

Pro gradu -tutkielma
Maantiede
Luonnonmaantiede

TOPOGRAFIAN, MAAPERÄN JA GEOMORFOLOGIAN
VAIKUTUKSET PUTKILOKASVIEN PAIKALLISEEN LAJIRUNSAUTEEN
ARKTIS-ALPIINISESSA YMPÄRISTÖSSÄ

Aino Kulonen

2013

Ohjaajat:
Miska Luoto
Peter C. le Roux

HELSINGIN YLIOPISTO
GEOTIETEIDEN JA MAANTIETEEN LAITOS
MAANTIETEEN OSASTO

PL 64 (Gustaf Hällströmin katu 2)
00014 Helsingin yliopisto

Sisällys

Sisällys	0
1 Johdanto	3
2 Arktis-alpiininen kasvillisuus	7
2.1 Kasvillisuutta rajoittavat tekijät	8
2.2 Toiminnalliset ryhmät.....	9
3 Lajirunsaus.....	12
3.1 Lajirunsaus monimuotoisuuden määreenä.....	12
3.2 Lajirunsausta selittävät tekijät	13
3.2.1 Kasvutekijät	13
3.2.2 Mittakaavan merkitys	15
3.2.3 Stressi, häiriö ja tuottavuus	17
4 Topografia.....	20
4.1 Mesotopografinen gradientti ja lumipeitteen vaikutus	21
4.2 Topografian vaikutus lajirunsauteen.....	24
5 Maaperä	26
5.1 Maaperän kosteus	27
5.2 Maaperän lämpötila	29
5.3 Maaperän pH ja kalsiumpitoisuus.....	31
6 Geomorfologinen häiriö.....	33
6.1 Routailmiöt	36
6.1.1 Kryoturbaatio	36
6.1.2 Solifluktio	38
6.2 Lumi- ja tuulieroosio	38
6.2.1 Nivaatio.....	38
6.2.2 Deflaatio.....	39
6.3 Fluviaaliset prosessit.....	40
7 Tutkimusalue	41
7.1 Kallio- ja maaperä.....	41
7.2 Ilmasto	43

7.3 Kasvillisuus	44
8 Aineisto ja menetelmät.....	47
8.1 Aineisto	47
8.2 Tilastollinen analyysi	49
8.2.1 Yksittäisten muuttujien tarkastelu.....	50
8.2.2 Mallinnus.....	51
8.2.3 Hajonnan ositus	52
9 Tulokset.....	54
9.1 Yksittäiset muuttujat	54
9.1.1 Vastemuuttujat	54
9.1.2 Selittävät muuttujat	58
9.2 Muuttujien väliset yhteydet.....	60
9.3 Mallinnus ja hajonnan ositus.....	68
9.3.1 Putkilokasvien kokonaislajirunsaus	68
9.3.2 Toiminnalliset ryhmät	70
10 Tulosten tarkastelu	74
10.1 Maaperätekijät.....	76
10.2 Topografia	79
10.3 Geomorfologinen häiriö	81
10.4 Metodologiset kysymykset ja tulosten luotettavuus	83
10.5 Jatkotutkimuksen aiheita	86
11 Johtopäätökset	87
12 Kiitokset	90
13 Lähteet.....	91
Liitteet	107

1 Johdanto

Arktisen ja alpiinisen kasvillisuuden taustalla vaikuttavat lukuisat ympäristömuuttujat, ja pienikin spatiaalinen tai temporaalinen muutos ympäristöoloissa voi vaikuttaa merkittävästi koko kasviyhteisöön (Körner 2003). Ilmaston muuttuessa biogeografien ja ekologien suurimpia haasteita on selvittää, miten kasvillisuus tulee alueellisesti muuttumaan, ja miten nämä muutokset vaikuttavat paikallisiin ekosysteemeihin ja globaaleihin prosesseihin. Arktisilla alueilla ja vuoristoissa ilmaston lämpenemisen ja sen seurausten odotetaan olevan monia muita alueita voimakkaampia (Alcamo et al. 2007). Arktisilla alueilla muutoksen odotetaan lisäävän sadantaa sekä vetenä että lumena, pidentävän kasvukautta sekä vaikuttavan ikiroudan sulamiseen (SWIPA 2011). Nämä muutokset vaikuttavat arktis-alpiinisten kasvilajien levinneisyyksiin ja alueelliseen lajirunsauteen (Parmesan & Yohe 2003, Anisimov et al. 2007, Post et al. 2009). Muutokset ympäristöoloissa voivat johtaa lajien paikalliseen sukupuuttoon, kun uusia sopivia elinolosuhteita ei löydy leviämislle mahdollisen alueen sisältä, ja useimmat tutkimukset ennustavatkin alpiinisen lajirunsauden laskevan (Peters & Darling 1985, Grabherr et al. 1994, Chapin et al. 1995, Dirnböck et al. 2003, Chapin et al. 2005, Anisimov et al. 2007, Lenoir et al. 2008, Wilson & Nilsson 2009). Muutosten ennustamista varten on tunnettava tarkkaan keskeiset mekanismit, jotka vaikuttavat lajien ja yhteisöjen levinneisyyksiin sekä lajirunsauteen (Chapin et al. 1996, Pausas & Austin 2001, Agrawal et al. 2007, Löffler & Pape 2007).

