajeja (Eurola et al. 2004). Interaktioita tutkitaan variksenmarjan peiton suhteena esimerkkilajien lisääntymiskelpoisuuteen (jatkossa kelpoisuuteen). Ympäristöstressiä aiheuttavina ympäristömuuttujina ovat geomorfologinen häiriö ja maaperän kosteus. Näitä ympäristögradientteja tarkastellaan kasvin kokeman ympäristöstressin kannalta tekemättä oletuksia, että kosteus- tai häiriögradientilla lajin kokema ympäristöstressi kasvaisi kaikille lajeille samaan suuntaan.

Edelliset vuorovaikutustutkimukset, joissa variksenmarja on ollut mukana, ovat osoittaneet, että se voisi toimia fasilitaattorina ympäristöissä, joissa ympäristöstressi on voimakasta (Carlsson ja Callaghan 1991; Aerts 2010). Eri lajit vastaavat kuitenkin eri tavoin variksenmarjan läsnä- tai poissaoloon. Selityksiä erilaisille vasteille ovat kasvien erilaiset ominaisuudet (Pellisier et al. 2010) sekä erilaiset ympäristögradientit. Kuivuuteen tai tuuleen

tottunut laji ei oletettavasti hyödy toisten lajien kosteuttamasta maaperästä tai tarjoamasta tuulensuojasta.

Tutkimuksessa tarkastellaan:

- (1) vaikuttaako variksenmarja muiden lajien suvulliseen lisääntymiseen?
- (2) miten variksenmarja vaikuttaa muiden lajien lisääntymiskelpoisuuteen geomorfologisen häiriön ja maaperän kosteuden vaihdellessa?
- (3) tukevatko tulokset stressigradienttihypoteesia?
- (4) löytyykö kasvien piirteistä tai ominaisuuksista vuorovaikutusten suuntaa selittäviä tekijöitä?

2. Stressi ja häiriö arktis-alpiinisen kasvillisuuden määrittäjinä

Pohjoisten alueiden kasvillisuusvyöhykkeitä ja -tyyppejä ei ole määritelty yksiselitteisesti, vaan käytössä on useita eri jakoja (Haapasaari 1988). Arktinen vyöhyke, johon kuuluu myös subarktinen vyöhyke, katsotaan rajoittuvan pohjoisnavan ja puurajan väliin (Walker et al. 2005). Koko puurajan ja napojen välinen kasvillisuus ei kuitenkaan ole homogeenista, joten se on jaettu viiteen luokkaan (Kaplan et al. 2003). Kaplan et al.:n (2003) määritelmän mukaisesti tutkimusalue kuuluisi luokkaan 'pystyt varpukasvit' (=erect dwarf-shrubs). Puutonta kasvillisuutta kutsutaan myös yleisesti tundraksi (Billings 1973) ja altitudinaalisesti puurajan yläpuolella olevaa alpiiniseksi (Bliss 1962). Korkeuserojen puolesta tundrakasvillisuus voitaisiin vielä tarkentaa vuoristotundraksi tai katsoa kuuluvan subalpiiniseen eli alaoroarktiseen (Eurola et al. 1982; Eurola et al. 2003) tai subarktis-alpiiniseen kasvillisuuteen (mukailten Körner 2003a: 10). Tutkimusalue sijaitsee latitudinaalisesti puurajalla ja altitudinaalisesti sen yläpuolella, vaikkakin metsää löytyy jälleen pohjoisemmasta Norjan rannikolta, joten käsitettä arktis-alpiininen voidaan soveltaa koskemaan tutkimusaluetta (kuva 1). Alpiininen ja arktinen kasvillisuus ovat lajistoltaan usein toistensa kaltaisia ja molempien kasvillisuus on sopeutunut alhaisiin lämpötiloihin, mutta vyöhykkeiden erot syntyvät pitkälti erilaisista säteilyolosuhteista (Billings 1973).

Tämän työn kohdalla voitaisiin puhua myös tunturi-kasvillisuudesta viitaten Pohjois-Suomen tuntureille tyypilliseen puuttomaan kasvillisuuteen tai tarkennettuna alpaljakan kasvillisuuteen viitaten tunturi-kasvillisuuden vyöhykkeisyyteen, jossa puuttoman alpaljakan yläraja kulkee 880 metrissä merenpinnan yläpuolella (Eurola et al. 1982; Virtanen 2009).



Kuva 1. Tutkimusalueen puutonta ja korkeuserojen muovaamaa maisemaa. Kuva on otettu Saanan pohjoisrinteeltä noin 750 metrin korkeudesta kohti Pikku- (vasemmalla) ja Iso-Mallaa (keskellä). Kuvan järvi on Siilasjärvi (korkeus 484 mmpy).

Tutkimusalueen kasvillisuuskäsitteen kannalta tärkeintä on kuitenkin tutkimustulosten vertailtavuus ja yleistettävyyys alueellisesti. Tutkimusalueen kasvillisuus vastaa monia eri kasvillisuustyyppisiä kylmiin olosuhteisiin sopeutuneena ja suurtuntureiden korkeuserot huomioiden. Koska tutkimus kuitenkin keskittyy variksenmarjan läsnäolon vaikutuksiin muille kasveille, tämän tutkimuksen tulokset ovat verrattavissa lajitasolla vain vastaaviin variksenmarjakankaisiin.

Arktis-alpiinisilla alueilla kasvillisuus ei ole jatkuvaa vaan mosaiikkimaista, jossa lajien jakautumista määrittävät leveysasteista johtuvat vähäinen säteily ja lämpösumma, paikallisesta mesotopografiasta johtuva veden, ravinteiden ja kasvukauden pituuden jakaantuminen sekä korkeus, maa- ja kallioperä, glasiaalihistoria, kasvilajien levinneisyys, evoluutio ja lajipooli (Billings 1973; Haapasaari 1988; Williams 1988; Stallins 2006). Lisäksi eläinten ja ihmistoiminnan aiheuttamat häiriöt muokkaavat kasvillisuutta. Yhdessä nämä tekijät muodostavat kasvillisuudelle stressi- ja häiriötekijöitä, joihin sopeutuva kasvillisuus on levinnyt ja kehittynyt alueelle (Grime 1977). Käsitteitä, stressi ja häiriö, ei ole määritelty yksiselitteisesti ekologiassa (vrt. Grime 1977; Körner 2003b; Lortie et al. 2004b). Useissa tutkimuksissa ne on yhdistetty yhdeksi ympäristöstressigradientiksi (mm. Brooker & Callaghan 1998).

Tässä tutkimuksessa nämä käsitteet määritellään siten, että stressi on jatkuvaa, kun taas häiriö on hetkellisempi rasite (Grime 1977; Brooker & Callaghan 1998). Molemmat katsotaan ulkoisiksi, kasvillisuuden biomassaa ja kasvilajirunsautta vähentäviksi tekijöiksi: ympäristön luoma stressi rajoittaa resurssien (valo, lämpötila, vesi, ravinteet) saatavuuden kautta kasvillisuuden tuotantoa ja häiriö (laiduntaminen, taudit, eroosio, tuli, ihmistoiminta) johtaa biomassan tuhoutumiseen (Grime 1977; Collins et al. 1995; Brooker & Callaghan 1998) (Taulukko 1). Häiriö vaikuttaa myös välillisesti resurssien saatavuuteen, mikäli se tuhoaa osan resursseja käyttävistä eliöistä (Begon et al. 1996/2003) tai tuhoamalla tai tuomalla lisää resursseja (Davis et al. 2000). Esimerkiksi kryoturbaatio tuhoaa osan kasveista liikuttamalla maanpintaa, mutta nostaa maanpinnalle lisää ravinteita henkiin jääneille kasveille (Jonasson & Sköld 1983; Jonasson 1986). Stressikäsite voidaan myös jakaa resurssi- (esim. vesi ja ravinteet) ja epäresurssi- (esim. lämpötila ja tuuli) pohjaisiksi (Maestre et al. 2009).

Taulukko 1. Kasvillisuuteen vaikuttavat tekijät voidaan jaotella stressi- ja häiriötekijöiksi (Grime 1977; Collins et al. 1995; Begon et al. 1996/2003; Brooker & Callaghan 1998; Davis et al. 2000). Osa tekijöistä voisi kuulua kumpaankin luokkaan. Jakoa määrittää ilmiön temporaalisuuden (jatkuva/toistuva, hetkellinen/yllättävä) lisäksi ilmiön vaikutus kasvillisuudelle: rajoittaako se tuotantoa resurssien saatavuuden kautta (stressi) vai tuhoamalla kasvillisuutta (häiriö).

stressi	häiriö
lämpötila	maaperän/-pinnan liikkuminen
ravinteet	laiduntaminen
valo	ihmistoiminta
sadanta	tulvat
maaperän kosteus	halla
	erosio
	tuli

Stressin ja häiriön raja ei ole yksiselitteinen ja riippuu tarkastelun mittakaavasta. Sadanta katsotaan kuuluvan stressiin, kun tarkastellaan kasvillisuutta kokonaisuutena, mutta kun on kyse pienestä versosta, voi sadepisara olla sille häiriö, jos se tippuessaan verson päälle tappaa sen (Begon et al. 1996/2003: 801). Stressiä ja häiriötä tarkasteltaessa onkin huomioitava niiden vaikutukset, ei niinkään niiden aiheuttajia.

Käsitteiden määritelmistä huolimatta arktisen alueiden kasveille on yhteistä sopeutuminen ympäristöönsä, ennen kaikkea mataliin lämpötiloihin ja lyhyeen kasvukauteen (Williams 1988). Lisäksi kuivuus ja vähäravinteisuus lisäävät vaatimuksia kasvien sopeutumiselle (Billings & Mooney 1968; Haag 1974). Kasvillisuuden uusiutuminen ympäristötekijöistä johtuen on hidasta (Billings 1973; Bell & Bliss 1980). Häiriö onkin siten merkittävä ympäristömuuttuja arktisessa ympäristössä, sillä kasvillisuuden tuhoutumisen jälkeen sen palautuminen kestää kauan. Toisaalta häiriöt mahdollistavat uusien lajien levittäytymisen alueelle (Virtanen et al. 2010).

Huomattavaa on, että kasvit kokevat ympäristömuuttujat, stressin ja häiriön, eri tavoin (Körner 2003b, Lortie et al. 2004b). Kuivuuteen sopeutuneet kasvit kokevat stressiä kosteassa maaperässä, kun taas kostean ympäristön kasvit kärsivät maaperän kuivuessa. Sama koskee

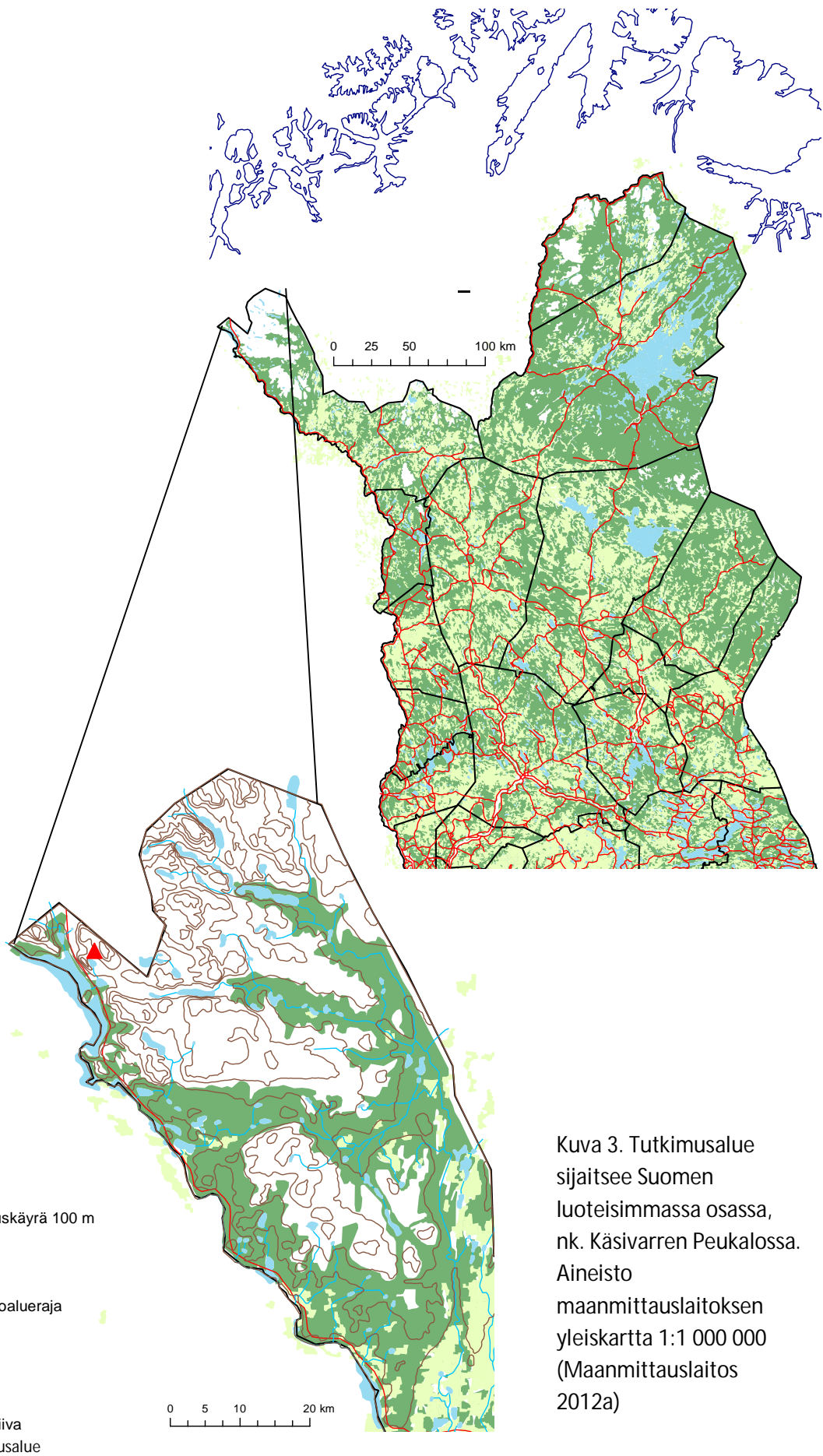
kaikkia stressi- ja häiriögradientteja: on lajikohtaista kumpaan suuntaan stressigradientilla kasvien kokema stressi kasvaa (Liancourt et al. 2005).

2.1 Tutkimusalueen kasvillisuus ja ympäristötekijät

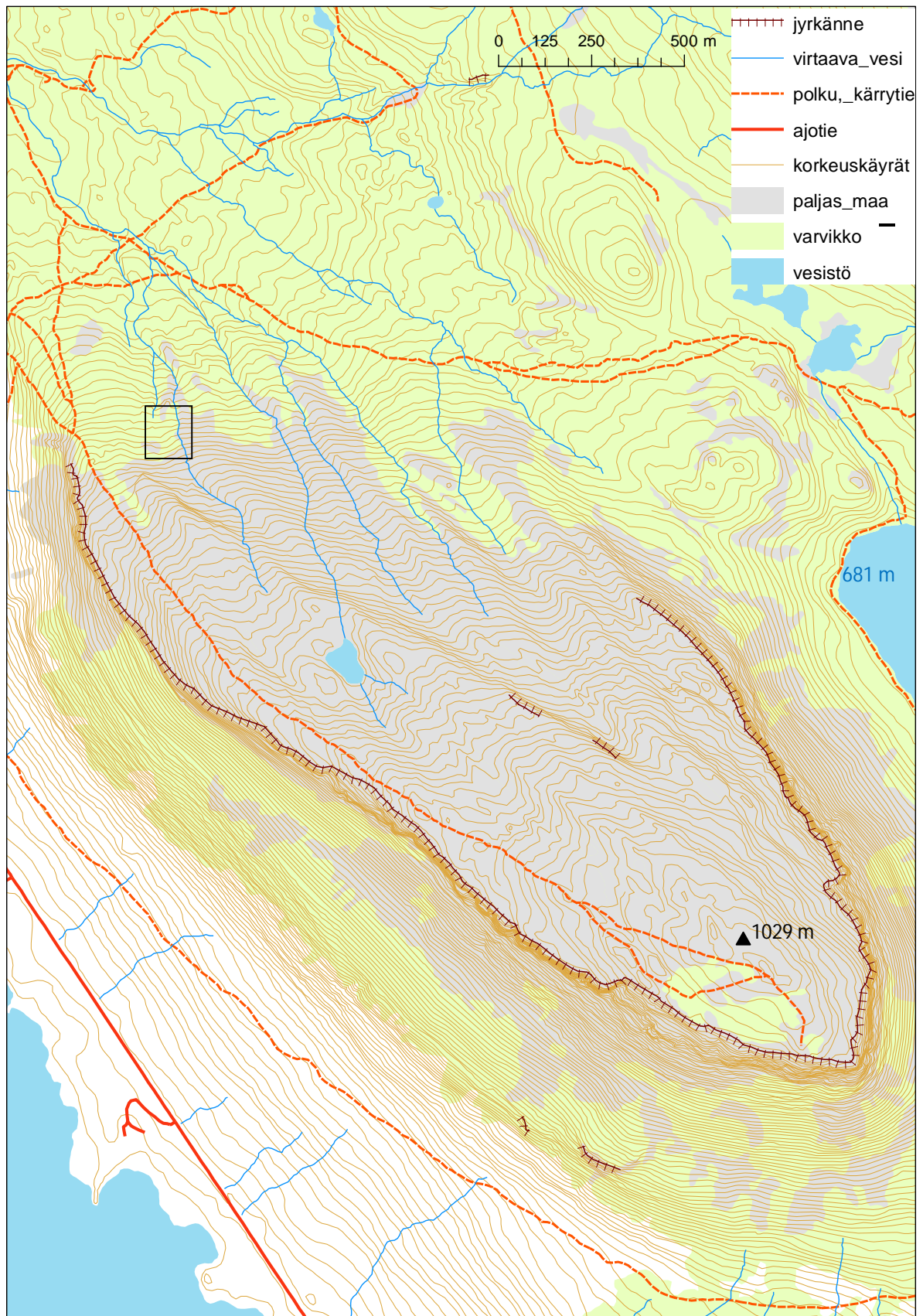
Tämän tutkimuksen aineisto kerättiin heinäkuussa 2011 Kilpisjärveltä Saana-tunturin pohjoisrinteeltä (69°3' N 20° 48'E) noin 700 metriä meren pinnan yläpuolella (684 – 711 mmpy) (kuvat 3 & 4). Kilpisjärvi kuuluu Enontekiön kuntaan ja on Lapin luoteisin kohta. Tutkimusalue sijaitsee noin 100-200 metriä metsänrajan yläpuolella. Metsänrajan muodostaa alueella tunturikoivu (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*) (Oksanen 1995). Tutkimusalueen kasvillisuus koostuu lähinnä puuttomista *Ericaceae*- ja *Empetraceae*- heimojen edustamien lajien muodostamista varpukankaista, (Haapasaari 1988: 179; Eurola et al. 2003; Eskelinen et al. 2009) (kuva 2). Maaperä on hapanta ja varpujen lisäksi siinä viihtyvät lampaannata (*Festuca ovina*), lapinkastikka (*Calamagrostis lapponica*) ja tunturisara (*Carex bigelowii*) (Eurola et al. 2004).



Kuva 2. Tutkimusalueella kasvillisuus oli laikuittaista ja matalien varpukasvien dominoimaa. Kuva on otettu tutkimusalueelta ruudukoiden 1 ja 2 välistä kohti Saanan huippua. Kuvassa näkyvän jyrkänteen alapuolella ollut lumenviipymä on lähes kokonaan sulanut. Kuvan ottopäivä 13.7.2011.



Kuva 3. Tutkimusalue sijaitsee Suomen luoteisimmassa osassa, nk. Käsivarren Peukalossa. Aineisto maanmittauslaitoksen yleiskartta 1:1 000 000 (Maanmittauslaitos 2012a)



Kuva 4. Tarkempi kartta tutkimusalueen sijainnista (ruutu) Saanan pohjoisrinteellä. Aineisto Maanmittauslaitoksen maastotietokannasta 2009 (Maanmittauslaitos 2012b).

Vuosi 2011 oli vertailukautta 1971-2000 lämpimämpi. Tutkimusajankohtana (heinäkuu) keskilämpötila oli 11,7 astetta (Ilmatieteenlaitos 2011a), kun normaalisti se on 10,9 astetta (vertailujakso 1971-2000) (Kersalo ja Pirinen 2009). Alkuvuoden keskilämpötila oli ollut -4,1 astetta, kun vuosina 1971-2010 se on ollut -5,1 astetta. Terminen kasvukausi oli alkanut 29.5.2011 (Ilmatieteenlaitos 2011b), kun se normaalisti alkaa vasta kesäkuun alussa (vertailujakso 1971-2000) (Kersalo ja Pirinen 2009). Kilpisjärvellä kasvukausi kestää normaalisti sata vuorokautta (Järvinen ja Lahti 2004: 7). Terminen kevät (vuorokauden keskilämpötila on 0 ja +10 asteen välillä) oli alkanut 11.4.2011, huomattavasti vertailukautta 1971-2000 aikaisemmin. Normaalisti vuorokauden keskilämpötila kipuaa nollan yläpuolelle vasta toukokuun alussa (Ilmatieteenlaitos 2011c). Sadanta oli tutkimusajankohtana (heinäkuussa yhteensä) 64,7 mm ja alkuvuonna (tammi-heinäkuu) 307,9 mm (Ilmatieteenlaitos 2011a). Vertailujaksolla 1971-2000 tammi-heinäkuussa on satanut keskimäärin 348,3 mm. Vuoden aikana sadetta kertyy normaalisti 427 mm (vertailujakso 1971-2000), mikä on enemmän kuin muualla Suomen pohjoisosissa johtuen Jäämeren läheisyyden aiheuttamista mereisistä piirteistä (Ilmatieteenlaitos 2011a; Kersalo & Pirinen 2009). Sateisin kuukausi on heinäkuu (Järvinen 1987). Alueen kosteusolosuhteisiin vaikutti tutkimusalueen yläpuolella vielä tutkimusajankohdan alussa osin sulamaton lumenviipymä, josta tihkui alueelle vettä. Sulamisvesivirroista oli myös viitteitä tutkimusalueella. Alueella aurinko ei laske toukokuun 22. päivän jälkeen kahteen kuukauteen (Järvinen ja Lahti 2004: 8). Ilmasto edustaa hemi- eli subarktista vyöhykettä (Venäläinen 2004: 36; Kersalo ja Pirinen 2009), jossa on piirteitä mereisestä ja mantereisesta ilmastosta (Järvinen 1987).

Orgaanisen maan paksuus vaihteli tutkimusalueella 0-30 senttimetrin välillä, keskiarvon ollessa 4,4 senttimetriä. Mineraalimaan paksuus vaihteli 0-73 senttimetrin välillä, keskiarvon ollessa 14,4 senttimetriä. Tutkimusalueella tyypillistä olivat routimisen ja etenkin tuulen aiheuttamat kulumat maanpinnassa. Myös fluviaalinen toiminta muokkasi maanpintaa. Keskimääräisesti alueella maaperä on hiekkaista moreenimaata (Haapasaari 1988). Kallioperä koostuu emäksisistä dolomiiteista, sekä happamista silikaateista (Eskelinen 2010). Hapanta maaperää indikoivat variksenmarjakankaat. Pääasialliset selkärankaist laiduntajat ovat poro (*Rangifer tarandus*) ja tunturisopuli (*Lemmus lemmus*; ks. Eskelinen & Oksanen 2006), jonka populaatio oli tutkimusajankohtana huipussaan.

3. Bioottiset interaktiot

Kasvillisuuden ja ympäristötekijöiden suhde ei ole yksisuuntainen, vaan kasvillisuus muokkaa myös ympäristöään (Williams 1988). Kasvit vaikuttavat mikroilmastoon, maaperän ominaisuuksiin ja geomorfologisiin prosesseihin ja näin myös muihin kasveihin. Nämä kasvien väliset vuorovaikutukset voivat olla negatiivisia ja positiivisia (Lortie et al. 2004b; Brooker et al. 2008; Campbell et al. 2008). Vuorovaikutukset voivat tapahtua myös suoraan kahden kasviyksilön välillä, mm. toisten kasvien tukiessa toisia. Kasvillisuuden vuorovaikutuksia kutsutaan myös bioottisiksi interaktioiksi. Bioottisissa interaktioissa erotellaan lajienvälinen ja -sisäinen vuorovaikutus. Bioottisilla interaktioilla on voimakas merkitys kasvillisuuden levittäytymiselle ympäristötekijöiden ohella, sillä siinä missä positiiviset interaktiot voivat laajentaa kasvien esiintymisalueita (Bruno et al. 2003, le Roux et al. 2012), negatiiviset häätävät kasveja joiltain alueilta (Rice 1984).

Negatiivista vuorovaikutusta kutsutaan kilpailuksi (Begon et al. 1996/2003: 211-215; Campbell et al. 2008). Kilpailulla tarkoitetaan yksilöiden ja lajien välistä kilpailua resursseista. Jaettavista resursseista kamppailu rajoittaa ainakin toisen vuorovaikutusosapuolen selviytymistä, kasvua ja/tai lisääntymistä. Negatiivista vuorovaikutusta on myös kasvien tarkoituksellinen muiden kasvien häirintä, allelopatia.

Pitkään ajateltiin, että kasvillisuutta määrittävät vain ympäristötekijät ja kilpailu. On kuitenkin huomattu, että tärkeitä vaikuttavia tekijöitä ovat myös positiiviset vuorovaikutukset (Callaway 1995; Bruno et al. 2003; Campbell et al. 2008). Positiivisissa vuorovaikutuksissa on kolme erilaista tilannetta: mutualismi (molemmat osapuolet hyötyvät), paratismi (toinen hyötyy ja toinen kärsii) sekä kommensalismi (toinen hyötyy ja toiselle ei ole haittaa eikä hyötyä). Näistä mutualismi ja kommensalismi erotetaan fasilitaatioksi, positiivisiksi vuorovaikutuksiksi, joissa yksikään osapuoli ei kärsi vuorovaikutuksesta (Stachowich 2001).

Samalla kasvilla voi olla myös samanaikaisesti sekä negatiivisia että positiivisia vuorovaikutuksia toisille kasveille (Bruno et al. 2003; Dickie et al. 2005). Siinä missä kasvin latvuksen varjostus aiheuttaa kilpailua valosta, sen juuriston ylläpitämä mykorritsayhdyskunta voi fasilitoida muita kasveja. Vuorovaikutuksen voimakkuuteen ja suuntaan vaikuttavat myös suojakasvin koko ja etäisyys toisesta kasvista (Dickie et al. 2005).

3.1 Fasilitaatio

Fasilitaation määritelmänä voidaan pitää kasvin tai lajin vaikutusta elinympäristöönsä siten, että jokin toinen yksilö tai laji voi menestyä siinä paremmin (Stachowich 2001). Fasilitaatiota katsotaankin esiintyvän yleisimmin ankarissa ympäristöissä, joissa jokin laji loiventaa ympäristön aiheuttamaa stressiä tai häiriötä (kylmyys, herbivoria...) (Brooker & Callaghan 1998). Fasilitaatioon liittyy myös lajien esiintymisalueiden laajentuminen perustuen vaativien olosuhteiden lieventämiseen (Bruno et al. 2003). Fasilitaatiota on tutkittu paljon ympäristöissä, joissa vesi on rajoittava tekijä (mm. Holzapfel & Mahall 1999), mutta myös arktisista ja alpiinisista ympäristöissä on löydetty vastaavia fasilitaatiomekanismeja (Carlsson & Callaghan 1991; Callaway 1995; Callaway et al. 2002, Pellisier et al. 2010; le Roux et al. 2012).

Positiiviset vuorovaikutukset liittyvät usein suojan tarjoamiseen (tuuli, äärimmäiset lämpötilat) tai tukemiseen (kasvu pitkin runkoa kohti valoa) (Stachowich 2001). Lisäksi fasilitaatiota voi tapahtua resurssien jakamisen kautta (maaperän kosteuden ylläpitäminen, lumen kasaaminen, ravinteiden kierrättäminen, kun syväjuuriset kasvit voivat ottaa syvemmältä maasta ravinteita, jotka sitten palautuvat karikkeeseen kautta maan pintakerrokseen, maaperän fysiologisiin piirteisiin, mikrobeihin tai mykorritsoihin vaikuttaminen), herbivorialta suojelemisen kautta, houkuttelemalla pölyttäjähöynteisiä sekä edistämällä siementen itämistä tai levittäytymistä (Callaway 1995). Alpiinisissa oloissa fasilitaatiota on ehdotettu tapahtuvan erityisesti lämpötilan (mikroilmasto), tuulen suojan ja maaperän sitomisen kautta (Callaway et al. 2002) Sen lisäksi, että fasilitaatio voi helpottaa ankaria ympäristötekijöitä, se voi olla myös epäsuora mekanismi, jossa fasilitoiva kasvi eliminoi kasvit, jotka muuten olisivat tuhonneet fasilitoitavan kasvin (Miller 1994). Fasilitaatioissa kasvien on kasvettava toistensa läheisyydessä, jotta ne voivat hyötyä toisistaan (Pellisier et al. 2010).

Fasilitaatio voi olla riippuvaista kasvien iästä (Callaway 1995; Bruno et al. 2003). Fasilitoitu kasvi voi muuttua kasvettuaan fasilitoijan kilpailijaksi. Fasilitointi on myös riippuvaista joissain tapauksissa vuodenaikaisvaihteluista (Holzapfel & Mahall 1999; Kikvidze et al. 2006). Kikvidze et al. (2006) huomasivat, että kasvien välinen kilpailu muuttui fasilitoinniksi kasvukauden edetessä kosteasta kuivempaan ilmastoon subalpiinisessa kasviyhdyskunnassa Kaukasuksella. Lisäksi fasilitaatiota on eri voimakkuuksia: jotkut kasvit eivät menestyisi

tietyllä alueella ollenkaan ilman fasilitaatiota, toiset jäisivät pienemmiksi, kasvaisivat hitaammin tai eivät pystyisi lisääntymään (Bruno et al. 2003).

Jones et al. (1994) kutsuu voimakkaimpia positiivisia interaktioita ympäristön muokkaukseksi (ecosystem engineering). Eliö tai laji muokkaa resurssien saatavuutta ja luo siten kyseisestä eliöstä riippuvaisia elinympäristöjä. Näiden ympäristöinsinöörien (ecosystem engineers) tunnistaminen on tärkeää, jotta ymmärretään kasvillisuuden dynamiikkaa kullakin alueella.

3.2 Kilpailu

Kilpailu on kasvien välisistä interaktioista tunnetuin. Sitä on tutkittu ja määritelty monin tavoin. Grimen (1977) määrittelemänä, kilpailulla tarkoitetaan kasvien taipumusta käyttää samoja resursseja. Kilpailtavissa olevat resurssit ovat valo, ravinteet, kosteus, tila ja pölyttäjät (Wisz et al. 2012). Kasvillisuuden määrän ja tarpeen ylittäessä tarjolla olevat resurssit, niistä syntyy kilpailua.

Kasveilla on erilaisia sopeumia kilpailla: resurssien vähyyden sietokyky, kasvutapa, jolla se yltää valoon tai saa paremmin nostettua vettä ja ravinteita maasta tai häiriöiden sietokyky. Kasvit voivat myös erikoistua tiettyihin ympäristöihin (Begon et al. 1996/2003: 304). Kilpailulla kasvi pyrkii levittäytymään, kasvamaan ja lisääntymään. Kilpailun ollessa kyseessä on yhtä tärkeää tunnistaa kilpailun kohteena oleva resurssi, kuin fasilitaation kohdalla on tunnistettava ympäristöstressin aiheuttaja (Aerts 1999). Lajit, jotka kilpailevat eri resursseista voivat elää rinnakkain ilman, että ne haittaavat toisiaan.

3.3 Allelopatia

Fasilitaatiolle vastakkaisena vaikutuksena voidaan nähdä kilpailun lisäksi allelopatia, kasvin tarkoituksellinen muiden kasvien kemiallinen häirintä (Rice 1984). Allelopatiset kasvit erittävät kemiallisia yhdisteitä, jotka haittaavat muiden kasvien levittäytymistä, kasvua tai lisääntymistä. Erona kilpailuun on siis, että allelopatia ei rajoita resurssien määrää, vaan muita kasveja. Siinä missä mutualismi ja kommensalismi voidaan yhdistää termin fasilitaatio alle, niin kilpailu ja allelopatia voidaan yhdistää termin häirintä alle (Rice 1984). Allelopatia on tämän tutkimuksen kannalta fasilitaation ohella tarkastelun kohteena oleva bioottinen

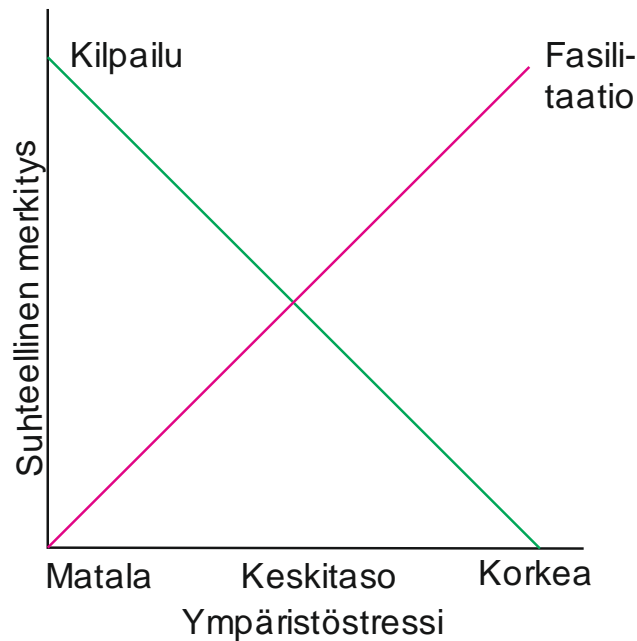
interaktio, sillä variksenmarja erittää tällaista allelopatista yhdistettä, Bataasin III:a (Nilsson 1994).

3.4 Stressigradienttihypoteesi

Stressigradienttihypoteesin (=SGH) ajatus perustuu sille, että ympäristöstressin kasvaessa positiiviset interaktiot tulevat kasveille tärkeämmiksi (Bertness & Callaway 1994) (kuva 5). Ympäristöissä, joissa stressin määrä on vähäinen, kilpailu on interaktioista dominoivin: kasvit kilpailevat resursseista. Ympäristön vaativuuden kasvaessa lajirunsaus vähenee, jolloin muut lajit eivät enää ole uhkia vaan ennemminkin hyödyttäjiä, jotka tarjoavat muun muassa suojaa tuulelta ja ääriämpötiloilta, pitävät yllä maaperän kosteutta tai pitävät laiduntajat poissa. Huolimatta nimestään, stressigradienttihypoteesi katsoo häiriön yhdeksi stressin muodoksi (Bertness & Callaway 1994).

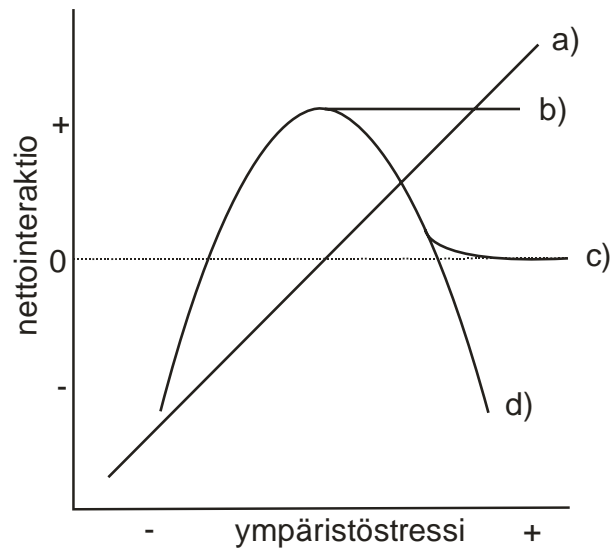
Edellä esitetystä teoriasta voisi saada sen kuvan, että fasilitaatio kasvaa kääntöpiireiltä navoille ja päiväntasaajalle. Fasilitaatiota kuitenkin esiintyy kaikissa ympäristöissä, mutta usein sen peittää kasvien välinen kilpailu (Brooker & Callaghan 1998). Osa tutkijoista onkin huomauttanut, että kyse ei ole niinkään kasvien välisen kilpailun muuttumisesta kasvien väliseksi fasilitoinniksi, vaan interaktioiden nettovaikutuksesta (Callaway & Walker 1997; Holmgren et al. 1997; Brooker & Callaghan 1998; Olofsson 2004). Kilpailun vähetessä tai fasilitoinnin merkityksen kasvaessa interaktioiden nettovaikutus muuttuu negatiivisesta positiiviseksi (Holzapfel & Mahall 1999).

Monet tutkijat ovat esittäneet teoriaa tukevia tutkimustuloksia (mm. Carlsson & Callaghan 1991; Choler et al. 2001; Olofsson 2004; Maestre et al. 2009). Jonasson (1992) huomasi tutkimuksessaan, että mustikka kärsi vaivaiskoivun poistamisesta eräällä koealalla Ruotsin tundralla ja että mustikan havaittiin viihtyvän koivujen ja pajujen latvustojen alla. Fasilitaation ja bioottisten interaktioiden ja ympäristöstressin välisen suhteen tutkiminen on ollut kasviekologian tutkimuksen keskiössä vasta viime vuosikymmeninä (Bruno et al. 2003), mutta fasilitaation vaikutus on huomattu jo kauan sitten. Jo Compton (1929, cit. Callaway 1995) huomasi tutkimuksissaan, että hyvin stressiä sietävät kasvit tarjosivat suojaa stressiä heikommin sietäville kasveille.

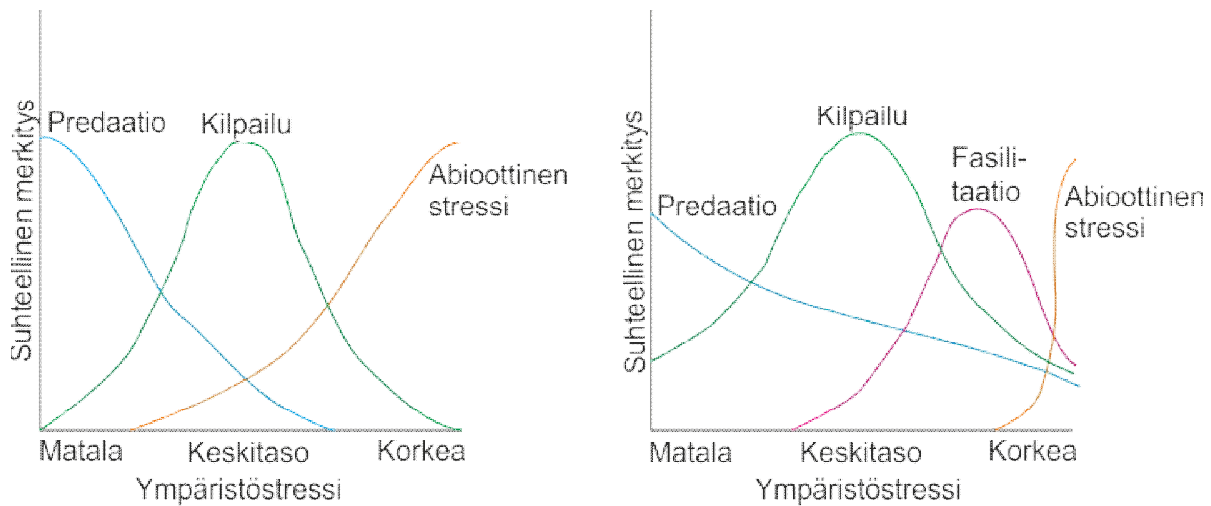


Kuva 5. Kasvien välisen kilpailun ja fasilitaation merkitys ympäristöstressin vaihdellessa (Brooker & Callaghan 1998, Dormann & Brooker 2002, kuva tekijän muokkaama). Kilpailun merkitys on voimakkainta matalan ympäristöstressin alueilla, joilla lajirunsaus ja tuottavuus ovat suurimmillaan. Kilpailun merkitys vähenee fasilitaation merkityksen kasvaessa ympäristöstressin myötä. Korkean ympäristöstressin alueella nettointeraktio kääntyy positiiviseksi, kun muista kasveista on enemmän hyötyä kuin haittaa ympäristöolojen helpottamisessa. Lajirunsauden ollessa vähäistä, myöskään kilpailu resursseista ei ole niin intensiivistä. Ilmiöstä käytetään nimitystä stressigradienttihypoteesi.

Stressigradienttihypoteesi on jotakuinkin laajasti tunnustettu, mutta sen yksityiskohdista käydään väittelyitä. Myös erilaisia malleja on ehdotettu (kuvat 6 & 7) (Brooker & Callaghan 1998; Bruno & Bertness 2001; Bruno et al. 2003; Michalet et al. 2006; Kawai & Tokeshi 2007; Maestre et al. 2009; le Roux & Mc Geoch 2010, Malkinson & Tielbörger 2010). Paljon keskustelua on herättänyt etenkin se voimistuuko fasilitaatio jatkuvasti ympäristöstressin mukana, kohtaako se ääriarvon jossain vaiheessa vai kääntyykö jopa takaisin negatiiviseen suuntaan äärimmäisen ankarissa ympäristöoloissa. Myös stressinsietäjä- ja kilpailijalajien rooleista SGH:n suhteen on keskusteltu (Michalet et al. 2006; Maestre et al. 2009) sekä fasilitoitavan kasvin optimipeitosta: onko biottisen interaktion suunta riippuvaista suojakasvin peiton määrästä (Aerts 2010).



Kuva 6. Stressigradienttihypoteesien eri malleissa interaktion suunta voi vaihdella useilla eri tavoilla suhteessa ympäristöstressiin: a) lineaarisesti, b) saavuttaen ääriarvon ennen suurimpia stressitasoja, c) epäsymmetrisesti siten, että interaktio on positiivisin ympäristöstressin ollessa keskitasoa ja d) symmetrisesti siten, että interaktio on positiivisinta ympäristöstressin ollessa keskitasoa ja negatiivisinta alhaisimmilla ja korkeimmilla ympäristöstressin tasoilla (Kawai & Tokeshi 2007; Le Roux & Mc Geoch 2010, kuva tekijän muokkaama).



Kuva 7a,b. a) Menge-Sutherlandin malli predaation, kilpailun ja abioottisen stressin vaikutuksesta kasvillisuudelle (Menge & Sutherland 1987). Malli on alun perin tehty silmällä pitäen koko ravintoketjua, mutta toimii sinänsä myös kasvillisuudelle. Predaation voi nähdä mm. herbivoriana. b) kaavioon on lisätty fasilitaation vaikutus (Bruno & Bertness 2001; Bruno et al. 2003). Bruno et al. (2003) huomauttaa, että fasilitaation merkityksessä on huomioitu myös se, että fasilitaattorit fasilitoivat myös keskenään kilpailevia kasveja, mikä laskee fasilitoinnin merkitystä hieman. Kuva kirjoittajan muokkaama. Jatkossa kuvanumeroinnissa käytettäessä myös kirjaimia, indeksointi etenee ensisijaisesti vasemmalta oikealle ja toissijaisesti ylhäältä alas.