Lajirunsaus kiinnostaa tutkijoita, sillä sen muutokset kuvaavat laajemmin kasviyhteisössä tapahtuvia prosesseja (Grace 1999). Lajirunsaus vaikuttaa positiivisesti ekosysteemin toimintaan esimerkiksi lisäämällä kasvien mahdollisuuksia saada ravinteita ja valoa (Spehn et al. 2000, Niklaus et al. 2001). Korkea lajirunsaus voi myös jarruttaa arktis-alpiinisen kasvillisuuden muutosta ilmaston lämmetessä (Virtanen et al. 2010). Eri toiminnallisiin ryhmiin kuuluvien lajien yhteisesiintymisen on myös osoitettu vähentävän fyysikaalista häiriötä vuorenrinteillä (Pohl et al. 2009). Alpiinisilta alueilta löytyy globaalisti merkittäviä monimuotoisuuskeskittymiä (*engl. biodiversity hot spot*), mikä lisää tarvetta lajirunsauden muutosten ennustamiseen myös luonnonsuojelunäkökulmasta (Körner 2004). Perinteisesti lajirunsautta on tutkittu tarkastelemalla sen muutosta suhteessa erilaisiin sitä rajoittaviin ympäristömuuttujiin kuten ilmastoon ja kosteusoloihin (Grace 1999, Pausas & Austin 2001).

Abioottiset eli elottoman luonnon tekijät kuten maaperä ja mikroilmasto ovat tärkeimpiä tekijöitä, jotka selittävät arktis-alpiinisten lajien levinneisyyksiä ja lajirunsautta pienessä mittakaavassa (Kammer & Möhl 2002, Walker et al. 2001, Körner 2003, Bruun et al. 2006, Brooker et al. 2008, Austin & van Niel 2011, le Roux et al. 2013 a). Viime aikoina kuitenkin myös bioottisten tekijöiden kuten kilpailun sekä kasvien välisten vuorovaikutusten merkitys arktis-alpiinisessa ympäristössä on huomioitu (Choler et al. 2001, Callaway et al. 2002, Brooker et al. 2008, le Roux et al. 2012, Virtanen et al. 2012, le Roux et al. 2013 a). Abioottiset muuttajat vaikuttavat kasvillisuuteen sekä suoraan että välillisesti bioottisten muuttujien kautta, ja niiden vaikutus on perusteltua tuntea eri mittakaavoissa, eri alueille ja erilaisissa kasviyhteisöissä (Grace 1999, Lenoir et al. 2012, Virtanen et al. 2012). Paljon huomiota saavat yhä myös lajirunsautta tuottavuuden kautta selittävät teoriat, mutta niidenkin taustalla vaikuttavat samat abioottiset ja bioottiset muuttajat (esim. Grime 1977, Oksanen 1996, Field et al. 2009, Whittaker 2010, Virtanen et al. 2012). Yksittäisten muuttujien tarkastelun sijaan on alettu korostaa muuttujien monimutkaisten vuorovaikutusten ymmärtämistä (Grace 1999, Gough et al. 2000, Grime 2001, Pausas & Austin 2001, van der Welle et al. 2003, le Roux et al. 2013 b). Tällöin myös ne tekijät, joiden vaikutus ei yksinään näytä merkittävältä voivat osoittautua kokonaisuudelle tärkeiksi (Pausas & Austin 2001, le Roux et al. 2012).

Tutkimuksen mittakaava vaikuttaa siihen, miten suuri eri muuttujien merkitys kasvillisuudelle on (Grace 1999, Huston 1999, Levin 1992, Pearson & Dawson 2003, Virtanen et al. 2013). Tärkeimmät globaalia arktis-alpiinista lajirunsautta rajoittavat tekijät ovat lämpötilojen alhaisuus ja kasvukauden lyhyys (Körner 2003). Alueellisella tasolla korostuvat korkeuden, ilmaston sekä lajipoolin merkitykset (Grytnes 2003, Holten 2003: 179, Virtanen et al. 2003: 165, Bruun et al. 2006, Heikkinen & Neuvonen 1997). Alpiinisessa kasvillisuudessa paikallisten tekijöiden merkitys on kuitenkin lajirunsauden kannalta suurin, sillä topografian vaihtelu tuottaa heterogeenisiä kasvupaikkoja ja mahdollistaa erilaisten kasviyhteisöjen esiintymisen lähellä toisiaan (Walker et al. 2001, Litaor et al. 2008). Topografinen vaihtelu voi jopa parantaa kasvien mahdollisuuksia selviytyä ilmaston lämmitessä, koska etäisyys seuraavaan sopivaan kasvupaikkaan on tarpeeksi lyhyt kolonisaatiolle (Randin et al. 2009 a, Randin et al. 2009 b, Scherrer & Körner 2011, Lenoir et al. 2012). Pienessä mittakaavassa myös kilpailun ja kasvien välisten

positiivisten vuorovaikutusten merkitykset nousevat esiin (Bruun et al. 2006, Michalet et al. 2006, le Roux et al. 2013 a). Pienen mittakaavan tutkimuksen etu on myös se, että harvinaisemmat lajit tulevat edustetuksi vaihteluun (Grace 1999).

Tässä tutkimuksessa selvitän abioottisten tekijöiden roolia putkilokasvien sekä toiminnallisten kasviryhmien lajirunsausten paikallisessa vaihtelussa. Lajirunsauden merkitys ekosysteemille riippuu myös siitä, miten tasaisesti lajirunsaus jakautuu eri kasviryhmiin (esim. Pohl et al. 2009). Toiminnallisten ryhmien erilaisten ympäristövasteiden tunteminen on tärkeää, koska niiden suhteellisten osuuksien oletetaan muuttuvan arktisilla ja alpiinisilla alueilla (Harte & Shaw 1995, Maestre et al. 2009, Elmendorf et al. 2012). Muutos vaikuttaa kasvien välisten vuorovaikutusten kautta sekä ryhmien lajirunsauksiin että kokonaislajirunsauteen (Pajunen et al. 2011).

Tässä tutkielmassa tarkastelussa ovat paikallinen topografinen vaihtelu, maaperätekijät sekä geomorfologinen häiriö. Niiden suhdetta lajirunsauteen ja toisiinsa tutkitaan monimuuttujamalleilla. Tarkasteluun on valittu aiemman teorian perusteella tärkeimmät suorat kasvutekijät kuten valo, vesi ja lämpötila (Austin 2002, Austin & van Niel 2011). Ilmaston lämpenemisen on kokeellisesti osoitettu vaikuttavan suoraan maaperän lämpötilaan ja kosteuteen ja sitä kautta lajiyhteisöön (Harte & Shaw 1995). Paikallistopografinen vaihtelu ja geomorfologinen häiriö valittiin tarkasteluun, koska niiden merkitys lajirunsauteelle korostuu arktis-alpiinisessa ympäristössä (Bruun et al. 2006, le Roux & Luoto 2013). Paikallisen topografian vaikutus lumipeitteeseen ja sen kautta mikroilmastoon, hydrologiaan ja kasvillisuuteen on kiistaton (Walker et al. 2001, Bruun et al. 2006, Litaor et al. 2008, Austin & van Niel 2011, Scherrer & Körner 2011). Ilmastonmuutoksen oletetaan aiheuttavan arktisilla ja alpiinisilla alueilla muutoksia etenkin lumipeitteen paksuuteen, mikä vaikuttaa alpiinisiin kasviyhteisöihin (Alcamo et al. 2007). Geomorfologisen häiriön huomioiminen on parantanut sekä lajien levinneisyysmallien että lajirunsausmallien ennustavuutta, mutta suhde tunnetaan vielä heikosti (le Roux et al. 2013 b, le Roux & Luoto 2013). Geomorfologinen häiriö on myös yksi alueellista lajirunsautea ylläpitävä tekijä, koska se vapauttaa tilaa uusille lajeille ja pienialaisena myös lisää alueellista heterogeenisuutta (Grime 2001, le Roux & Luoto 2013). Geomorfologisten prosessien oletetaan muuttuvan ja vähenevän arktisilla alueilla sekä ilmaston lämpenemisen että siitä

seuraavan kasvillisuusmuutoksen seurauksena, millä on osaltaan vaikutusta lajirunsauteen (Virtanen et al. 2010).

Tutkimusasetelma, jossa tutkimusalueelta tutkitaan jokainen neliometri, mahdollistaa näiden muuttujien tarkan havainnoinnin, koska muuttujien vaihtelu tapahtuu samassa mittakaavassa (Pearson & Dawson 2003, Austin & van Niel 2011, le Roux et al. 2013 b). Yleensä kasvillisuuden levinneisyyttä kartoittavat tutkimukset antavat ainoastaan taustatietoa mekanismien tutkimiselle kokeellisesti, eikä niiden tuloksia voida laajemmin yleistää (Oksanen & Virtanen 1995). Tässä tutkimuksessa tarkka tutkimusasetelma antaa kuitenkin paremman mahdollisuuden myös ilmiöiden taustalla vaikuttavien mekanismien tarkastelulle. Tutkimusaineisto kerättiin Kilpisjärvellä Saana-tunturin rinteellä, jossa kasvuolosuhteita luonnehtivat sekä pohjoiset piirteet eli arktisuus että maaston korkeus eli alpiinisuus. Tutkitun alueen kasvillisuus edustaa tyypillistä, yksinkertaista tunturikangasta, jolla kuitenkin ympäristömuuttujat ja kasvilajisto vaihtelevat suuresti pienessä mittakaavassa (le Roux et al. 2013 a). Tutkimusala on pieni, mutta sen valinnassa kiinnitettiin erityistä huomiota paikallisten abioottisten muuttujien riittävään vaihteluun (le Roux et al. 2013 a, Wisz et al. 2013). Alueellisella tasolla vaikuttavien muuttujien vaihtelu, kuten erot korkeudessa, kallioperässä ja ilmastossa pyrittiin minimoimaan.