4. Variksenmarja

Variksenmarja (kuva 8) valittiin tutkimuksen kohdekasviksi, koska se on varsin yleinen arktis-alpiinisella alueella, ja sillä on todettu olevan niin fasilitoivia kuin allelopatisiakin ominaisuuksia (Nilsson et al. 1993; Wallstedt et al. 1997; Tybirk 2000; Aerts 2010; Eskelinen 2010; Pellisier et al. 2010). Aiemmat tutkimustulokset osoittavat myös, että sen vaikutus muihin kasveihin muuttuu ympäristögradientilla (Carlsson & Callaghan 1991).



Kuva 8. Variksenmarja on ainavihanta varpu, joka muodostaa mattomaisia kasvustoja, jotka sallivat vain harvojen kasvien levittäytyä sen dominoimalle alueelle.

Variksenmarja on ainavihanta varpu, joka dominoi arktis-alpiinista kasvillisuutta vähäravinteisilla ja happamilla alueilla (Eurola & Virtanen 1991; Kron & Chase 1993; Tybirk et al. 2000; Aerts 2010). Se kuuluu *Empetraceae*- eli variksenmarjakasvien heimoon (Väre & Partanen 2009). Se esiintyy molemmilla navoilla sirkumpolaarisesti, rajoittuen metsävyöhykkeeseen. Pohjois-Suomessa se on hyvin yleinen paljakan (<1000 m) ja metsävyöhykkeen tunturikankailla, soilla ja kallioilla (Väre & Partanen 2009). Variksenmarja on tuulipölytteinen ja levittäytyy pitkälle lintujen jätösten myötä. Sen levinneisyys on laaja, kontinentaalisilta ja kuivilta kanervikoilta ravinteikkaammille ja kosteille nummille.

Variksenmarja on voimakas kilpailija vähäravinteisilla alueilla (kuva 9), ja se kärsiikin ravinteiden lisäämisestä (Nilsson 1994). Nilsson (1994) huomasi, että metsälauha (*Deschampsia flexuosa*) vei variksenmarjalta alaa lannoituksen myötä. Muita variksenmarjan kilpailukykyä heikentäviä tekijöitä ovat sen herkkyys tallomiselle ja kasvipeitteen rikkomiselle (Tybirk et al. 2000). Koska se lisääntyy hitaasti, etenkin suvullisesti, muiden kasvien on mahdollista levittäytyä paljastuneille kohdille. Variksenmarja on myös heikko kilpailija valosta ja herkkä kuivumiselle. Talvella sen esiintymistä rajoittaa lumi. Se vaatii lumipeitteen



Kuva 9. Variksenmarjan peittoaste lähenteli sataa prosenttia tutkimusruudukossa 3.

pakkasen ja kuivumisen suojaksi (Bliss 1971; Tybirk et al. 2000, Wipf et al. 2006). Haapasaari (1988) on myös artikkelissaan kirjoittanut, että tutkimusalueen kaltaisessa kasvillisuustyypissä variksenmarjan määrä on riippuvaista palleroporonjäkälä (*Cladonia stellaris*) -jäkälälajin kunnosta, joka taas riippuu porojen laidunnuksen määrästä.

Variksenmarjaa tavataan niin boreaalisella metsävyöhykkeellä kuin puuttomalla tundrallakin. Bråthen et al.:n (2010) tutkimuksessa huomattiin, että tundralla variksenmarjan humus on kemiallisilta ominaisuuksiltaan samanlaista kuin metsässä, joten metsässä tehdyt tutkimukset on allelopatisten ominaisuuksien suhteen vertailtavissa tundratutkimusten kanssa.

4.1 Variksenmarja fasilitaattorina

Variksenmarjan menestymisen syyksi heikkoravinteisilla alueilla on ehdotettu symbioosia erikoidmykorritsojen kanssa (Michelsen et al. 1996; Read & Perez-Moreno 2003). Erikoidmykorritsat kuuluvat *Ericaceae*- eli kanervakasvien heimon kanssa symbiooseja muodostaviin sieniin (Cullings 1996). Symbioosi sienien kanssa auttaa kasvia etenkin typen otossa. Variksenmarja ylläpitää samalla maaperässä erikoidmykorritsayhdyskuntaa, josta

myös muut tämän mykorritsan kanssa symbioosin muodostavat kasvit voisivat hyötyä (Tikka 2010).

Muita variksenmarjan fasilitoivia ominaisuuksia on sen hyvä tuulensieto, jolla se voi suojata tuulta heikommin sietäviä vierellään kasvavia kasveja. Tuulensietokyky auttaa sitä lisäksi kasaamaan talvisin ympärilleen pakkaselta suojaavan lumikinoksen (Bliss 1971, Williams 1988), joka suojaa myös muita sen läheisyydessä kasvavia kasveja. Variksenmarja on myös suhteellisen korkea ja tuuhea varpu, minkä johdosta se luo ympärilleen suotuisamman mikroilmaston matalakasvuiseimmille lajeille (Shetsova et al. 1995). Variksenmarja ei kelpaa syötäväksi kasvinsyöjille muuten kuin sen marjat linnuille (Tybirk et al. 2000). Näin sen seassa kasvavat kasvit voivat myös suojautua herbivorialta.

Aerts (2010) huomasi tutkimuksessaan, että kun variksenmarja poistettiin kokonaan tutkimusaloilta, muiden kasvien lisääntyminen kärsi. Kun variksenmarjan peitosta poistettiin vain 50 prosenttia, muiden kasvien lisääntyminen hyötyi. Tutkimuksessa ei selvitetty, mitä nämä lisääntymistä fasilitoivat mekanismit olivat. Tutkimus kuitenkin osoittaa, että variksenmarjan vaikutus kasvillisuudelle voi olla unimodaalista: fasilitointi on suurinta, kun variksenmarjan peitto on keskitasoa.

4.2 Variksenmarja kilpailijana ja sen allelopatiset ominaisuudet

Variksenmarja on varsin kilpailukykyinen kasvi heikkoravinteisilla alueilla (Tybirk et al. 2000, Eskelinen 2010). Putkilokasvien lajirunsaudet ovat vähäisiä sen dominoimilla alueilla (Aerts 2010). Sen dominoivuuden syiksi on ehdotettu useita ominaisuuksia (Tybirk et al. 2000; Aerts 2010). Ensinnäkin variksenmarja muodostaa suvuttoman lisääntymistapansa myötä tiiviin, mattomaisen kasvuston, joka sallii vain harvojen kasvien kasvaa sen seassa.

Toisekseen se erittää veteen liukenevaa Batasin-III yhdistettä, joka vaikuttaa haitallisesti muiden kasvien kasvuun ja lisääntymiseen päätyessään maaperään (Eskelinen 2010). Se heikentää muiden kuin erikoidmykorritsojen kasvua ja sitä kautta heikentää näiden kanssa symbioosissa olevien kasvien ravinteiden saantia (Nilsson et al. 1993). Yhdiste on luultavasti kehittynyt suojaamaan variksenmarjaa herbivorialta, eikä variksenmarja kelpaakaan kasvinsyöjien ravinnoksi.

Myös variksenmarjan karike on Batasin-III-pitoista (Eskelinen 2010). Karikkeesta muodostuu siten turvekerros, johon ravinteet kerääntyvät. Nämä ravinteet ovat käytettävissä lähinnä vain erikoidmykorritsojen kanssa symbioosin muodostaneille kasveille. Variksenmarjalle on myös tyypillistä turpeen muodostaminen (Edwardsen et al. 1988). Turpeen typpi- ja fosforipitoisuudet ovat hyvin alhaiset (Read et al. 2004), mikä tekee muiden kasvien kasvun siinä haasteelliseksi. Turve voi pidättää vettä saman verran kuin 60 prosenttia sen kuivapainosta (Williams 1988), mikä pitää yllä maaperän kosteutta. Variksenmarjan dominoimilla alueilla maaperä on myös hyvin hapanta (Hartley et al. 1999).

5. Geomorfologiset prosessit ja maaperän kosteus – häiriö ja stressi

Analyyseissa häiriötä on valittu edustamaan geomorfologiset prosessit ja stressiä maaperän kosteus. Geomorfologiset prosessit tuhoavat kasveja liikuttamalla maanpintakerrosta nostaen tai paljastaen kuitenkin samalla syvemmältä maaperästä ravinteita pintaa kohti (Jonasson & Sköld 1983; Jonasson 1986; Virtanen et al. 2010). Geomorfologisen häiriön on myös havaittu olevan kytköksissä kasvillisuuden muutoksiin ilmastonmuutostutkimuksissa (Virtanen et al. 2010), joten kasvillisuuden ja näiden prosessien välillä vaikuttavien mekanismien tunteminen on tärkeää.

Vedellä on suuri merkitys tuulen, lämpötilan sekä kasvukauden pituuden ohella kasvillisuudelle (Billings 1973). Maaperänkosteus on sadantaa parempi muuttuja kasvien käytössä olevan vesimäärän arvioinnissa, sillä kasvien käyttöön päätyvän sadeveden määrä riippuu lämpötilasta, tuulista, maaperästä ja maan pinnanmuodoista (Wagner et al. 2003).

Geomorfologinen häiriö ja maaperän kosteus kertovat myös ympäristön mesotopografiasta. Maaperän kosteus on korkeimmillaan painanteissa ja pienimmillään harjanteiden huipulla (Billings 1973). Geomorfologisista prosesseista soliflukutio ja fluviaalinen eroosio ovat rinneprosesseja (French 2007: 225-227). Deflaatiota tapahtuu harjanteilla, joilla tuuli pääsee kuluttamaan (Billings 1973). Fluviaalista kasautumista tapahtuu alavammilla paikoilla.

5.1 Geomorfologiset prosessit

Geomorfologialla tarkoitetaan maanpinnan muotojen, prosessien ja niiden kehityksen tutkimista (Hugget 2003: 3-4). Kasvillisuuden suhteen nämä prosessit voidaan nähdä häiriötekijöinä, jotka liikuttamalla ja rikkomalla maanpintaa vaikuttavat kasvillisuuteen (Virtanen et al. 2010) (jatkossa geomorfologisista prosesseista käytetään termiä (geomorfologinen) häiriö). Näiden ilmiöiden sekundaarisina vaikutuksina kasvillisuudelle ovat maaperän ravinteikkuuden muutokset (Jonasson & Sköld 1983; Jonasson 1986). Geomorfologinen häiriö onkin mielenkiintoinen muuttuja, juuri sen monitahoisten vaikutusten kautta (Virtanen et al. 2010). Rikkomalla maaperää geomorfologinen häiriö myös luo tilaa uusille kasveille levittäytyä.

Kasvillisuuden ja geomorfologisen häiriön suhde on kaksisuuntainen: häiriö vaikuttaa kasvillisuuden biomassaan ja lajikoostumukseen, mutta samalla kasvillisuus estää geomorfologisia häiriöitä myös sitomalla maa-ainesta juurillaan (Williams 1988). Mitä pienempi kasvillisuuden biomassa on, sitä vähäisempi on myös maaperää sitova vaikutus.

Geomorfologisten häiriöiden ja kasvillisuuden suhdetta onkin tutkittu lähinnä vain toiseen suuntaan: kuinka kasvillisuus vaikuttaa geomorfologisiin ilmiöihin (Hjort & Luoto 2009; Marston 2010). Geomorfologisen häiriön vaikutuksia kasvillisuudelle voidaan kuitenkin arvioida häiriö-kasvillisuustutkimuksista. Olofssonin ja Shamsin tutkimus (2004) tukee Kondohin (2001) mallia siinä, että vähätuottoisissa ympäristöissä geomorfologiset häiriöt vähentävät lajirunsautta. Ruderaattistrategian omaavat, vahvat levittäytyjät tosin näyttivät tutkimuksen mukaan myös hyötyvän häiriöstä.

Geomorfologiset häiriöt käsittävät kaiken maaperän ja maanpinnan lyhytaikaiset muutokset, mutta tässä työssä käsitteen alle on yhdistetty soliflukatio, kryoturbaatio, deflaatio sekä fluviaalinen eroosio ja sedimentaatio. Ne edustavat kolmea eroosion aiheuttajaa: jäätä, tuulta ja vettä (Hugget 2003: 63). Yhteistä niille on maanpinnan rikkoutuminen ja liikkuminen. Nämä häiriöt ovat myös yleisiä periglasiialisessa ympäristössä, joka luo niille otolliset olosuhteet. Periglasiialisella tarkoitetaan kylmiä, usein ikiroutaisia, mutta ei jäätiköiden peittämiä alueita, jotka talvisin jäätyvät, mutta ovat kesäisin vapaana lumesta ja jäästä (Hugget 2003: 236-237; French 2007: 3-4). Mukaan voitaisiin myös lukea nivaatiot eli lumenviipymät (Hjort & Luoto 2009), mutta koska variksenmarja välttelee niitä (Väre & Partanen 2009), analyyseja varten geomorfologinen häiriö -ympäristömuuttujan on yhdistetty vain nuo viisi prosessia.

5.1.1 Kryoturbaatio

Kryoturbaatiota tapahtuu maaperän veden jäätyminen myötä tapahtuvan laajenemisen liikuttaessa maaperää ja maanpintaa (French 2007: 144). Suomenkielessä käytetty nimitys routakuuhunta kuvaa prosessia hyvin (kuva 10). Jäätyvät vesikiteet nostavat maa-ainesta ja jopa suuria kiviä ylöspäin (Hugget 2003: 240). Kryoturbaatiossa tapahtuu myös maaperän liikkumisen myötä maa-aineksen lajittumista (French 2007: 144).

Kryoturbaatio vaikuttaa kasvillisuuteen kahdella tavalla: se liikuttaa maanpintaa, mikä tuhoaa ja estää osan kasveista kasvun sekä nostaa syvemmältä maasta ravinteita ja nostaa maaperän pH:ta (Jonasson & Sköld 1983; Jonasson 1986). Maa-aineksen lajittumisella saattaa myös olla vaikutuksensa kasvillisuudelle. Haugland & Beattyn (2005) tutkimuksen mukaan jäätymsykleihin liittyvät häiriöt hidastivat kasvillisuuden sukkession etenemistä.



Kuva 10. Kuvan vasemmassa alareunassa kryoturbaatiota. Kryoturbaatio tuhoaa kasvillisuutta liikuttamalla maaperää.

5.1.2 Solifluktkio

Solifluktkiolla tarkoitetaan pintamaa-aineksen hidasta valumista rinteessä jäätymsulamissykliä ja painovoiman vaikutuksesta (Matsuoka 2001) (kuva 11). Käsitettä solifluktkio ei ole määritelty yksiselitteisesti, mutta tässä työssä sillä viitataan maan pintakerrosten valumiseen rinnettä alapäin, jolloin ne muodostavat yläpuolelleen maasta ja kasvillisuudesta tyhjiä aukkoja ja alapuolelle terasseja, joihin valuva maa kasautuu. Arktisilla alueilla solifluktkiossa on mukana liikkeessä yleensä maanpinnan ylimmät kerrokset noin 50-200 senttimetrin syvyydeltä (French 2007: 229). Liikkeen nopeus on yleisimmin noin 0,5-10,0 senttimetriä vuodessa. Tämä tarkoittaa kasvillisuuden kohdalla, että myös juuret ja siemenet lähtevät liik-



Kuva 11. Ruudukon kaksi solifluktkiorinne.

keelle, jolloin paljastuneella maalla ei ole juurikaan kasvillisuutta. Tosin maata ei kasvukauden aikana paljastu paljoa. Siinä missä kryoturbaatio lajittelee maa-ainesta, solifluktiassa maa-aines on heterogeenista ja lajittumatonta (French 2007: 229).

Kasvipeite on yleensä ohuinta kulutuspinnoissa ja paksuinta solifluktioportaissa alla (Williams 1988). Usein kasvillisuus solifluktioportaissa poikkeaa kasvillisuudesta harjanteiden alla (Hugget 2003: värikuvaliite 14). Myös kosteusolosuhteet vaihtelevat solifluktioportaissa päällä ja sen alapuolella ja ovat riippuvaisia vuodenajasta. Siitä johtuu, että kasvilajit saattavat olla fasilitoivia keväällä solifluktioportaissa, mutta luovatkin kilpailuasetelman kesällä, kun taistellaan vedestä (Brooker & Callaghan 1998).

5.1.3 Deflaatio



Kuva 12. Deflaatioharjanne ruudukossa viisi. Tuuli estää kasvillisuuden levittytymistä harjannepaikoille.

Deflaatio on tuulen aiheuttamaa kulutusta paikoilla, joille tuuli pääsee puhaltamaan ja kuljettamaan pois ainesta (Seppälä 2004: 142).

Kasvillisuuteen deflaatio vaikuttaa puhaltamalla maa-ainesta pois (kuva 12). Deflaatiota edistää pakkasen kuivattama maa ja kylmien alueiden vähäinen kasvillisuus (Hugget 2003: 241). Toisaalta kryoturbaation ja solifluktion kasvillisuudesta vapauttama maanpinta on otollista deflaatiolle (Seppälä 2004: 158).

Talvella tuuli vaikuttaa samoilla paikoilla puhaltamalla pois lunta, jolloin maata ja kasvillisuutta paljastuu pakkaselle (French 2007: 239).

Seppälä (2004: 175) kokoaa edellisten tutkimustensa tuloksia kasveista, jotka ensimmäisenä kolonisoivat deflaation kuluttamaa maata. Näitä kasveja ovat variksenmarjan lisäksi *F. ovina* ja sarat (*Carex sp.*). Deflaation reunoilta sukkession edetessä leviää myös mustikka (*Vaccinium myrtillus*), puolukka (*Vaccinium vitis-idaea*), juolukka (*Vaccinium uliginosum*) ja riekonmarja (*Arctostaphylos alpina*).

5.1.4 Fluviaaliset prosessit

Tässä tutkimuksessa fluviaalisilla prosesseilla tarkoitetaan virtaavan veden kuluttavia ja kasaavia vaikutuksia. Kasvillisuuteen veden kuluttava ominaisuus vaikuttaa erodoimalla maanpintaa ja maaperää, joskus jopa hukuttamalla kasveja tai repimällä niitä maasta (kuva 13). Veden kasaava vaikutus vaikuttaa maa-aineksen ja sitä kautta myös ravinteiden kerääntymiseen (Bliss et al. 1973). Ravinteiden kautta virtaavan veden kasaava vaikutus on positiivinen kasvillisuudelle, mutta matalakasvuiset kasvit saattavat jopa hautautua maa-aineksen alle. Lisäksi fluviaaliset vaikutukset liittyvät myös maaperän kosteusoloihin (Bliss et al. 1973).



Kuva 13. Fluviaalisten prosessien kuluttamaa kasvillisuutta ja paljastamaa kivikkoa ruudukossa 2. Ylempänä ruudukossa on kuvassa 11 esiintyvä solifluktioharjanne.

5.2 Maaperän kosteus

Maaperän kosteus on usein rajoittava tekijä arktisissa ympäristöissä (Billings 1973). Kosteuden jakautuminen määrittää pitkälti kasvillisuuden sijoittumista alueella (Isard 1986). Alueen keskimääräiseen kosteuteen vaikuttaa sadannan ja haihdunnan suhde, mutta topografia, tuuli, kasvillisuus ja maaperä vaikuttavat kosteuden pienipiirteiseen vaihteluun (Isard 1986). Topografia vaikuttaa pintavaluntaan, kasvillisuus estää haihduntaa maaperästä (Williams 1988) ja maaperän huokoisuus vaikuttaa vedenpidätyskykyyn sekä haihduntaan. Kosteuden muutokset ovat pienehköjä, mutta talvella sataneen lumen kasautumisella tuulen, topografian ja kasvillisuuden myötä on vaikutus sulamisvesiin (Williams 1988).

6. Lisääntymiskelpoisuus ja kasvien piirteet

Esimerkkilajeiksi, joiden reagointia variksenmarjaan ja ympäristötekijöihin tutkitaan, valitaan tutkimusalueen useimmin kukkivat tai marjovat lajit. Lajit on esitelty kohdassa tulokset. Esimerkkilajien kelpoisuuden muuttumista suhteessa variksenmarjaan ja ympäristötekijöihin tarkastellaan myös kasvien piirteiden kautta: voisiko piirteistä löytyä interaktion suuntaa selittäviä tekijöitä (Maestre et al. 2009; Pellisier et al. 2010; le Roux et al. 2012).

6.1 Lisääntymiskelpoisuus

Tutkimuksessa keskitytään esimerkkilajien peittoprosentin sijaan kasvien lisääntymiskelpoisuuteen (engl. fitness (kuviissa), jatkossa kelpoisuuteen). Kelpoisuudella tarkoitetaan kasvin kykyä lisääntyä suvullisesti (jatkossa käytetään myös termiä lisääntymiskapasiteetti, jolla viitataan tässä työssä kukkien, marjojen ja nuppujen määrään). Kelpoisuutta pidetään usein määrää, kokoa tai biomassaa tärkeämpänä lajin hyvinvoinnin mittana, sillä tärkeintä lajille on lisääntyminen (Brooker & Callaghan 1998; Tielbörger & Kadmon 2000; Körner 2003a: 1). Myös tutkittaessa interaktioiden vaikutusta, on olennaista tietää niiden vaikutus juuri kasvien kelpoisuudelle (Holzapfel & Mahall 1999; Tielbörger & Kadmon 2000; Tirado & Pugnaire 2003, Malkinson & Tielbörger 2010). Callaway et al. (2002) havaitsivat tutkimuksessaan alpiinisissa ympäristöissä, että naapurikasveista oli haittaa alemmilla korkeuksilla, mutta ylempänä lähellä kasvavat lajit edesauttoivat suvullista lisääntymistä.

Ankarissa oloissa monet kasveista lisääntyvät kasvullisesti säästääkseen siementen valmistamiseen kuluvan energian levittäytymiseen (Bell & Bliss 1980; Laine 2004: 93). Suvullinen lisääntyminen on kuitenkin tärkeää lajin geneettisen muuttumisen kannalta (Campbell 2008). Kasvullisesti lisääntyvät ja levittäytyvät lajit ovat herkkiä ympäristömuuttumiselle, koska morfologisia sopeutumiskeinoja ei ole (Laine 2004:94). Siementen kautta tapahtuva lisääntyminen mahdollistaa myös levittäytymisen laajemmalla alueella lyhyemmässä ajassa, kuin kasvullinen lisääntyminen.

6.2 Kasvien CSR-strategiat

Grime (1977) on esittänyt teorian kasvien CSR-strategioista, jotka määrittävät lajien sopivuutta tiettyihin ympäristöihin. Alueen kasvillisuuden kehittymiseen vaikuttaa kasvien kyky vastata oman esiintymisympäristönsä stressin ja häiriön määrään.

Näitä kahta, stressiä ja häiriötä, yhdistellessä olisi periaatteessa mahdollisuus neljänlaisille ympäristöille, (1) vähäisen stressin ja vähäisen häiriön ympäristö, (2) vähäisen stressin, mutta suuren häiriön ympäristö, (3) suuren häiriön, mutta vähäisen stressin ympäristö ja (4) suuren stressin ja suuren häiriön ympäristö (Taulukko 2). Neljännen vaihtoehdon olosuhteissa olisi Grimen mukaan kasvillisuuden mahdotonta selvitä, sillä mahdollisuuksia uusiutumiseen ei juuri olisi, joten Grimen mallissa on kolme ympäristömahdollisuutta. Esimerkit ovat ääripäitä, sillä kasveilla on yleensä useamman strategian yhdistelmä. Variksenmarjalla on kaikkien kolmen strategian yhdistelmä, joka tekee siitä arktisessa ympäristössä varsin dominoivan kasvin.

Jokaiseen kolmeen erilaiseen ympäristöön on sopeutunut oma kasvillisuutensa, toisin sanoen kasvillisuus, jolla olisi sopiva strategia selvitä kyseisenlaisessa ympäristössä. Strategiat Grime on nimennyt kilpailu-, stressinsietäjä- ja ruderaattistrategioiksi. Kilpailustrategian omaavat lajit pärjäävät kilpailukykyä puolesta lajirunsaissa ympäristöissä, joissa sekä ympäristöstressi ja häiriöt ovat vähäisiä. Stressiä sietävät lajit pärjäävät karuissa olosuhteissa, joissa stressin määrä on suuri. Ruderaattilajit taas ovat nopeita levittäytymään uusille häiriön paljastamille alueille.

Taulukko 2. Kasvien strategiat suhteessa ympäristön stressin ja häiriön määrään (Grime 1977).

	stressin intensiteetti	
häiriön intensiteetti	pieni	suuri
pieni	C = kilpailustrategia = competitive strategy	S = stressinsietostrategia = stress-tolerant strategy
suuri	R = ruderaattistrategia = ruderal strategy	ei mahdollinen elinympäristö

Arktinen ympäristö on ympäristöstressiltään suuri (Grime 1977). Kun häiriötä ei ole, voidaan olettaa kasvillisuuden koostuvan stressiä sietävistä lajeista kuten liekovarpio (*C. tetragona*), *F. ovina* ja vanamo (*L. borealis*). Häiriötilanteen jälkeen ympäristö muuttuisi ruderaattilajeja suosivaksi. Ilmastonmuutoksen oletetaan muuttavan arktista ympäristöä vähemmän stressaavaksi, mikä suosisi kilpailustrategian omaavia lajeja (Virtanen et al. 2010). Ympäristöt eivät siis ole staattisia ja näin kasvillisuuskin muuttuu jatkuvasti vastaamaan uusia elinoloja.

CSR-strategiat ovat tämän tutkimuksen kannalta mielenkiintoisia, sillä bioottisia interaktioita tarkastellaan stressi- ja häiriögradien-teilla. Teoriassa interaktion suunnan gradientteilla voisi päätellä kasvien strategioiden perusteella (mukai-llen Michalet et al. 2006). Korkean stressin alueella stressinsietäjät fasilitoivat kilpailijalajeja ja stressinsietäjiä. Korkean häiriön alueella ruderaatit mahdollistavat myös muiden strategioiden siirtymisen alueelle. Matalamman stressin ja häiriön alueella kilpailijat kilpailevat stressinsietäjät ja ruderaatit pois. CSR-strategioita interaktion suunnan selittäjän on testannut myös le Roux et al. (2012).

Maestre et al. (2009) on ehdottanut kasvien CSR-strategioiden yksinkertaistuksia selittäviksi tekijöiksi interaktion suunnalle (Taulukko 3). Strategioina ovat vain kilpailu (C) ja stressinsieto (S). Käytettäessä vain kilpailu- ja stressinsietostrategioita voidaan yhdistää Grimen (1977) stressi- ja häiriökäsitteet yhdeksi gradientiksi, kun tiputetaan häiriögradienttiin liittyvä ruderaattistrategia pois. Maestre et al. (2009) on luonut taulukon, jossa kuvataan miten fasilitointi ja kilpailu vaihtelevat eri stressitasoilla riippuen stressin tyyppistä ja fasilitaattorin ja fasilitoitavan strategiasta. CSR-strategioilla voisi teorian mukaan ennustaa kasvien välisiä vuorovaikutuksia stressigradien-teilla.

Taulukko 3. CS-strategioiden vaikutus eri stressitasoilla ja -tyypeillä bioottisten interaktioiden suunnalle (Maestre et al. 2009). - = nettokilpailu, + = nettofasilitointi, 0 = neutraali vuorovaikutus

abioottinen stressi	stressin määrä	C fasilitoija		S fasilitoija	
		C fasilitoitava	S fasilitoitava	C fasilitoitava	S fasilitoitava
resurssi (vesi)	matala	-	-	0	-
	keski	+	+	+	+
	korkea	-	++	-	-
epä-resurssi (lämpötila)	matala	-	-	-	-
	keski	++	+	+	0
	korkea	+	++	++	+

Maestre et al.:n (2009) malli perustuu strategioiden suhteisiin resurssi- ja epäresurssigradienteilla. Erilaiset interaktion suunnat näillä gradienteilla johtuvat siitä, että kun kyseessä on resurssi, ei fasilitoija läsnäolollaan pysty korvaamaan fasilitoitavalle käyttämäänsä resurssia. Epäresurssin ollessa kyseessä, fasilitoijan läsnäolo on aina plussaa, eikä siitä ole haittaa edes äärimmäisillä stressitasoilla kilpailussa resursseista.

6.3 Kasvien kasvumuodot

Bruun et al. (2006) on luokitellut kasvit eri kasvumuotoihin puumaisuuden, resurssien hankinnan ja ympäristöön vaikuttamisen mukaan. Putkilokasvien luokat ovat (1) puut ja pensaat, (2) ainavihannat varvut, (3) lehtensä pudottavat varvut, (4) ruohot ja (5) heinämäiset kasvit. Vastaavaa luokitusta on käyttänyt myös Chapin et al. (1996) tutkimuksissaan toiminnallisten kasviryhmien käytöstä. Toiminnallisuuteen ja fysiologiaan perustuvia kasvumuotoja voitaisiin käyttää bioottisen interaktion suunnan ennustamiseen vastaavasti kuin CSR-strategioita (Eskelinen 2010), ja niillä onkin yritetty selittää arktisten alueiden kasvillisuuden levinneisyyttä ja rakennetta suhteessa ympäristömuuttujiin (Shaver & Chapin 1980; Shaver et al. 1998: 153).

6.4 Mykorrhitsat

Mykorrhitsat eli sienijuurta muodostavat sienet ovat tärkeä osa kasvillisuuden ja maaperän välistä ravinteiden kiertoa karuissa maaperissä (Laine 2004: 92). Kasvit muodostavat hiusjuuriensa kautta niiden kanssa symbiooseja ja kasvattavat siten ravinteidenottopinta-alansa (Read 1996). Arktisilla alueilla sienet ovat hyvin suuressa osassa, sillä ne pystyvät käyttämään orgaanista typpeä. Kasvien välisissä interaktioissa niillä saattaa olla varsin suuri rooli pitämällä yllä tai tuhoamalla muita mykorrhitsoja, tai edistämällä isäntäkasvinsa pärjäämistä suhteessa muihin kasveihin (Brundrett 1991)

Mykorrhitsalajeja on useita, ja eri kasvit tai kasviryhmät muodostavat eri sienilajien kanssa symbiooseja (Aerts 2002). Mykorrhitsatutkimuksen koonnut artikkeli (Read et al. 2004) jaottelee ne kolmeen luokkaan: ektomykorrhitsat, arbuskelimykorrhitsat ja erikoidimykorrhitsat, joita tässä tutkimuksessa noudatetaan. Näistä karuimmissa ympäristöissä viihtyvien ja hidaskasvuisten kasvien kanssa symbioosin muodostavat erikoidimykorrhitsat, kun taas

arbuskelimykorrhitsat muodostavat symbioosin nopeakasvuisten ja ravinteikkaammissa ympäristöissä viihtyvien lajien kanssa. Ektomykorrhitsat jäävät näiden kahden välimaastoon. Niiden kanssa symbioosin muodostavat monet puut ja varvut (Malloch et al. 1980; Michelsen et al. 1996). Arbuskelimykorrhitsojen on havaittu vähenevän Kilpisjärven arktis-alpiinisissa ympäristöissä korkeuden kasvaessa, kun taas erikoid- ja ektomykorrhitsojen määrä ei vaihtelee korkeuden vaihdellessa (Väre et al. 1997). Arbuskelimykorrhitsat ja niiden kanssa symbiooseja muodostavat lajit vähenevät merkittävästi 900 metrin jälkeen.

7. Tutkimusmenetelmät

Tutkimus perustuu kentältä systemaattisesti kerättyyn laajaan aineistoon. Tutkimusasetelma koostuu tutkimusruuduista, joista kerättyä aineistoa vertaillaan keskenään, ja tarkastellaan ja analysoidaan tilastollisesti moderneilla monimuuttujamenetelmillä.

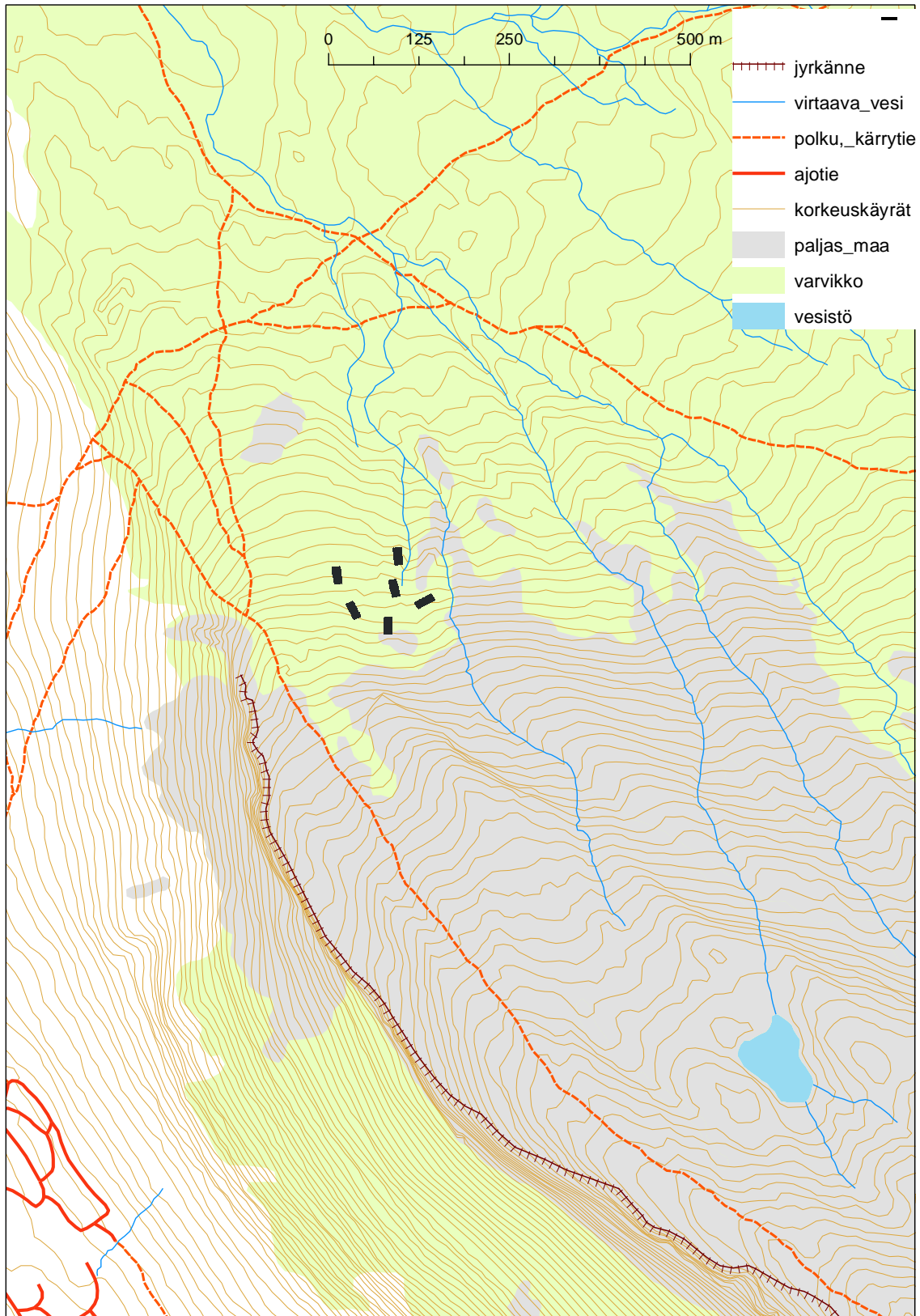
7.1 Aineiston kerääminen

Aineisto kerättiin kenttätöskentelynä Kilpisjärvellä heinäkuussa 2011. Aineisto perustuu tutkimusasetelmaan, jossa kasvillisuutta ja ympäristömuuttujia havainnoitiin 960:ssä neliömetrin tutkimusruudussa. Kentällä laskettiin jokaisen ruudun kukkivien ja marjovien kasvien kukkien ja marjojen määrä, arvioitiin variksenmarjan ja muiden kasvilajien peittoprosentit sekä geomorfologisen häiriön osuus ruudussa sekä mitattiin maaperän kosteus. Aineiston keräämiseen osallistui suurempi kenttätöryhmä. Erilaisesta arvioinnista johtuvia virheitä pyrittiin estämään siten, että yhtä muuttujaa arvioi aina sama henkilö tai työpari. Kirjallisuudesta etsittiin jokaiselle tutkimukseen mukaan tulevalle lajille sen piirteet.

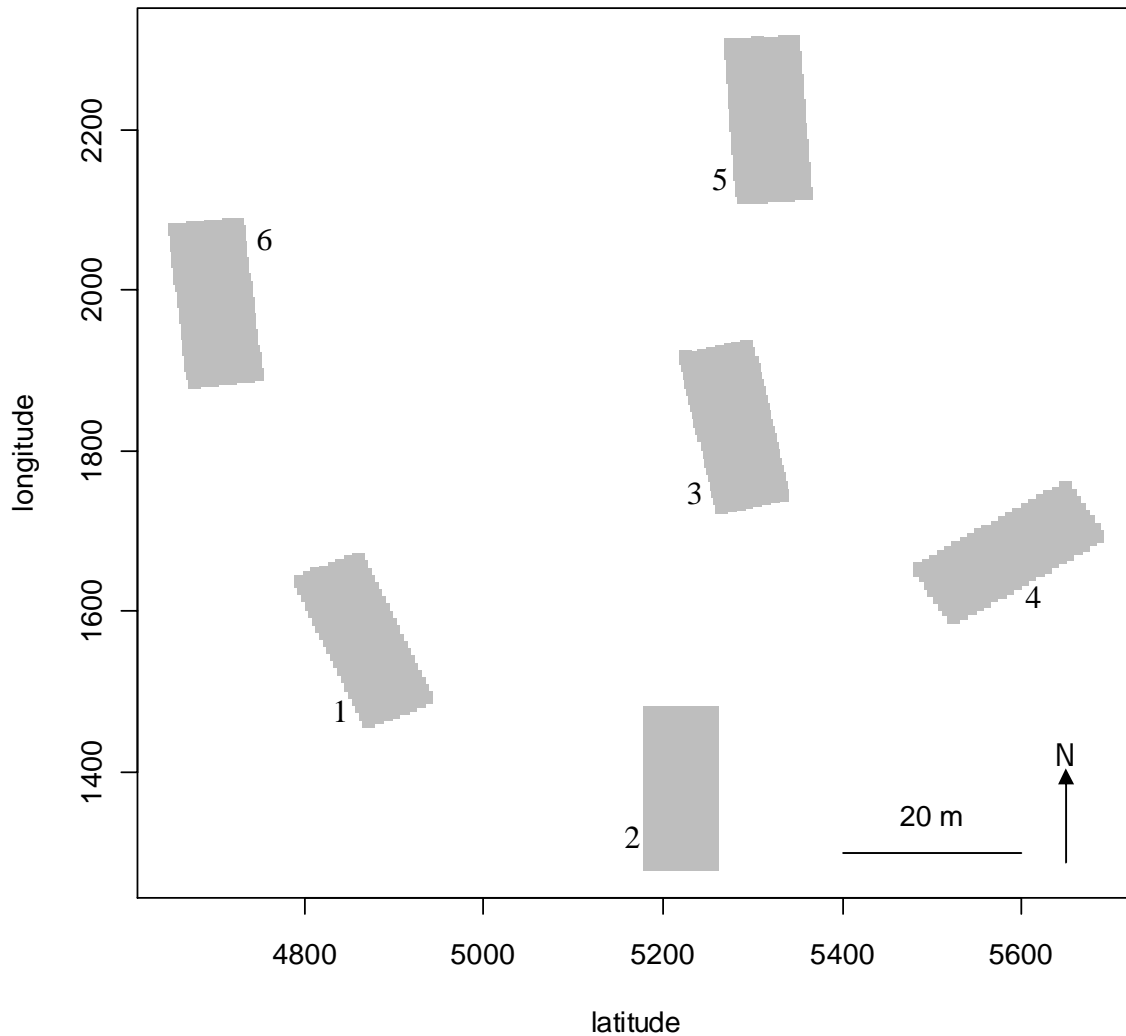
7.1.1 Tutkimusasetelma

Aineisto kerättiin kuudelta 8 metriä x 20 metriä ruudukolta noin 700 metrin korkeudelta merenpinnan yläpuolelta Saana-tunturin pohjoisrinteeltä (Kilpisjärvi, Luoteis-Suomi, 69°3' N 20° 48'E). Kukin ruudukko koostui sadastakuudestakymmenestä (160) 1 x 1 m ruudusta (kuvat 14 & 15). Yhteensä tutkittuja ruutuja oli 960. Ruudukot sijaitsivat vähintään 20 metrin päässä toisistaan, maksimietäisyyden ollessa 110 metriä kauimmaisten ruutujen välillä. Ruudukoiden ja ruutujen kulmapisteet merkittiin maastoon puutikuilla, jolloin ruudut oli helppo erottaa toisistaan. Ruuduille annettiin koodit A1:stä H 20:en. Kirjaimet kasvoivat aina itään (kaakkoon ruudukossa 4) ja numerot etelään (lounaaseen ruudukossa 4).

Ruudukoiden sijoittelulla pyrittiin minimoimaan kallioperän, sademäärän ja lajiston vaihtelu ruudukoissa ja niiden välillä. Ruudukot edustivat mahdollisimman erilaisia tutkimusalueen ympäristöjä keskittyen erityisesti mesotopografiaan ja kasvillisuuden peittoon. Kunkin ruudukon kulmapisteet paikannettiin käsi-GPS:llä (Garmin Vista, Garmin; Olathe, USA; koordinaatisto YKJ), jonka jälkeen jokaiselle ruudulle määritettiin koordinaatit.



Kuva 14. Ruudukoiden sijainti kartalla. Aineisto Maanmittauslaitoksen maastotietokannasta 2009 (Maanmittauslaitos 2012b).



Kuva 15. Ruudukoiden sijainti ja numerointi ja tutkimusalueella. Akseleiden koordinaatit noudattavat yhtenäiskarttakoordinaatistoa (YKJ), koordinaatteihin lisättävä alkuun 7676 (pohjoiskoordinaatti), 3253 (itäkoordinaatti) ja jaettava 10:llä.