Tutkimukseni tarkoitus on vastata seuraaviin kysymyksiin:

1. Miten maaperätekijät, topografia ja geomorfologinen häiriö selittävät putkilokasvien lajirunsauteen vaihtelua arktis-alpiinisessa ympäristössä pienessä mittakaavassa?
2. Miten näiden tekijöiden merkitys vaihtelee kasvien toiminnallisten ryhmien välillä?

Kysymyksiin etsitään vastauksia suuren aineiston alueellisella mallintamisella sekä aiheeseen liittyvän runsaan kirjallisuuden perusteella. Tutkimus toteutettiin osana Suomen akatemian Finnish Research Programme on Climate Change (FICCA)-hankkeen Impacts of climate change on Arctic environment, ecosystem services and society (CLICHE)-projektia, joka tutkii ilmastonmuutoksen vaikutuksia arktisilla alueilla.

2 Arktis-alpiininen kasvillisuus

Tutkimusalue sijaitsee Kilpisjärvellä Saana-tunturin pohjoisrinteellä noin 700 metrin korkeudessa. Se on osa maamme laajinta yhtenäistä paljakka-aluetta. Alue kuuluu subarktiseen ilmastovyöhykkeeseen, eli pohjoisen arktisen vyöhykkeen eteläisimpään osaan. Leveyspiirien perusteella kyseinen vyöhyke on tundrakasvillisuutta, mutta tutkimusalueen korkeuden vuoksi se edustaa ensisijaisesti alpiinista tundrakasvillisuutta. Alpiinisella tarkoitetaan yleisesti vuoristossa puurajan yläpuolista kasvillisuutta, josta Suomen tuntureilla käytetään nimitystä paljakka (Grabherr et al. 2003: 3). Suomen paljakalla kasvuolosuhteet ja lajisto ovat verrattavissa sekä arktisiin että alpiinisiin elinympäristöihin ympäri maailmaa (Grabherr et al. 2003: 3, Väre & Partanen 2009: 19). Maaperätekijöillä on tässä tutkimuksessa tärkeä rooli, ja niiden suhteen Kilpisjärven seutua luonnehtii paremmin termi alpiininen kuin arktinen (Oksanen & Virtanen 1995). Vaikka arktisuus tuokin tutkimusalueen kasvuoloihin oman lisänsä, on myös työn teoreettinen pohja enemmän alpiinisen kasvillisuuden tutkimuksessa, ja käytän tässä työssä kasvillisuudesta ja kasvuympäristöstä termiä arktis-alpiininen (*engl. arctic-alpine*) (Billings 1973, Körner 2003).

Arktista ja alpiinista kasvillisuutta käsitellään kirjallisuudessa usein yhdessä, koska kasvuolosuhteet ovat samantyyppisiä ja lajisto samankaltainen (Billings 1973, Grime 2001). Oksanen ja Virtanen (1995) ovat tutkineet pohjoisen Fennoskandian alpiinista ja arktista kasvillisuutta. Heidän mukaansa alpiinisessa vyöhykkeessä lumen vaikutus on suurempi sekä kosteuden että maan lämpötilan kautta. Lumen vaikutus korostuu runsaan paikallistopografisen vaihtelun myötä (Billings 1973, Oksanen & Virtanen 1995, Bruun et al. 2006). Arktisella tundralla ikirouta peittää laajempia alueita kuin alpiinisella, ja maaperän kosteus ja lämpötilan vaihtelu ovat alpiinista vyöhykettä pienempiä (Billings & Mooney 1968, French 2007). Routailmiöt ovat yleisempiä arktisella tundralla, kun taas alpiinisella tundralla voimakkaat tuulet aiheuttavat enemmän häiriötä (Billings & Mooney 1968, Hjort ja Luoto 2009). Arktisilla alueilla lämpötilan ja valon kausittaisella vaihtelulla on suuri merkitys kasvillisuudelle, mutta alpiinisessa vyöhykkeessä myös niiden päivittäinen vaihtelu on tärkeää (Billings 1973). Lajidiversiteetiltään alpiininen tundra on paljon arktista tundraa rikkaampi (Körner 2003). Arktisen tundran lajirunsautta laskevat paitsi matalammat

kesälämpötilat, myös jäätiköitymishistoria ja mesotopografisen vaihtelun vähydestä johtuva erilaisten mikrohabitaattien vähyys (Billings 1973, Austrheim & Eriksson 2001). Arktis-alpiininen maaperä on lumen suojasta johtuen keskimäärin lämpimämpi kuin arktinen, jolloin erityisesti ruohot ja heinämäiset kasvit pärjäävät varpuja paremmin (Oksanen & Virtanen 1995). Arktisella tundralla taas varpujen osuus on ruohoja ja heinämäisiä kasveja suurempi. Arktisella ja alpiinisella tundralla esiintyvät pitkälti samat suvut ja lajit, mutta lajien arktisten ja alpiinisten ekotyyppeiden välillä on eroavaisuuksia, kuten alpiinisten ekotyyppeiden nopeampi sopeutuminen lämpötilan muutoksiin (Billings 1974). Sammalet ja jäkälät ovat hyvin yleisiä sekä alpiinisessä että arktisessä kasvillisuudessa (le Roux et al. a), mutta ne jäävät tämän tutkimuksen ulkopuolelle. Jatkossa kasvillisuudesta puhuttaessa viitataan siis aina putkilokasveihin.

2.1 Kasvillisuutta rajoittavat tekijät

Lyhyt kasvukausi ja matalat päiväkeskilämpötilat ovat tärkeimmät arktis-alpiinista kasvillisuutta globaalisti rajoittavat tekijät (Chapin et al. 1996, Körner 2003: 1). Pohjoisessa Fennoskandiassa alueelliseen lajirunsauteen vaikuttavat merkittävästi myös korkeuden ja topografian aiheuttamat erot lumipeitteen paksuudessa sekä kallioperästä johtuvat maaperän ravinteisuuden erot (Oksanen & Virtanen 1995). Kasvillisuuden perustuotanto on arktis-alpiinisessa ympäristössä vähäisempää kuin alempana vuoristossa tai pienemmillä leveyksillä (Walker et al. 1994).

Ankarat kasvuolosuhteet vaativat kasveilta sopeutumista. Useimmat arktis-alpiiniset kasvit ovat monivuotisia, ja joidenkin lajien yksilöt saattavat elää satoja vuosia (Molau 2003: 127). Pitkäikäisyys vähentää osaltaan huonojen kasvukausien vaikutusta lajin selviämiseen. Muita sopeutumiskeinoja ovat esimerkiksi kasvullinen lisääntyminen, pieni koko ja ainavihannat lehdet sekä juuriston suuri biomassa suhteessa maanpäälliseen biomassaan (Billings & Mooney 1968, Oksanen & Virtanen 1995, Körner 2003, Grime 2001: 50). Monivuotisten kasvien etuna on myös, että talvehtineet silmut voivat alkaa versoa ja jopa kukkia myös ohuen lumipeitteen alla jo ennen sulamista (Walker et al. 2001: 287). Arktis-alpiiniset kasvit sietävät kylmyyttä ja ovat sopeutuneet yhteyttämään alhaisissa lämpötiloissa (Körner 2003: 180). Tärkein yhteyttämistä rajoittava tekijä alpiiniselle kasvillisuudelle on kuitenkin valon

määrä (Körner 2003: 180). Arktisella tundralla kasvit pystyvät kompensoimaan kasvukauden lyhyttä käyttämällä pitkien päivien valon yhteyttämiseen (Billings 1973).

Maaperän kylmyys, karuus ja happamuus rajoittavat kasvien hiilen sitomista sekä orgaanista ainesta hajottavien pieneliöiden toimintaa (Billings 1973). Myös lahottavia sieniä ja sienijuuria on vähemmän (Körner 2003: 163). Ravinteiden määrä maaperässä korreloi suoraan maaperän orgaanisen aineksen kanssa, ja pohjoisen ekosysteemeissä yksi tärkeimmistä haasteista on käyttökelpoisen typen puute, joka johtuu kylmän maaperän biologisen aktiivisuuden alhaisuudesta (Körner 2003: 149–150). Osa lajeista on erikoistunut ottamaan tyyppiä sulamisvesistä aikaisin keväällä, jolloin niiden typpimäärä on runsain, vaikka lämpötilat ovat liian alhaiset tavallisten kasvien typenottamiseen (Walker et al. 2001: 276). Typen ohella myös fosforin ja kaliumin puute rajoittaa kasvua, mutta eri ravinteiden suhteellinen tarve vaihtelee kasvillisuusyhteisön mukaan (Chapin & Shavers 1985, Arnesen et al. 2007).

2.2 Toiminnalliset ryhmät

Lajien ympäristövasteiden tutkiminen erikseen on työlästä, joten ekologeilla ja kasvimaantieteilijöillä on tapana jakaa kasvit vaatimuksiltaan ja vaikutuksiltaan samankaltaisten kasvien ryhmiin (Huston 1994: 4). Ryhmien sisäiseen lajirunsauteen vaikuttavien tekijöiden tunteminen valaisee kokonaislajirunsauteen vaihtelua. Hustonin (1994: 4–5) mukaan biodiversiteettiä tutkittaessa toimivat parhaiten ryhmät, jotka eivät kilpaile keskenään samoista resursseista ja joiden merkitys eliöyhteisössä on samanlainen.

Tässä tutkimuksessa kiinnostus kohdistuu siihen, vaihtelevatko eri ympäristötekijöiden vaikutukset lajirunsauteen toiminnallisten ryhmien välillä. Toisin sanoen, miten ryhmän rakenteelliset ja ekologiset piirteet vaikuttavat sen lajirunsauteen erilaisissa ympäristöissä. Tutkimusalalla havaitut kasvilajit on jaettu toiminnallisiin ryhmiin Chapinin ja muiden (1996) mukaan. Jako on yleisesti käytössä arktis-alpiinisessä ekologiassa ja sen on osoitettu sopivan myös kasvillisuuden muutoksen tutkimiseen (Chapin et al. 1996). Ryhmien perusteena on käytetty piirteitä, jotka vaikuttavat kasvin stressin ja häiriön sietokykyyn sekä migraatiokykyyn (esimerkiksi kasvunopeus, puuvartisuus, kasvin koko ja elämänkierto).