7.1.2 Lajien kelpoisuus ja peittävyys

Tutkimusalojen putkilokasvien kelpoisuus ja lajien peittävyys tutkittiin 1 x 1 m mittakaavassa. Ruuduilta tunnistettiin putkilokasvilajit Suomen tunturikasvion (Väre & Partanen 2009) avulla, ja niiden nimet ovat Retkeilykasvion mukaiset (Hämet-Ahti et al. 1998). Ruuduilta laskettiin kunkin lajin kukintojen ja marjojen määrät ja arvioitiin kunkin putkilokasvilajin vertikaalisesti tarkasteltu peittävyys. Peittävyysarvot noudattavat sarjaa: 0,25; 0,5; 1; 2; 3; 4; 5; 6; 7; 8; 10; 12; 15; 18; 20; 25 ... 95; 100 prosenttia. Arvo 0,25 tarkoittaa, että laji tai ryhmä on havaittu ruudulla. Tutkittava ruutu erotettiin arvioinnin helpottamiseksi ympäristöstään 1 x 1 m kehikolla, joka oli jaettu vielä 10 x 10 cm ruutuihin (kukin ruutu aina 1 %).

Tutkimuksen esimerkkilajeiksi valittiin tutkimusalueella vähintään kahdessakymmenessä kukkineet tai marjoneet lajit. Osan lajeista kelpoisuus-arvot jätettiin laskematta. Mikäli laji kukki aina esiintyessään (*Juncus sp.*) tai lajilla oli paljon kukintoja tai marjoja (mm. *Betula nana*, *Juniperus communis*, *Phyllodoce caeruleae*, *Vaccinium myrtillus*) ajan säästämiseksi lajin kelpoisuusarvoja ei laskettu. Vaikeasti tunnistettavista heinäkasveista kerättiin näytteet, jotka tarkistettiin myöhemmin asiantuntijoiden, dosentti Risto Virtasen (Oulun yliopiston biologian laitos ja Kasvimuseo) ja amanuenssi Rauni Partasen (Helsingin yliopiston Kilpisjärven biologinen asema), avustuksella.

Kukkien ja marjojen laskeminen tehtiin heinäkuun lopussa viitenä peräkkäisenä päivänä, jotta kasvukausi ei vaikuta lajin sisällä. Peittoarviointi vei enemmän aikaa ja tehtiin heinäkuun kolmen ensimmäisen viikon aikana.

7.1.3 Ympäristömuuttajat

Geomorfologinen häiriö jaettiin kuuteen luokkaan Hjortin ja Luodon (2009) mukaan. Häiriön (kryoturbaatio, soliflukatio, deflaatio, fluviaalinen eroosio ja kasautuminen sekä nivaatio) kattama ala ruudussa arvioitiin prosentteina. Tutkimuksessa näistä yhdistettiin viisi luokkaa, poislukien nivaatio, jota variksenmarja välttelee, ja laskettiin niiden prosenttiarvot yhteen.

Tieto maaperän kosteudesta kerättiin FieldScout TDR (time domain reflectometry) 300 maaperän kosteusmittarilla. FieldScout TDR 300 mittaa maaperän vesipitoisuuden suhteessa maaperän tilavuuteen (volumetric water content = VWC) prosentteina (Percent volumetric water content) kymmenesosaprosentin tarkkuudella. (Spectrum Technologies, Inc. 2009). Laitteen mittausta perustuu sähkömagneettisen aallon kulkunopeudelle maaperässä. (Spectrum Technologies, Inc. 2009). Laite lähettää antureiden kautta sähkömagneettisen aallon maaperään, joka ulottuu noin 3 senttimetriä antureiden ympärille. Aallon palautumisen kesto antureihin on riippuvaista maaperän sähköneristyskyvystä. Koska vedellä, ilmalla ja maaperän kiinteillä partikkeleilla on erisuuret eristysvakiot (ilma 1, kiinteät partikkelit 3-7 ja vesi 80), voi laite laskea aallon kulkunopeuden perusteella veden osuuden maaperässä.

Kustakin ruudusta kerättiin kolme mittausta, joista laskettiin keskiarvo. Kivisimmistä ruuduista saatiin vain kaksi mittausta. Mittaukset pyrittiin ottamaan ruuduissa mahdollisimman kaukaa toisistaan. Mittaukset tehtiin jokaiselle ruudulle yhden sateettoman

päivän aikana. Mittauskertoja oli kuukauden aikana kolme, joiden perusteella laskettiin maaperän kosteuden keskiarvo. Mittauskerrat poikkesivat olosuhteiltaan: edellisestä sateesta oli kulunut mittauskerrasta riippuen 1-3 päivää. Mittaukset tehtiin käyttäen 12 senttimetrin antureita (2 kpl) ja laitteen standardiasetuksia.

Mittauksissa saatiin 38 arvoa, jotka olivat yli 50 prosenttia, jota pidetään maaperän saturaatiopisteenä (Spectrum Technologies, Inc. 2009). Mittausten keskiarvon ylittäessä 50 prosenttia mittaus toistettiin, ja mikäli tulos oli edelleen yli 50 prosenttia, se pidettiin mukana. Suurin saatu arvo (kolmen mittauskerran keskiarvo) oli 67,3 prosenttia. Yhdestä ruudusta ei saatu ainoatakaan mittausta kivisyyden takia. Tälle ruudulle on aineistossa annettu ruuduista mitattu alin arvo.

7.1.4 Kasvien erityispiirteet

Kirjallisuudesta kerättiin lisätietoa lajeista. Muuttujina käytettiin Grimen kasvistrategiaa (Grime 1977), kasvumuotoja (Bruun et al. 2006), mykorritsatyypppejä, joiden kanssa laji muodostaa symbiooseja (Treu et al. 1996; Väre et al. 1997) ja heimoa (Väre & Partanen 2009). Kasveille, joille ei löytynyt yllämainituista lähteistä luokkaa, lisätietoa etsittiin Internetistä ja kirjallisuudesta (Heikkinen & Kalliola 1990; Reinikainen et al. 2001; Havas 2011; LuontoPortti 2011; Pinkka 2011).

7.2 Tilastolliset menetelmät

Aineiston analysointi ja mallintaminen tehtiin R-tilasto-ohjelmointiympäristössä (R development core team 2011). Aineiston esikäsittelyyn käytettiin Microsoft Officen Excel- taulukkolaskentaohjelmaa. Tilastollinen analyysi ja mallinnus perustuivat tutkimusasetelman ruutujen vertailuun. Korrelaatioissa ja malleissa huomioitiin vain ruudut, joissa mallinnettavalla lajilla oli peittoa. Aineiston tilastollisella analyysillä pyrittiin määrittämään variksenmarjan vaikutuksia esimerkkilajien suvulliselle lisääntymiselle ja vaikutusten muuttumista valituilla ympäristögradieniteilla.

7.2.1 Aineiston tarkastelu ja alustava analyysi

Kerättyä aineistoa analysoitiin alustavasti tarkastelemalla muuttujien jakaumia, keskinäisiä korrelaatioita ja rakentamalla niistä yhden selittävän muuttujan GLM-malleja, joissa oli mukana myös selittävän muuttujan toisen asteen termi mahdollisen unimodaalisen suhteen selvittämiseksi. Aineiston korrelaatioita analysoitaessa käytettiin aineistolle sopivaa (järjestyslukuihin perustuvaa) Spearmanin korrelaatiokerrointa (Ranta et al. 2005: 438) ja korrelaatioiden merkitsevyyden tarkasteluun p-arvoja (Wald 1943). Spearmanin korrelaatio ei vertaile muuttujien arvoja, vaan järjestyslukuja korrelaation laskemiseksi. P-arvo on pienin todennäköisyys havaintoaineiston ja käytetyn testisuureen otosjakauman perusteella laskettuna saada lopputulos, joka on vähintään yhtä epätodennäköinen kuin tutkimuksessa todettu lopputulos edellyttäen, että todellisuudessa nollahypoteesi olisi tosi (Wald 1943; Ranta et al. 2005: 116), toisin sanoen todennäköisyys, että tulos olisi sattuman aiheuttamaa. Lisäksi aineistosta tehtiin useita taulukoita, joissa tarkasteltiin muuttujien tunnuslukuja (keskiarvo, mediaani) ja vaihteluvälejä, kun jokin toinen muuttuja oli läsnä tai poissa.

7.2.2 Mallintaminen

Aineiston mallintaminen tapahtui yleistetyin lineaarisin mallein (GLM = Generalized linear models), ja tulokset varmistettiin spatiaalisen autokorrelaation varalta GEE-malleilla (Generalized equation models). Mallintamisen tulosten arviointi perustui mallinvalintamenetelmille, GLM:n kohdalla Akaiken informaatiokriteerille (AIC = Akaike's information criteria) (Akaike 1973) ja GEE:n kohdalla QIC:lle (=quasi-likelihood-under-the-independence-model information criterion) (Pan 2001). Yksittäisten muuttujien merkitsevyyden arviointi malleissa perustui Waldin statistiikkaan, jossa jokaiselle selittäväälle muuttujalle lasketaan riskitaso (=p-arvo).

Mallirakenne oli kaikille lajeille sama. Lisääntymiskapasiteettia (lajin kukkien, nappujen ja marjojen määrää ruudussa) mallinnettiin suhteessa lajin peittoprosenttiin, variksenmarjan peittoprosenttiin, geomorfologiseen häiriöön, maaperän kosteuteen sekä viimeisen kolmen toisen asteen interaktioihin. Näistä muuttujista rakennettiin kaikki mahdolliset muuttujakombinaatiot (Taulukko 4). Interaktiotermin voi olla mukana mallissa vain, jos molemmat interaktiotermin jäsenet ovat mallissa (McGullagh & Nelder 1989: 89), joten

ajettavia malleja oli yhteensä 17 + nollamalli. Lajin peitto on muuttujana jokaisessa mallissa, eikä se muodosta interaktioita muiden muuttujien kanssa.

Taulukko 4. Neljästä eri muuttujasta (lajin peittoprosentti, variksenmarjan peittoprosentti, geomorfologisen häiriö ja maaperän kosteus) rakennettiin kaikki mahdolliset mallikombinaatiot siten, että lajin peittoprosentti oli mukana jokaisessa mallissa, ja loppujen kolmen selittävän muuttujan sallittiin muodostavan toisen asteen interaktioita. Taulukossa esitettyyn mallin numeroon viitataan kappaleessa 8. Tulokset.

mallin nro								
1	fit	laji%	häiriö					
2	fit	laji%	kosteus					
3	fit	laji%	vm					
4	fit	laji%	häiriö	kosteus				
5	fit	laji%	häiriö	vm				
6	fit	laji%	kosteus	vm				
7	fit	laji%	häiriö	kosteus	vm			
8	fit	laji%	häiriö	kosteus	häiriö:kosteus			
9	fit	laji%	häiriö	vm	häiriö:vm			
10	fit	laji%	kosteus	vm	kosteus:vm			
11	fit	laji%	häiriö	kosteus	vm	häiriö:kosteus		
12	fit	laji%	häiriö	kosteus	vm	häiriö:vm		
13	fit	laji%	häiriö	kosteus	vm	kosteus:vm		
14	fit	laji%	häiriö	kosteus	vm	häiriö:kosteus	häiriö:vm	
15	fit	laji%	häiriö	kosteus	vm	häiriö:kosteus	kosteus:vm	
16	fit	laji%	häiriö	kosteus	vm	häiriö:vm	kosteus:vm	
17	fit	laji%	häiriö	kosteus	vm	häiriö:kosteus	häiriö:vm	kosteus:vm

fit = lajin lisääntymiskelpoisuus
laji% = mallinnettavan lajin peittoprosentti
vm = variksenmarjan peittoprosentti
häiriö = geomorfologinen häiriö
kosteus = maaperän kosteus
: = interaktio muuttujien välillä

Selittävien muuttujien keskinäisen korrelaation maksimiarvoksi valittiin heikko korrelaatio 0,4 multikollinearisuuden välttämiseksi malleissa (Graham 2003). Lisäksi mallien selittävien termien välistä kollinearisuutta tarkasteltiin mallien GVIF-arvojen (Generalized variance inflation factor) perusteella (Fox & Monette 1992). Mallit, joiden GVIF-arvot olivat yli neljän, hylättiin. Variksenmarjan piti esiintyä koko stressi- tai häiriögradientilla, jotta voitiin tutkia sen vaikutuksia koko gradientin laajuudella.

7.2.2.1 GLM

Aineiston mallinnuksessa käytettiin ensisijaisesti yleistettyjä lineaarisia malleja (GLM = Generalised linear models) (mallin johtaminen: Nelder & Wedderburn 1972). R-tilasto-ohjelmointiympäristössä GLM-malleja on käytetty paljon lajien levinneisyyksien mallintamisessa (Guisan et al. 2002) ja myös interaktiotutkimuksissa (Dormann & Brooker 2002). GLM-mallit ovat monimuuttujamalleja, joissa vastemuuttujan käyttäytymistä selitetään ympäristömuuttujilla tai muilla selittävillä muuttujilla (Ranta et al. 2005: 457-460). Ne ovat klassisten lineaaristen mallien johdannaisia, jotka sallivat muitakin kuin normaalisti jakautuneita aineistoja linkkifunktioiden kautta (McCullagh & Nelder 1989).

GLM:n kaava on muotoa:

$$g(\boldsymbol{\mu}_i) = \sum_{j=1}^p x_{ij}\beta_j = \boldsymbol{\eta}_i$$

jossa $g()$ on linkkifunktio, joka suhteuttaa lineaarisen ennustajan oletettuun jakaumaan (McCullagh & Nelder 1989), ts. se on funktio, jolla selitettävän muuttujan odotusarvot saadaan lineaarisesti riippuviksi selittävästä muuttujasta (Heikkinen 2005). Kaavassa μ on selitettävä muuttuja, x selittävä muuttuja, β tuntematon parametri ja η lineaarinen ennustaja.

Tutkimuksessa selitettävät muuttujat ovat positiivisia kokonaislukuja, joissa eniten oli pieniä arvoja, joten malleissa käytettiin tällaiselle aineistotyypille (lukumäärävasteille) sopivaa Poisson-jakaumaa (McCullagh & Nelder 1989: 15, 193). Poisson-jakaumalle määräytyy log-linkkifunktio.

Mallinnettaessa ilmiön esiintymistä ympäristössä, pyritään yleensä rakentamaan mahdollisimman hyvin, mutta yksinkertaisesti selittäviä ja ennustavia malleja (parsimonian periaate), joiden selityskykyä ja selittävien muuttujien merkitsevyyttä arvioidaan (McCullagh & Nelder 1989: 7). Tässä tutkimuksessa oli kuitenkin tarkoitus tutkia variksenmarjan vaikutusta vastemuuttujaan suoraan ja epäsuorasti ympäristömuuttujien kautta, joten termien merkitsevyyteen tai mallien selitysasteisiin ei kiinnitetty ensisijaisesti huomiota. Valituista selittävästä muuttujista muodostettiin kaikki mahdolliset mallit ja aineisto ajettiin niillä. Paras malli valittiin mallinvalintamenettelyllä, joka on vaihtoehto nollahypoteesin testaamiselle ja sallii useiden eri mallien testaamisen (Johnson & Omland 2004).

Parhaiten selittävän mallin valintaan käytettiin mallien AIC-arvojen tarkastelua (Burnham & Anderson 2002). AIC-mallinvalintamenetelmää on käytetty GLM:en yhteydessä ekologiassa paljon (Rushton et al. 2004). Kunkin vastelajin GLM-mallit järjestettiin mallien AIC-arvojen perusteella ja parhaiten näistä malleista lajin lisääntymiskapasiteettia ennustavaksi malliksi valittiin malli, jolla oli alhaisin AIC-arvo. Mallin AIC-arvo määritetään negatiivisen log-todennäköisyyden kautta, joka mittaa mallin sopimattomuutta aineistoon (Johnson & Omland 2004). Lisäksi arvoon lisätään mallin parametrien määrä kerrottuna kahdella, millä mallia penalisoidaan selittävien muuttujien määrällä parsimonian periaatetta noudattaen (Rushton et al. 2004).

7.2.2.2 GEE

Käytettäessä GLM-menetelmää havaintojen on oltava itsenäisiä (McGullagh & Nelder 1989). Ekologiassa alueelliset aineistot ovat usein spatiaalisesti autokorreloituneita (maantieteellisesti lähellä toisiaan olevat kohteet ovat samanlaisempia kuin kauempana toisistaan olevat) ja tämä tulisi huomioida tilastollisessa mallintamisessa (Legendre & Fortin 1989). Koska aineisto on kerätty maantieteellisesti pieneltä alueelta ruudukoista, oli mahdollista, että se olisi spatiaalisesti autokorreloitunutta. Aineisto ajettiin siksi myös GEE-malleilla (Generalized estimating equations -models). GEE-menetelmällä on mahdollista määrittellä aineiston spatiaalinen rakenne, ja sitä kautta poistaa spatiaalisen autokorrelaation vaikutus (menetelmä: Carl & Kühn 2007). GEE-malleissa käytettiin samaa jakaumaa ja linkkifunktiota kuin GLM-malleissa. GEE-mallit ajettiin samoilla selittävien termien kombinaatioilla ja mallit arvoitettiin AIC-arvoa vastaavalla, GEE-malleille sopivalla QIC-arvolla (Pan 2001, muokattu: Kraan et al. 2010). AIC-arvoja ei voida suoraan käyttää GEE-mallien arvioinnissa, sillä AIC perustuu maksimaalisen todennäköisyyden arviointiin ja GEE-mallit eivät ole todennäköisyyspohjaisia.

Alun perin GEE-mallit ovat GLM-mallien johdannaisia, jotka ovat ennen kaikkea suunniteltu temporaalisen korrelaation eliminoimiseen (Liang & Zeger 1986). Carl & Kühnin (2007) menetelmässä havaintojen alueellinen ei-itsenäisyys voidaan sisällyttää malliin määrittelemällä havaintojen välimatkasta laskennallinen korrelaatorakenne varianssi-kovarianssi matriisille, ja näin voidaan eliminoida alueellinen autokorrelaatio paremmin kuin monilla muilla mallinnus menetelmillä (Dormann et al. 2007).

GEE-malleissa käytettiin kiinteästi määritettyä korrelaatorakennetta, joka johdettiin GLM-mallien residuaaleista sovittamalla niihin negatiiviset eksponenttikäyrät (Carl & Kühn 2007). Kukin tutkimusruudukko analysoitiin itsenäisinä yksikköinä, mutta autokorrelaation laskemiseen käytettiin niiden ruudukoiden keskiarvoa, joissa oli enemmän kuin kuusi havaintoa lajien lisääntymiskapasiteetista. Yhdellä lajilla oli ääriarvoja, jotka tekivät eksponenttikäyrien sovittamisesta mahdotonta. *F. ovinan* korkeimmat kelpoisuus- ja peittoarvot madallettiin, kuitenkin niin, että ne olivat edelleen lajin korkeimmat arvot (kelpoisuus: 25 ja 20 -> 13 ja peittoarvo: 10 % -> 5 %). GEE-mallinnus tehtiin myös R:ssä käyttäen geepack-kirjastosta löytyvää gee-funktiota, joka on muokattu pisteaineistolle sopivaksi.

8. Tulokset

Tutkimus perustuu ensisijaisesti GLM-mallien tuloksiin, mutta aineistoa tarkastellaan myös muuttujien jakaumien ja keskinäisten suhteiden kautta. Osa seuraavissa kappaleissa esitetyistä tuloksista ovat taustatietona mallinnusmenetelmän valinnalle ja mallinnusten tulosten tulkinnalle. Variksenmarjan vaikutusta esimerkkilajien kelpoisuudelle valituilla ympäristögradieniteilla esitetään myös aineistosta rakennetuissa taulukoissa.

8.1 Esimerkkilajit

Tutkimukseen valittiin seitsemäntoista eri lajia kymmenestä eri heimosta (Taulukko 5). Ne edustavat neljää eri Grimen (1977) CSR-luokkaa. Eri kasvumuotoja (Bruun et al. 2006) on neljä, joihin lajit jakautuvat jotakuinkin tasaisesti: ruohoja 6, heinävärtisiä 5, lehtensä pudottavia varpuja 3 ja ainavihantia varpuja 3. Taulukossa esitetään myös mykorritsatyyppit, joiden kanssa lajien on havaittu muodostavat symbiooseja.

Taulukko 5. Tutkimukseen kukkimisen ja marjomisen yleisyyden perusteella valitut 17 lajia ja niiden heimot, CSR-strategiat, kasvumuodot ja mykorritsatyyppit. (Kasvumuodot: kg = heinät, kf = ruohot, kdd = lehtensä pudottavat varvut, ked = ainavihannat varvut. Mykorritsat: AM = arbuskelimykorrhiza, EM = ektomykorrhiza, ErM = erikoidmykorrhiza, NM = tietävästi ei muodosta symbiooseja mykorritsojen kanssa.) Lähteet: * = Treu et al. 1996, ** = Väre et al. 1997

laji	heimo	CSR-strategia	kasvu-muoto	mykorritsat
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	Poaceae	CSR	kg	AM**
<i>Arctostaphylos alpina</i>	Ericaceae	CS	kdd	EM/AM*
<i>Bistorta vivipara</i>	Polygonaceae	CSR	kf	
<i>Carex bigelowii</i>	Cyperaceae	CS	kg	NM**
<i>Cassiope tetragona</i>	Ericaceae	S	ked	ErM**
<i>Deschampsia flexuosa</i>	Poaceae	CS	kg	AM**
<i>Festuca ovina</i>	Poaceae	S	kg	AM (vain heikosti)**
<i>Hierochloe alpina</i>	Poaceae	CSR	kg	
<i>Linna borealis</i>	Caprifoliaceae	S	ked	
<i>Pedicularis lapponica</i>	Scrophulariaceae	SR	kf	puoliloinen
<i>Salix herbaceae</i>	Salicaceae	CS	kdd	EM*, **
<i>Sibbaldia procumbens</i>	Rosaceae	CSR	kf	AM*, **
<i>Trientalis europaea</i>	Primulaceae	CS	kf	AM**
<i>Vaccinium uliginosum</i>	Ericaceae	CS	kdd	ErM**
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Ericaceae	CS	ked	ErM**
<i>Veronica alpina</i>	Scrophulariaceae	SR	kf	AM**
<i>Viola biflora</i>	Violaceae	CSR	kf	AM**

Kaikki lajit ovat monivuotisia (Väre & Partanen 2009). Lumenviipymiä suosivat *C. bigelowii*, vaivaispaju (*Salix herbaceae*), närvänä (*Sibbaldia procumbens*), tunturitädyke (*Veronica alpina*) ja lapinorvokki (*Viola biflora*) (Väre & Partanen 2009). Lumenviipymiä karttoivat *A. alpina*, *F. ovina*, tunturimaarianheinä (*Hierochloa alpina*), *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea* ja variksenmarja. *A. alpina* ja *H. alpina* lukuun ottamatta kaikki olivat lumensuosijoita (=tarvitsevat lumen suojaa talvella). Kalkin suhteen kaikki lajit olivat indifferenttejä. Elinympäristöinä kaikki lajit suosivat kuivia ja tuoreita maita. Esimerkkilajeilla oli hyvin vaihtelevia esiintymismääriä, mikä vaikuttaa korrelaatioiden ja mallinnustulosten merkitsevyyteen (Taulukko 6). Ruutujen määrät, joissa lajilla esiintyi kukintoja tai marjoja vaihtelivat 22:sta (*A. alpina* ja *V. alpina*) 311:een (*V. vitis-idaea*). Ruutujen määrät, joissa laji oli läsnä vaihtelivat 55:stä (*A. alpina*) 845:een (*V. vitis-idaea*). Kelpoisuuden maksimimäärät vaihtelivat viidestä 75:een, ja maksimipeittoasteet 0,5:stä 20:een.

Taulukko 6. Ruutujen ja ruudukkojen määrät, joissa oli havaintoja lajien kukinnoista ja esiintymisestä. Taulukossa on myös esitetty kukkien maksimimäärä ja lajin maksimipeitto, sekä kelpoisuuden keskiarvo ja hajonta. *F. ovinalta* esitetään myös mallinnusta varten madalletut arvot kukkien maksimimäärästä ja peitosta.

laji	ruutuja (ruuduk- koja), joissa kukkia/ marjoja	ruutuja (ruuduk- koja), joissa lajia	max kukkia/ marjoja ruudussa	max peitto%	kukkien/ marjojen keskiarvo (keski- hajonta)
<i>A. alpinum</i>	72 (3)	123 (5)	16	1	2,8 (1,3)
<i>A. alpina</i>	22 (3)	55 (5)	18	10	4,5 (1,0)
<i>B. vivipara</i>	95 (4)	247 (5)	9	2	2,3 (1,1)
<i>C. bigelowii</i>	157 (6)	537 (6)	12	2	3,0 (1,6)
<i>C. tetragona</i>	52 (3)	100 (5)	75	12	10,4 (3,8)
<i>D. flexuosa</i>	46 (3)	238 (6)	9	3	2,2 (0,8)
<i>F. ovina</i>	130 (6)	461 (6)	25 (13)	10 (5)	3,7 (2,1)
<i>H. alpina</i>	34 (3)	140 (4)	5	0,5	1,6 (0,5)
<i>L. borealis</i>	157 (6)	321 (6)	20	10	3,5 (2,2)
<i>P. lapponica</i>	47 (4)	328 (6)	5	3	2,1 (0,6)
<i>S. herbaceae</i>	120 (6)	412 (6)	40	15	6,8 (3,5)
<i>S. procumbens</i>	54 (3)	122 (4)	12	2	3,0 (1,2)
<i>T. europaea</i>	24 (2)	77 (3)	12	5	3,1 (1,1)
<i>V. uliginosum</i>	25 (4)	187 (6)	5	20	2,1 (0,5)
<i>V. vitis-idaea</i>	311 (6)	845 (6)	25	8	3,3 (2,4)
<i>V. alpina</i>	34 (3)	85 (3)	5	1	1,8 (0,6)
<i>V. biflora</i>	22 (3)	258 (6)	5	5	1,5 (0,4)

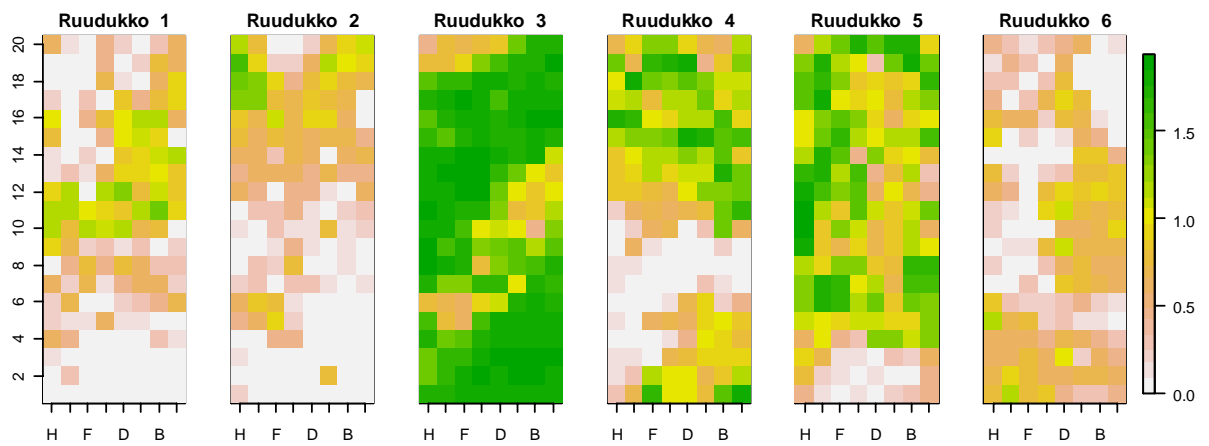
8.2 Selittävät muuttujat

Koko tutkimusalueella variksenmarjan peitto vaihteli 0-85 prosentin välillä, geomorfologisen häiriön 0-132 prosentin välillä (eri häiriöiden peittoprosentit laskettu yhteen) ja maaperän kosteus 8,4 ja 67,3 prosentin välillä (taulukko 7). Variksenmarjan peiton keskiarvo tutkimusalueella oli 13,9 prosenttia, geomorfologisen häiriön 11,3 prosenttia ja maaperän kosteuden 27,4 prosenttia. Mediaaniarvot olivat 5,0 prosenttia, 2,0 prosenttia ja 24,8 prosenttia. Keskihajonta selittävillä muuttujilla vaihteli 10,4:n (maaperän kosteus) ja 19,4 ja 20,5:n väillä (geomorfologiset häiriöt ja variksenmarja). Variksenmarjaa esiintyi 789 ruudussa ja geomorfologisia prosesseja 541 ruudussa. Suurin GVIF-arvo oli 2,03 *C. tetragonalla*.

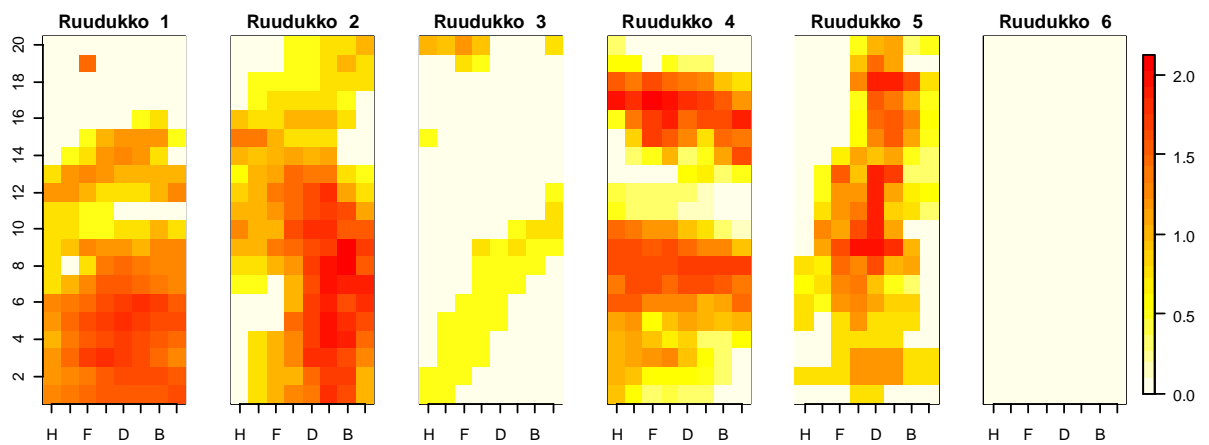
Taulukko 7. Selittävien muuttujien minimi- ja maksimiarvot, keskiarvot, mediaanit ja keskihajonnat.

	min. arvo	max. arvo	keskiarvo	mediaani	keskihajonta
variksenmarja	0 %	85 %	13,9 %	5,0 %	20,5
geomorfologiset häiriöt	0 %	132 %	11,3 %	2,0 %	19,4
maaperän kosteus	8,4 %	67,3 %	27,4 %	24,8 %	10,4

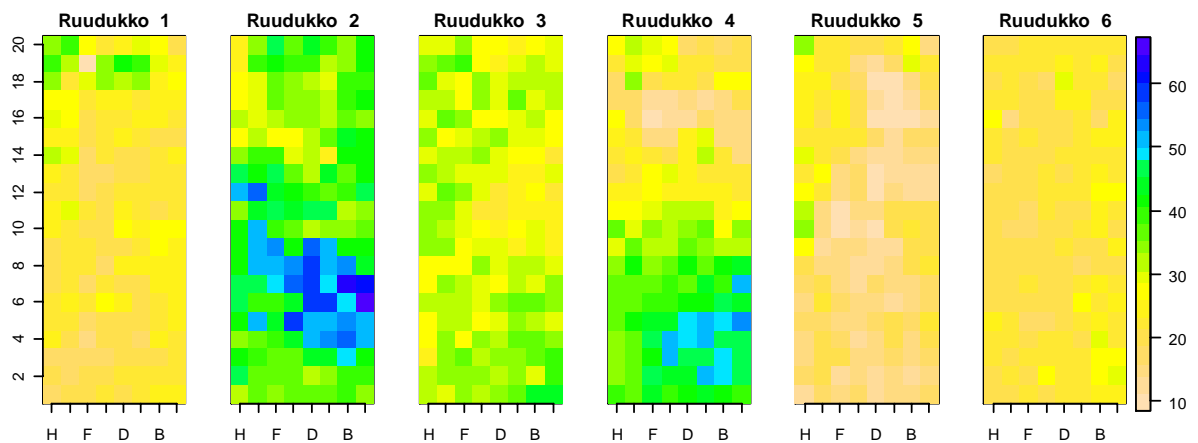
Ruudukko 3 oli voimakkaimmin variksenmarjan dominoima ja vähäisesti geomorfologisen häiriön muokkaama (kuva 16). Ruudukosta 1 puolet oli kuivahkoa solifluktiorinnettä (kuva 17). Myös ruudukossa 2 oli kuivahko solifluktiorinne, mutta myös kostea fluviaalisten prosessien muokkaama tasanne (kuva 18). Ruudukon 4 kosteusolot vaihtelivat sulamisvesivirran aikaansaamasta niitystä kuivaan deflaatioharjanteeseen. Myös ruudukossa 5 oli deflaatioharjanne. Ruudukoissa 5 ja 6 kosteusolot olivat stabiileja lähes koko ruudukon läpi. Ruudukossa 6 ei ollut ollenkaan geomorfologisia prosesseja.



Kuva 16. Variksenmarjan peiton määrä ruuduissa. Asteikko logaritminen. Takaisin prosenteiksi muutetut arvot: 0,0 =0 %, 0,5=2 %, 1=9 %, 1,5=31 %, 2=100%.



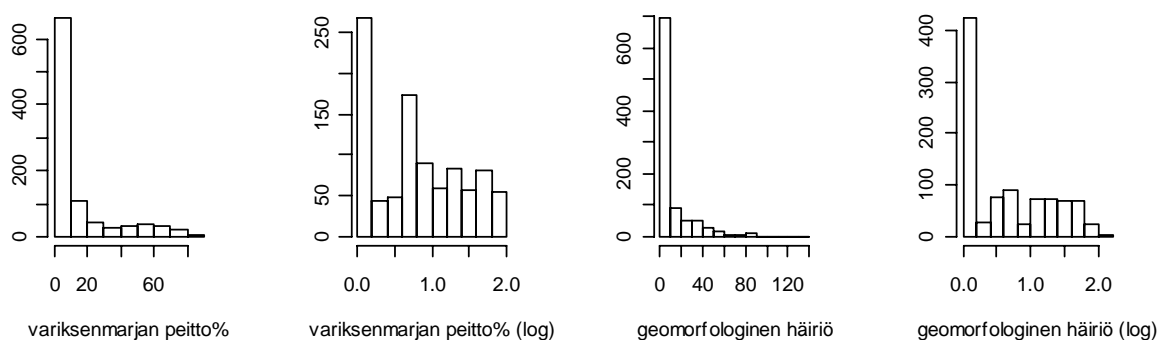
Kuva 17. Geomorfologisen häiriön määrä ruuduissa. Asteikko logaritminen. Takaisin "prosentiksi" muutetut arvot: 0,0 =0 %, 0,5=2 %, 1=9 %, 1,5=31 %, 2=99 %.



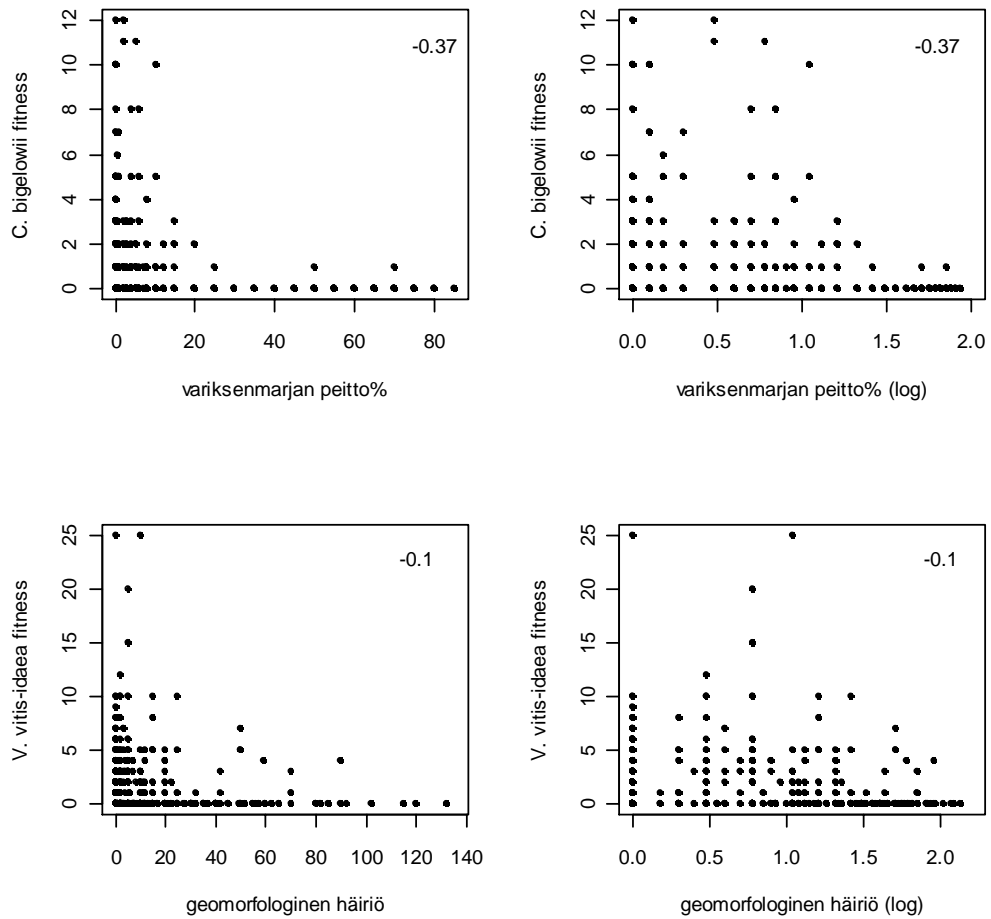
Kuva 18. Maaperän kosteuden vaihtelu ruuduissa.

8.3 Muuttujien jakaumat

Variksenmarjan ja geomorfologisen häiriön histogrammit osoittivat niiden aineistojen olevan logaritmisesti jakautuneita (kuva 19). Lisäksi koska regressiomallit olettavat mallinnettävien muuttujien suhteiden olevan lineaarisia (Ranta et al. 2005: 368) ja lajien kelpoisuuksien ja variksenmarjan peiton ja geomorfologisen häiriön korrelaatiot olivat muodoltaan varsin logaritmisia (kuva 20 ja liitteet 1-4), tehtiin geomorfologisille prosesseille ja variksenmarjalle logaritmimuunnokset. Logaritmimuunnoksessa aineiston arvoille laskettiin logaritmit. Näin aineisto, jossa on paljon nolla-arvoja ja pieniä arvoja jakautuu normaalimmin. Logaritmimuunnos ei riittänyt muuttamaan aineistoa normaalisti jakautuneeksi. Käytettävät mallit (GLM ja GEE) eivät kuitenkaan vaadi, että aineisto olisi normaalisti jakautunutta, on riittävää, että muuttujien suhteet muuttuivat lineaarisemmiksi ja aineisto saatiin sopimaan käytettyyn malliin paremmin.

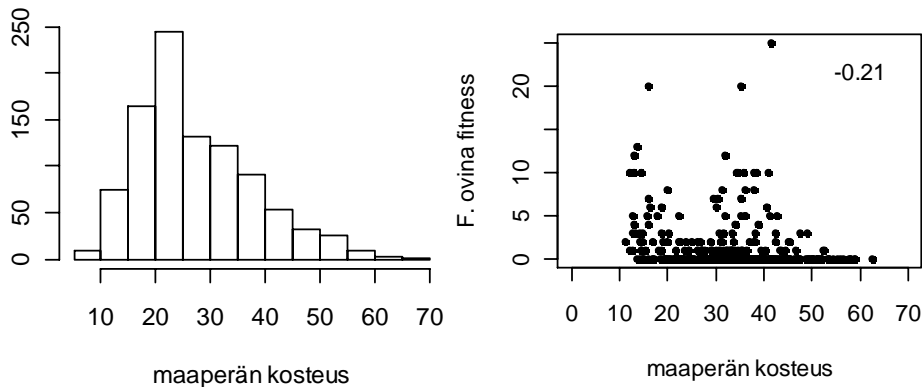


Kuva 19a-d. Selittävien muuttujien histogrammit osoittavat geomorfologisen häiriön ja variksenmarjan aineistojen olevan varsin logaritmiset (19a, c). Logaritmimuunnos ei tuottanut normaalisti jakautunutta aineistoa, mutta paransi tilannetta muuttujien suhteiden lineaarisuudessa (19b, d).



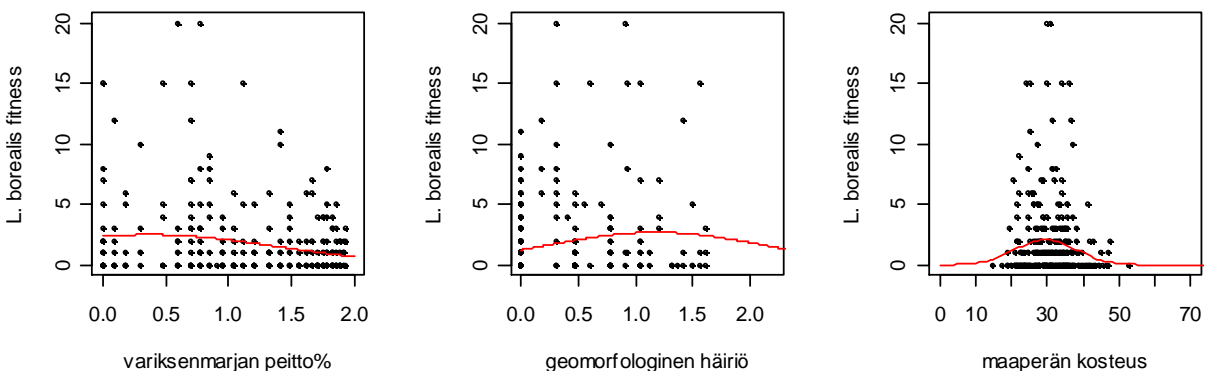
Kuva 20a-d. Lajien lisääntymiskelpoisuuksien suhteet variksenmarjan peittoon ja geomorfologiseen häiriöön olivat varsin logaritista, joten aineistolle tehtiin logaritimuunnos, jotta suhteista saatiin lineaarisemmat. Kuvien oikeissa yläkulmissa muuttujien korrelaatiot (Spearman). Korrelaatioiden merkitsevyydet esitetty taulukossa 8. Ks. loput kuvat liitteissä 1-4.

Lisäksi aineistoa tarkasteltiin mahdollisten toisen asteen selittävien muuttujien merkitsevyyden kannalta. Etenkin maaperän kosteus osoitti muutamien lajien kohdalla jakauman ja hajontakuvien visuaalisen tarkastelun myötä viitteitä toisen asteen termin merkitsevyydestä (kuva 21).