Kokeellisesti on havaittu, että ryhmät vastaavat muutoksiin kosteus- ja ravinneoloissa ryhmälle tyypillisesti, mutta lämpötilan muutoksen vaikutukset eivät ole ryhmien sisällä yhtä selviä (Chapin et al. 1995). Jakoa kohtaan on esitetty myös kritiikkiä, erityisesti ilmaston muutokseen liittyvien muuttujien toimivuuden suhteen (Dorman & Woodin 2002).

Taulukossa 1 on esitelty tässä työssä käytetyt toiminnalliset ryhmät, jotka vastaavat suoraan Bruunin ja muiden (2006) käyttämää jakoa putkilokasvien osalta. Chapinin ja muiden (1996) jaottelusta on poikettu siinä, että sarakasvit on luettu osaksi heinämäisiä kasveja. Puut ja pensaat on jätetty taulukosta pois, koska ne lajien vähyyden vuoksi jätettiin pois myös analyysistä. Taulukossa mainitut tyypilliset ominaisuudet eivät välttämättä koske ryhmän jokaista lajia, mutta ovat yleisiä ryhmän sisällä.

Toistaiseksi kasvien välisiä interaktiota on tutkittu lähinnä lajikohtaisesti (esim. le Roux et al. 2013 a), mutta niiden piirteiden oletetaan olevan tyypillisiä myös toiminnallisille kasviryhmille, vaikka ryhmäkohtaisista vaikutuksista ei vielä olekaan tarpeeksi tietoa (Maestre et al. 2009). Erityisesti varpuryhmien suhde ympäristömuuttujiin on kiinnostava, koska niiden vaikutus muiden lajien esiintymiselle on merkittävä (Bruun et al. 2006, le Roux et al. 2012, Pajunen et al. 2011). Varvut helpottavat muiden lajien esiintymistä (fasilitaatio) esimerkiksi sitomalla ravinteita ja maankosteutta sekä suojaamalla häiriöltä (Callaway 1992), mutta lisäävät samalla kilpailua valosta (Pajunen et al. 2011). Ilmaston lämmitessä varpujen biomassan on jo havaittu lisääntyvän, ja niiden levinneisyyksien siirtyvän rinteillä ylemmäs (Kullman 2002). Ainavihantien varpujen odotetaan hyötyvän erityisesti ravinteiden lisääntymisestä ja lämpötilan noususta (Dorman & Woodin 2002). Muiden ryhmien lajirunsaudet muuttuvat erityisesti korkeiden ainavihantien varpujen runsastuessa (Walker et al. 2006, Pajunen et al. 2011). Ruohot ja heinät hyötyvät myös ravinteiden lisääntymisestä ja lämpötilan noususta ja pystyvät vastaamaan kilpailuun valosta kasvamalla korkeutta (Dorman & Woodin 2002). Niiden lajirunsaudet saattavat nousta matalien kasvien kuten sammalten ja jäkälien lajirunsausten kustannuksella (Walker et al. 2006, Pajunen et al. 2011, Elmendorf et al. 2012).

Taulukko 1. Toiminnalliset ryhmät arktis-alpiinisessa kasvillisuudessa (Billings & Mooney 1968, Jonasson & Callaghan 1992, Chapin et al. 1996, Bruun et al. 2006, Väre & Partanen 2009).

	Tyypillisiä ominaisuuksia	Esimerkkilajeja tutkimusalueella
Kesävihannat varvut	<ul style="list-style-type: none"> - Puinen varsi - Maksimilätvuskorkeus suuri - Suuri resurssien tarve - Herbivorien ravintoa - Hyviä kolonisoimaan häiriön jälkeen 	<ul style="list-style-type: none"> - <i>Betula nana</i> - <i>Salix herbacea</i> - <i>Vaccinium myrtillus</i>
Ainavihannat varvut	<ul style="list-style-type: none"> - Puinen varsi - Maksimilätvuskorkeus suuri - Yhteyttämis aika pitkä - Herbivorit välttelevät - Menestyvät ravinteittomilla ja kuivilla paikoilla - <i>Ericoid</i>-mykoritsasieni auttaa typen sitomisessa - Sietävät huonosti routailmiöitä 	<ul style="list-style-type: none"> - <i>Cassiope tetragona</i> - <i>Empetrum hermaphroditum</i> - <i>Vaccinium vitis-idaea</i>
Ruohot	<ul style="list-style-type: none"> - Ruohovartisia - Monipuolinen ryhmä - Tuulipölytteisiä - Dominoivat kosteissa ja ravinteisissa kasvupaikoissa 	<ul style="list-style-type: none"> - <i>Solidago virgaurea</i> - <i>Trientalis europeae</i> - <i>Pedicularis lapponica</i>
Heinämäiset kasvit	<ul style="list-style-type: none"> - Ruohovartisia - Kapeat lehdet - Hyviä kolonisoimaan häiriön jälkeen - Herbivorit välttelevät - Maanalaisia meristeemejä 	<p><i>Poaceae</i>-, <i>Cyperaceae</i>- ja <i>Juncaceae</i>-heimot kokonaisuudessaan</p>

3 Lajirunsaus

3.1 Lajirunsaus monimuotoisuuden määreenä

Lajirunsaus on ekologinen muuttuja, jonka avulla on yksinkertaisinta kuvata luonnon alueellista monimuotoisuutta (Gotelli & Colwell 2001). Lajirunsaus (engl. *species richness*) tarkoittaa havaittujen lajien määrää tietyllä alueella, mutta alueen kokoa ei ole määritelty eikä otantamenetelmää standardoitu yleisesti (Whittaker et al. 2001). Kun lajirunsaus suhteutetaan pinta-alaan, puhutaan lajitiheydestä (engl. *species density*) (Huston 1994: 65). Luonnon monimuotoisuutta on lajiversiteetin kannalta perinteisesti ekologiassa tutkittu Whittakerin (1960) määrittelemillä kolmella muuttujalla: alfa-, beeta- ja gamma-diversiteeteillä. Alfa-diversiteetillä tarkoitetaan paikallista monimuotoisuutta, ja sitä kuvataan usein lajirunsaudella. Alueen kokonaisvaltaisen monimuotoisuuden tuntemiseen tarvitaan paikallisen lajirunsauden lisäksi tietoa myös esimerkiksi elinympäristöjen monimuotoisuudesta (Whittaker et al. 2001). Sitä mitataan beeta-diversiteetillä, joka kuvaa paikallisen diversiteetin muutosta ja gamma-diversiteetillä, joka kuvaa maiseman tai alueen lajiversiteettiä (Whittaker 1960, Huston 1994: 72–73, Whittaker et al. 2001). Tässä työssä tarkastelun kohteena on jo tutkimusalueen pienuudesta johtuen alfa-diversiteetti.

Lajirunsausta käytetään perustana monille ekologisille yhteisörakennetta selittäville malleille (Gotelli & Colwell 2001). Lajimäärien tunteminen palvelee myös suojeluekologiaa, sillä sen päämääränä on usein alueellisen lajimäärän säilyttäminen tai kasvattaminen (Heikkinen & Neuvonen 1997, Gotelli & Colwell 2001). Eettisten syiden lisäksi biodiversiteettiä tutkitaan ja halutaan suojella, koska sen vaikutukset ekosysteemien toiminnalle ovat monimutkaisia ja osin tuntemattomia (Hooper et al. 2005). Ilmaston, maaperätekijöiden ja kasvillisuuden sisäiset ja väliset vuorovaikutukset ovat monimutkainen vyyhti, jossa lajirunsauden merkitys näkyy eri tavoin eri mittakaavoissa (Heikkinen & Neuvonen 1997, Grace 1999, Hooper et al. 2005). Vuoristojen biodiversiteetin suojelua on korostettu myös, koska valtaosa maailman ihmisistä saa juomavetensä vuoristoista alkavista joista, ja kasvillisuuden merkitys vuoristojen hydrologialle tunnetaan yhä liian huonosti (Körner 2004). Suomen arktis-alpiinisissa ympäristöissä lajirunsaudella näyttää olevan merkitystä esimerkiksi geomorfologisen häiriön esiintymiselle (Virtanen et al. 2010). Alpeilla taas on havaittu, ettei maaperän stabiloitumista eroosioherkissä rinteissä auta suuri lajirunsaus sinällään, vaan

lajirunsauden tulee olla jakautunut tasaisesti erilaisiin toiminnallisiin ryhmiin, koska vasta erityyppiset juuret yhdessä sitovat maaperää (Pohl et al. 2009).

3.2 Lajirunsautta selittävät tekijät

3.2.1 Kasvutekijät

Vaikka lajirunsaus on yhteisöekologinen määre ja selittää mahdollisuutta lajien yhteisesiintymiseen eli koeksistenssiin, ilmenee lajirunsauteen vaikuttavien tekijöiden vaikutus yksittäisten lajien ja niiden levinneisyyksien kautta (Zobel 1992). Paikallinen lajirunsaus voidaan yksinkertaistaa kolonisaation (laji ilmaantuu uudelle alueelle, engl. *colonization*) ja lajien katoamisen (engl. *extinction*) summaksi (Grime 2001). Kolonisaatioon vaikuttavat myös alueelliset tekijät, mutta lajin katoaminen riippuu ennen kaikkea paikallisista tekijöistä (Grime 2001). Pohjimmiltaan kaikki riippuu siitä, millaiset olosuhteet kasvupaikka tarjoaa kunkin lajin edustajille. Lajirunsaus on aina riippuvainen myös alueen kasviyksilöiden määrästä ja niiden koosta (Grace 1999). On esitetty, että tuotannon ollessa alhaista ja kilpailun vähäistä, arktis-alpiinista lajirunsautta säätelisi ensisijaisesti kolonisaatio eikä niinkään lajien katoaminen (Bruun & Einars 2006).