Kuva 21a,b. Maaperän kosteuden jakauma esitetty histogrammina (vasen) ja maaperän kosteuden ja *F. ovinan* korrelaatio ja hajontakuva. Kuvan 21b oikeassa yläkulmassa muuttujien korrelaatio (Spearman). Korrelaation merkitsevyys esitetty taulukossa 8. Ks. loput kuvat liitteessä 5.

Toisen asteen termin merkitsevyyttä tarkasteltiin jokaisen selittävän muuttujan kohdalla rakentamalla kullekin lajille GLM-malli, jossa kelpoisuutta selitettiin kerrallaan yhden selittävän muuttujan ensimmäisen ja toisen asteen termeillä. Toisen asteen termin merkitsevyyttä tarkasteltiin merkitsevyysarvojen (p-arvot) perusteella ja visuaalisesti. Mallit ajettiin tarkastelun jälkeen uudestaan parsimonian periaatetta noudattaen eli malliin jätettiin mukaan toisen asteen termi vain, jos se oli merkitsevä. Malleista piirrettiin hajontakuviot ja yhden selittävän muuttujan ja sen toisen asteen termin GLM-käyrät (kuva 22 & Liitteet 6-8). Liitteen 9 taulukossa on esitetty termien toisen asteiden merkitsevyydet kullekin lajille selittävien muuttujien suhteen.



Kuva 22a-c. *L. borealix*sen ja selittävien muuttujien hajontakuviot ja GLM:iin perustuvat käyrät, joissa on mukana selittävän muuttujan toinen aste. Ks. loput kuvat liitteissä 6-8.

Visuaalisen tarkastelun tuloksena toisen asteen termit päätettiin kuitenkin jättää malleista pois. Mallien trendiviivojen paraabelimaisuus oli vähäistä, vaikka toisen asteen termi olisi ollutkin

p-arvoltaan merkitsevä. Käytetyllä mallinnusmenetelmällä nteraktioita ei voi myöskään rakentaa toisen asteen termien välille.

8.4 Esimerkkilajien suhde selittäviin muuttujiin

Taulukossa 8 on esitetty lajien ja selittävien muuttujien korrelaatiot ja niiden merkitsevyydet. Variksenmarja korreloi positiivisesti kolmessa tapauksessa, ja negatiivisesti 13 tapauksessa. *A. alpinan* kanssa korrelaatiota ei ollut ollenkaan. Positiivisimmin variksenmarja korreloi *C. tetragonan* kanssa ja negatiivisimmin nurmitatarin (*Bistorta vivipara*) ja *C. bigelowiin* kanssa. Geomorfologisilla häiriöillä positiivisia korrelaatiotapauksia oli 11 ja negatiivisia kuusi. Positiivisinta korrelaatio oli *S. procumbensin* kanssa ja negatiivisinta *A. alpinan*. Maaperän kosteus korreloi positiivisesti yhdeksässä tapauksessa ja negatiivisesti seitsemässä. *V. bifloran* suhteen kosteus ei korreloinut ollenkaan. Positiivisin korrelaatio oli lapinkuusion (*Pedicularis lapponica*) kanssa ja negatiivisin *V. vitis-idaean* kanssa. Kaikki korrelaatiot olivat alle 0,5, mutta toisaalta tämä vastaa toiseen tutkimuskysymykseen: lajien suhteet selittäviin muuttujiin eivät ole lineaarisia, vaan vaihtelevat suhteessa muihin ympäristömuuttujiin ja lajeihin.

Taulukko 8. Lajien ja selittävien muuttujien korrelaatiot (Spearman) ja korrelaatioiden merkitsevyydet (Waldin statistiikka). (***) = 0-0,001 = tilastollisesti erittäin merkitsevä, ** = 0,001-0,01 = tilastollisesti merkitsevä, * = 0,01-0,05 = tilastollisesti melkein merkitsevä.)

laji	variksenmarja	geomorfologinen häiriö	maaperän kosteus
<i>A. alpinum</i>	-0,29**	0,32***	0,14
<i>A. alpina</i>	0,00	-0,20	0,02
<i>B. vivipara</i>	-0,37***	0,37***	0,23***
<i>C. bigelowii</i>	-0,37***	0,30***	0,05
<i>C. tetragona</i>	0,40***	-0,15	0,02
<i>D. flexuosa</i>	-0,07	0,17**	-0,02
<i>F. ovina</i>	-0,23***	0,14**	-0,21***
<i>H. alpina</i>	-0,13	-0,08	0,06
<i>L. borealis</i>	-0,12*	0,13	-0,02
<i>P. lapponica</i>	-0,32***	0,19***	0,26***
<i>S. herbaceae</i>	-0,20***	0,20***	-0,26
<i>S. procumbens</i>	-0,31***	0,42***	-0,04***
<i>T. europaea</i>	-0,07	-0,07	0,06
<i>V. uliginosum</i>	0,03	-0,10	0,14
<i>V. vitis-idaea</i>	0,15***	-0,10**	-0,35***
<i>V. alpina</i>	-0,07	0,20	-0,1
<i>V. biflora</i>	-0,22***	0,12	0,00

Taulukko 9. Ruutujen määrät tutkimusalueella, joissa lajilla on havaintoja kelpoisuudesta ja peitosta. Taulukossa on myös esitetty prosenttiosuuskina kelpoisuus- ja lajiruuduista niiden ruutujen määrät, joissa on variksenmarjaa ja geomorfologisia prosesseja ja joissa maaperän kosteus on alle mediaaniarvon.

laji	ruutuja, joissa kukkia /marjoja	ruutuja, joissa laji läsnä	prosenttiosuus ruuduista, joissa kukkia /marjoja ja variksenmarja >0 %	prosenttiosuus ruuduista, joissa laji läsnä ja variksenmarja > 0 %	prosenttiosuus ruuduista, joissa kukkia / marjoja ja häiriö > 0 %	prosenttiosuus ruuduista, joissa laji läsnä ja häiriö > 0 %	prosenttiosuus ruuduista, joissa kukkia / marjoja ja kosteus < mediaani (24,8 %)	prosenttiosuus ruuduista, laji läsnä ja kosteus < mediaani (24,8 %)
<i>A. alpinum</i>	72	123	50,0 %	58,5 %	100 %	97,6 %	11,1 %	16,3 %
<i>A. alpina</i>	22	55	100 %	100 %	63,6 %	67,3 %	72,7 %	72,7 %
<i>B. vivipara</i>	95	247	50,5 %	68,0 %	95,8 %	91,5 %	8,4 %	10,1 %
<i>C. bigelowii</i>	157	537	62,4 %	82,1 %	82,2 %	64,6 %	30,6 %	21,8 %
<i>C. tetragona</i>	52	100	94,2 %	89,0 %	76,9 %	79,0 %	23,1 %	26,0 %
<i>D. flexuosa</i>	46	238	60,9 %	60,9 %	93,5 %	77,7 %	17,4 %	31,1 %
<i>F. ovina</i>	130	461	74,6 %	80,0 %	65,4 %	59,7 %	35,4 %	20,4 %
<i>H. alpina</i>	34	140	73,5 %	80,0 %	38,2 %	48,6 %	85,3 %	82,9 %
<i>L. borealis</i>	157	321	90,4 %	91,3 %	48,4 %	42,7 %	15,3 %	19,0 %
<i>P. lapponica</i>	47	328	72,3 %	85,7 %	74,5 %	60,7 %	12,8 %	12,5 %
<i>S. herbaceae</i>	120	412	60,8 %	68,9 %	76,7 %	72,3 %	58,3 %	35,2 %
<i>S. procumbens</i>	54	122	38,9 %	52,5 %	96,2 %	91,0 %	13,0 %	8,2 %
<i>T. europaea</i>	24	77	95,8 %	80,5 %	75,0 %	68,8 %	20,1 %	18,2 %
<i>V. uliginosum</i>	25	187	100 %	94,7 %	72,0 %	72,7 %	24,0 %	44,4 %
<i>V. vitis-idaea</i>	311	845	88,1 %	84,5 %	47,3 %	52,4 %	65,3 %	45,3 %
<i>V. alpina</i>	34	85	58,9 %	60,0 %	100 %	100 %	5,9 %	5,9 %
<i>V. biflora</i>	22	258	40,9 %	69,0 %	90,9 %	87,6 %	13,6 %	7,8 %
variksenmarja		789		100 %		53,5 %		48,7 %

Ruutujen määrä, joissa oli sekä lajilla kukintoja että variksenmarja oli läsnä, vaihteli yhdeksästä (*V. biflora*) 274:ään (*V. vitis-idaea*) (taulukko 9). Ruutujen määrä, joissa sekä laji että variksenmarja olivat läsnä, vaihtelivat 51:stä 714:ään. Taulukosta 9 käy ilmi, että muutamat lajit esiintyvät vain ruuduissa, joissa myös variksenmarja on läsnä (*A. alpina* ja *V. uliginosum*). Ruutujen määrät, joissa esiintyi sekä lajilla kukkia tai marjoja että selittävää muuttujaa (muuttujan mediaaniarvon ala- ja yläpuolisia arvoja), vaihtelivat huomattavasti. Mikäli lajilla esiintyi kukkia tai marjoja useammin sellaisissa ruuduissa, joissa oli selittävää muuttujaa, voidaan tehdä oletus, että se suosii tätä selittävää muuttujaa suvullisessa lisääntymisessään. Esimerkiksi *A. alpinalla* ja *V. uliginosumilla* olivat kelpoisia vain sellaisissa ruuduissa, joissa oli myös variksenmarjaa. Tutkituista lajeista *S. procumbens* kukki harvimminkin sellaisissa soluissa, joissa oli myös variksenmarjaa. Lajeista pohjantuoksuimake (*Anthoxanthum alpinum*) ja *V. alpina* taas kukkivat vain ruuduissa, joissa oli myös häiriötä. Häiriötä vältteli eniten *H. alpina*.

Kosteuden suhteen voidaan päätellä, suosiiko lajia kosteaa ja kuivempaa maaperää vertailemalla kukkiiko tai esiintykö se useammin soluissa, joissa maaperän kosteus on yli vai alle maaperän kosteuden mediaaniarvon. Tutkituista lajeista *V. alpina* esiintyy harvimminkin ruuduissa, joissa maaperän kosteus on alle mediaaniarvon, ja *H. alpina* taas useimmin. Taulukko ei kuitenkaan kerro muuttujien välisiä todellisia suhteita, sillä suhteet eivät aina ole lineaarisia. Todelliset jakaumat selittävien muuttujien suhteen, ks. liitteet 1-5.

Taulukko 10 esittää selittävien muuttujien (variksenmarja, geomorfologinen häiriö ja maaperän kosteus) vaihteluvälejä ruuduissa, joissa esiintyy lajin kukintoja ja lajia. Variksenmarjan vaihteluväli lajien kukintojen suhteen oli kapeimmillaan *V. bifloralla* (variksenmarjan peitto maksimissaan kolme prosenttia) ja suurimmillaan *L. borealiksella* ja *V. vitis-idaealla*. Vaihteluvälit ovat huomattavasti suurempia, kun tarkastellaan lajien esiintymistä. Geomorfologisen häiriön vaihtelu on pienintä metsätähdellä (*Trientalis europaea*) ja suurinta *A. alpinumilla* ja *S. herbaceaella*. Myös geomorfologisen häiriön vaihtelu on suurempaa, kun tarkastellaan lajien esiintymistä. Maaperän kosteuden suhteen valikoivin laji on *T. europaea*, suurinta vaihtelua kesti *V. vitis-idaea*. Kuivimmalla alueella kukkiva on *F. ovina*. Kosteuden suhteen vaihteluvälit eivät kasvaneet yhtä merkittävästi variksenmarjan ja geomorfologisen häiriön suhteen, kun tarkasteltiin lajien esiintymistä.

Taulukko 10. Variksenmarjan, geomorfologisen häiriön ja maaperän kosteuden vaihteluvälit ruuduissa, joissa esiintyy lajien kukkia tai marjoja sekä ruuduissa, joissa lajia esiintyy. Mukana myös geomorfologisen häiriön ja maaperän kosteuden vaihtelu ruuduissa, joissa variksenmarja on läsnä. Huomattavaa ovat muutokset vaihteluväleissä lisääntymisen ja esiintymisen välillä tiettyjen lajien kohdalla (*V. biflora* ja *S. procumbens* variksenmarjan suhteen ja *T. europaea* geomorfologisen häiriön suhteen).

laji	variksenmarjan vaihteluväli soluissa, joissa kukkia/marjoja	variksenmarjan vaihteluväli soluissa, joissa laji läsnä	häiriön vaihteluväli soluissa, joissa kukkia/marjoja	häiriön vaihteluväli soluissa, joissa laji läsnä	kosteuden vaihteluväli soluissa, joissa kukkia/marjoja	kosteuden vaihteluväli soluissa, joissa laji läsnä
<i>A. alpinum</i>	0-20	0-45	1-132	0-132	16,1-55,9	14,4-62,6
<i>A. alpina</i>	0,25-45	0,25-70	0-90	0-90	12,0-40,3	9,4-52,1
<i>B. vivipara</i>	0-40	0-65	0-120	0-132	18,5-67,3	13,2-67,3
<i>C. bigelowii</i>	0-70	0-85	0-92	0-132	15,0-62,6	12,0-67,3
<i>C. tetragona</i>	0-65	0-65	0-60	0-92	15,8-47,6	15,8-55,3
<i>D. flexuosa</i>	0-70	0-70	0-60	0-132	16,5-49,3	13,2-67,3
<i>F. ovina</i>	0-80	0-85	0-60	0-132	11,2-52,6	11,2-62,6
<i>H. alpina</i>	0-55	0-60	0-45	0-82	14,1-38,6	11-38,6
<i>L. borealis</i>	0-85	0-85	0-40	0-40	19,0-47,6	15-52,6
<i>P. lapponica</i>	0-15	0-85	0-60	0-102	20,3-58,8	13,1-67,3
<i>S. herbaceae</i>	0-50	0-60	0-132	0-132	13,1-58,8	12,7-67,3
<i>S. procumbens</i>	0-5	0-70	0-102	0-102	16,0-67,3	16,7-67,3
<i>T. europaea</i>	0-25	0-75	0-15	0-102	20,3-44,3	20,3-51,1
<i>V. uliginosum</i>	0,5-75	0-85	0-42	0-115	13,9-46,7	9,4-54,3
<i>V. vitis-idaea</i>	0-85	0-85	0-90	0-132	11,7-67,3	9,4-67,3
<i>V. alpina</i>	0-8	0-15	4-80	0-120	18,5-67,3	17,9-67,3
<i>V. biflora</i>	0-3	0-65	0-90	0-132	14,4-56,6	14,4-67,3
variksenmarja				0-132		8,4-61,9

Huomattavaa on, että lisääntymisen suhteen useat lajeista ovat huomattavasti vaateliaampia kuin esiintymisen. Etenkin *P. lapponica*, *S. procumbens*, *T. europaea* ja *V. biflora* lisääntyvät suvullisesti vain ruuduissa, joissa variksenmarjan peitto on huomattavasti pienempi kuin ruuduissa, joissa ne esiintyvät. *T. europaea* on huomattavasti vaateliaampi lisääntymisensä suhteen myös geomorfologisen häiriön suhteen, samoin *D. flexuosa*, *F. ovina* ja *V. uliginosum*. Kosteuden suhteen erot esiintymisessä ja lisääntymisessä ei olleet niin suuria kuin variksenmarjan ja häiriön kanssa.

Taulukko 11. Geomorfologisen häiriön ja maaperän kosteuden vaihteluvälit vertailtuna ruuduissa, joissa lajilla on havaintoja kelpoisuudesta sekä ruuduissa, joissa on variksenmarjaa ja ruuduissa, joissa ei ole variksenmarjaa. Variksenmarjan läsnäolo kasvattaa vaihteluvälejä kummastakin päästä viidessä tapauksessa häiriögradientilla, ja kahdessa tapauksessa kosteusgradientilla. Kosteusgradientilla vaihteluväli kasvaa kuivempaan suuntaan variksenmarjan läsnäollessa kymmenessä tapauksessa ja kostempaan viidessä tapauksessa. * = ei yhtään havaintoa, ** = vain yksi havainto

laji	häiriön vaihteluväli, kun ruudussa on variksenmarjaa ja lajilla kukkia	häiriön vaihteluväli, kun ruudussa ei ole variksenmarjaa ja lajilla kukkia	kosteuden vaihteluväli, kun ruudussa on variksenmarjaa ja lajilla kukkia	kosteuden vaihteluväli, kun ruudussa ei ole variksenmarjaa ja lajilla kukkia
<i>A. alpinum</i>	0-132	10-90	16,1-55,6	16,7-55,9
<i>A. alpina</i>	0-90	-*	12,0-40,3	-*
<i>B. vivipara</i>	0-120	0-102	18,5-61,9	23,0-67,3
<i>C. bigelowii</i>	0-92	0-90	15,0-61,9	16,5-62,6
<i>C. tetragona</i>	0-60	0-60	15,8-47,0	23,0-47,6
<i>D. flexuosa</i>	0-40	0-55	18,5-49,3	16,5-43,5
<i>F. ovina</i>	0-40	0-60	11,2-52,6	13,1-47,5
<i>H. alpina</i>	0-45	0-45	14,1-34,8	19,1-38,6
<i>L. borealis</i>	0-40	0-40	19,0-44,9	21,3-47,6
<i>P. lapponica</i>	0-40	0-60	20,3-58,8	21,3-58,0
<i>S. herbaceae</i>	0-132	0-90	14,1-58,8	13,1-57,8
<i>S. procumbens</i>	0-92	0-102	23,0-61,9	16,0-67,3
<i>T. europaea</i>	0-15	0**	20,3-44,3	43**
<i>V. uliginosum</i>	0-42	-*	13,9-46,7	-*
<i>V. vitis-idaea</i>	0-90	0-70	11,7-47,0	17,1-67,3
<i>V. alpina</i>	4-65	7,5-80	18,5-58,8	23,0-67,3
<i>V. biflora</i>	1-40	0-90	16,1-56,6	14,4-52,1

Taulukossa 11 on vertailtu häiriö- ja kosteusgradienttien vaihteluvälejä lajien kelpoisuudelle ruuduissa, joissa variksenmarja on läsnä ja poissa. Häiriögradientilla variksenmarjan läsnäolo kasvattaa vaihteluvälejä kummastakin päästä viidessä tapauksessa ja kahdessa tapauksessa

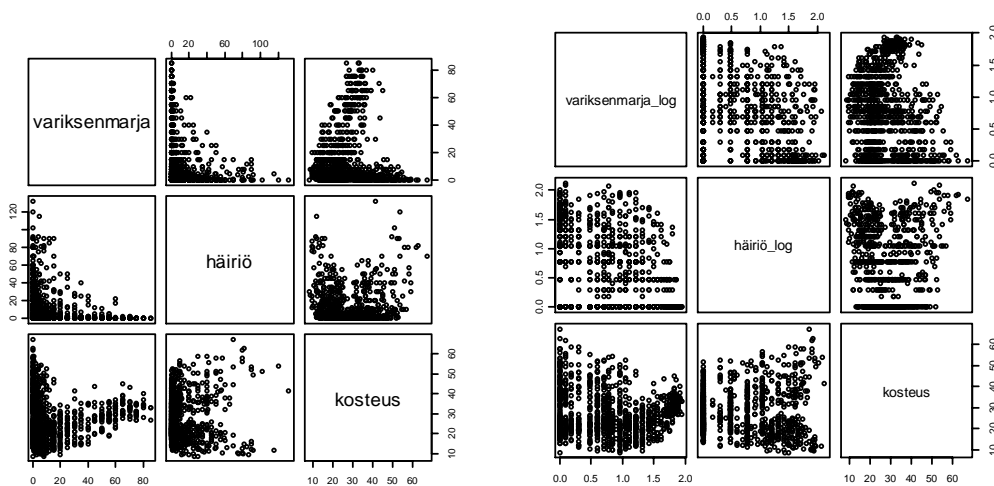
kosteusgradientilla. *V. bifloran* kohdalla variksenmarjan läsnäolo pienentää disturbanssin vaihteluväliä alle puoleen. *A. alpinumilla* ja *S. procumbensilla* häiriön vaihteluväli kasvaa eniten. Kosteusgradientilla vaihteluväli kasvaa kuivempaan suuntaan variksenmarjan läsnäollessa kymmenessä tapauksessa (eniten *V. vitis-idaealla*) ja kostempaan viidessä tapauksessa (eniten *D. flexuosalla*).

8.5 Selittävien muuttujien keskinäinen korrelaatio

Malleja varten selittävien muuttujien valintaan vaikutti myös niiden keskinäinen korrelaatio (taulukko 12 ja kuva 23). Korrelaatioiden itseisarvot jäivät alle valitun 0,4. Vain variksenmarjan ja häiriön korrelaatio oli tilastollisesti merkitsevä. Variksenmarjan ja geomorfologisen häiriön muuttujille tehty logaritmuunnos sai myös selittävät muuttujat jakaantumaan lineaarisemmin toistensa suhteen.

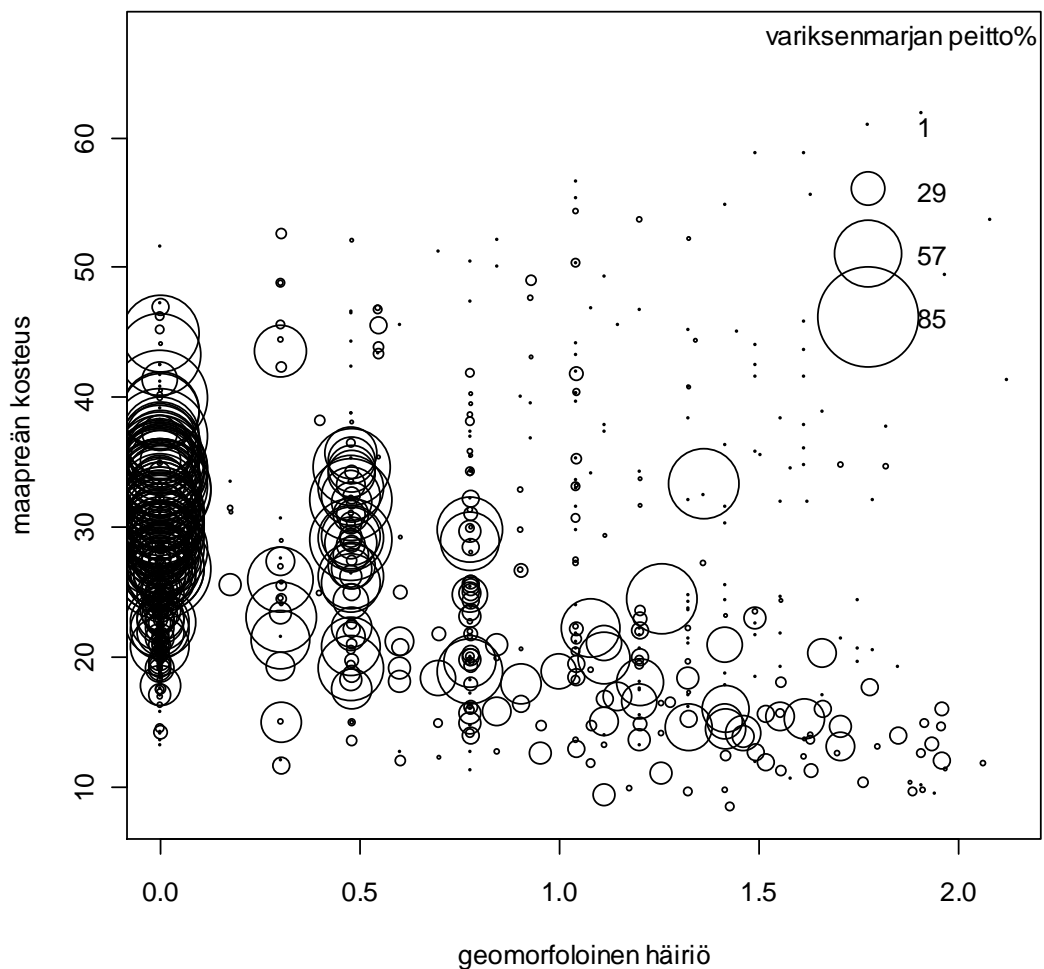
Taulukko 12. Selittävien muuttujien keskinäinen korrelaatio (Spearman) ja korrelaatioiden merkitsevyydet. (***) = 0-0,001 = tilastollisesti erittäin merkitsevä, ** = 0,001 – 0,01 = tilastollisesti merkitsevä, * = 0,01-0,05 = tilastollisesti melkein merkitsevä.)

	variksenmarja	häiriö	kosteus
variksenmarja	1	-0,311***	-0,063
häiriö	-0,311***	1	0,018
kosteus	-0,063	0,018	1

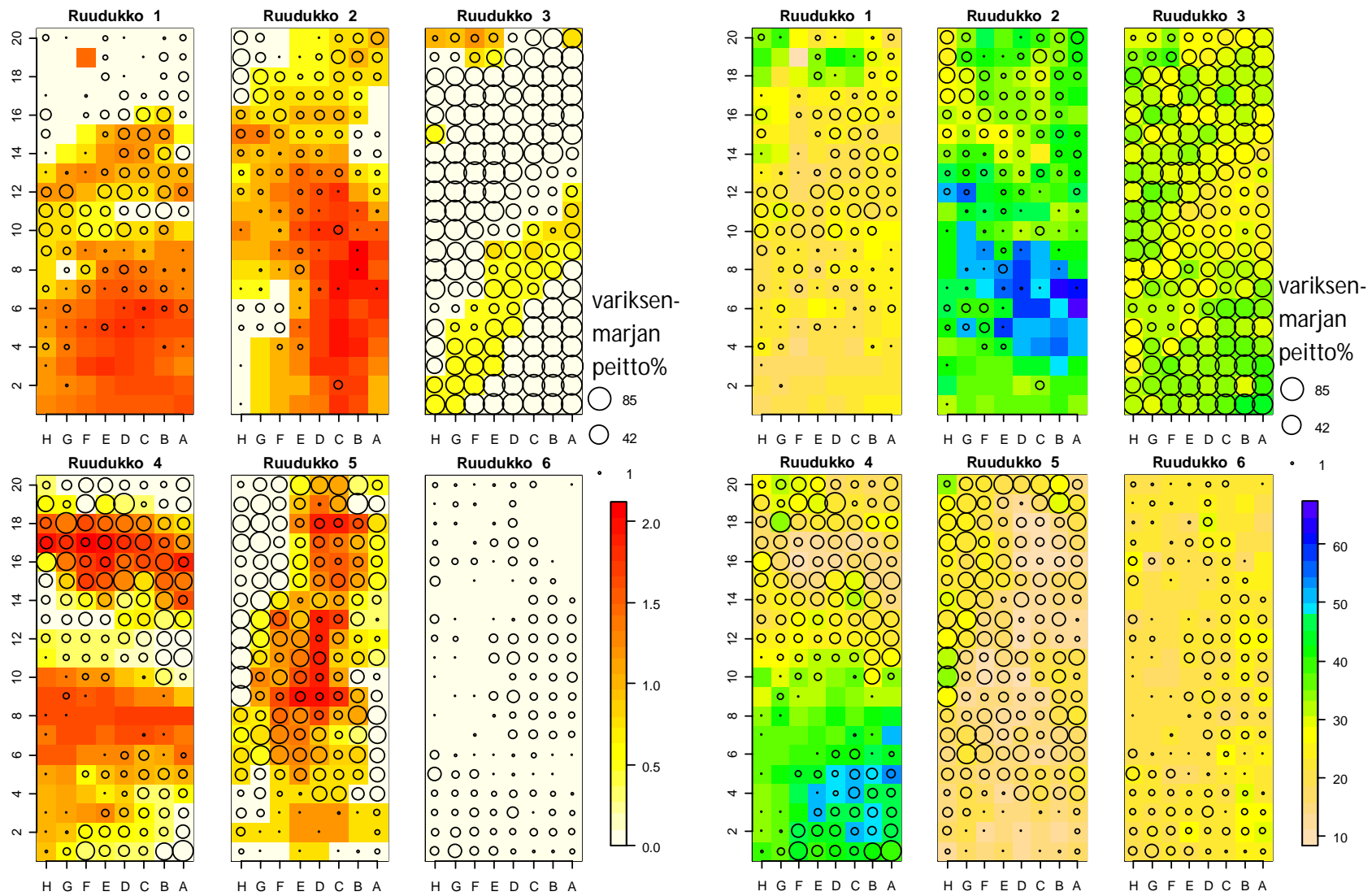


Kuva 23a,b. Selittävien muuttujien keskinäiset korrelaatiot ilman log-muunnosta (23a) ja log-muunnoksen jälkeen (23b).

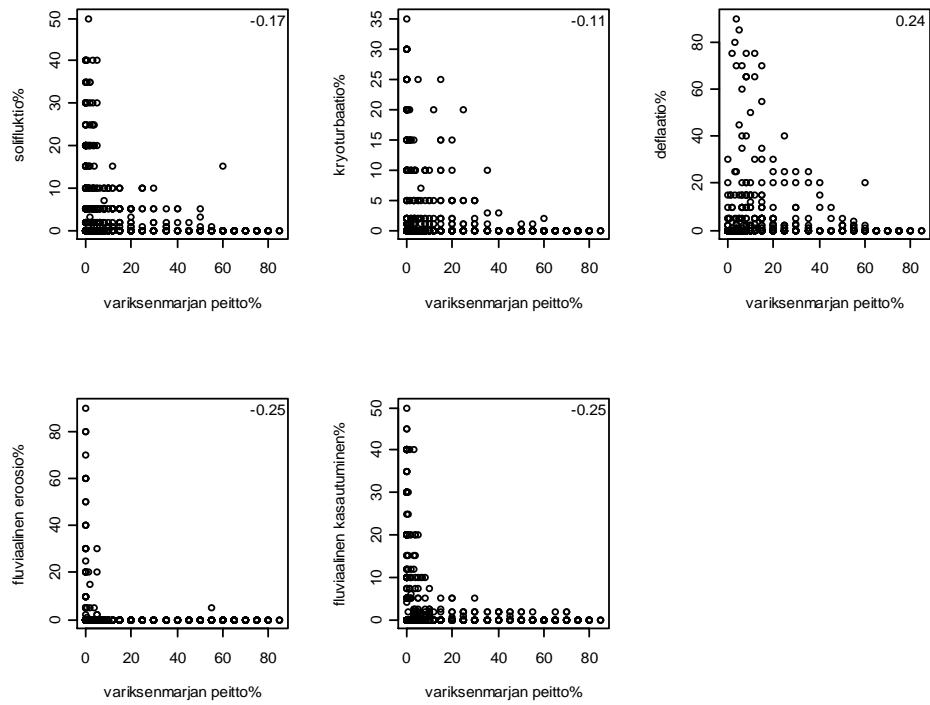
Variksenmarjan ja geomorfologisen häiriön korrelaatio on korkeahko, mutta juuri raja-arvon alapuolella. Vaikutelma että variksenmarja välttelisi geomorfologisia prosesseja, johtuu osin siitä, että monissa ruuduissa ei ollut geomorfologisia prosesseja ollenkaan (kuva 24). Variksenmarja esiintyi kuitenkin tasaisesti ympäristögradieniteilla (kuva 25). Variksenmarja reagoi myös eri geomorfologisiin häiriöihin eri tavoin (kuva 26). Fluviaalisten prosessien positiiviset korrelaatiot maaperän kosteuden kanssa tasoittivat muiden prosessien negatiivisia korrelaatioita (kuva 27).



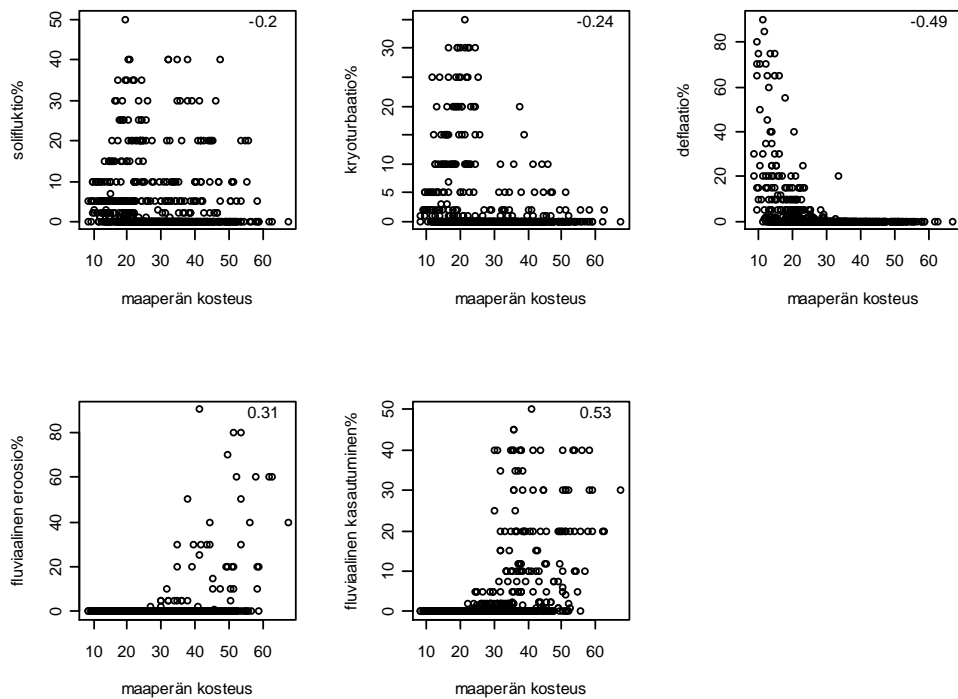
Kuva 24. Variksenmarjan peittoprosentin vaihtelu suhteessa geomorfologiseen häiriöön (log) ja maaperänkosteuteen. Variksenmarjan peittoarvot alkuperäisiä arvoja (ei log-muunnosta). Variksenmarja jakautuu tasaisesti kosteusgradientille. Häiriögradientilla on myös suuria variksenmarjan peittoarvoja, kun häiriötä on paljon.



Kuva 25a,b. Variksenmarjan peiton vaihtelu (ympyröillä) suhteessa geomorfologisen häirion (a) ja maaperän kosteuden (b) vaihteluun tutkimusruudukoissa.



Kuva 26a-e. Variksenmarjan peittohavainnot suhteessa geomorfologisiin prosesseihin. Hajontakuvien oikeissa yläkulmissa esitetty muuttujien korrelaatiot (Spearman). Kaikki korrelaatiot ovat tilastollisesti erittäin merkitseviä.



Kuva 27a-e. Maaperän kosteus suhteessa geomorfologisiin prosesseihin. Hajontakuvien oikeissa yläkulmissa esitetty muuttujien korrelaatiot (Spearman). Kaikki korrelaatiot ovat tilastollisesti erittäin merkitseviä.

8.6 Mallien tulokset

Pääpaino mallinnuksessa oli GLM-malleilla, mutta koska aineisto oli keräystavan vuoksi mahdollisesti spatiaalisesti autokorreloitunutta, aineisto ajettiin myös GEE-malleilla ja mallien tuloksia vertailtiin keskenään (liite 10). Mikäli GLM ja GEE menetelmät antoivat samansuuntaiset ja suuruusluokaltaan samanlaiset suhteet vastemuuttujalle ja selittävälle muuttujalle, parhaiten selittäväksi malliksi valittiin AIC-mallinvalintamenetelmällä paras GLM. Kaikkien mallien GVIF arvot olivat alle neljän. Seuraavassa esitellään GLM-mallien tulokset, niiden perusteella piirretyt interaktioita kuvaavat kuvat sekä kelpoisuusarvojen todellinen jakauma suhteessa interaktiossa mukana oleviin muuttujiin.

Mallinnetuista 17 lajista 14 lajin kohdalla parhaaseen malliin lukeutui mukaan variksenmarja (taulukko 13). Variksenmarjan vaikutus oli negatiivinen kymmenessä tapauksessa ja positiivinen neljässä. Häiriö oli mukana jokaisen lajin parhaassa mallissa ja kosteus 14 mallissa. Häiriön vaikutus oli kahdeksassa tapauksessa negatiivinen ja yhdeksässä positiivinen. Kosteuden vaikutus oli negatiivinen yhdeksässä mallissa ja positiivinen viidessä. Häiriön ja variksenmarjan interaktio oli mukana 12 mallissa, maaperän kosteuden ja variksenmarjan interaktio seitsemässä mallissa ja häiriön ja kosteuden interaktio kymmenessä mallissa. Lajin peitto oli mukana jokaisessa mallissa ollen positiivinen muulloin paitsi *V. alpinan* kohdalla.

Variksenmarjaan reagoi positiivisesti neljä lajia, niistä voimakkaimmin *A. alpina*. Negatiivisesti variksenmarjaan reagoi kymmenen lajia, joista negatiivisimmin *P. lapponica*. Häiriöön suhtautui kaikista 17 lajista positiivisesti yhdeksän lajia, loput negatiivisesti. Negatiivisin vaikutus häiriöllä oli *H. alpinalle*, positiivisin *V. alpinalle*. Kosteuteen reagoi positiivisesti viisi lajia 14:sta, loput negatiivisesti. Positiivisimmin kosteuteen reagoi *C. tetragona*, negatiivisimmin *F. ovina*.

Selitysasteiden perusteella oheisista malleista parhaiten selittyi *F. ovinan* lisääntyminen ja heikoiten *V. uliginosumin*. Parhaat mallit on valittu AIC:n perusteella, joten osalle lajeista jokin toinen mallikombinaatio olisi saattanut olla selitysasteeltaan parempi.

Taulukko 13. Kunkin lajin lisääntymiskelpoisuuden paras malli AIC-mallinvalintamenetelmällä valittuna ja selittävien muuttujien vaikutus. Taulukossa on lisäksi esitetty mallin selitysaste sekä astereilla esitetty muuttujan merkitsevyys mallissa (***) = 0-0,001 = tilastollisesti erittäin merkitsevä, ** = 0,001 – 0,01 = tilastollisesti merkitsevä, * = 0,01-0,05 = tilastollisesti melkein merkitsevä.)

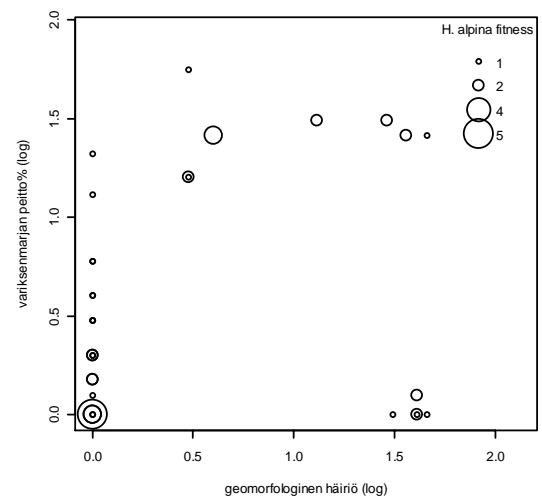
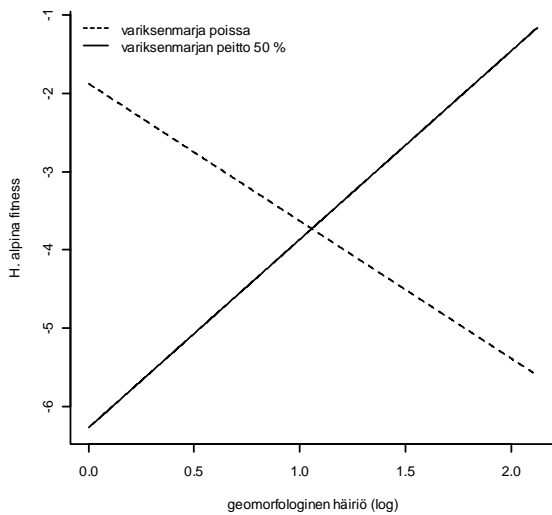
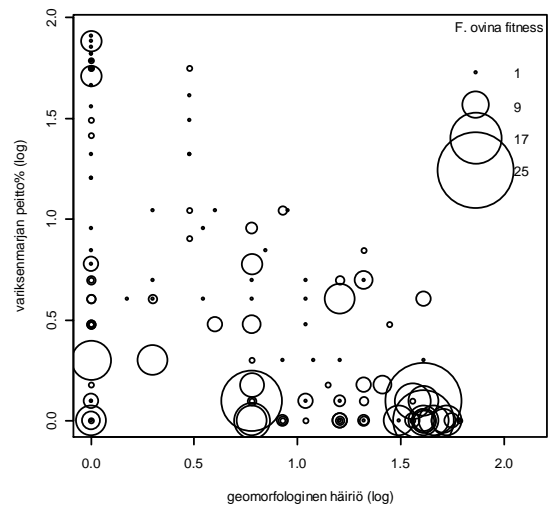
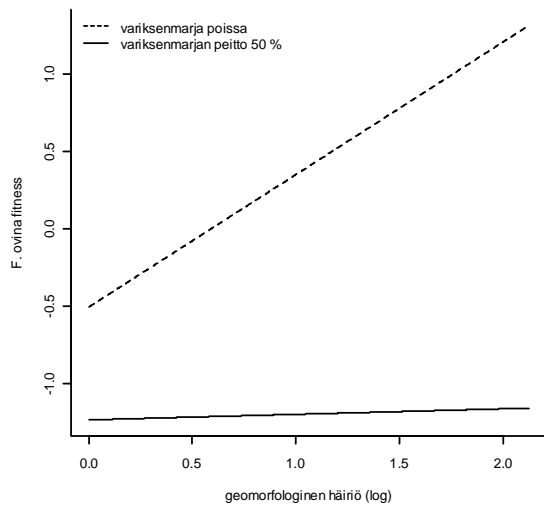
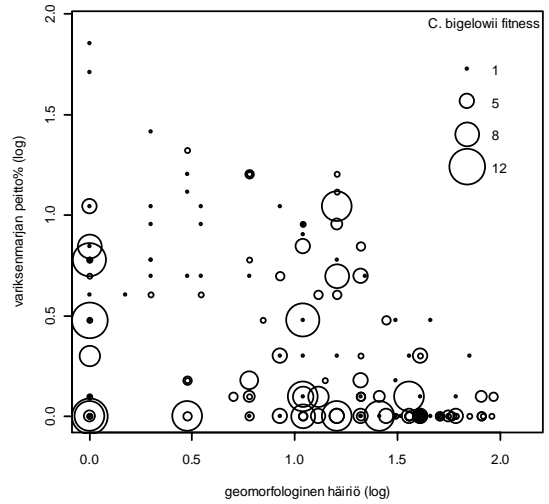
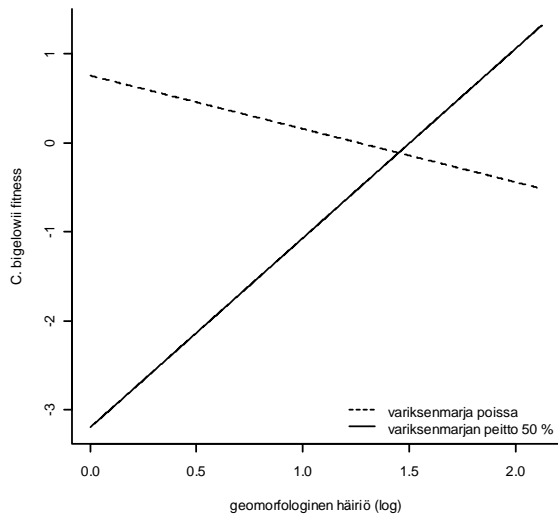
laji	malli	selitys- aste	peitto	varioksen- marja	häiriö	kosteus	häiriö x varioksen- marja	kosteus x varioksen- marja	häiriö x kosteus
<i>A. alpinum</i>	GLM9	12 %	0,7884*	-2,1525**	0,2894		1,3349*		
<i>A. alpina</i>	GLM17	20 %	0,1810***	4,2891***	1,0222	-0,039834	-3,0936***	-0,1074*	0,0744
<i>B. vivipara</i>	GLM7	33 %	1,0434***	-1,0266***	0,5898**	0,0225**			
<i>C. bigelowii</i>	GLM14	31 %	2,7438***	-2,3144***	-1,7992***	-0,0682***	1,5962***		0,0439***
<i>C. tetragona</i>	GLM17	25 %	0,1697***	2,2134***	2,4090***	0,1010***	-0,2800	-0,0414**	-0,0733***
<i>D. flexuosa</i>	GLM1	20 %	0,8033***		0,4776*				
<i>F. ovina</i>	GLM17	44 %	0,6252***	-2,7421***	-0,7320*	-0,1683***	-0,4801*	0,0846***	0,0580***
<i>H. alpina</i>	GLM17	17 %	8,4816***	3,6496*	-6,2780**	0,0433	2,4341**	-0,2273**	0,1653**
<i>L. borealis</i>	GLM14	11 %	0,2174***	-0,4415***	4,3681***	-0,0079	-0,4448*		-0,1196***
<i>P. lapponica</i>	GLM15	39 %	1,4192***	-4,5801***	-2,1320**	-0,0146		0,0793**	0,0390*
<i>S. herbaceae</i>	GLM17	42 %	0,1465***	-2,9011***	1,0801***	-0,0246*	0,4861*	0,0638***	-0,0334***
<i>S. procumbens</i>	GLM4	37 %	1,4283***		1,2450***	-0,0131			
<i>T. europaea</i>	GLM9	26 %	0,5187***	-1,8418***	-1,8767***		2,8473***		
<i>V. uliginosum</i>	GLM4	2 %	0,0431		-0,5104	0,0213			
<i>V. vitis-idaea</i>	GLM16	27 %	0,4546***	0,4657*	-0,3330**	-0,0453***	0,1797	-0,0124	
<i>V. alpina</i>	GLM14	9 %	-17,5497	-2,9683*	5,2936*	0,0773*	2,2190*		-0,1153*
<i>V. biflora</i>	GLM14	14 %	0,3173	-3,7038*	-1,6433	-0,1038*	2,7043*		0,0492

Monimutkaisin malli valikoitui parhaaksi viisi kertaa, yksinkertaisin kerran. Toiseksi useimmiten edustettu mallirakenne oli malli nro 14 (taulukko 4, s. 42), jossa on mukana kaikki muut termit paitsi maaperänkosteuden ja variksenmarjan interaktiot.

Interaktioiden vaikutusta ei ole pääteltävissä taulukon suhdeluvun positiivisuudesta tai negatiivisuudesta. Niistä piirrettiin R:ssä kuvat, jotka kuvaavat ympäristögradientin vaikutusta lajin lisääntymiselle variksenmarjan ollessa poissa ja peiton ollessa 50 prosenttia. Ympäristögradientin stressaavuuden suunta on tarkistettava taulukosta: häiriön vaikutuksen ollessa positiivinen lisääntymiskapasiteetti hyötyy häiriön määrän kasvusta ruudussa. Kun vaikutus on negatiivinen, häiriön vaikutus lisääntymiskapasiteetille edustaa perinteisempää ajatusta häiriögradientista: lisääntymiskapasiteetti kärsii häiriön määrän kasvusta. Vastaavasti on menetelty kosteuden kanssa (kosteuden vaikutuksen ollessa positiivinen, lajin kelpoisuus hyötyy kosteuden kasvusta ja vastaavasti kärsii siitä, jos vaikutus on negatiivinen).

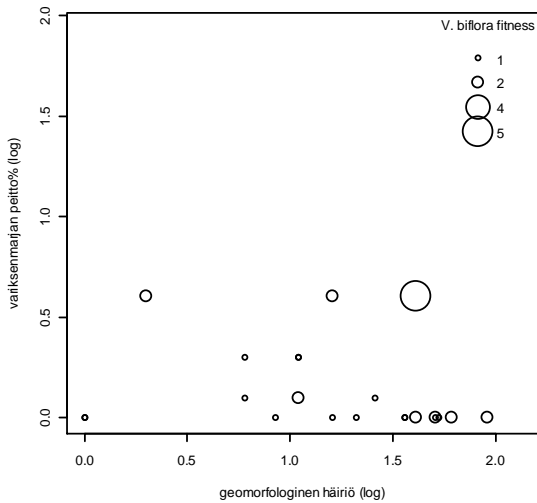
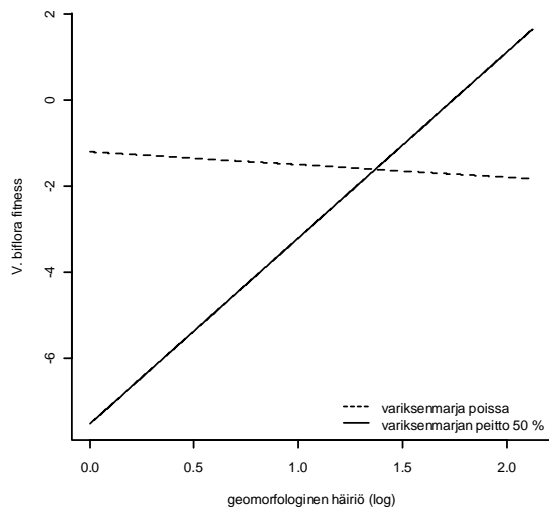
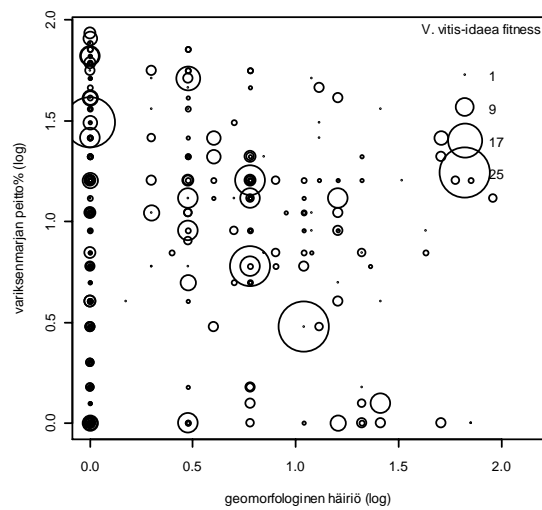
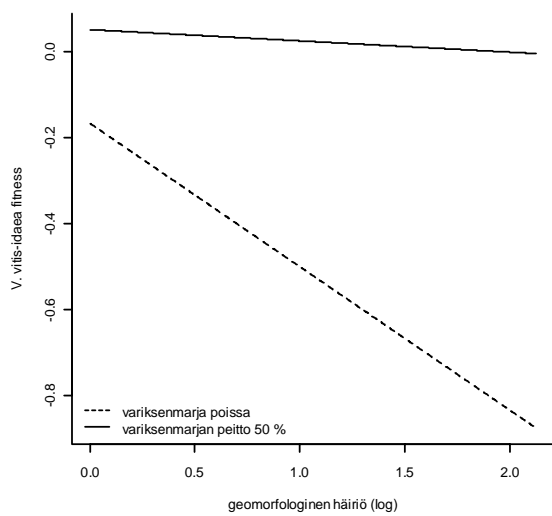
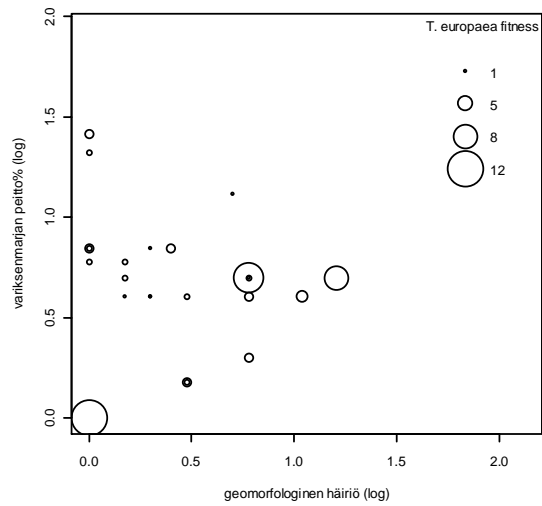
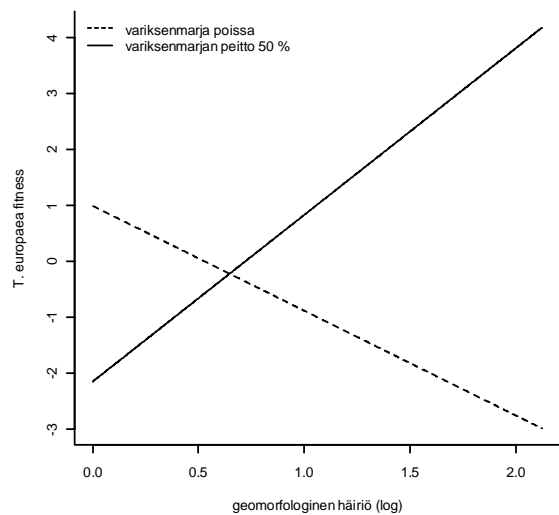
Variksenmarjan ja ympäristögradienttien vaikutusten vaihtelua esittävien kuvien tueksi on esitetty kuplakaaviota, jotka kuvaavat lajien kelpoisuutta suhteessa variksenmarjan peittoon ja kyseiseen ympäristötekijään. Kaaviossa ympyrän koko kertoo kelpoisuuden määrästä ruudussa.

Häiriön vaikuttaessa negatiivisesti lajin lisääntymiskelpoisuuteen, variksenmarjan läsnäolon vaikutus on positiivinen neljässä tilanteessa (*C. bigelowii*, *H. alpina*, *T. europaea* ja *V. biflora*) kuudesta, kun häiriö on suurta (variksenmarjan 50 prosentin peiton käyrä nollakäyrän yläpuolella) (kuvat 28-29). Viidessä tapauksessa (*C. bigelowii*, *F. ovina*, *H. alpina*, *T. europaea* ja *V. biflora*) variksenmarjan vaikutus kasvaa sitä positiivisemmaksi, mitä enemmän häiriötä on. Variksenmarjan ollessa poissa, häiriön vaikutus kasvaa sitä negatiivisemmaksi lisääntymiskelpoisuudelle, mitä enemmän häiriötä on viidessä tapauksessa (*C. bigelowii*, *H. alpina*, *T. europaea*, *V. vitis-idaea* ja *V. biflora*) ja positiivisemmaksi yhdessä (*F. ovina*). Saman lajin kohdalla variksenmarjan läsnäolon vaikutus on vain lievästi positiivinen, mutta lisääntymisen kannalta tilanne on silti parempi koko häiriögradientilla ilman variksenmarjaa. *V. vitis idaea* taas pärjää koko gradientilla paremmin ja reagoi häiriön kasvuun lievemmin variksenmarjan läsnä ollessa kuin sen poissa ollessa.



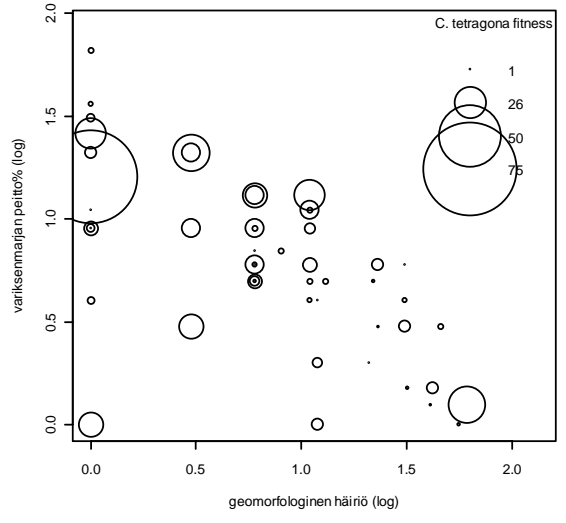
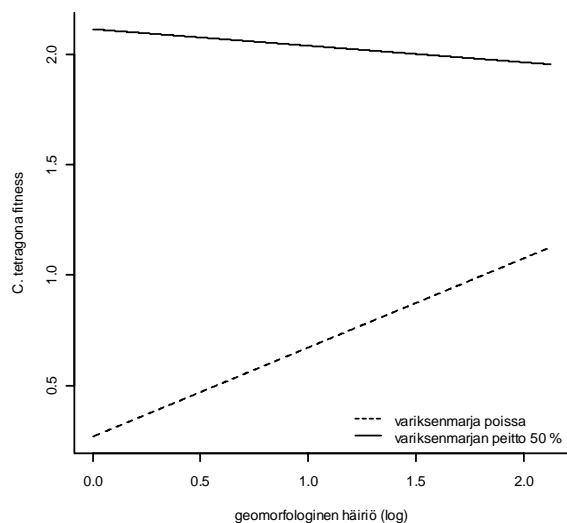
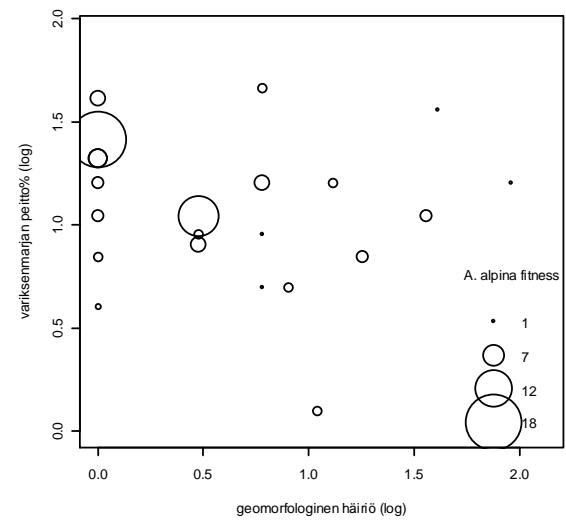
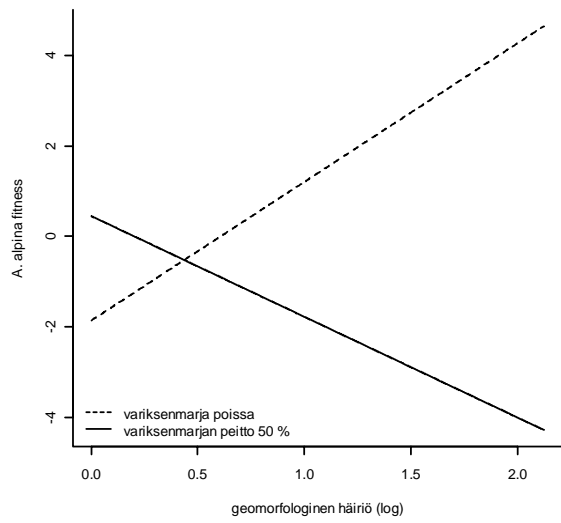
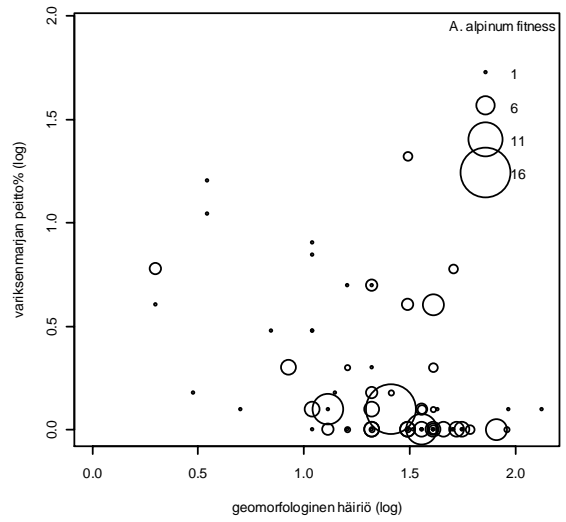
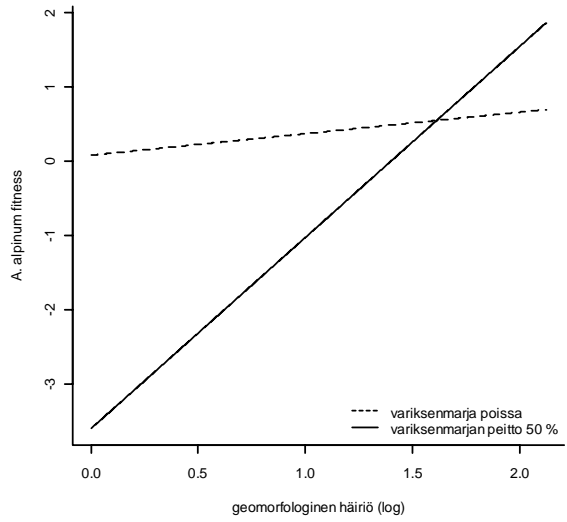
stressigradientin suunta (lajin kokeman stressin määrä kasvaa) →

Kuva 28a-f. Variksenmarjan poissa- ja läsnäolon vaikutukset *C. bigelowiin* (a, b), *F. ovinan* (c, d) ja *H. alpinan* (e, f) lisääntymiskelpoisuudelle häiriögradientilla, häiriön vaikuttaessa negatiivisesti lajin lisääntymiskelpoisuuteen (arvo taulukosta 13).



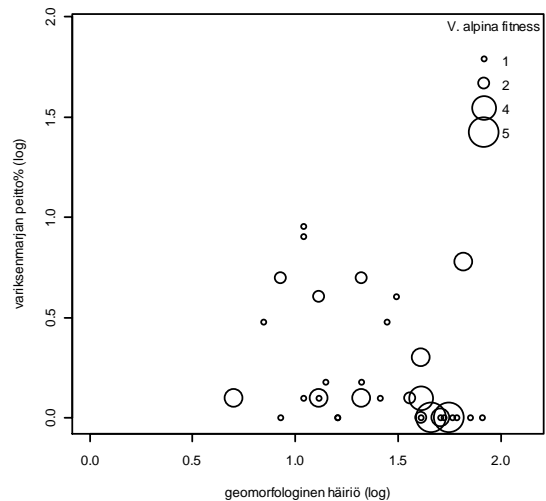
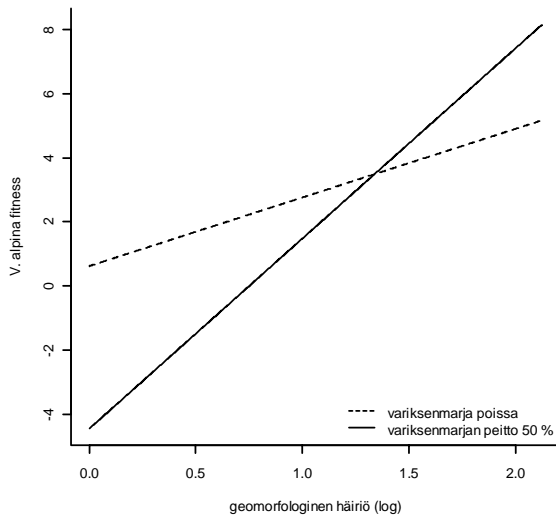
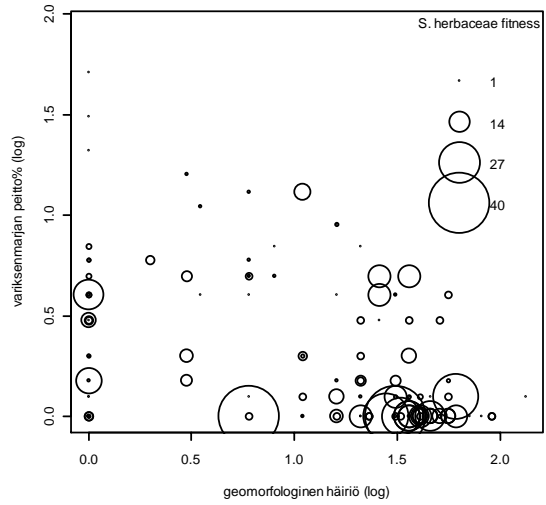
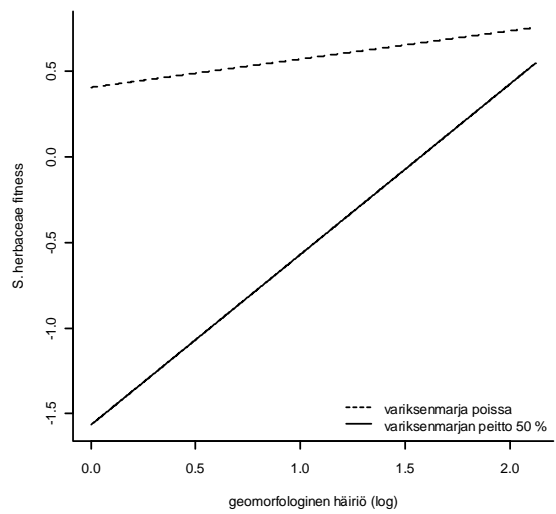
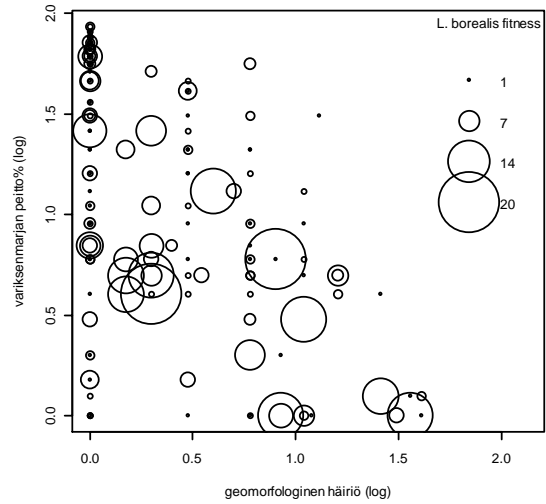
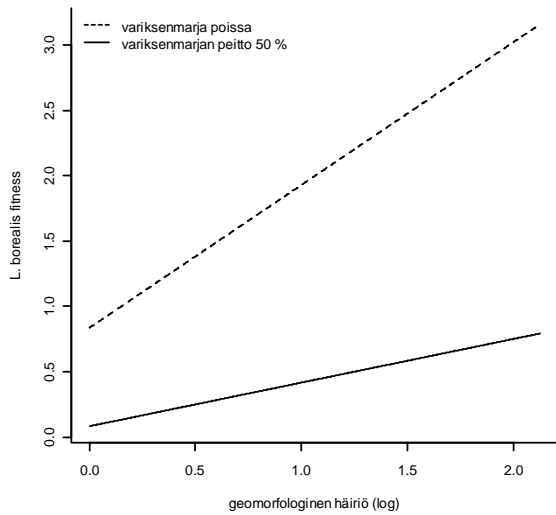
stressigradientin suunta (lajin kokeman stressin määrä kasvaa) →

Kuva 29a-f. Variksenmarjan poissa- ja läsnäolon vaikutukset *T. europaean* (a, b), *V. vitis-idaean* (c, d) ja *V. bifloran* (e, f) lisääntymiskelpoisuudelle häiriögradientilla, häiriön vaikuttaessa negatiivisesti lajin lisääntymiskelpoisuuteen (arvo taulukosta 13).



← stressigradientin suunta (lajin kokeman stressin määrä kasvaa)

Kuva 30a-f. Variksenmarjan poissa- ja läsnäolon vaikutukset *A. alpinum* (a, b), *A. alpina* (c, d) ja *C. tetragona* (e, f) lisääntymiskelpoisuudelle häiriögradientilla, häiriön vaikuttaessa positiivisesti lajin lisääntymiskelpoisuuteen (arvo taulukosta 13).

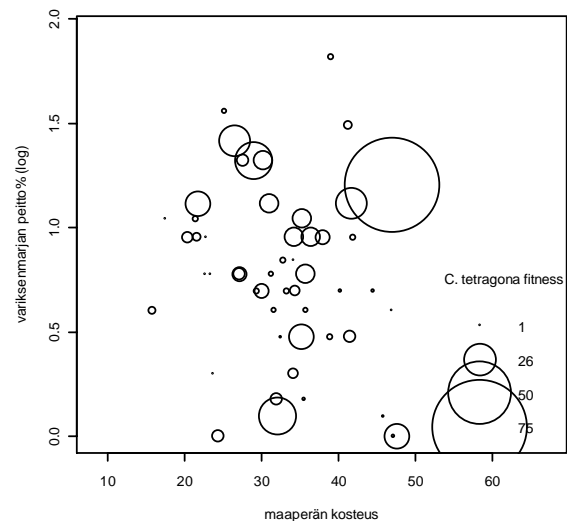
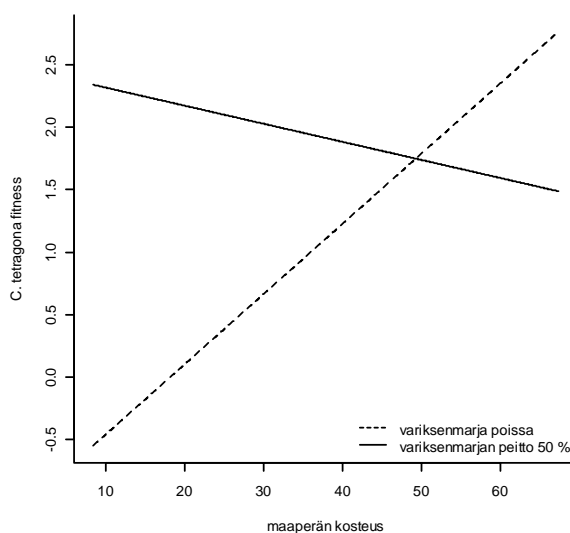


← stressigradientin suunta (lajin kokeman stressin määrä kasvaa)

Kuva 31a-f. Variksenmarjan poissa- ja läsnäolon vaikutukset *L. borealiks*en (a, b), *S. herbaceae*en (c, d) ja *V. alpinan* (e, f) lisääntymiskelpoisuudelle häiriögradientilla, häiriön vaikuttaessa positiivisesti lajin lisääntymiskelpoisuuteen (arvo taulukosta 13).

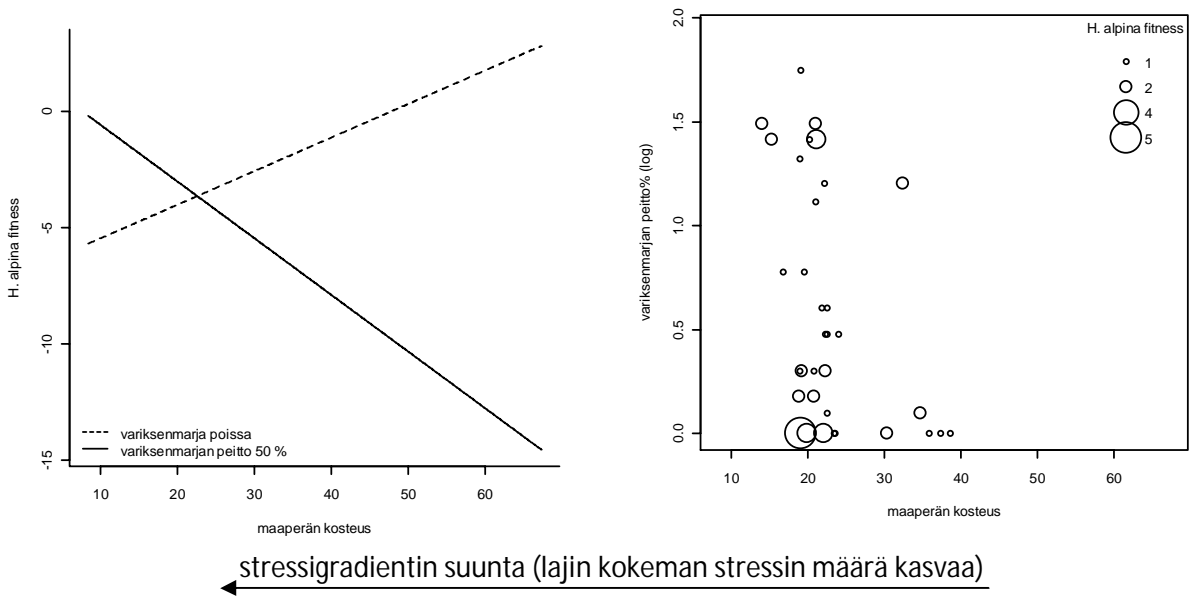
Häiriön vaikuttaessa positiivisesti (lajin lisääntymiskelpoisuus hyötyy häiriöstä) vain kahdessa tapauksessa (*A. alpina* ja *C. tetragona*) variksenmarjan läsnäolon vaikutus oli positiivinen (kuvat 30-31). Samojen lajien kohdalla variksenmarjan läsnäolon positiivinen vaikutus kasvoi häiriön määrän kasvaessa. Kahdessa tapauksessa (*A. alpinum* ja *V. alpina*) variksenmarjan läsnäolon vaikutus oli positiivisempi kuin sen poissaolon suurilla häiriön määrillä (laji kokee tilanteen positiiviseksi lisääntymiselleen). Kahdessa tapauksessa (*S. herbaceae* ja *L. borealis*) variksenmarjan läsnäolon vaikutus oli koko gradientilla negatiivisempi kuin variksenmarjan poissaolon. Kaikkien lajien kohdalla häiriön kasvaessa variksenmarjan poissaolon negatiivinen vaikutus kasvoi.

Kosteuden kohdalla, vaikutuksen ollessa positiivinen lisääntymiskapasiteetti kasvaa kosteuden kasvaessa (kuvat 32-33.). Vaikutuksen ollessa negatiivinen lisääntymiskapasiteetti on suurempi kuivemmassa ympäristössä. Lajeja, joille kosteuden vaikutus oli positiivinen ja kosteuden ja variksenmarjan interaktio mukana parhaassa mallissa oli kaksi: *C. tetragona* ja *H. alpina*. Molempien kohdalla variksenmarjalla oli positiivinen vaikutus kuivemmissä ympäristöissä, kun taas sen poissaololla kosteammassa. Kosteuden kasvaessa lajien lisääntymiskelpoisuudelle oli parempi tilanne, jossa variksenmarjaa ei ollut. *C. tetragonalle* oli vähemmän haittaa variksenmarjan läsnäolosta kosteuden kasvaessa.

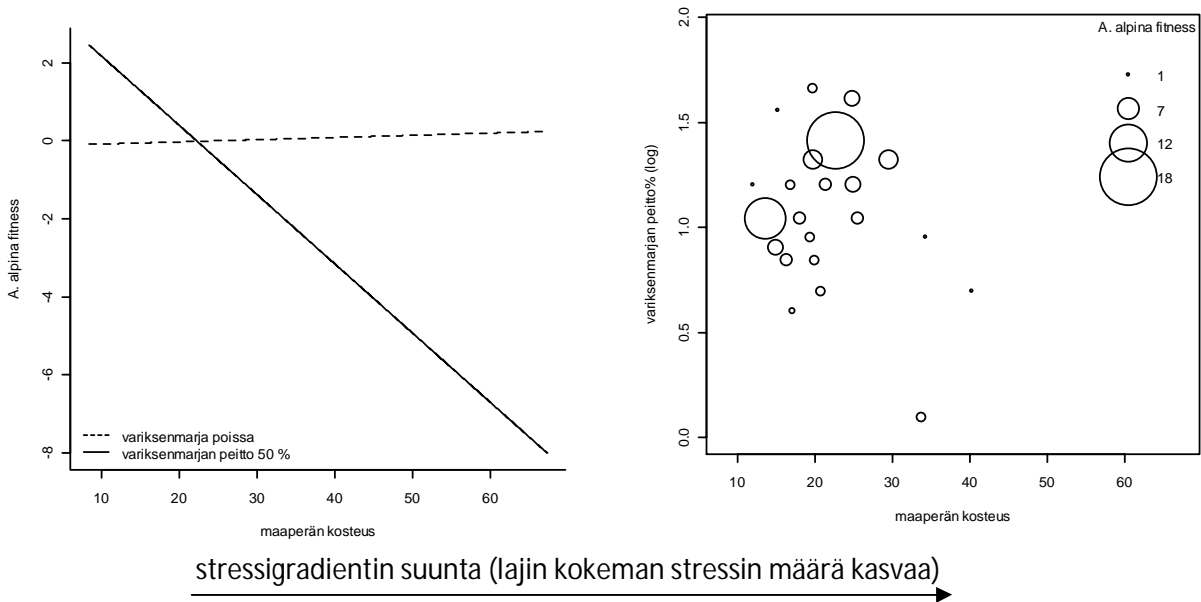


← stressigradientin suunta (lajin kokeman stressin määrä kasvaa)

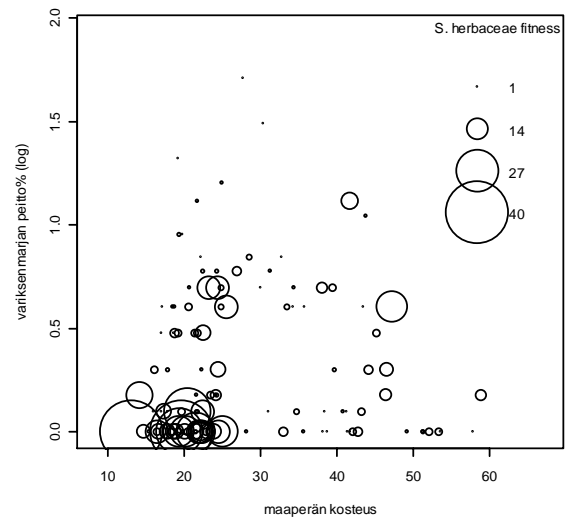
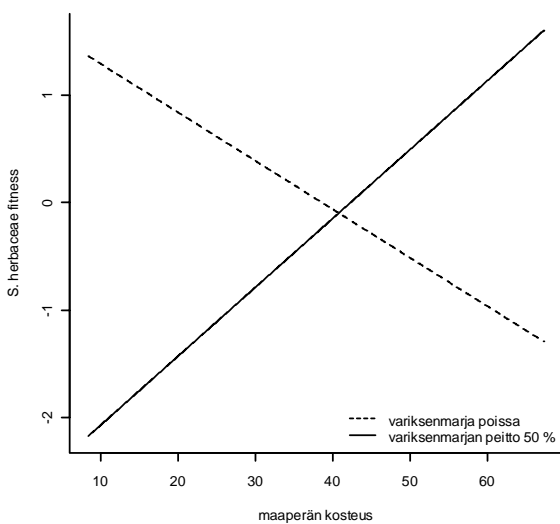
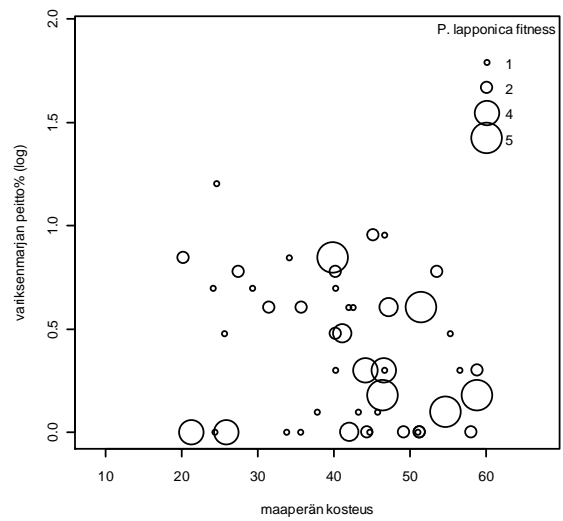
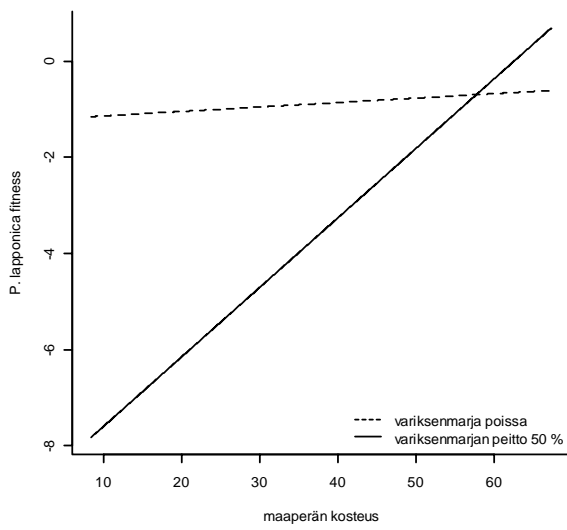
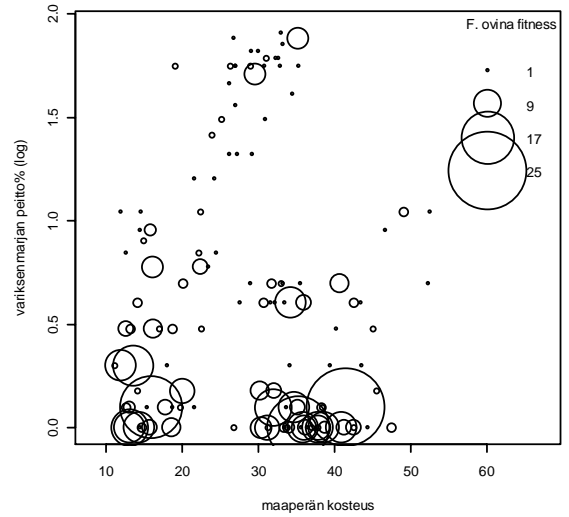
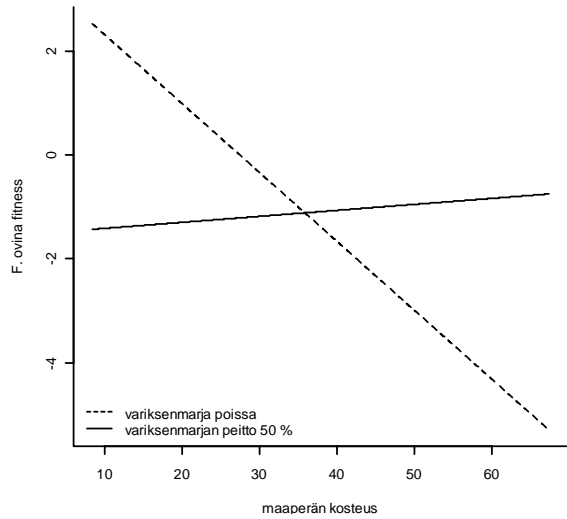
Kuva 32a,b. Variksenmarjan poissa- ja läsnäolon vaikutukset *C. tetragonan* lisääntymiskelpoisuudelle kosteusgradientilla, kosteuden vaikuttaessa positiivisesti lajin lisääntymiskelpoisuuteen (arvo taulukosta 13).



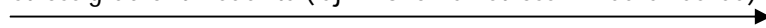
Kuva 33a,b. Variksenmarjan poissa- ja läsnäolon vaikutukset *H. alpina*n lisääntymiskelpoisuudelle kosteusgradientilla, kosteuden vaikuttaessa positiivisesti lajin lisääntymiskelpoisuuteen (arvo taulukosta 13).



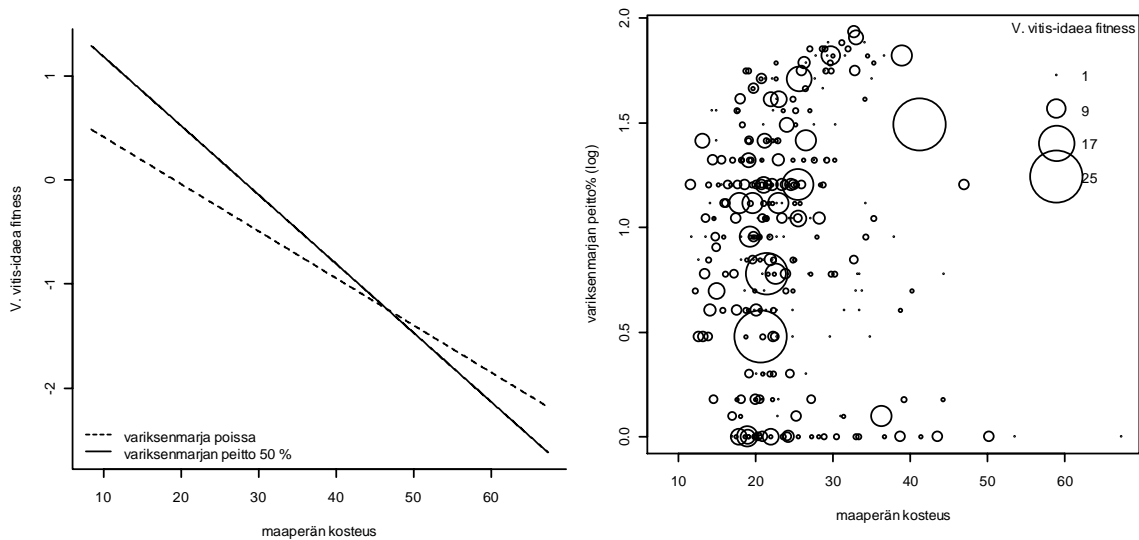
Kuva 34a,b. Variksenmarjan poissa- ja läsnäolon vaikutukset *A. alpina*n lisääntymiskelpoisuudelle kosteusgradientilla, kosteuden vaikuttaessa negatiivisesti lajin lisääntymiskelpoisuuteen (arvo taulukosta 13).



stressigradientin suunta (lajin kokeman stressin määrä kasvaa)



Kuva 35a,d. Variksenmarjan poissa- ja läsnäolon vaikutukset *F. ovinan* (a, b), *P. lapponican* (c,d) ja *S. herbaeaeen* (e, f) lisääntymiskelpoisuudelle kosteusgradientilla, kosteuden vaikuttaessa negatiivisesti lajin lisääntymiskelpoisuuteen (arvo taulukosta 13).



stressigradientin suunta (lajin kokeman stressin määrä kasvaa) →

Kuva 36a,b. Variksenmarjan poissa- ja läsnäolon vaikutukset *V. vitis-idaean* lisääntymiskelpoisuudelle kosteusgradientilla, kosteuden vaikuttaessa negatiivisesti lajin lisääntymiskelpoisuuteen (arvo taulukosta 13).

Kosteuden vaikuttaessa negatiivisesti lajin lisääntymiskelpoisuudelle kolme lajia (*F. ovina*, *P. lapponica* ja *S. herbaceae*) viidestä hyötyvät variksenmarjan läsnäolosta korkeammilla stressin tasoilla (kuvat 34-36). *A. alpinan* lisääntymiskelpoisuus kärsii variksenmarjan läsnäolosta stressin kasvaessa ja reagoi stressin kasvuun lievästi positiivisesti variksenmarjan ollessa poissa. *P. lapponican* lisääntymiskapasiteetti reagoi stressin kasvuun molemmissa tapauksissa positiivisesti, mutta positiivisuus on voimakkaampaa variksenmarjan ollessa läsnä. *V. vitis-idaean* kukkiminen ja marjominen reagoivat negatiivisesti kummassakin tapauksessa stressin kasvuun. Stressin ollessa vähäistä se hyötyy variksenmarjan läsnäolosta, mutta stressin kasvaessa se pärjää paremmin variksenmarjan ollessa poissa.

Kymmenessä interaktiossa 19:sta stressigradienttihypoteesi toteutuu: variksenmarjan negatiiviset vuorovaikutukset muille lajeille muuttuvat positiiviksi lajin kokeman ympäristöstressin kasvaessa (taulukko 14). Kahdessa tapauksessa variksenmarjan positiiviset vuorovaikutukset ovat negatiivisia voimakkaampia koko ympäristögradientilla. Kolmessa tapauksessa variksenmarjan läsnäolo häiritsee koko gradientilla. Neljässä tapauksessa mekanismi toimii päinvastoin kuin stressigradienttihypoteesi esittää.

Taulukko 14. Lajien jakautuminen neljään tilanteeseen häiriö- ja kosteusgradiennoilla.

	häiriö	kosteus
variksenmarja fasilitoi korkeamman ympäristöstressin alueella = SGH	A. alpina C. bigelowii H. alpina T. europaea V. biflora	C. tetragona F. ovina H. alpina P. lapponica S. herbaceae
variksenmarja häiritsee korkeamman ympäristöstressin alueella	A. alpinum V. alpina	A. alpina V. vitis-idaea
variksenmarja fasilitoi koko gradientilla	V. vitis-idaea C. tetragona	
variksenmarja häiritsee koko gradientilla	F. ovina S. herbaceae L. borealis	

Tarkasteltaessa CSR-strategioiden, kasvumuotojen ja mykorritsojen sijoittumista samanlaiseen taulukkoon (taulukko 15), ei kovin voimakkaita yhteyksiä löydetä. SGH:a tukevan solun kaikkien lajien strategiassa on mukana kilpailu, kun tarkastellaan häiriötä, mutta sama ei toteudu kosteuden kohdalla. Muissa tilanteissa löytyy myös useita strategioita, kasvumuotoja ja mykorritsoja.

Taulukko 15. Lajien CSR-strategiat, kasvumuodot ja mykorritsatyypit esitetty taulukkoa 14. vastaavassa taulukossa.

	häiriö			kosteus		
	CSR-strategia	kasvu-muoto	mykor-ritsa	CSR-strategia	kasvu-muoto	mykor-ritsa
variksenmarja fasilitoi korkeamman ympäristöstressin alueella = SGH	CS	kdd	AM	S	ked	ErM
	CS	kg	ErM	S	kg	AM
	CSR	kg		CSR	kg	
	CS	kf	AM	SR	kf	
	CS	kg	AM	CS	kdd	EM
variksenmarja häiritsee korkeamman ympäristöstressin alueella	CSR	kdd	AM	CS	kg	EM/AM
	SR	kf	AM	CS	ked	ErM
variksenmarja fasilitoi koko gradientilla	CS	ked	ErM			
	S	ked	ErM			
variksenmarja häiritsee koko gradientilla	S	kg	AM			
	CS	kdd	EM			
	S	ked				

9. Tulosten tarkastelu

Tutkimuksen päämääränä oli tilastollisten tarkastelujen ja monimuuttujamenetelmien keinoin selvittää variksenmarjan vaikutusta kasvilajien lisääntymiskapasiteetille maaperän kosteuden ja geomorfologisen häiriön vaihdellessa sekä tarkastella toteutuuko stressigradienttihypoteesi ja voiko bioottisia interaktioita selittää lajien piirteillä. Seuraavissa osioissa tarkastellaan edellä esitettyjä tuloksia ja niiden taustalla mahdollisesti vaikuttavia tekijöitä ja mekanismeja tutkimuskysymyksittäin.

9.1 Variksenmarjan vaikutus muiden kasvien lisääntymiseen

Variksenmarjan vaikutus oli negatiivinen suurimmalle osalle lajeista hajontakuvioiden perusteella. Vastaavia tuloksia on myös muista variksenmarjan vaikutusta laajasti tutkineista tutkimuksista (Pellisier et al. 2010; le Roux et al. 2012). Variksenmarjan vahva kilpailullinen asema tunturikasvillisuudessa tulee tässä esiin. Korrelaatioiden perusteella variksenmarjan vaikutus oli positiivinen vain *Vaccinium*-suvun lajeille. Mallinnustuloksissakin variksenmarjan vaikutus oli positiivinen vain neljälle lajille, joista kolme kuului samaan varpukasvien heimoon, jotka muodostavat symbiooseja saman mykorritsaryhmän kanssa kuin variksenmarja. Pellisier et al. (2010) ovat tutkineet variksenmarjan vaikutuksia muiden lajien levinneisyyksiin arktisessa ympäristössä. He tarkastelivat paraneeko lajienlevinneisyysmallit, kun malleihin lisätään variksenmarjan määrä. Heidän tutkimuksessaan oli mukana 34 lajia, joista kahdeksan on samoja kuin tässä tutkimuksessa. Heidän tulosten perusteella *A. alpina*, *C. bigelowii*, *D. flexuosa*, *S. herbaceae* ja *V. uliginosum* reagoivat positiivisesti variksenmarjan läsnäoloon, kun taas *S. procumbens*, *V. alpina* ja *V. biflora* reagoivat negatiivisesti. Tutkimuksessaan he huomasivat myös, että useimmin variksenmarjaan reagoivat positiivisesti puumaiset ja korkean lehtien kuiva-aineksen määrän omaavat kasvit, joten huolimatta lajikohtaisista eroista, tutkimuksen tulokset ovat linjassa tämän tutkimuksen tulosten kanssa kasvumuotojen suhteen.

Positiivinen vaikutus varpukasvien välillä on tullut esiin muissakin tutkimuksissa. Shetsova et al. (1995, 1997) huomasi, että variksenmarjan poistaminen vaikutti negatiivisesti muihin varpukasveihin vastaavalla tutkimusalueella Kevolla Pohjois-Suomessa. Tutkimuksissa vertailtiin lajien peittoasteita ja vuotuista kasvua, mutta tulokset ovat vastaavia tämän

tutkimuksen tulosten kanssa. Ruohojen ja heinävirtisten negatiiviseen reagointiin variksenmarjan läsnäoloon Pellisier et al. (2010) ehdottaa syyksi, että nämä lajit eivät voi sitoa vastaavasti ravinteita lehtiinsä kuin variksenmarja. Variksenmarjan erittämä Batasin III estää ravinteiden kiertoa, joten ne jäävät variksenmarjan kilpailun jalkoihin. Varvut, joihin variksenmarjakin kuuluu, taas luultavasti suosivat myös samanlaisia ympäristöjä.

Variksenmarjaan positiivisesti reagoivien joukossa oli yllättäjänä *H. alpina*, jonka positiiviselle reagoinnille variksenmarjan peittoon ei ole löytynyt syytä muista tutkimuksista. *H. alpinan* kelpoisuushavainnot sijoittuivat suurimmaksi osaksi ruutuihin, joissa maaperän kosteus oli alle tutkimusalueen mediaanin. On mahdollista, että variksenmarja ja *H. alpina* viihtyvät vastaavanlaisissa kuivissa ympäristöissä. *H. alpina* voisi myös kelvata poroille ravinnoksi, joten mahdollista on myös, että variksenmarjan läsnäolo suojeli sitä herbivorialta, ts. *H. alpina* oli syöty muualta.

Taulukon 9 perusteella voidaan myös tarkastella valitseeko laji suvulliselle lisääntymiselle enemmän ruudun, jossa variksenmarja on läsnä vai poissa. Suhteellisesti harvimmin variksenmarjan kanssa samassa ruudussa kukki *S. procumbens* ja *V. biflora*. Variksenmarjaa taas suosi *A. alpina* ja *V. uliginosum* (aina) lisäksi *L. borealis* ja *T. europaea*. Tarkasteltaessa lajeja suhteessa variksenmarjaan niiden elinoloista saattaisi löytyä selitys. *S. procumbens* ja *V. biflora* suosivat lumenviipyymiä, joita variksenmarja karttaa (Väre & Partanen 2009). *A. alpina* ja *V. uliginosum* ovat variksenmarjan lailla lumenkarttajiä. Lisäksi *A. alpina* ja *V. uliginosum* kuuluvat samaan kasvumuotoon. *V. uliginosum* ja variksenmarjan suhde saattaa olla myös toisen suuntainen: *V. uliginosum* fasilitoikin variksenmarjaa (Shetsova et al. 1995).

Kelpoisuuden suhteen lajit olivat vaateliaampia kuin esiintymisensä, kun tarkastellaan variksenmarjan peiton vaihteluvälejä. Jälleen variksenmarjaa karttoivat erityisesti *S. procumbens* ja *V. biflora*. Lisäksi huomattavasti vähäisempää variksenmarjan peittoa suvulliselle lisääntymiselle kuin esiintymiselleen suosivat *P. lapponica* ja *T. europaea*. Kaikki nämä edustavat Bruunin et al. (2006) ruohot-luokkaa. Myöskin muut ruohot suosivat kukkimisessa vähäisempää variksenmarjan peittoa. Ruohojen tuottavuus ja biomassa ovat varpuja huomattavasti vähäisempää (Shaver et al. 1998: 154-156)

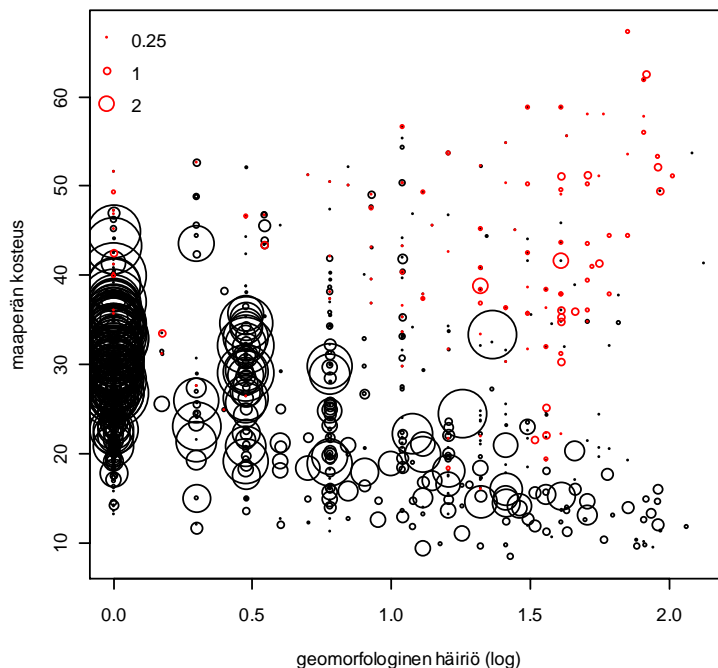
Mallinnusten tuloksissa huomattavaa on se, että variksenmarja oli mukana 14 lajin parhaassa mallissa 17 lajista. Ottaen huomioon että nämä ovat tunturikasvillisuuden yleisimpiä tai tässä tapauksessa yleisimmin suvullisesti lisääntyviä lajeja, on variksenmarjalla suuri kontrolli ympäristöstään. Variksenmarja lukeutuminen parhaimpiin malleihin, kertoo bioottisten interaktioiden merkittävydestä kasvillisuuden dynamiikassa. Myös Pellisier et al.:n (2010) tutkimuksessa huomattiin, että variksenmarjan lisääminen levinneisyysmalleihin paransi niiden selitysasteita kaikkien edellä esitettyjen kahdeksan lajin kohdalla. Tässä tutkimuksessa variksenmarja ei lukeutunut tutkimusten yhteisistä kahdeksasta lajista *D. flexuosan*, *S. procumbensin* ja *V. uliginosumin* parhaisiin malleihin. Syy on luultavasti kelpoisuuden käyttö lajin määrän sijaan interaktion mittana.

Yllättävää oli, että variksenmarja ei ollut mukana *V. uliginosumin* parhaassa mallissa, sillä se kuuluu *Ericaceae*-heimoon. Heimon lajit muodostavat erikoidmykorritsojen kanssa symbiooseja. Toisaalta *V. uliginosumin* korrelaatio variksenmarjan kanssa oli varsin heikko sekä parhaan mallin selitysaste oli mallinnetuista lajeista huonoin. Mallista mahdollisesti puuttui jokin lajin kannalta tärkeä muuttuja. Myös Shetsova et al. 1995 on saanut vastaavia tuloksia, joissa variksenmarja ei vaikuta *V. uliginosumin* suvulliseen lisääntymiseen. Syynä on mahdollisesti se, että *V. uliginosum* kasvaa usein korkeammaksi kuin variksenmarja, jolloin variksenmarjasta ei olisi hyötyä ainakaan sopivamman mikroilmaston luomisessa. Vaikuttamista mikroilmastoon ja tuuliolosuhteisiin kylmillä alueilla on ehdotettu tärkeimmiksi fasilitatiivisiksi mekanismeiksi (Callaway et al. 2002). Heikkoa korrelaatiota voi selittää myös käytössä ollut muuttuja, kelpoisuus, joka ei reagoi variksenmarjaan. Pellisier et al.:n (2010) tutkimusten kohdalla *V. uliginosumin* esiintymistä mallintaneen mallin selitysaste oli taas lähes kaksinkertainen, kun malliin lisättiin myös variksenmarja.

Variksenmarja ei ollut mukana myöskään *D. flexuosan* parhaassa mallissa, jota on tutkittu aiemmin variksenmarjan vastinparina interaktiotutkimuksissa (Bråthen et al. 2010). Bråthen et al.:n (2010) tutkimuksessa tarkasteltiin maastopalojen ja herbivorian vaikutuksia variksenmarjan allelopatisiin vaikutuksiin *D. flexuosalle* ja kultapiiskulle (*Solidago virgaurea*). Tutkimuksessa tuli esille, että *D. flexuosat* olivat pienempiä variksenmarjan lähettyvillä ja suurempia kauempana siitä, kun häiriötä ei ollut, mutta hyötyivät variksenmarjan läsnäolosta häiriötilanteessa. Tutkimuksen johtopäätös oli, että häiriö heikensi variksenmarjan allelopatisia ominaisuuksia ja näin aiheutti fasilitaatiota häiriön kasvaessa.

Tässä tutkimuksessa häiriötä tosin edusti geomorfologinen häiriö, eikä maastopalot tai herbivoria, mikä voi vaikuttaa siihen, ettei *D. flexuosan* parhaaseen malliin lukeutunut variksenmarjaa, eikä näin myöskään interaktiota variksenmarja ja häiriön välillä.

S. procumbensin parhaasta mallista variksenmarja puuttui luultavasti siksi, että niiden elinympäristöt poikkeavat merkittävästi (kuva 37), joten kyse ei olekaan kilpailun aiheuttamasta negatiivisesta vaikutuksesta. *S. procumbens* suosii puronvarsia, niittyjä ja lumenviipymiä, joita variksenmarja välttelee (Väre et al. 1997; luontoportti.fi 2012).



Kuva 37. *S. procumbensin* esiintyminen suhteessa variksenmarjaan. Lajien suosimat elin olosuhteet poikkeavat voimakkaasti, mikä näkyy levinneisyydessä. Ympyrän koko kuvaa kelpoisuuden (*S. procumbens*)/peiton (variksenmarja) määrää. *S. procumbensin* havainnot punaisella, variksenmarjan mustalla (ks. legenda kuva 24).

Malleissa variksenmarjan vaikutukseen saattoi vaikuttaa lajien kelpoisuuden ja variksenmarjan peiton mahdollisesti unimodaalinen suhde. Etenkin *A. alpinan* ja *T. europaean* kohdalla variksenmarjan toisen asteen termi oli merkitsevä yhden selittävän muuttujan GLM:ssä. Muuttujien suhteiden visuaalinen tarkastelu osoitti myös, että variksenmarjan poissaolo ja korkeimmat peittoasteet vaikuttivat negatiivisesti kelpoisuuteen. Vastaavia tutkimustuloksia, joissa fasilitaatio on voimakkainta variksenmarjan peiton ollessa osittaista, on saanut Aerts (2010).

9.2 Variksenmarjan vaikutuksen muutos ympäristögradienteilla

Yksi tutkimuksen hypoteeseista perustuen positiivisiin interaktioihin oli, että variksenmarja laajentaisi lajien esiintymisalueita (Bruno et al. 2003, le Roux et al. 2012). Tätä voidaan tarkastella taulukosta 10, jossa on vertailtu geomorfologisten häiriöiden ja maaperän kosteuden vaihteluvälejä ruuduissa, joissa variksenmarja on läsnä ja poissa. Kaikilla ruohoilla, paitsi *B. viviparalla*, variksenmarja kavensi häiriön vaihteluväliä, ts. variksenmarja ei laajentanut näidem lajien levinneisyyksiä häiriön ääritasoille. Muiden kasvumuotojen, CSR-strategioiden tai mykorritsatyyppien kohdalla vastaavia yhteyksiä vaihteluvälien muuttumiseen ei löytynyt. Vaihteluvälien kaventuminen tai laajentuminen ei myöskään ollut yhteydessä lajien kelpoisuuden korrelaation suuntaan häiriön tai variksenmarjan kanssa.

Kosteusgradientilla variksenmarjan läsnäollessa kasvit kukkivat kahdeksan lajin kohdalla kuivemmissä olosuhteissa. Voi olla, että variksenmarja kuivattaa maaperää tai varjostuksen myötä kasvit pärjäävät myös kuivemmissä oloissa. Vain yhdessä tapauksessa (*P. lapponica*) variksenmarjan läsnäolo kasvatti kosteuden vaihtelua molemmista päistä ja yhdessä (*S. procumbens*) kavensi molemmista päistä. Myöskään kosteusgradientilla vaihteluvälien kaventuminen tai supistuminen ei vaikuttanut liittyvän lajien kelpoisuuksien korrelaatioihin variksenmarjan tai kosteuden kanssa. Kosteuden vaihteluvälien käyttäytyminen suhteessa variksenmarjan läsnäoloon ei myöskään vaikuttanut olevan riippuvainen lajien kasvumuodosta, CSR-strategiasta tai mykorritsatyypeistä.

Toinen tutkimuksen hypoteesi liittyen variksenmarjan vaikutuksiin suhteessa ympäristögradienteihin oli, ettei variksenmarjan vaikutus olisikaan yhtäjaksoisesti positiivinen tai negatiivinen, vaan vaihtelisi ympäristöstressin voimakkuuden vaihtelujen myötä (Bertness & Callaway 1994). Heikot korrelaatioasteet mahdollisesti kertovatkin siitä, että variksenmarjan vaikutus ei ole lineaarista. Tärkeimpänä variksenmarjan merkittävyyydestä arktis-alpiinisessa kasvillisuudessa on sen ja toisen tai molempien ympäristötekijöiden interaktion mukanaolo parhaassa mallissa 13 lajin kohdalla. Variksenmarjan vaikutus ei siis ole stabiili vaan vaihtelee ympäristöstressin mukana useilla lajeilla. Mahdollisia tilanteita on, että (1) variksenmarja pahentaa ympäristöstressin vaikutusta koko gradientilla, (2) helpottaa ympäristöstressiä koko gradientilla sekä (3) variksenmarjasta on hyötyä alhaisilla

ympäristöstressipitoisuuksilla ja haittaa korkeilla tai (4) haittaa alhaisilla ympäristöstressitasoilla ja hyötyä korkeilla (=SGH, käsitellään kappaleessa 9.3).

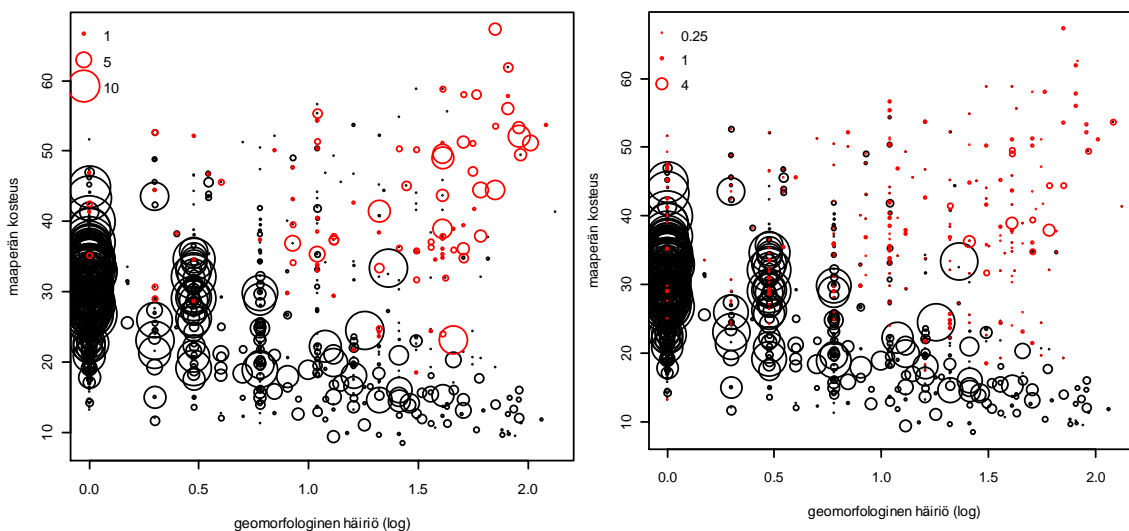
Tapauksia, joissa variksenmarjan läsnäolosta on haittaa koko gradientilla (1), on vain kolme: *F. ovina*, *L. borealis* ja *S. herbaceae*. Kaikissa kolmessa tapauksessa kyseessä on häiriögradientti. *F. ovina* koki häiriön kasvun stressaavana, kun taas *S. herbaceae* ja *L. borealis* hyötivät häiriön määrän kasvusta. Kaikille lajeille lisäksi nämä muuttujat olivat tilastollisesti merkitseviä. Geomorfologisen häiriön on havaittu edesauttavan kasvillisuuden muutosta lämpenevässä ilmastossa (Virtanen et al. 2010). Variksenmarjan läsnäolo disturbanssialueilla mahdollisesti haittasi lajien kasvua siellä, niiden muuten vastatessa häiriöön positiivisesti.

Variksenmarjan fasilitooidessa koko gradientilla (2) kyseessä oli myös häiriögradientti ja tapauksia oli kaksi: *C. tetragona* ja *V. vitis-idaea*. Syy fasilitointiin olisi voinut löytyä lajien symbioosista erikoidmykorritsojen kanssa, mutta variksenmarjan fasilitoiva vaikutus erikoidmykorritsan kautta korkeilla ympäristöstressitasoilla on epätodennäköistä, sillä mykorritsojen tiedetään tuhoutuvan osittain maaperän häiriöiden myötä (Brundrett 1991). Tosin kummankaan kohdalla interaktiotermit eivät olleet tilastollisesti merkitseviä, mikä voi heikentää analyysin luotettavuutta. Tutkimukset ovat kuitenkin osoittaneet, että varpukasvien välillä on usein positiivisia interaktioita (Shetsova et al. 1995, 1997; Pellisier et al. 2010). Taustalla saattaa vaikuttaa niiden suosimat samanlaiset elinot (Pellisier et al. 2010).

Stressigradienthypoteesin vastaisesti (3) reagoivat häiriögradientilla *A. alpinum* ja *V. alpina*, kosteusgradientilla taas *A. alpina* ja *V. vitis-idaea* (efekti heikko). *V. alpina* reagoi tutkituista lajeista positiivisimmin häiriön kasvuun, kun taas *A. alpinumin* reagointi oli hyvin heikosti positiivista. Seuraavassa kappaleessa on esitetty mahdollisia syitä *A. alpinumin* ja *V. alpinan* reagointiin. *A. alpina* ja *V. vitis-idaea* kärsivät kosteuden kasvusta. Myös variksenmarja reagoi kosteudenkasvuun lievästi negatiivisesti. Ilmeisesti näille kasveille variksenmarjan fasilitointimekanismit eivät toimi kosteusgradientilla. Variksenmarjan on myös havaittu vaikuttavan negatiivisesti *V. vitis-idaeaan* (Carlsson & Callaghan 1991). Lisäksi *A. alpina* sietää kosteusvaihteluita hyvin (Scott & Rouse 1995), joten variksenmarjalla ei välttämättä ole riittäviä fasilitointimekanismeja, joilla helpottaa kosteuden vaikutuksia *A. alpinalle*.

A. alpinum ja *V. alpinan* reagointi variksenmarjaan negatiivisesti korkean häiriön tasolla johtuu luultavasti siitä, että heikkotuottoisemmat ja pienen biomassan omaavat lajit (ruohot ja heinät) suosivat voimakkaita häiriöalueita verrattuna suurituottoisiin lajeihin kuten lehtensä pudottaviin varpuihin (Shaver et al. 1998: 161-162). Variksenmarja mahdollisesti estää häiriön positiivisia vaikutuksia näille lajeille. *V. alpinalla* on myös SR-strategia, mikä tekee siitä voimakkaan levittäytyjän häiriöalueille (Olofsson ja Shams 2004). Stressigradienttihypoteesille vastakkaisten tulosten saaminen voi myös johtua ympäristöstressigradientin suunnan vääristymisestä. Laji kokeekin ympäristöstressin toisin kuin malli on ennustanut, joten todellisuudessa onkin kyseessä SGH:ta tukevat tulokset.

B. vivipara oli ainoa laji, jonka kelpoisuuteen variksenmarja vaikutti, mutta jolle variksenmarjan vaikutus ei muuttunut kummallakaan gradientilla. Tarkasteltaessa kuvaajia, joihin on piirretty variksenmarjan peiton määrä ja *B. viviparan* kelpoisuus ja peitto, asia on varsin selvä: variksenmarja on todella häätänyt *B. viviparan* sen dominoimilta alueilta eikä näin voi siis fasilitoidakaan sitä (kuva 38). Mahdollista on myös, että niiden elinympäristöt eivät vain kohta, sillä *B. viviparan* tiedetään suosivan kosteita paikkoja ja veden jopa rajoittavan sen fotosynteesiä (Enquist & Ebersole 1994).



Kuva 38a,b. *B. viviparan* kukkimisille (vasemmalla) ja esiintymiselle (oikealla) suosiolliset olosuhteet suhteessa variksenmarjan suosimiin olosuhteisiin häiriö- ja kosteusgradientteja vasten tarkasteltaessa. (*B. viviparan* havainnot punaisella ja variksenmarjan mustalla. Ympyröiden koko kuvaa kelpoisuuden/peiton määrää. Variksenmarjan legenda, ks. kuva 24)

Mahdollisia syitä sille, että parhaassa mallissa ei ollut mukana interaktioita on, että ympäristögradientin vaihteluväli ei ollut kyseiselle lajille riittävän laaja, joten laji ei kokenut riittävää ympäristöstressiä, jota fasilitaattorin läsnäolo olisi voinut helpottaa (Maestre & Cortina 2004, Liancourt et al. 2005). Toisaalta kosteus vaihteli hyvin alahaisista arvoista yli saturaatiopisteen ja häiriö nollasta yli sadan prosentin.

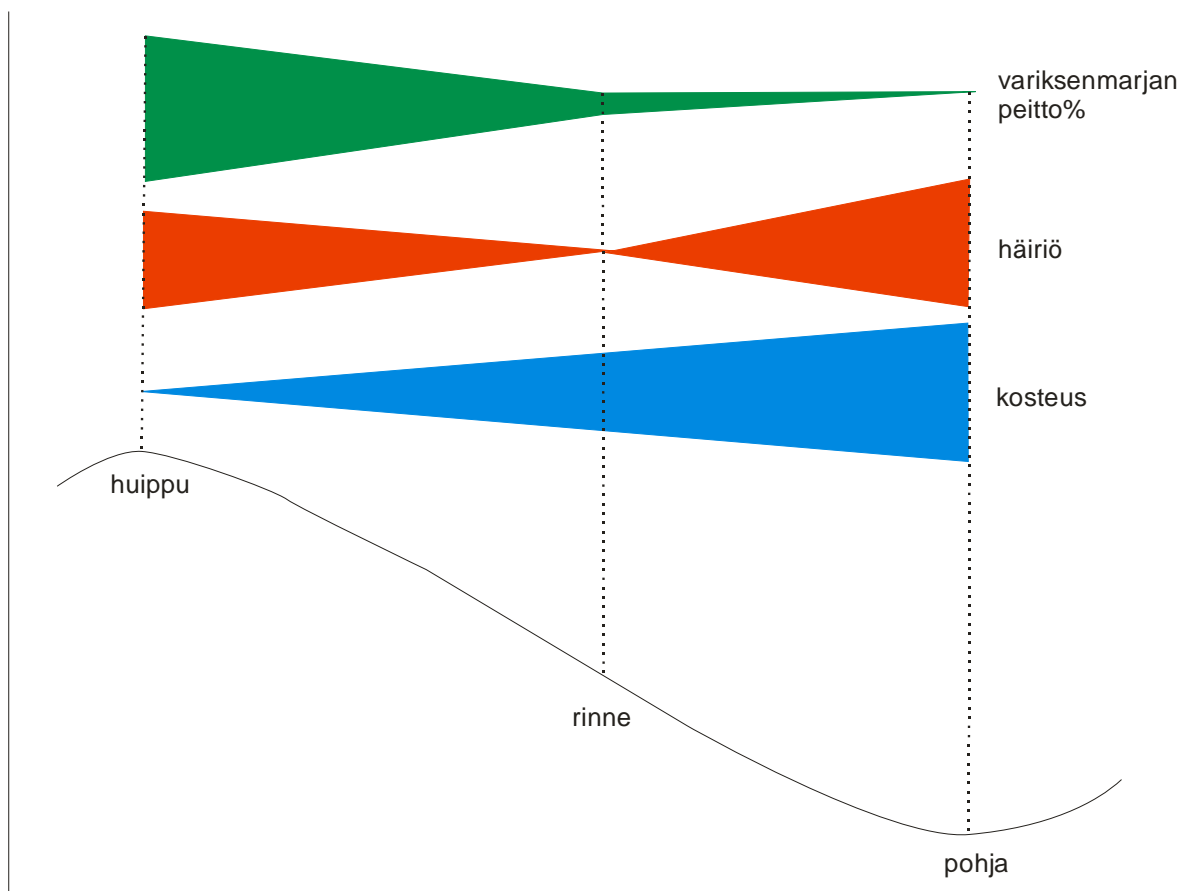
Kosteusgradientti esiintyi häiriötä harvemmin malleissa yksinään sekä yhdysvaikutuksessa variksenmarjan kanssa. Talvisin lumenpeitossa olevien alueiden maaperänkosteus vaihtelee kasvukaudella huomattavasti (Körner 2003a: 126). Voi olla, että tutkimusalueen lajit ovat sopeutuneet kosteuden vaihteluihin ja pärjäävät lukuisissa eri kosteusoloissa eivätkä sen vuoksi reagoi kosteuden muutoksiin tai tarvitse variksenmarjan tarjoamaa fasilitaatiota kosteusgradientilla.

C. bigelowiita on tutkittu aiemmin suhteessa variksenmarjaan, jolloin huomattiin, että se kasvoi paremmin alle kahden senttimetrin etäisyydellä variksenmarjasta (Carlsson & Callaghan 1991). Tutkimuksen koeasetelmasta ja tuloksista pystyttiin myös päättämään, että variksenmarjan fasilitointi perustui sen tarjoamaan tuulensuojaan. He ehdottivat mahdollisiksi mekanismeiksi myös kosteampaan ja lämpimämpään mikroilmastoa variksenmarjan ympärillä. Muiden lajien kohdalla on mahdollisesti kyse vastaavista mekanismeista korkeilla ympäristöstressin tasoilla. Alhaisen ympäristöstressin ympäristössä taas lajien ja variksenmarjan välillä kilpailu ylittää fasilitaation vaikutuksen.

Yhteisenä variksenmarjan dominoimille kankaille on, että talvella ohutta lumipeitettä suosivat kasvit kestävät myös paremmin häiriötä (Jonasson & Sköld 1983). Jonasson ja Sköld (1983) pitivät tätä loogisena, sillä aikaisin sulavat alueet altistuvat jäätymiselle uudestaan, mikä aiheuttaa liikettä maanpintakerroksissa, jolloin alueen kasvien on sopeuduttava häiriöön. Tässä tutkimuksessa ei kuitenkaan löytynyt yhteneviä piirteitä Jonasson & Sköldin (1983) tulosten kanssa.

Tutkimuksessa huomioitiin useampi ympäristögradientti samanaikaisesti. Malkison & Tielbörger (2010) suosittavatkin useamman ympäristögradientin huomioimista kerralla, sillä ympäristön stressaavuus kasvillisuuden näkökulmasta koostuu useista tekijöistä. Tarkasteltaessa variksenmarjan, häiriön ja maaperän kosteuden maksimi- ja minimi kohtia

mesotopografiagradienilla, huomataan, että ympäristögradienttien stressaavimmat osat eivät osu kohdakkain, eikä kasvillisuuden määrä aina noudata näitä gradientteja (kuva 39). Variksenmarjan peitto prosentti kasvaa hitaasti rinnettä ylöspäin mentäessä häiriön vähetessä ja kosteuden ollessa suurta. Häiriön alkaessa taas kasvaa ja kosteuden vähetessä tasaisesti variksenmarjan peittoaste kasvaa nopeammin. Ympäristögradienttien välisten interaktioiden mukana olo parhaissa malleissa kertoo kuvan 39 lisäksi useamman ympäristögradientin tärkeydestä biotististen interaktioiden tutkimuksissa.



Kuva 39. Tutkimuksen selittävät muuttujat suhteessa mesotopografiaan (rinteeseen). Variksenmarjan peittoaste ei ole tasainen, tai edes kasva tasaisesti, vaan vaihtelee suhteessa kosteuden ja häiriön yhteisvaikutuksiin.

9.3 Stressigradienitihypoteesin toteutuminen

Tulokset tukevat stressigradienitihypoteesia usean lajin kohdalla (Bertness & Callaway 1994). Kilpailun muuttuminen fasilitaatioksi ympäristöstressin kasvaessa kymmenessä tapauksessa

19:sta interaktiosta tukee voimakkaasti stressigradienttihypoteesia. SGH:a tukevia lajeja on yhdeksän. Niistä kolmen kohdalla variksenmarjan vaikutus on positiivinen. SGH:a tukevista interaktioista viisi on kosteusgradientilla ja viisi häiriögradientilla. Geomorfologisen häiriön ja variksenmarjan interaktio esiintyi malleissa useammin kuin kosteuden ja variksenmarjan.

Perustuen Maestre et al.:n (2009) näkemykseen ympäristöstressin jakamisesta resurssi- ja epäresurssipohjaisiksi, häiriö edustaisi epäresurssia ja kosteus resurssipohjaista ympäristöstressiä. Callaway et al. (2002) ehdottaakin, että etenkin alpiinisissa ympäristöissä nimenomaan epäresurssipohjaiset ympäristöstressitekijät vaikuttavat lajien suhteisiin voimakkaammin kuin resurssipohjaiset. Epäresurssipohjaiset ympäristöstressit rajoittavat kasvien kasvua voimakkaammin kuin resurssipohjaiset ankarammissa ympäristöoloissa, joten niiden fasilitoiminen on yleisempää. Tässä tutkimuksessa SGH:a tukevia tuloksia saatiin kuitenkin molemmilta ympäristögradieniteilta yhtä monta, vaikka muuten interaktioita oli useammin variksenmarjan ja häiriön, kuin variksenmarjan ja kosteuden välillä.

Lajit ja gradientit ovat varsin erilaisia. Häiriön määrän kasvun mallien perusteella kokivat negatiiviseksi *C. bigelowii*, *H. alpina*, *T. europaea* ja *V. biflora*. Mahdolliset mekanismit saattoivat liittyä Bråthen et al.:n (2010) esittämään häiriön heikentämiin variksenmarjan allelopatisiin ominaisuuksiin. *T. europaeae* kohdalla on huomattava, että häiriön vaihteluväli ruuduissa, joissa laji kukki, oli vain 0-15 prosenttia.

Häiriögradientilla vain *A. alpina* koki häiriön määrän kasvun positiivisena. *A. alpina* sietää hyvin deflaatiota (Laine 2004: 84), joten olettavasti myös kryoturbaatiota, jolle deflaatio altistaa rikkomalla kasvillisuutta ja ohentamalla lumipeitettä (French 2007: 239). Myös variksenmarja sietää hyvin tuulta, joten deflaatioalueilla siitä saattaakin olla kilpailijaksi *A. alpinalle*, kun taas häiriöttömillä alueilla (*A. alpinalle* suuren ympäristöstressin alue) se voi elää stressinsietäjänä variksenmarjan rinnalla kilpailematta resursseista.

Kosteusgradientilla *C. tetragona* ja *H. alpina* reagoivat positiivisesti kosteuteen. Kosteilla alueilla ne mahdollisesti kilpailivat tilasta, kun taas kuivilla variksenmarja pystyi ylläpitämään maaperän kosteutta tai sopivaa mikroilmastoa kompensoimassa kuivuutta (Shetsova et al. 1995). Vastaavasti *F. ovina*, *P. lapponica* ja *S. herbaceae* kärsivät kosteudesta.

Kosteuden helpottaminen saattaa liittyä variksenmarjan turpeenmuodostamisominaisuuteen (Edwardsen et al. 1988) ja turpeen kykyyn pidättää vettä (Williams 1988).

Se että osa interaktioista oli SGH:lle vastakkaisia, saattoi johtua siitä, että korkean ympäristöstressin alueella voi ilmetä myös kilpailua. Rajoittavan resurssin määrä voi olla niin alhainen, että fasilitaattorin tarjoama hyöty ei riitä ylittämään sen aiheuttamaa resurssin käytöstä johtuvaa haittaa fasilitoitavalle (Maestre & Cortina 2004). SGH:n vastaisia tuloksia voidaan myös selittää puuttuvalla ympäristötekijällä, jonka vaikutukset ovat malleissa mukana oleville gradienteilla vastakkaisia (Maestre & Cortina 2004). Tutkimuksessa on huomioitu lukuisista mahdollisista ympäristötekijöistä kuitenkin vain kaksi.

Käytetty mallinnuslähestymistapa sallii tutkia interaktioita vain lineaarisesti, vaikka aineisto ja tutkimusasetelma olisivatkin sallineet interaktion suhteelle muitakin muotoja. Tutkimuksessa ei selvitetty negatiivisen ja positiivisen interaktion suhteen muotoa ympäristöstressigradientilla. Aineiston pakottaminen lineaariseen muotoon jätti mahdollisesti joitain stressigradienttihypoteesia tukevia tuloksia piiloon (Malkinson & Tielbörger 2010).

Tässä tutkimuksessa lajin kokema stressi ja häiriö on määritetty kullekin lajille yksittäisesti mallien kosteus- tai häiriömuuttujan vasteesta (positiivinen/negatiivinen) ilman oletusta, että kaikki lajit kärsivät vähäisestä kosteudesta tai suuresta häiriön määrästä (Körner 2003b, Lortie et al. 2004b). Variksenmarjan pitäisi siis pystyä fasilitoimaan kosteuttamalla ja kuivattamalla maaperään sekä sitomalla maaperää ja edesauttamalla geomorfologista häiriötä. Maestre et al. (2004) on esittänyt, että fasilitointia voi tapahtua vain, mikäli fasilitaattori parantaa rajoittavan resurssin saantia tai helpottaa rajoittavan ympäristötekijän (epäresurssin) vaikutusta. Koska tämän tutkimuksen lähtökohdan ja tulosten perusteella variksenmarja pystyi fasilitoimaan niin häiriön/kosteuden kasvusta kärsiviä kuin hyötyviäkin lajeja, liittynevätkin fasilitatiiviset mekanismit muiden ympäristötekijöiden helpottamiseen. Toisaalta on myös mahdollista, geomorfologiset prosessit tai maaperän kosteus edustavat jotain muuta ympäristötekijää, joka mallista puuttuu, ja jonka helpottamiseen variksenmarjan fasilitatiiviset mekanismit liittyvät. Tutkimuksen tuloksista voisi siis tehdä johtopäätöksen, että samat lajit pärjäävät erilaisissa ympäristötekijäkombinaatioissa. Laji voisi siis pärjätä optimialueen ulkopuolella yhden ympäristötekijän suhteen, mikäli jotain toinen ympäristötekijä siellä olisi (fasilitaation johdosta) lajille suotuisampi.

Ajatusta tukee se, että variksenmarjan ja ympäristömuuttujien korrelaatiot olivat heikot, joten variksenmarja ei niinkään vaikuta lajeihin vaikuttamalla kosteuteen tai häiriöön, vaan fasilitoinnin ja kilpailun mekanismit ovat epäsuorempia näillä gradienteilla. Toisaalta kyseessä ei olekaan kosteuden tai kuivuuden absoluuttinen helpottaminen, vaan lajin suhteellinen kokemus ympäristön stressitekijöistä ja niiden helpottamisesta. Siinä missä variksenmarja muokkaisikin maaperän kosteutta, toinen laji kokee sen kosteuttavaksi, toinen kuivattavaksi vaikutukseksi.

9.4 Kasvien piirteet biottisten interaktioiden suunnan ennustamisessa

Edellä on tullutkin esiin suurin osa lajien piirteiden vaikutuksista biottisille interaktioille. Kasvien piirteiden käytöstä biottisen interaktion suunnan ennustamisessa voidaan kuitenkin vielä yhteenvetona todeta seuraavaa:

Kasvien CSR-strategioista ei löytynyt varsinaisesti synteeseihin mahdollistavia tuloksia tähän tarkoitukseen pienen lajimäärän takia. Häiriögradientilla SGH:ta tukevat lajit kuuluvat enimmäkseen kilpailija-stressinsietäjä lajeihin (CS), kun taas kosteusgradientilla stressinsietäjä lajit (S) dominoivat. Samoja strategioita löytyi kuitenkin myös SGH:lle vastakkaisista luokista (taulukko 15). Myöskään le Roux et al.:n (2012) tutkimuksessa CSR-strategioista ei ollut selittämään interaktion suuntaa. Tästä tutkimuksesta ei löytynyt myöskään Maestre et al.:n (2009) hypoteesia tukevia tuloksia. Syynä saattaa olla variksenmarjan kaikki kolme strategiaa yhdistävä CSR-strategia, jolloin sen vaikutukset muiden strategioiden lajeille eivät tule selvästi esille.

Kasvumuodot jakautuivat sekaisin jokaiseen luokkaan taulukossa 15, mutta kasvumuotojen osalta kuitenkin tuli esille, että varvut fasilitoivat toisiansa useammin kuin heinävirtaisia kasveja tai ruohoja (Shetsova et al. 1995, Pellisier et al. 2010). Mahdollisia kytköksiä löytyy mykorritsojen osalta, mutta koska symbioosi erikoidmykorritsojen kanssa ja kasvien kasvumuoto ovat tässä tapauksessa osin samoja, selittävä tekijä varpujen fasilitoinnista voi myös löytyä kasvumuodosta ja sitä kautta samanlaisten elinolojen suosimisesta.

9.5 Tulosten luotettavuustarkastelut

Aineisto on kerätty systemaattisesti ja käytettyjä tilastollisia menetelmiä on hyödynnetty useissa vastaavissa tutkimuksissa. Tutkimusasetelma sallii interaktioiden tutkimisen laajalla aineistolla, useiden eri lajien välillä vaikuttamatta ympäristöön. Useat interaktiotutkimukset on tehty poistamalla mahdollinen fasilitoija (Callaway 1995; Dormann & Brooker 2002). Kasvien poistomenetelmä ei ole paras mahdollinen menetelmä tutkia kasvien välisiä vuorovaikutussuhteita, sillä kasvien poistamisen myötä myös maaperän olosuhteet muuttuvat, jolloin mahdollisen fasilitaation ja sen aiheuttavan mekanismin tunnistaminen on vaikeaa (Callaway 1995). Interaktioiden dynamiikka on monitahoista, joten voi olla että kasvi läsnäolollaan fasilitoi muita kasveja antamalla suojaa, mutta myös kasvin poistaminen fasilitoi muita lajeja sallimalla enemmän ravinteita maaperään. Tulosten luotettavuuden kannalta voi myös pohtia edustaako variksenmarja omaa vaikutustaan vai mallista puuttuvaa ympäristömuuttujaa (Guisan & Thuiller 2005).

Tulosten luotettavuutta lisää se, että vastaavanlaisia tuloksia on saatu myös muista variksenmarjaa käyttävistä tutkimuksista (Carlsson & Callaghan 1991; Bråthen et al. 2010; Pellisier et al. 2010, le Roux et al. 2012). Tulosten luotettavuutta heikentävänä tekijänä voidaan pitää aineiston keruuta vain yhtenä ajankohtana kesällä, jolloin osa kasveista on jo voinut kukkia tai on vasta kukkimassa. Toisaalta usean eri ajankohdan havaintojen keskiarvoissa olisi ollut sama ongelma. Näin suurella tutkimusalueella jo laskettuja kukkia olisi ollut mahdotonta merkitä. Toinen aineiston kautta vaikuttava ongelma on kukkimisen ja marjomisen määrän ilmastonseurailu Kilpisjärvellä (Laine 1978). Lämpiminä kesinä kasveilla on enemmän kukkia ja marjoja. Tutkimusajankohta osui poikkeuksellisen lämpimään vuoteen, mikä heikentää tutkimuksen vertailtavuutta muihin tutkimuksiin. Ainavihantien lajien kelpoisuusarvot eivät myöskään välttämättä ole vertailtavissa muiden kasvumuotojen kelpoisuuksien kanssa, sillä ikivihreys on yksi sopeuma aloittaa siementen valmistus nopeasti ja helpottaa siementen valmistusta, koska koko kasvia ei tarvitse uusia (Laine 2004: 87).

Tutkimusasetelmassa käytettiin neliömetrin tutkimusruutua. Carlsson & Callaghan (1991) havaitsivat, että variksenmarjalla oli positiivisia vaikutuksia *C. bigelowiin*, kun ne kasvoivat alle kahden senttimetrin etäisyydellä toisistaan. Metrini välimatalla kaikki interaktiot eivät välttämättä tule esille tai syntyvät harhatuloksia interaktioista, joita oikeasti ei ole. Myös lajien

kohdalla, joiden kelpoisuuden havaintomäärät ovat pieniä, on mahdollista, että sattuma vaikuttaa tuloksiin huolimatta merkitsevyysarvojen tarkkailusta. Kukinta ja marjonta ovat voineet sattua osumaan ruutuihin, joissa variksenmarjan peitto, kosteus tai häiriö on vähäistä tai suurta.

Ympäristömuuttujat on mitattu pääosin luotettavasti. Geomorfologisten prosessien arviointiin liittyy kuitenkin subjektiivisuutta (Hjort & Luoto 2009), mikä saattaa vaikuttaa tutkimuksen vertailtavuuteen muihin tutkimuksiin. Lisäksi häiriögradienttiin on yhdistetty viisi eri häiriötä: on siis mahdollista, että pienen havaintoaineiston ollessa kyseessä, havainnot ovat kaikki tietyn yksittäisen häiriön aiheuttamia, ja reagointi muihin häiriöihin olisikin voimakkaasti toisensuuntainen. Variksenmarjan tiedetään myös kärsivän häiriöistä, etenkin maastopaloista ja herbivoriasta (Tybirk et al. 2000). Geomorfologisten häiriöiden ottaminen mukaan on tällöin kyseenalaista.

Kosteuden ollessa kyseessä sen suhde lajien kelpoisuuteen antoi viitteitä unimodaalisesta muodosta. Myös tutkimukset osoittavat, että ympäristöstressigradientit ovat harvoin yksisuuntaisia, sillä tiettyjen raja-arvojen jälkeen ympäristön stressi kasvaa kumpaankin suuntaan (Maestre & Cortina 2004, Malkinson & Tielbörger 2010). Käytössä ollut mallinnuslähestymistapa ei kuitenkaan sallinut toisen asteen termien käyttöä yhdessä interaktioiden kanssa. Näin GLM ei täysin pysty vastaamaan muuttujien todellisten suhteiden muotoa, kun mukana ovat interaktiotermit. Ekologiseen mallintamiseen on mahdollista käyttää sopivampiakin malleja, joilla tutkimukset olisi hyvä jatkossa tehdä (Austin 2007).

Myös AIC-mallinvalintamenettelyä on kritisoitu herkkyydestä spatiaaliselle autokorrelaatiolle (Diniz-Filho et al. 2008). Tulosten validointiin käytettiin kuitenkin GEE malleja, joiden avulla aineistoa voi mallintaa huomioimalla aineiston spatiaalisen rakenteen. Mallit antoivat samansuuntaiset tulokset lukuun ottamatta *A. alpinaa*, *B. viviparaa* ja *V. uliginosumia*. Erisuuntaisen vasteen näiden kohdalla antoi aina kosteus, mikä luultavasti johtuu kosteuden unimodaalisesta suhteesta.

9.6 Ehdotuksia jatkotutkimukselle

Bioottisten interaktioiden tutkimiselle on tehty monia eri ehdotuksia oikeista menetelmistä ja tutkittavista muuttujista (Brooker et al. 2008, Kissling et al. 2011, Wisz et al. 2012). Tämän tutkimuksen vahvuuksia verrattuna muihin interaktiotutkimuksiin olivat kahden eri ympäristögradientin käyttö sekä niiden tutkiminen suhteessa lajin kokemaan ympäristöstressiin ilman alkuoletuksia, että ympäristöstressi kasvaisi kaikkien lajien kohdalla samaan suuntaan. Lisäksi variksenmarjan vaikutuksia tutkittiin useille eri lajeille, ei vain yhden lajiparin välillä. Suvullisen lisääntymisen käyttö lajin levinneisyyden tai määrän sijaan on tärkeää, jotta kasvit voivat sopeutua tulevaan ilmastomuutokseen (Laine 2004: 94), vaikka moni arktisista lajeista lisääntyikin suvuttomasti (Bell & Bliss 1980).

Jatkossa bioottisia interaktioita pitääkin tutkia koko kasviyhdyskunnan ja sen avainlajien välillä. Tunturikasvillisuuden kohdalla on hyvä vertailla bioottisia interaktioita variksenmarjan, liekovarpion, vaivaiskoivun, pajujen ja katajan dominoimissa kasviyhdyskunnissa. Shetsova et al. (1995) ehdottaa, että ainavihantien ja lehtensä pudottavien varpujen eroina interaktioissa on se, että lehtensä pudottavien varpujen juuret ovat syvemmillä maassa, jolloin niiden kyky muokata maaperän ravinteikkuutta on erilainen.

Myös interaktioiden taustalla vaikuttavien mekanismien tunteminen on tärkeää, jotta tiedetään miten interaktiot muuttuvat suhteessa ympäristöön. Tutkimusasetelma pitää järjestää siten, että voidaan tunnistaa myös interaktion aiheuttava mekanismi. Kun kasvien käytössä olevien resurssien määrä ja laatu tai ympäristöolot muuttuvat, muuttuvat myös niiden interaktiot muihin kasveihin, jotka taas muuttavat entisestään resurssien saatavuutta ja ympäristöä (Lortie et al. 2004b). Tutkimusympäristön valinta on myös tärkeä tekijä. Mitä yksinkertaisempi ympäristö on, sitä helpompi sieltä on löytää kytköksiä muuttujien välillä (Wisz et al. 2012).

Tutkimusten olisi myös hyvä kestää yli kasvukauden, jotta voidaan arvioida kasvukauden ajankohdan ja kasvin iän vaikutuksia interaktioille (Holzapfel & Mahall 1999; Callaway 1995; Bruno et al. 2003; Kikvidze et al. 2006). Näin saadaan parempi kokonaiskuva bioottisista interaktioista. Jos päämääränä on suunnitella kasvillisuuden ennallistamista tai uudelleen istuttamista on tärkeää ymmärtää fasilitoivien kasvien vaikutus pitkällä aikavälillä, ts.

pitäisikö fasilitoiva laji poistaa alueelta jossain vaiheessa, jotta sen vaikutus halutulle kasvillisuudelle ei muutu negatiiviseksi. Myös kelpoisuuden mittaa on harkittava. On riippuvaista siementen koosta, määrästä ja leviämistavasta kuinka hyvä kelpoisuuden mitta kukkien tai marjojen määrä on. Siementen määrä ei myöskään kerro vielä lisääntymisen onnistumisesta.

Tutkimuksen tilastollisissa malleissa on myös mukana geomorfologisen häiriön ja maaperän kosteuden välinen interaktio. Tuloksista kävi esille, että häiriön ja kosteuden vaikutukset lajille ovat usein riippuvaisia toisistaan. Häiriön ja kosteuden interaktioiden lukeutuminen mukaan kymmeneen parhaaseen malliin kertoo, että niiden yhteisvaikutusten olevan merkittäviä ja että yhden gradientin vaikutus ei ole vakio vaan riippuvainen myös muista ympäristötekijöistä. Häiriön vaikutuksen kasvillisuudelle on havaittu olevan erilainen stressi(kosteus)gradientin eri päissä myös muissa tutkimuksissa (Olofsson ja Shams 2007). Häiriön vaikutus muuttui negatiivisesta neutraalin ja jopa positiiviseksi kasvillisuuden lajimäärien suhteen lannoituksen myötä. Interaktioiden tutkiminen mahdollisimman monen ympäristögradientin välillä ja korkeampien asteiden interaktiot on myös lisättävä malleihin. Lisäksi malleja rakennettaessa ja niitä tulkittaessa on huomioitava se, että toiset ympäristötekijät aiheuttavat saman lajiparin välillä kilpailua, kun taas samanaikaisesti toiset ympäristötekijät luovat mahdollisuuden fasilitaatiolle (Malkinson & Tielbörger 2010).

Tutkimuksissa on huomioitava ympäristöstressigradientin suunnan lisäksi sen unimodaalisuus (Malkinson & Tielbörger 2010). Käytettävien mallien on oltava sellaisia, jotka sallivat interaktioiden olevan myös toisen asteen termejä tai suhteiden ei tarvitse olettaa olevan parametrisia. Mm. GAM-mentelmä (= Generalised additive models) sallii muuttujien suhteiden olevan ei-lineaarisia.

10. Johtopäätökset

Tutkimuksessa tarkastellaan variksenmarjan vaikutusta muiden kasvilajien suvulliselle lisääntymiselle sen dominoimissa kasviyhdyksissä ja vaikutuksen vaihtelua eri ympäristöstressitasoilla. Kasvien välisten vuorovaikutusten ymmärtäminen on tärkeää, jotta kasvillisuuden muuttumista lämpenevässä ilmastossa voidaan ennustaa paremmin. Arktisilla alueilla kasveja ei niinkään voi edes tutkia yksilöinä kuten vaikka yksivuotisia kasveja, sillä haastavan ympäristön vuoksi kasvit muodostavat välilleen vuorovaikutussuhteita (Callaghan & Collins 1976).

Tutkimuksessa havaittiin, että variksenmarjalla on vaikutusta suurimman osan tutkituista lajeista kukkimiseen ja marjomiseen, mutta vaikutuksen suunta ja voimakkuus ovat monen lajin kohdalla riippuvaisia lajin kokemasta ympäristöstressin määrästä ja laadusta. Variksenmarjan vaikutus on useammin negatiivinen kuin positiivinen lajeille, mutta muuttuu usein positiiviseksi korekammilla ympäristöstressin tasoilla. Lajin kokema ympäristöstressi riippuu muista ympäristötekijöistä: häiriön vaikutus vaihtelee kosteusgradientilla ja toisinpäin. Tulokset kertovat bioottisten interaktioiden ja stressigradienttihypoteesin vaikuttavuudesta tutkimusalueella, sekä tukevat lisäksi usean ympäristögradientin yhtäaikaista käyttöä SGH-tutkimuksissa.

Sen sijaan tutkimuksessa tarkastelluista lajien piirteistä (CSR-strategiat, kasvumuoto, mykorritsatyypit) ei löytynyt selittävää tekijää interaktion suunnalle tai suunnan muutokselle suhteessa ympäristögradienttiin, vaikka varvut vastasivat ruohoja ja heinäkasveja useammin positiivisesti variksenmarjaan. Tutkimuksen lähestymistavalla oli kuitenkin mahdotonta selvittää johtuiko tämä kasvumuodosta vai samasta mykorritsatyypistä.

Tutkimuksen arvoa interaktiotutkimusten joukossa parantaa lajin kelpoisuuden käyttö vastemuuttujana kasvin koon tai peiton sijaan. Suvullisen lisääntymisen tarjoama mahdollisuus lajin geneettiseen muuttumiseen edesauttaa sen pärjäämistä muuttuvassa ilmastossa. Lisäksi tutkimuksessa on huomioitu lukuisia lajeja yhden lajiparin sijaan. Lisäksi tutkimus sallii lajikohtaisen ympäristöstressikokemuksen, olettamatta että kaikki lajit kärsivät kuivuudesta tai häiriöistä ja huomioivat useamman ympäristögradientin samanaikaisesti.

Tulokset kertovat bioottisten interaktioiden huomioimisen merkittävydestä ekologisissa malleissa. Tuloksista voidaan tehdä päätelmiä lajien käyttäytymisestä ja leviämisestä ilmaston muuttuessa, kun tiedetään bioottisten interaktioiden suhde ympäristötekijöihin. Ilmaston muuttuessa tulevat muuttumaan myös kasvien välisten interaktioiden tasapaino (Callaway et al. 2002). Kilpailun kasvaessa suhteessa fasilitaatioon voivat muutokset kasvillisuudessa olla huomattavasti nopeampia kuin voisi olettaa pelkistä ilmastomalleista.

11. Läheteet

- Aerts, R. (1999). Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant–soil feedbacks. *Journal of experimental botany* 50: 330, 29–37.
- Aerts R. (2002). The role of various types of mycorrhizal fungi in nutrient cycling and plant competition. *Teoksessa: Van der Heijden M. G. A. & I. R. Sanders (toim.): Mycorrhizal ecology* 117–133. Springer Verlag, Berlin.
- Aerts, R. (2010). Nitrogen-dependent recovery of subarctic tundra vegetation after simulation of extreme winter warming damage to *Empetrum hermaphroditum*. *Global change biology* 16, 1071–1081.
- Akaike, H. (1973). Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. *Teoksessa Petrov, B. N. & C. Csaki (toim.): Second international symposium of information theory*, 267–281. Akademiai Kiado, Budapest.
- Araújo, M. B. & M. Luoto (2007). The importance of biotic interactions for modelling species distributions under climate change. *Global ecology and biogeography* 16, 743–753.
- Austin, M. (2007). Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches (A review). *Ecological modelling* 200, 1–19.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend (1996/2003). *Ecology: Individuals, populations and communities*. 3. p. 1068 s. Blackwell Science, Malden USA.
- Bell, K. L. & L. C. Bliss (1980). Plant reproduction in a high arctic environment. *Arctic and alpine research* 12: 1, 1-10.
- Bertness, M. D. & R. M. Callaway (1994). Positive interactions in communities. *Trends in ecology & evolution* 9, 191-193.
- Billings, W. D. & H. A. Mooney (1986). The ecology of arctic and alpine plants. *Biological reviews* 43: 4, 481–529.
- Billings, W. D. (1973). arctic and alpine vegetations: similarities, differences, and susceptibility to disturbance. *BioScience* 23: 12, 697-704.
- Bliss, L. C. (1962). Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions. *Arctic* 15: 2, 117-144.
- Bliss, L. C. (1971). Arctic and alpine plant life cycles. *Annual review of ecology and systematics* 2, 405-438.

- Bliss, L. C., G. M. Courtin, D. L. Pattie, R. R. Riewe, D. W. A. Whitfield & P. Widden (1973). Arctic tundra ecosystems. *Annual review of ecology and systematics* 4, 359-399.
- Brooker, R. W. & T. V. Callaghan (1998). The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: a model. *Oikos* 81: 1, 196-207.
- Brooker, R. W., F. T. Maestre, R. M. Callaway, C. L. Lortie, L. A. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielbörger, J. M. J. Travis, F. Anthelme, C. Armas, L. Coll, E. Corcket, S. Delzon, E. Forey, Z. Kikvidze, J. Olofsson, F. Pugnaire, C. L. Quiroz, P. Saccone, K. Schiffers, M. Seifan, B. Touzard & R. Michalet (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future *Journal of ecology* 96, 18–34.
- Brundrett, M. (1991). Mycorrhizas in natural ecosystems. *Advances in ecological research* 21, 171-313.
- Bruno, J.F. & M. D. Bertness (2001). Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. *Teoksessa Bertness, M.D. et al. (toim.): Marine community ecology*, 201-218.
- Bruno, J. F., J. J. Stachowicz & M. D. Bertness (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in ecology and evolution* 18: 3, 119-125.
- Bruun H. H., J. Moen, R. Virtanen, J.-A. Grytnes, L. Oksanen & A. Angerbjörn (2006). Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. *Journal of vegetation science* 17, 37 – 46.
- Bråthen, K. A., C. H. Fodstad & C. Gallet (2010). Ecosystem disturbance reduces the allelopathic effects of *Empetrum hermaphroditum* humus on tundra plants. *Journal of vegetation science* 21, 786–795.
- Burnham, K. P. & D. R. Anderson (2002). *Model selection and multimodel inference. a practical information-theoretic approach*. 2. p. 488 s. Springer, New York.
- Callaghan T. V. & N. J. Collins (1976). Strategies of growth and population dynamics of tundra plants. *Oikos* 27: 3, 383-388.
- Callaway, R. M. (1995). Positive interactions among plants. *The botanical review* 61: 4, 306-349.

- Callaway R. M. & L. R. Walker (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 7, 1958–1965.
- Campbell, N. A., J. B. Reece, L. A. Urry, M. L. Cain, S. A. Wasserman, P. V. Minorsky & R. B. Jackson (2008). *Biology*. 8. p. 1203 s. Pearson international edition.
- Carl, G. & I. Kühn (2007). Analyzing spatial autocorrelation in species distributions using Gaussian and logit models. *Ecological modelling* 207, 159–170.
- Carlsson, B. Å. & T. V. Callaghan (1991). Positive plant interactions in tundra vegetation and importance of shelter. *Journal of ecology* 79, 973-983.
- Chapin, F. S., M. S. Bret-Harte, S. E. Hobbie, H. Zhong (1996). Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of vegetation science* 7, 347-358.
- Choler, P., R. Michalet & R. M. Callaway (2001). Facilitation and competition on gradients in alpine communities. *Ecology* 82: 12, 3295–3308.
- Cleveland, W. S. & S. J. Devlin (1988). Locally weighted regression: an approach to regression analysis by local fitting. *Journal of the american statistical association* 83: 403, 596-610.
- Collins, S. L., S. M. Glenn & D. J. Gibson (1995). Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: Decoupling cause and effect. *Ecology* 76: 2, 486-492.
- Cullings K. W. (1996). Single phylogenetic origin of ericoid mycorrhizae within the *Ericaceae*. *Canadian journal of botany* 74:12, 1896-1909.
- Davis, A. J., J. H. Lawton, B. Shorrocks & L. S. Jenkinson (1998). Individualistic species responses invalidate simple physiological models of community dynamics under global environmental change. *Journal of animal ecology* 67, 600-612.
- Davis, M. A., J. P. Grime & K. Thompson (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of ecology* 88: 3, 528-534.
- Dickie, I. A., S. A. Schnitzer, P. B. Reich & S. E. Hobbie (2005). Spatially disjunct effects of co-occurring competition and facilitation. *Ecology letters* 8, 1191–1200.
- Diniz-Filho, J. A. F., T. F. L. V. B. Rangel & L. M. Bini (2008). Model selection and information theory in geographical ecology. *Global ecology and biogeography* 17, 479–488.
- Dormann, C. F. & R. W. Brooker (2002). Facilitation and competition in the high Arctic: the importance of the experimental approach. *Acta Oecologica* 23, 297–301.

- Dormann, C. F., J. M. McPherson, M. B. Araújo, R. Bivand, J. Bolliger, G. Carl, R. G. Davies, A. Hirzel, W. Jetz, W. D. Kissling, I. Kühn, R. Ohlemüller, P. R. Peres-Neto, B. Reineking, B. Schröder, F. M. Schurr & R. Wilson (2007). Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography* 30, 609-628.
- Edwardsen, H., A. Elvebakk, D. O. Øvstedal, L. Prøsch-Danielsen, J. T. Schwenke & T. Sveistrup (1988). Peat-producing *e. hermaphroditum* heath in coastal North Norway. *Arctic and alpine research* 20: 3, 299-309.
- Enquist, B. J. & J. J. Ebersole (1994). Effects of added water on photosynthesis of *Bistorta vivipara*: The importance of water relations and leaf nitrogen in two alpine communities, Pikes Peak, Colorado, U. S.A. *Arctic and alpine research*, 26: 1, 29-34.
- Eskelinen, A. & J. Oksanen (2006). Changes in the abundance, composition and species richness of mountain vegetation in relation to summer grazing by reindeer. *Journal of vegetation science* 17, 245 – 254.
- Eskelinen, A., S. Stark ja M. Männistö (2009). Links between plant community composition, soil organic matter quality and microbial communities in contrasting tundra habitats. *Oecologia* 161, 113–123
- Eskelinen, A. (2010). Resident functional composition mediates the impacts of nutrient enrichment and neighbor removal on plant immigration rates. *Journal of ecology* 98: 3, 540-550.
- Eurola, S., H. Kyllönen & K. Laine (1982). Kilpisjärven Jehkatstunturin luonnosta. I. Kasvipeite, korkeusvyöhykkeet ja maanpäällinen biomassa. *Kilpisjärvi notes* 6, 7-13.
- Eurola, S. & R. Virtanen (1991). Key to the vegetation of the northern Fennoscandian fjelds. *Kilpisjärvi notes* 12, 1-28.
- Eurola, S., S. Huttunen & P. Welling (2003). Enontekiön suurtuntureiden (68°45'-69°17' N; 20°45'-22°E) paljakkakasvillisuus. *Kilpisjärvi notes* 17, 1-28.
- Eurola, S., S. Huttunen & P. Welling (2004). Enontekiön suurtuntureiden paljakan kasvilajistosta. *Kilpisjärvi notes* 18, 1-24.
- Fox, J. & G. Monette (1992). Generalized collinearity diagnostics. *Journal of the american statistical association* 87: 417, 178-183.
- French, H. M. (2007). *The periglacial environment*. 3. p. 458 s. Longman, Essex.

- Fuerst, E. P. & A. R. Putnam (1983). Separating the competitive and allelopathic components of interference. *Journal of chemical ecology* 9: 8, 937-944.
- Graham, M. H. (2003). Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84: 11, 2809–2815.
- Greenland, D. & M. Losleben (2001). Climate. *Teoksessa* Bowman W. D. & T. R. Seastedt (toim.) *Structure and function of an alpine ecosystem*. 15-31. University press, Oxford.
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The american naturalist* 111: 982, 1169-1194.
- Guisan, A., T. C. Edwards, Jr & T Hastie (2002). Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological modelling* 157, 89-100.
- Guisan, A. & W. Thuiller (2005). Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters* 8, 993–1009.
- Haag, R. W. (1974). Nutrient limitations to plant production in two tundra communities. *Canadian Journal of Botany* 52: 1, 103-116.
- Haapasaari, M. (1988). The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation. *Acta botanica Fennica* 135, 1-219.
- Hartley, A. E., C. Neill, J. M. Melillo, R. Crabtree & F. P. Bowles (1999). Plant performance and soil nitrogen mineralization in response to simulated climate change in subarctic dwarf shrub heath. *Oikos* 86, 331-343.
- Haugland, J. E. & S. W. Beatty (2005). Vegetation establishment, succession and microsite frost disturbance on glacier forelands within patterned ground chronosequences. *Journal of biogeography* 32, 145–153.
- Havas P. J. (2011). Pohjoisen luontomme talvi. 24.6.2011. <<http://www oulu.fi/northnature/finnish/Suomi/talvikansio/talvikeinot3.html#elom>>
- Heikkinen R. K. & R. J. Kalliola (1990). The vascular plants of the Kevo Nature Reserve (Finland); an ecological-environmental approach. *Kevo notes* 9. 56 s.
- Heikkinen, J. (2005). *Yleistyt lineaariset mallit*. Julkaisematon kurssiaineisto. 88 s. Matematiikan ja tilastotieteen laitos, Helsingin yliopisto. <<http://www.rni.helsinki.fi/~jmh/glm05/glm05.pdf>>

- Hjort, M. & M. Luoto (2009). Interaction of geomorphic and ecologic features across altitudinal zones in a subarctic landscape. *Geomorphology* 112, 324–333.
- Holmgren, M, M. Scheffer & M. A. Huston (1997). The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 7, 1966–1975.
- Holzappel, C. & B. E. Mahall (1999). Bidirectional facilitation and interference between shrubs and annuals in the Mojave desert. *Ecology* 80: 5, 1747–1761.
- Hugget, R. J. (2003). Fundamentals of geomorfology. 386 s. Gerrad, J. (toim.): Routledge fundamentals of physical geography. Routledge, Lontoo.
- Hämet-Ahti, L., J. Suominen, T. Ulvinen & P. Uotila (1998; toim.) *Retkeilykasvio*. 4. p. 656 s. Luonnontieteellinen keskusmuseo, Kasvimuseo, Helsinki.
- Ilmatieteenlaitos (2011a). Kilpisjärven ilmastodata 1961-2011.
- Ilmatieteenlaitos (2011b). Terminen kasvukausi 2011. 20.12.2011. <www.ilmatieteenlaitos.fi/kasvukausi-2011>
- Ilmatieteenlaitos (2011c). Kevätsään tilastot. 12.4.2012. <<http://ilmatieteenlaitos.fi/kevattilastot>>
- Isard, S. A. (1986). Factors influencing soil moisture and plant community distribution on Niwot Ridge, Front Range, Colorado, U.S.A. *Arctic and alpine research* 18: 1, 83-96.
- Johnson, J. B. & K. S. Omland (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends in ecology and evolution* 19: 2, 101-108.
- Jonasson, S. & S. E. Sköld (1983). Influences of frost-heaving on vegetation and nutrient regime of polygon-patterned ground. *Vegetatio* 53: 2, 97-112.
- Jonasson S. (1986). Influence of frost heaving on soil chemistry and on the distribution of plant growth forms. *Geografiska Annaler. Series A, Physical Geography*, 68: 3, 185-195.
- Jonasson, S. (1992). Plant responses to fertilization and species removal in tundra related to community structure and clonality. *Oikos* 63: 3, 420-429.
- Jones, C. G., J. H. Lawton & Moshe Shachak (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69: 3, 373-386.
- Järvinen, A. (1987). Basic climatological data on the Kilpisjärvi area, NW Finnish Lapland. *Kilpisjärvi notes* 10, 1-16.
- Järvinen A. & S. Lahti (2004). Alkusanat. *Teoksessa* Järvinen A. & S. Lahti (toim.): *Suurtuntureiden Luonto*. 229 s. Yliopistopaino, Helsinki.

- Kaplan, J. O., N. H. Bigelow, I. C. Prentice, S. P. Harrison, P. J. Bartlein, T. R. Christensen, W. Cramer, N. V. Matveyeva, A. D. McGuire, D. F. Murray, V. Y. Razzhivin, B. Smith, D. A. Walker, P. M. Anderson & A. A. Andreev, L. B. Brubaker, M. E. Edwards & A. V. Lozhkin (2003). Climate change and Arctic ecosystems: 2. Modeling, paleodata-model comparisons, and future projections. *Journal of geophysical research* 108: D19, ALT 12 1-17.
- Kawai, T. & M. Tokeshi (2007). Testing the facilitation-competition paradigm under the stress-gradient hypothesis: decoupling multiple stress factors. *Proceedings of the Royal Society B* 274, 2503-2508.
- Kersalo, J. & P. Pirinen (2009). Suomen maakuntien ilmasto. *Ilmatieteen laitoksen raportteja* 2009: 8, 1-194. Yliopistopaino, Helsinki.
- Kikvidze, Z., L. Khetsuriani, D. Kikodze & R. Callaway (2006). Seasonal shifts in competition and facilitation in subalpine plant communities of the central Caucasus. *Journal of vegetation science* 17, 77-82.
- Kissling W. D., C. F. Dormann, J. Groeneveld, T. Hickler, I. Kühn, G. J. McInerney, J. M. Montoya, C. Römermann, K. Schiffers, F. M. Schurr, A. Singer, J.-C. Svenning, N. E. Zimmermann & R. B. O'Hara (2011). Towards novel approaches to modelling biotic interactions in multispecies assemblages at large spatial extents. *Journal of Biogeography*, painossa. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2011.02663.x
- Kondoh, M. (2001). Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance. *Proceedings of the royal society of London, biological sciences B* 268, 269-271.
- Kraan, C., G. Aarts, J. Van Der Meer & T. Piersma (2010). The role of environmental variables in structuring landscape-scale species distributions in seafloor habitats. *Ecology* 91: 6, 1583– 1590.
- Kron, K. A. & M. W. Chase (1993). Systematics of the ericaceae, empetraceae, epacridaceae and related taxa based upon rbcL sequence data. *Annals of the Missouri botanical garden* 80: 3, 735-741.
- Körner, C. (2003a). *Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. 2. p. 349 s. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Körner, C. (2003b). Limitation and stress – always or never? *Journal of vegetation science* 14: 2, 141-143.

- Laine, K. (1978). Piirteitä kukinnan sekä marja- ja siemensatojen vuotuisista vaihteluista Kilpisjärvellä. *Kilpisjärvi notes* 2, 12-17.
- Laine, K. (2004). Pohjoisuus leimaa kasvillisuutta. *Teoksessa* Järvinen A. & S. Lahti (toim.) *Suurtuntureiden Luonto*. 229 s. Yliopistopaino, Helsinki.
- Legendre, P. M.-J. Fortin (1989). Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio* 80, 107-138.
- Liancourt, P., R. M. Callaway & R. Michalet (2005). Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology* 86: 6, 1611–1618.
- Liang, K.-Y. & S. L. Zeger (1986). Longitudinal data analysis using generalized linear models. *Biometrika* 73: 1, 13-22.
- Lortie, C. J., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F. I. Pugnaire & R. M. Callaway (2004a). Rethinking plant community theory. *Oikos* 107:2, 433-438.
- Lortie, C. J., R. W. Brooker, Z. Kikvidze & R. M. Callaway (2004b). The value of stress and limitation in an imperfect world: A reply to Körner. *Journal of vegetation science* 15, 577-580.
- LuontoPortti (2011). Kasvit. 13.6.2011. <<http://www.luontoportti.com/suomi/fi/kasvit/>>
- Maanmittauslaitos (2012a). Yleiskartta 1:1 000 000, vektoriaineisto. <<http://www.maanmittauslaitos.fi/ilmaisetaineistot>>
- Maanmittauslaitos (2012b). Maastotietokanta 2009, 1:10 000. <<http://www.maanmittauslaitos.fi/digituotteet/maastotietokanta>>
- Maestre, F. T. & J. Cortina (2004). Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings of the royal society London series B* (Suppl.) 271, S331–S333.
- Maestre, F. T., R. M. Callaway, F. Valladares & C. J. Lortie (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities *Journal of ecology* 97, 199–205.
- Malkinson, D. & K. Tielbörger (2010). What does the stress-gradient hypothesis predict? Resolving the discrepancies. *Oikos* 119: 1546–1552.
- Malloch, D. W., K. A. Pirozynskit & P. H. Raven (1980). Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants (A review). *Proceedings of the national academy of sciences of USA* 77: 4, 2113-2118.

- Marston, R. A. (2010). Geomorphology and vegetation on hillslopes: Interactions, dependencies, and feedback loops. *Geomorphology* 116, 206–217.
- Matsuoka, N. (2001). Solifluction rates, processes and landforms: a global review. *Earth-science reviews* 55, 107–134.
- McCullagh, P. & J. A. Nelder (1989). *Generalized linear models. Monographs and statistics and applied probability*. 2. p. 511 s. Chapman Hall, Lontoo.
- Menge, B. A. & J. P. Sutherland (1987). Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *The american naturalist* 130: 5, 730-757.
- Michalet, R., R. W. Brooker, L. A. Caviers, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, F. I. Pugnaire, A. Valiente-Banuet & R. M. Callaway (2006). Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology letters* 9, 767–773.
- Michelsen, A., I. K. Schmidt, S. Jonasson, C. Quarmby & D. Sleep (1996). Leaf 15N abundance of subarctic plants provides field evidence that ericoid, ectomycorrhizal and non- and arbuscular mycorrhizal species access different sources of soil nitrogen. *Oecologia* 105, 53-63.
- Miller, T. E. (1994). Direct and indirect species interactions in an early old-field plant community. *The american naturalist* 143: 6, 1007-1025.
- Nelder, J. A. & R. W. M. Wedderburn (1972). Generalized Linear Models. *Journal of the royal statistical society, series A (General)* 135: 3, 370-384.
- Nilsson, M.-C., P. Högberg, O. Zackrisson & W. Fengyou (1993). Allelopathic effects by *Empetrum hermaphroditum* on development and nitrogen uptake by roots and mycorrhizae of *Pinus silvestris*. *Canadian journal of botany* 71: 4, 620-628.
- Nilsson, M.-C. (1994). Separation of allelopathy and resource competition by the boreal dwarf shrub *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. *Oecologia* 98, 1-7.
- Oksanen, L. (1995). Isolated occurrences of spruce, *Picea abies*, in northernmost Fennoscandia in relation to the enigma of continental mountain birch forests. *Acta botanica Fennica* 153, 81-92.
- Olofsson, J. (2004). Positive and negative plant-plant interactions in two contrasting arctic-alpine plant communities. *Arctic, antarctic, and alpine research* 36: 4, 464-467.
- Olofsson, J. & H. Shams (2007). Determinants of plant species richness in an alpine meadow. *Journal of ecology* 95, 916–925.

- Pan, W. (2001). Akaike's Information Criterion in Generalized Estimating Equations. *Biometrics* 57, 120-125.
- Pellissier, L., K. A. Bråthen, J. Pottier, C. F. Randin, P. Vittoz, A. Dubuis, N. G. Yoccoz, T. Alm, N. E. Zimmermann & A. Guisan (2010). Species distribution models reveal apparent competitive and facilitative effects of a dominant species on the distribution of tundra plants. *Ecography* 33, 1004-1014.
- Pinkka (2011). Lajituntemuksen oppimisympäristö, Helsingin yliopisto. 28.6.2011 <www.helsinki.fi/biosci/pinkka>
- Ranta, E., H. Rita & J. Kouki (2005). *Biometria. Tilastotiedettä ekologeille*. 9. p. 570 s. Yliopistopaino, Helsinki.
- R Development Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <<http://www.R-project.org/>>.
- Read, D. J. (1996). The structure and function of the ericoid mycorrhizal root. *Annals of botany* 77, 365-374.
- Read, D. J. & J. Perez-Moreno (2003). mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems: a journey towards relevance? *New Phytologist* 157: 3, Special Issue: Soil Microbes and Plant Production, 475-492.
- Read, D. J., J. R. Leake & J. Perez-Moreno (2004). Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Canadian journal of botany* 82, 1243-1263.
- Reinikainen A, R. Mäkipää, I. Vanha-Majamaa & J.-P. Hotanen (2001 toim.). *Kasvit muuttuvassa metsäluonnossa*. 2 p. 384 s. Tammi, Helsinki.
- Rice, E. L. (1984). Allelopathy. *Physiological ecology: A series of monographs, texts and treatises* 2. p. 422 s. Academic Press, Inc. Lontoo, Iso-Britannia.
- le Roux, P. C. & M. A. McGeoch (2010). Interaction intensity and importance along two stress gradients: adding shape to the stress-gradient hypothesis. *Oecologia* 162:733-745.
- le Roux, P. C., R. Virtanen, R. K. Heikkinen & M. Luoto (2012). Biotic interactions affect the elevational ranges of high-latitude plant species. *Ecography* 35, painossa. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2012.07534.x
- Rushton, S. P., S. J. Ormerod & G. Kerby (2004). New paradigms for modelling species distributions? *Journal of applied ecology* 41, 193-200.

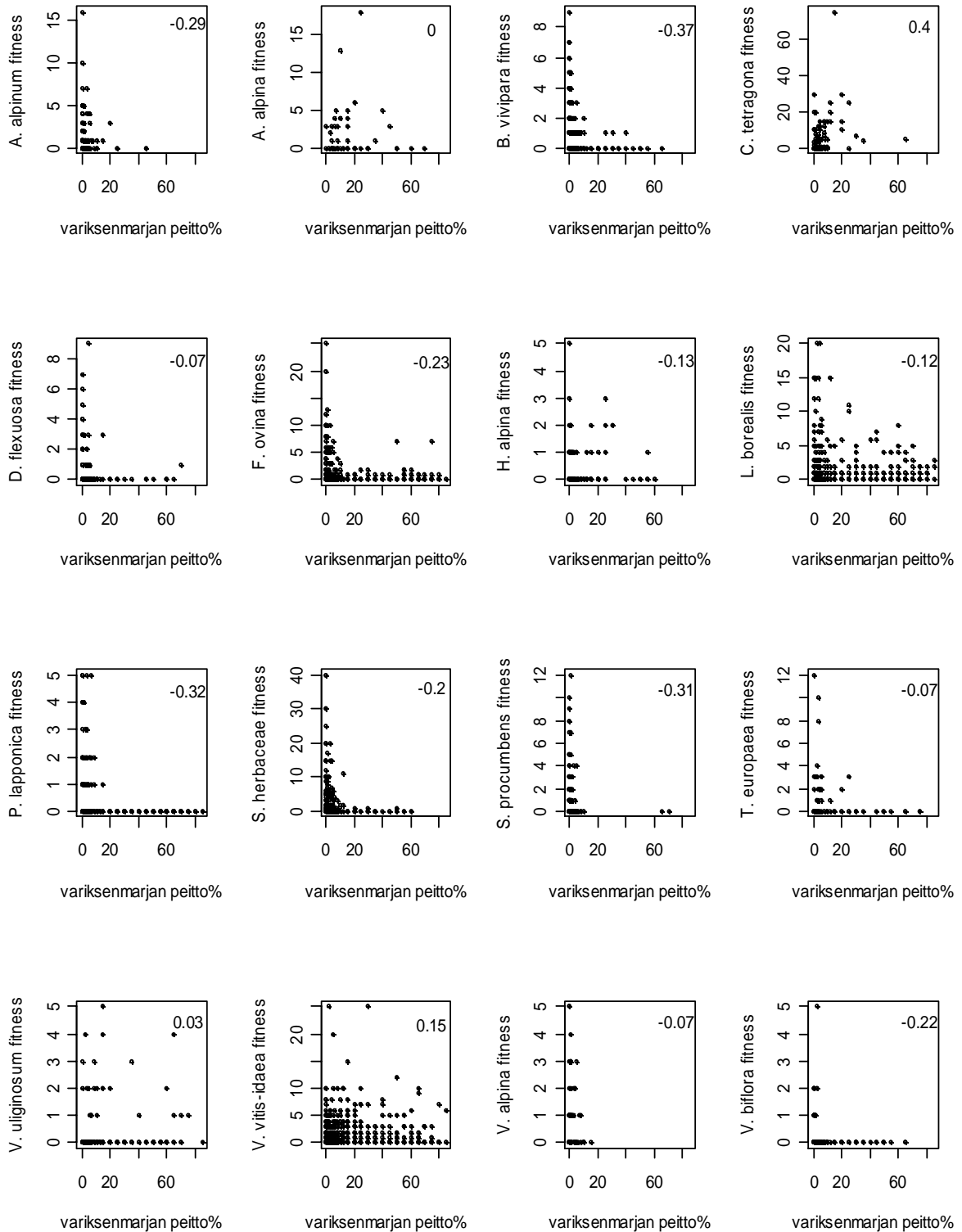
- Scott, P. A. & W. R. Rouse (1995). Impacts of increased winter snow cover on upland tundra vegetation: a case example. *Climate research* 5, 25-30.
- Seppälä, M. (2004). Wind as a geomorphic agent in cold climates. *Studies in polar research*. 358 s. Cambridge university press, Cambridge.
- Shaver, G. W. & F. S. Chapin III (1980). Response to fertilization by various plant growth forms in an Alaskan tundra: nutrient accumulation and growth. *Ecology* 61: 3, 662-675.
- Shaver, G. R., A. E. Giblin, K. J. Nadelhoffer & E. B. Rastetter (1998). Plant functional types and ecosystem change in arctic tundras. Teoksessa Smith. T. M., H. H. Shugart & F. I. Woodward (toim.): *Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change*. 2. p. 372 s. University Press Cambridge.
- Shevtsova, A., A. Ojala, S. Neuvonen, M. Vieno & E. Haukioja (1995). Growth and reproduction of dwarf shrubs in a subarctic plant community: annual variation and above-ground interactions with neighbours. *Journal of ecology* 83; 2, 263-275.
- Shevtsova, A., E. Haukioja & A. Ojala (1997). Growth response of subarctic dwarf shrubs, *Empetrum nigrum* and *Vaccinium vitis-idaea*, to manipulated environmental conditions and species removal. *Oikos* 78: 3, 440-458.
- Spectrum Technologies, Inc. (2009). FieldScout TDR 300 Soil Moisture Meter Product manual. 32 s. Plainfield, IL 60585 USA. <http://www.specmeters.com/pdf/6430FS_TDR300.pdf>
- Stachowich, J. J. (2001). Mutualism, Facilitation, and the Structure of Ecological Communities. *BioScience* 51: 3, 235-246.
- Stallins, J. A. (2006). Geomorphology and ecology: Unifying themes for complex systems in biogeomorphology. *Geomorphology* 77, 207–216
- Tielbörger, K. & R. Kadmon (2000). Temporal environmental variation tips the balance between facilitation and interference in desert plants. *Ecology* 81: 6, 1544–1553.
- Tikka, J. (2010). Suojakasvina toimivan kultapiiskun (*Solidago virgaurea*) vaikutus naapurikasvien arbuskelimykorrhizasymbioosiin sekä putkilokasvien laji- ja yksilömääriin tunturiniityllä. Julkaisematon pro gradu -tutkielma. 37 s. Bio- ja ympäristötieteiden laitos, Jyväskylän yliopisto.

- Tirado, R. & F. I. Pugnaire (2003). Shrub spatial aggregation and consequences for reproductive success. *Oecologia* 136, 296–301.
- Treu, R., G.A. Laursen, S.L. Stephenson, J.C. Landolt & R. Densmore (1996). Mycorrhizae from Denali National Park and Preserve, Alaska. *Mycorrhiza* 6, 21–29.
- Tybirk, K., M.-C. Nilsson, A. Michelsen, H. Lakkenborg Kristensen, A. Shevtsova, M. T. Strandberg, M. Johansson, K. E. Nielsen, T. Riis-Nielsen, B. Strandberg & I. Johnsen (2000). Nordic *E. hermaphroditum* dominated ecosystems: function and susceptibility to environmental changes. *Ambio* 29: 2, 90-97.
- Venäläinen A. (2004). Tuntureiden sää ja ilmasto. *Teoksessa* Järvinen A. & S. Lahti (toim.): *Suurtuntureiden Luonto*. 229 s. Yliopistopaino, Helsinki.
- Virtanen, R. (2009). Tunturikasvimme tutuiksi värikkään oppaan avulla. *Metsätieteen aikakauskirja* 3, 290-291.
- Virtanen, R., M. Luoto, T. Rämä, K. Mikkola, J. Hjort, J.A. Grytnes & H. J. B Birks (2010). Recent vegetation changes at the high-latitude treeline ecotone are controlled by geomorphological disturbance, productivity and diversity. *Global ecology and biogeography* 19, 810-821.
- Väre, H., M. Vestberg & R. Ohtonen (1997). Shifts in mycorrhiza and microbial activity along an oroarctic altitudinal gradient in northern Fennoscandia. *Arctic and alpine research* 29: 1, 93-104.
- Väre, H. & R. Partanen (2009). *Suomen tunturikasvio*. 255 s. Metsäkustannus, Helsinki.
- Wagner, W., K. Scipal, C. Pathe, D. Gerten, W. Lucht & B. Rudolf (2003). Evaluation of the agreement between the first global remotely sensed soil moisture data with model and precipitation data. *Journal of geophysical research* 108: D19, ACL 9 1-15.
- Wald, A. (1943). Tests of statistical hypotheses concerning several parameters when the number of observations is large. *Transactions of the American Mathematical Society* 54: 3, 426-482.
- Walker, M. D., D. A. Walker, T. A. Theodose & P. J. Webber (2001). The vegetation: Hierarchical species-environment relationships. *Teoksessa* Bowman, W. D. & T. R. Seastedt (toim.): *Structure and function of an alpine ecosystem*, 99-127. University press, Oxford.
- Walker, D. A., M. K. Raynolds, F. J. A. Daniëls, E. Einarsson, A. Elvebakk, W. A. Gould, A. E. Katenin, S. S. Kholod, C. J. Markon, E. S. Melnikov, N. G. Moskalenko, S. S.

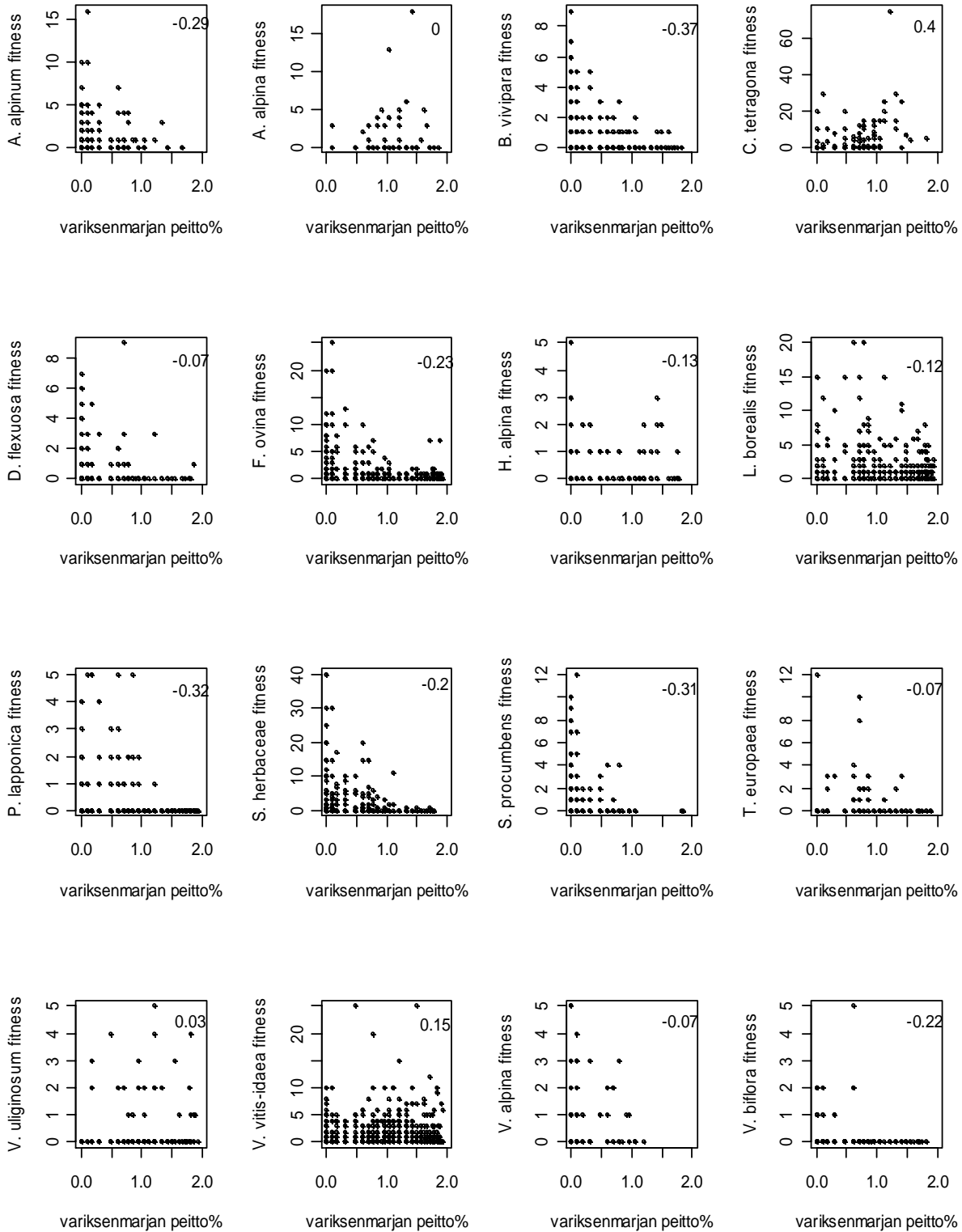
- Talbot, B. A. Yurtsev & the other members of the CAVM Team (2005). The Circumpolar Arctic vegetation map. *Journal of vegetation science* 16, 267-282.
- Wallstedt, A., M.-C. Nilsson, G. Odham & O. Zackrisson (1997). A method to quantify the allelopathic compound batasin-III extracts from *E. hermaphroditum hermaphroditum* using gas chromatography: Applied on extracts from leaves of different ages. *Journal of chemical ecology* 23: 10, 2345-2355.
- Williams, R. B. G. (1988). The biogeomorphology of periglacial environments. *Teoksessa Viles, H. (toim.): Biogeomorphology*, 222-252. Basil Blackwell, Oxford.
- Wipf, S., C. Rixen & C. P. H. Mulderz (2006). Advanced snowmelt causes shift towards positive neighbour interactions in a subarctic tundra community. *Global change biology* 12, 1496–1506.
- Wisz, M. S., J. Pottier, W. D. Kissling, L. Pellissier, J. Lenoir, C. F. Damgaard, C. F. Dormann, M. C. Forchhammer, J.-A. Grytnes, A. Guisan, R. Heikkinen, T. T. Høye, I. Kühn, M. Luoto, L. Maiorano, M.-C. Nilsson, S. Normand, E. Öckinger, N. M. Schmidt, M. Termansen, A. Timmermann, D. A. Wardle, P. Aastrup & J.-C. Svenning (2012). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modeling. *Biological Review*, painossa. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x

Liitteet:

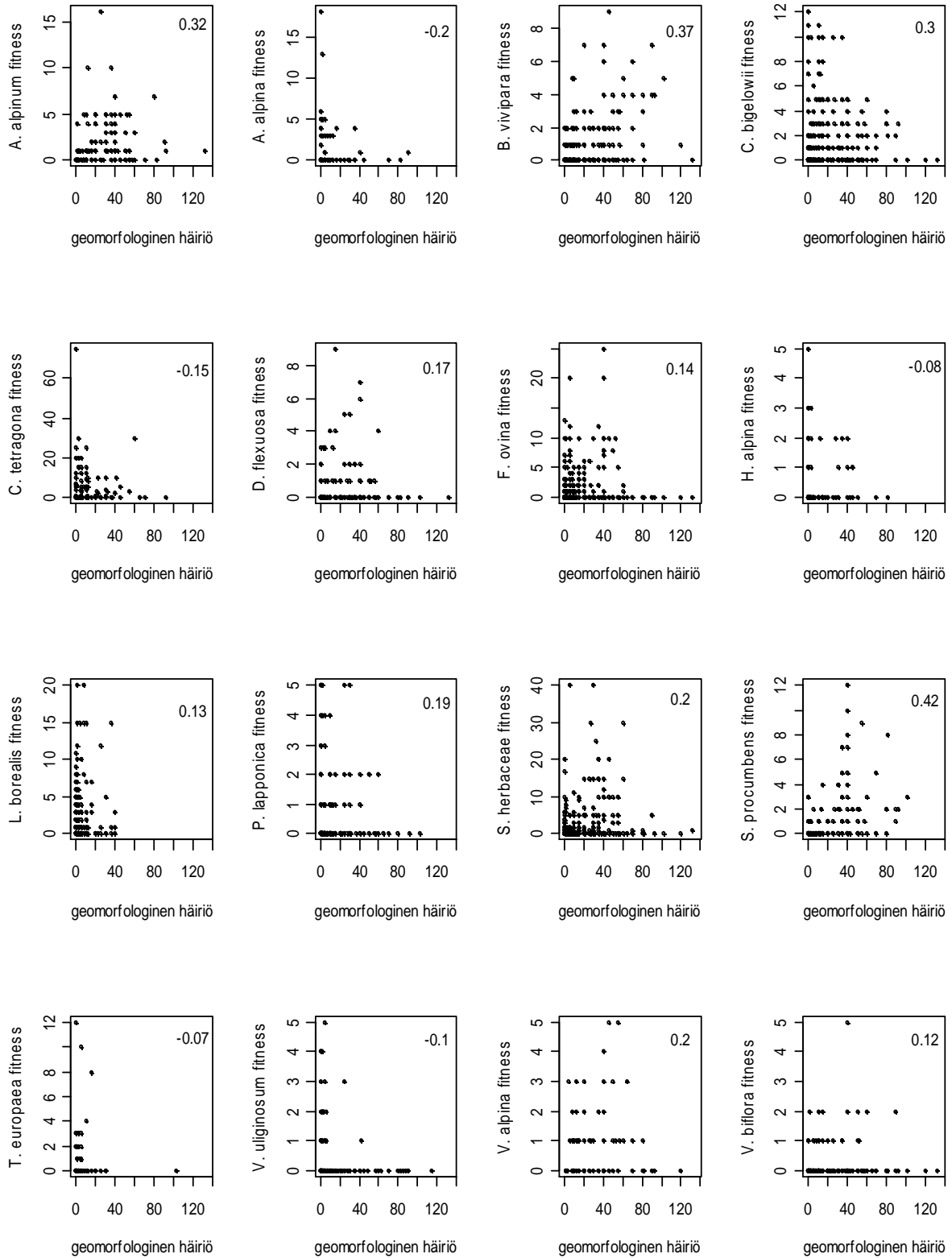
Liite 1. Variksenmarjan ja lajien suvullisenlisääntymisen hajontakuviot ja Spearmanin korrelaatiot (oikea yläkulma). Korrelaatioiden tilastolliset merkitsevyydet on esitetty p-arvoin taulukossa 8.



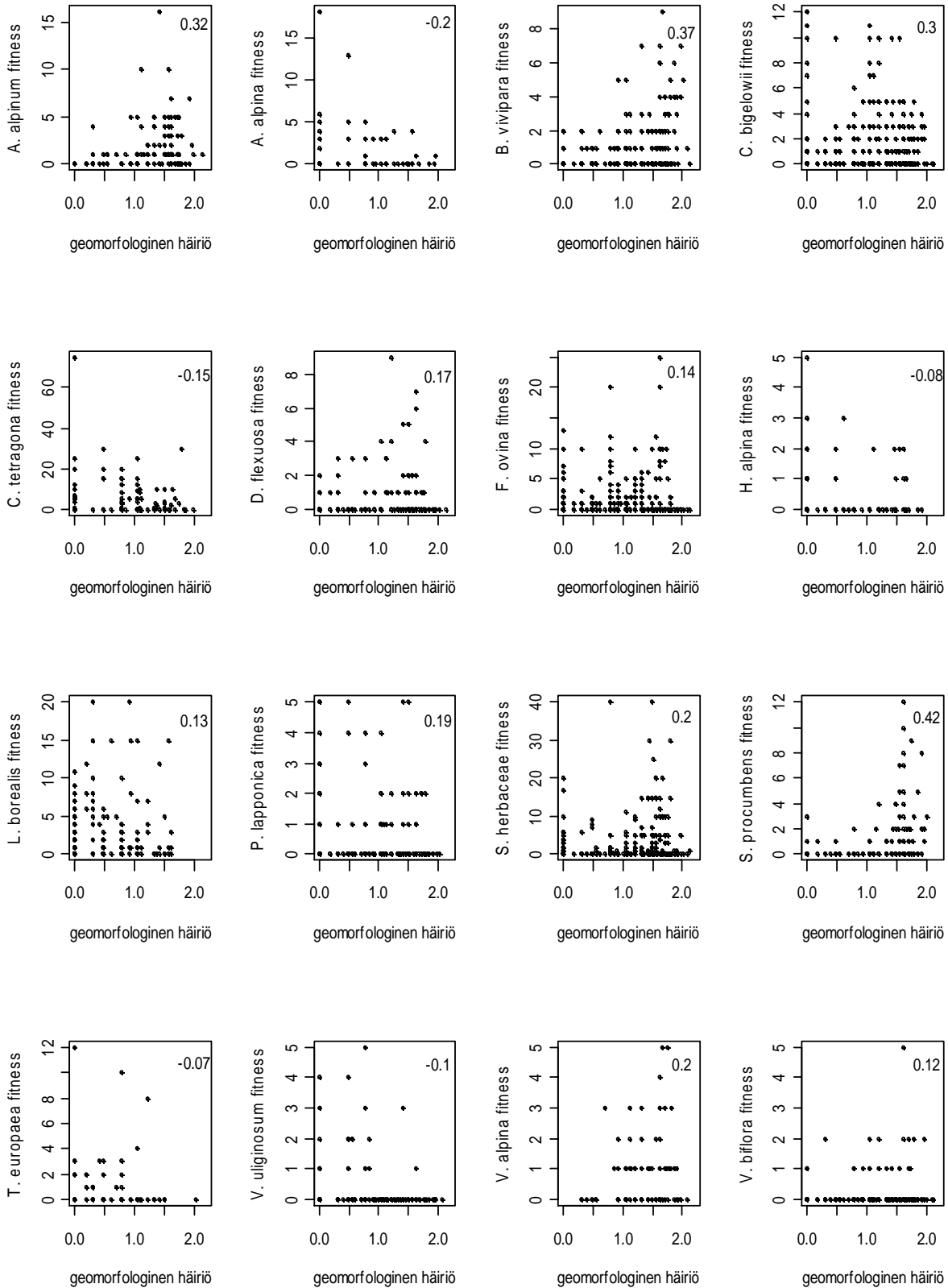
Liite 2. Variksenmarjan lajien suvullisen lisääntymisen hajontakuviot ja Spearmanin korrelaatiot variksenmarjan log-muunnoksen jälkeen (oikea yläkulma). Korrelaatioiden tilastolliset merkitsevyydet on esitetty p-arvoin taulukossa 8.



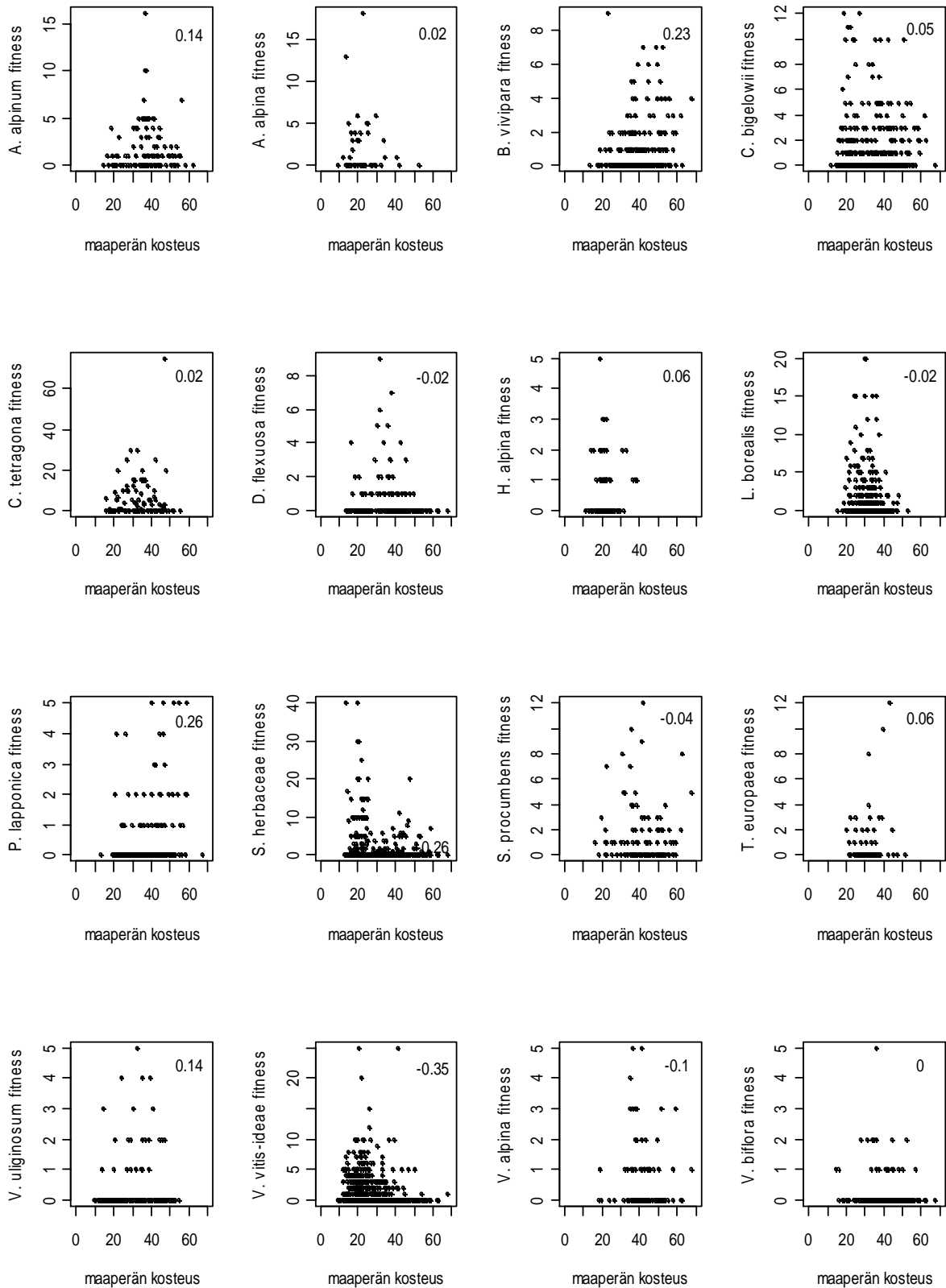
Liite 3. Geomorfologisen häiriön ja lajien suvullisen lisääntymisen hajontakuviot ja Spearmanin korrelaatiot (oikea yläkulma). Korrelaatioiden tilastolliset merkitsevyydet on esitetty p-arvoin taulukossa 8.



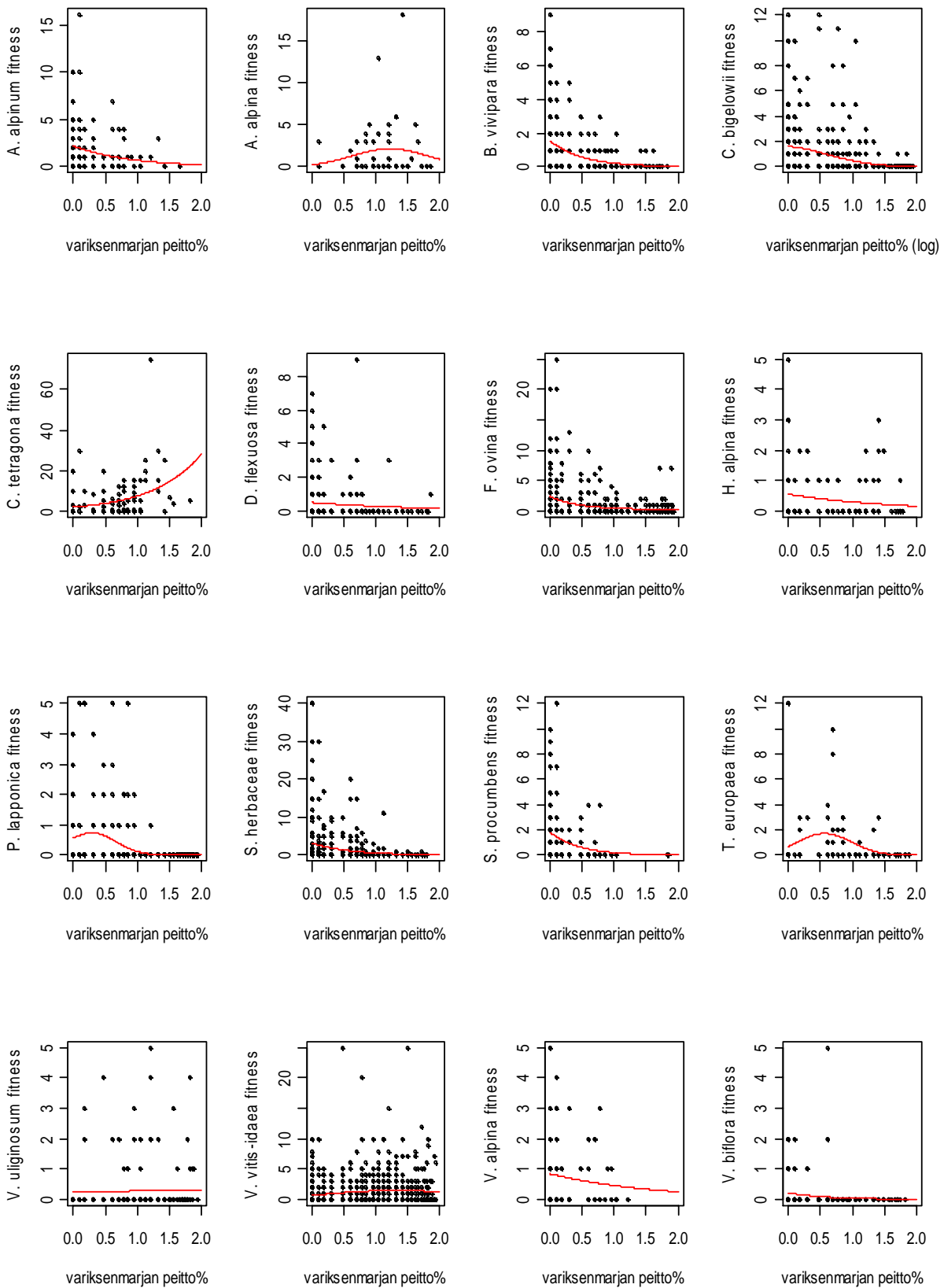
Liite 4. Geomorfologisen häiriön ja lajien suvullisen lisääntymisen hajontakuviot ja Spearmanin korrelaatiot häiriön log-muunnoksen jälkeen (oikea yläkulma). Korrelaatioiden tilastolliset merkitsevyydet on esitetty p-arvoin taulukossa 8.



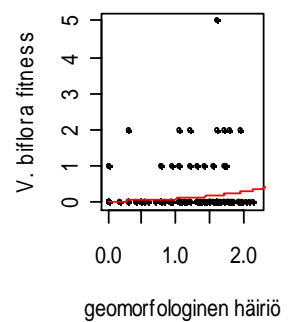
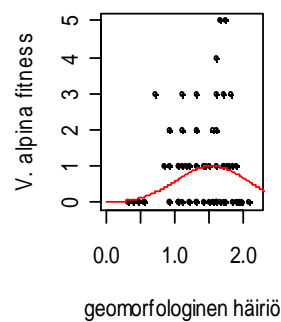
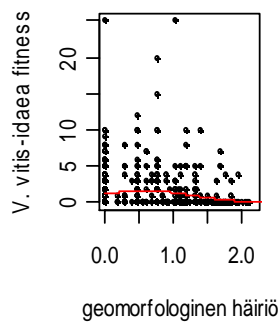
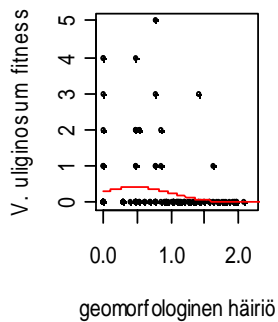
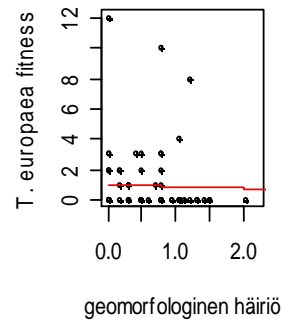
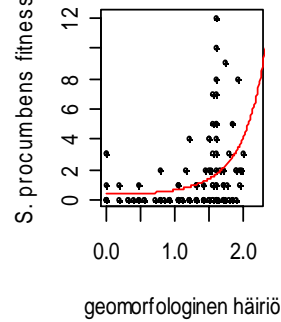
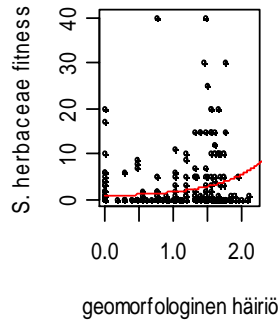
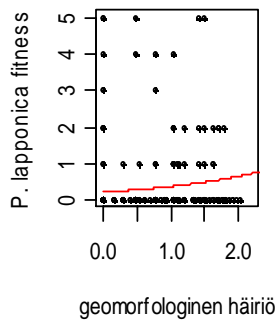
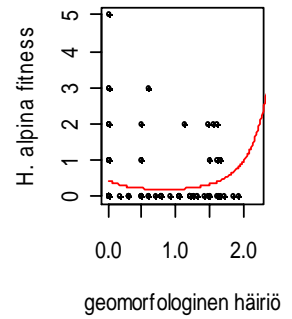
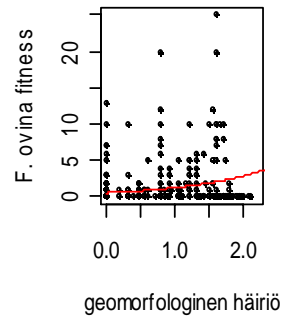
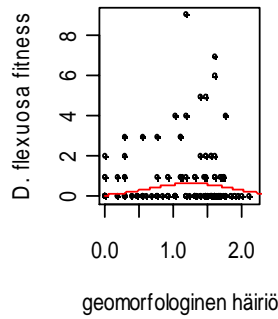
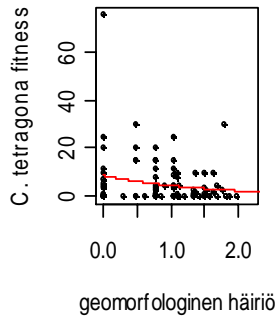
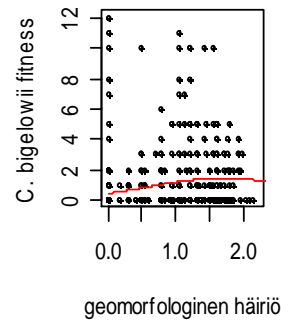
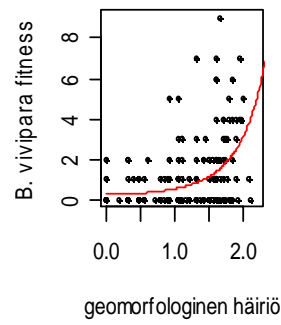
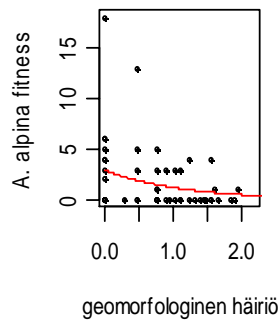
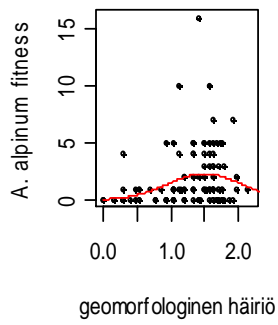
Liite 5. Maaperän kosteuden lajien suvullisen lisääntymisen hajontakuviot ja Spearmanin korrelaatiot (oikea yläkulma). Korrelaatioiden tilastolliset merkitsevyydet on esitetty p-arvoin taulukossa 8.



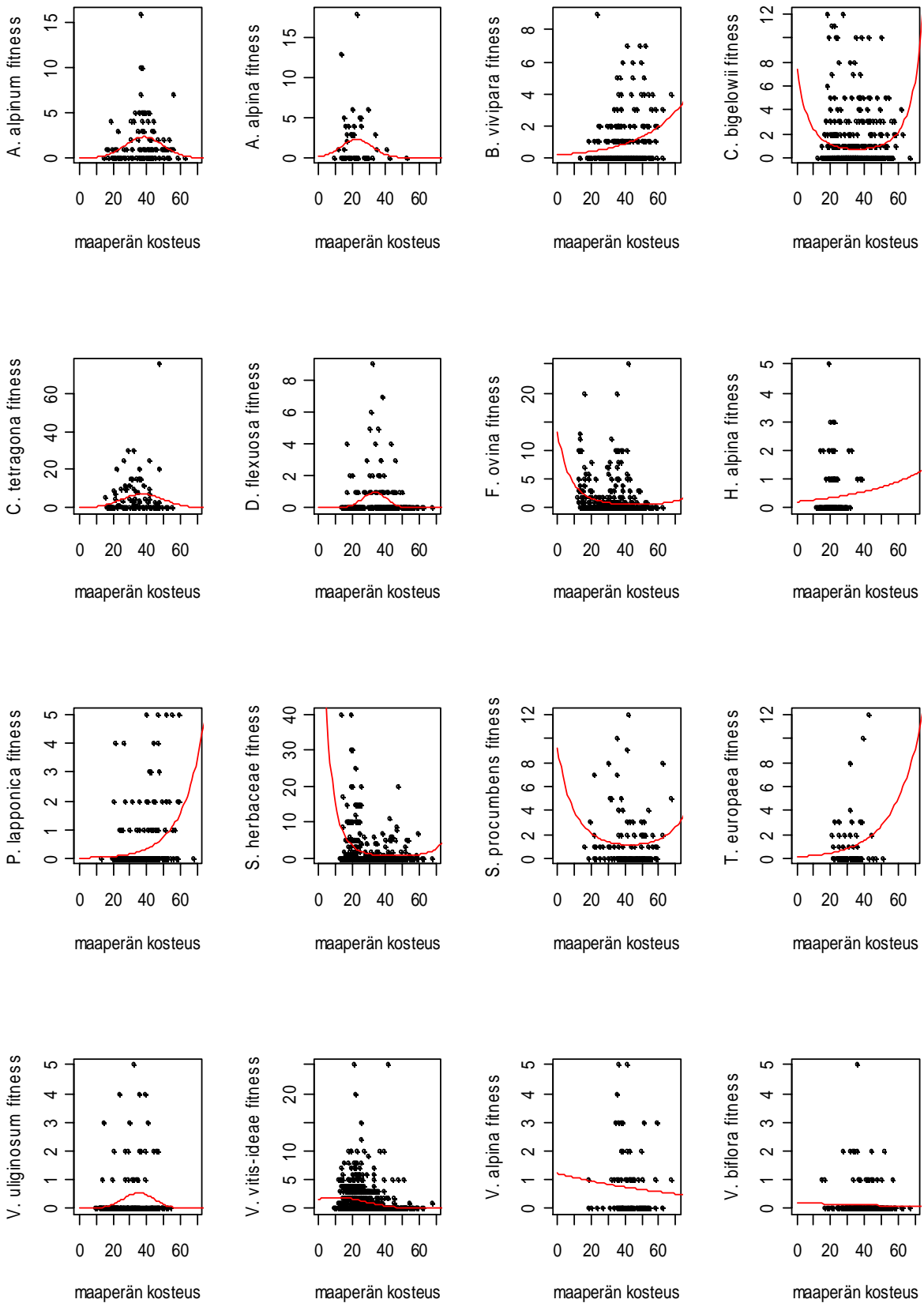
Liite 6. Variksenmarjan peittoportin (log) ja lajien GLM-mallit, kun mukana on variksenmarjan toisen asteen termi, mikäli mallissa merkitsevänä.



Liite 7. Geomorfologisen häiriön (log) ja lajien GLM-mallit, kun mukana on häiriön toisen asteen termi, mikäli mallissa merkitsevänä.



Liite 8. Maaperänpöyhöyden ja lajin GLM-mallit, kun mukana on maaperänpöyhöyden toisen asteen termi, mikäli mallissa merkitsevänä.



Liite 9. Taulukosta käy ilmi selittävien termien merkitsevyys. Malliin (liitteet 6-8) jätettiin toisen asteen termi, mikäli se oli merkitsevä. (***) = 0-0,001 = tilastollisesti erittäin merkitsevä, ** = 0,001 -0,01 = tilastollisesti merkitsevä, * = 0,01-0,05 = tilastollisesti melkein merkitsevä.)

laji	variksen- marja (log)	variksen- marja ² (log)	häiriö (log)	häiriö ² (log)	maaperän kosteus	maaperän kosteus ²
<i>A. alpinum</i>	***		***	***	***	***
<i>A. alpina</i>	*	*	***		*	*
<i>B. vivipara</i>	***			*	***	
<i>C. bigelowii</i>		***	***	**	***	***
<i>C. tetragona</i>	***		***		***	***
<i>D. flexuosa</i>	*		***	***	***	***
<i>F. ovina</i>	***	**	***		***	***
<i>H. alpina</i>	*		*	*		
<i>L. borealis</i>		***	***	**	***	***
<i>P. lapponica</i>	*	***	***		***	
<i>S. herbaceae</i>	***		*	*	***	***
<i>S. procumbens</i>	***			*	*	*
<i>T. europaea</i>	***	***			***	
<i>V. uliginosum</i>				*	***	***
<i>V. vitis-idaea</i>	***	***	***	***		***
<i>V. alpina</i>			*	*		
<i>V. biflora</i>	**		**			

Liite 10. AIC:n (GLM) ja QIC:n (GEE) perusteella valitut parhaat mallit. Ensimmäisenä paras GLM-menetelmään perustuva malli ja sitä vastaava GEE:hen perustuva malli. Kolmas malli on paras GEE-malli, mikäli eri kuin GLM. Termien kohdalla esitetty myös niiden merkitsevyys. (***) = 0-0,001 = tilastollisesti erittäin merkitsevä, (**) = 0,001 – 0,01 = tilastollisesti merkitsevä, (*) = 0,01-0,05 = tilastollisesti melkein merkitsevä.)

laji	malli	selitysaste	peitto	variksenmarja	häiriö	kosteus	häiriö x variksenmarja	kosteus x variksenmarja	häiriö x kosteus
<i>A. alpinum</i>	GLM9	12 %	0,7884*	-2,1525**	0,2894		1,3349*		
<i>A. alpinum</i>	GEE9	9 %	0,4800	-2,1328	0,3827		1,4218		
<i>A. alpinum</i>	GEE17	9 %	0,5298	-1,9833	0,6737	0,0278	1,5722	-0,0100	-0,0101
<i>A. alpina</i>	GLM17	20 %	0,1810***	4,2891***	1,0222	-0,0398	-3,0936***	-0,1074*	0,0744
<i>A. alpina</i>	GEE17	17 %	0,2076	4,4339	1,4602	0,0497	-2,5000	-0,1473	0,0153
<i>B. vivipara</i>	GLM7	33 %	1,0434***	-1,0266***	0,5898**	0,0225**			
<i>B. vivipara</i>	GEE7	33 %	1,0492***	-0,9817**	0,4528	0,0233*			
<i>B. vivipara</i>	GEE17	32 %	1,0278***	-2,2612	-0,2099	-0,0106	-0,2753	0,0388	0,0181
<i>C. bigelowii</i>	GLM14	31 %	2,7438***	-2,3144***	-1,7992***	-0,0682***	1,5962***		0,0439***
<i>C. bigelowii</i>	GEE14	15 %	2,2889***	-1,5712***	-1,1104	-0,0574*	0,9024		0,0359*
<i>C. bigelowii</i>	GEE17	15 %	2,2065***	-0,0418	-0,9350	-0,0418	0,9090*	-0,0149	0,0296
<i>C. tetragona</i>	GLM17	25 %	0,1697***	2,2134***	2,4090***	0,1010***	-0,2800	-0,0414**	-0,0733***
<i>C. tetragona</i>	GEE17	21 %	0,1560**	1,6160	2,3558	0,0910	-0,0767	-0,0307	-0,0761*
<i>D. flexuosa</i>	GLM1	20 %	0,8033***		0,4776*				
<i>D. flexuosa</i>	GEE1	15 %	0,6574***		0,6038				

<i>D. flexuosa</i>	GEE17	17 %	0,7133***	1,3369	2,1736	0,0603	0,2832	-0,0441	-0,0496
<i>F. ovina</i>	GLM17	44 %	0,6252***	-2,7421***	-0,7320*	-0,1683***	-0,4801*	0,0846***	0,0580***
<i>F. ovina</i>	GEE17	44 %	0,5654***	-2,6932***	-0,7399	-0,1651***	-0,3951	0,0825**	0,0582**
<i>H. alpina</i>	GLM17	17 %	8,4816***	3,6496*	-6,2780**	0,0433	2,4341**	-0,2273**	0,1653**
<i>H. alpina</i>	GLM17	12 %	8,2904**	3,4886	-5,6175*	0,0457	2,2128*	-0,2155**	0,1486*
<i>L. borealis</i>	GLM14	11 %	0,2174***	-0,4415***	4,3681***	-0,0079	-0,4448*		-0,1196***
<i>L. borealis</i>	GEE14	9 %	0,1855*	-0,4155	2,9741	-0,0090	-0,0594		-0,0840
<i>L. borealis</i>	GEE17	9 %	0,1954*	-1,0654	3,0215	-0,0270	-0,0907	0,0216	-0,0842
<i>P. lapponica</i>	GLM15	39 %	1,4192***	-4,5801***	-2,1320**	-0,0146		0,0793**	0,0390*
<i>P. lapponica</i>	GEE15	26 %	1,2931***	-4,3149*	-3,0822*	-0,0367		0,0774	0,0605*
<i>P. lapponica</i>	GEE17	26 %	1,2964***	-4,2591*	-3,0994*	-0,0361	0,0803	0,0752	0,0604*
<i>S. herbaceae</i>	GLM17	42 %	0,1465***	-2,9011***	1,0801***	-0,0246*	0,4861*	0,0638***	-0,0334***
<i>S. herbaceae</i>	GEE17	39 %	0,1525***	-3,0311*	0,8680	-0,0357	0,7488	0,0689	-0,0282
<i>S. procumbens</i>	GLM4	37 %	1,4283***		1,2450***	-0,0131			
<i>S. procumbens</i>	GEE4	39 %	1,4138***		1,2819**	-0,0150			
<i>S. procumbens</i>	GEE17	38 %	1,3931***	-3,0487	1,4944	-0,0085	-0,4619	0,0697	-0,0063
<i>T. europaea</i>	GLM9	26 %	0,5187***	-1,8418***	-1,8767***		2,8473***		
<i>T. europaea</i>	GEE9	35 %	0,4867***	-2,0938**	-2,1335*		3,6300**		

<i>T. europaea</i>	GEE17	36 %	0,4552**	-1,4062`	-1,7564	0,0250	2,5602		-0,0005
<i>V. uliginosum</i>	GLM4	2 %	0,0431		-0,5104	0,0213			
<i>V. uliginosum</i>	GEE4	1 %	0,0695		-0,5262***	0,0142			
<i>V. uliginosum</i>	GEE17	2 %	0,0422	-1,6562	-1,0618***	-0,0144	0,8697	0,0470	-0,0067
<i>V. vitis-idaea</i>	GLM16	27 %	0,4546***	0,4657*	-0,3330**	-0,0453***	0,1797		-0,0124
<i>V. vitis-idaea</i>	GEE16	14 %	0,4271***	0,1478	-0,2552	-0,0400*	0,1693		-0,0023
<i>V. alpina</i>	GLM14	9 %	-17,5497	-2,9683*	5,2936*	0,0773*	2,2190*		-0,1153*
<i>V. alpina</i>	GEE14?	15 %	-39,0120	-2,8634	5,9435	0,1924`	2,0985		-0,1267
<i>V. biflora</i>	GLM14	14 %	0,3173	-3,7038*	-1,6433	-0,1038*	2,7043*		0,0492
<i>V. biflora</i>	GEE14	6 %	0,2835	-3,8005*	-1,6536	-0,1002*	2,8121		0,0489
<i>V. biflora</i>	GEE17	6 %	0,2802	-4,1873	-1,6051	-0,1028	2,6513	0,0167	0,0488