Kasvupaikka on yksinkertaisesti ymmärrettynä se paikka tai alue, jossa kasvi elää. Laajemmin ymmärrettynä kasvupaikka ovat myös kaikki ne tekijät, jotka vaikuttavat kasvin kasvuun eli kasvutekijät. Kasvutekijän ilmeneminen luonnossa muodostaa vaihteluvälin, jota kutsutaan ympäristögradientiksi (Austin 2002). Lajeilla on eri ympäristögradienttien suhteen oma tyypillinen sietoalue eli amplitudi ja ne pyrkivät täyttämään luonnossa ekolokeron, jossa eri ympäristögradientteihin liittyvät sietoalueet kohtaavat (Pearson & Dawson 2003). Sietoalueen rajoilla ja sen ulkopuolella kasvutekijä ilmenee kasvin kasvua ja lajin esiintymistä rajoittavana tekijänä (Austin 2002). Kolonisaatio ja lajin häviäminen tapahtuvat etupäässä juuri sietoalueen rajoilla, eivätkä lajin optimaalisessa kasvuympäristössä (Heegaard 2002). Kasvutekijät voidaan jakaa suoriin tekijöihin, resurssitekijöihin ja epäsuoriin tekijöihin (Austin 1980). Suorat tekijät vaikuttavat kasviin sen kuluttamatta niitä kuten valo ja lämpötila. Resurssitekijöitä taas ovat kasvin suoraan kuluttamat resurssit kuten vesi ja ravinteet. Epäsuorat tekijät vaikuttavat kasviin välillisesti vaikuttamalla johonkin suorista kasvutekijöistä. Esimerkiksi pinnanmuodot ovat epäsuora tekijä, joka

vaikuttaa kasvin mahdollisuuksiin saada valoa ja kosteutta ja sitä kautta myös ravinteita (Austin 2002, Walker et al. 2001). Kasvien suhde kasvutekijöihin ei ole yksisuuntainen, vaan myös kasvillisuus vaikuttaa ympäristötekijöihin, esimerkiksi tuottamalla tietynlaista maannosta tai säätelemällä veden liikkumista. Arktis-alpiinisessa ympäristössä esimerkiksi geomorfologinen häiriö vaikuttaa kasvipeitteeseen ja lajirunsauteen, ja ne puolestaan säätelevät osaltaan geomorfologisen häiriön ilmenemistä (Hjort & Luoto 2009).

Yksittäisen tekijän vaikutuksen ymmärtäminen on vaikeaa, koska eri muuttujien välisten interaktioiden eli yhteisvaikutusten merkitys voi olla suurempi kuin kummankaan yksinään (Pausas & Austin 2001, Bruun et al. 2006). Yksinkertainen esimerkki ovat kosteus ja lämpötila, jotka molemmat vaikuttavat suoraan arktis-alpiiniseen kasvillisuuteen, mutta kosteuden saatavuus kasveille riippuu lämpötilasta (Hodkinson 1999). Lämpötilan ollessa korkea kosteutta haihtuu ja sen ollessa liian alhainen vesi jäätyy. Koska lajirunsautea säätelevät monet tekijät ja niiden väliset monimutkaiset vuorovaikutukset, yhden muuttujan tuntemista tärkeämpää on ymmärtää laajasti olosuhteita, joissa tietty lajirunsaus ilmenee (Huston 1994: 7).

Kasvutekijät ryhmitellään abioottisiin ja bioottisiin. Abioottisiksi tekijöiksi kutsutaan kaikkia elottoman luonnon tekijöitä, jotka johtuvat maaperästä ja ilmastosta (Kalliola 193: 36). Kasviin vaikuttavia abioottisia muuttujia on kutsuttu myös perusekolokeroksi (engl. *fundamental niche*), koska ne määrittävät ympäristögradienleilta sen ekolokeron, johon kasvi teoriassa sopii, jos se olisi olemassa yksinään ilman muita lajeja (Hutchinson 1957). Alpiinisessa ja arktisessa ympäristössä tärkeimmät suurilmastolliset muuttujat ovat sademäärä ja lämpötila, ja mikroilmastossa myös tuulella tai paisteisuudella voi olla vaikutusta kasvillisuuteen (Oksanen & Virtanen 1995, Breckle 2002: 33). Maaperällisiä tekijöitä ovat esimerkiksi kallioperä, maaperä, ravinteisuus, sekä hydrologia. Maannos on myös tärkeä kasvupaikkatekijä, mutta sitä ei suoraan voida laskea abioottiseksi, koska sen syntymiseen vaikuttavat myös bioottiset prosessit (Eurola 1999). Topografia on abioottinen muuttuja, joka vaikuttaa kasvillisuuteen epäsuorasti sekä ilmaston että maaperämuuttujien kautta (Walker et al. 2001).

Bioottisia kasvutekijöitä ovat muiden eliöiden vaikutukset kasviin (Kalliola 1973: 36). Niitä kutsutaan myös toteutuneeksi ekolokeroksi (engl. *realized niche*), koska ne kasvien välisten vuorovaikutusten avulla joko rajaavat tai kasvattavat perusekolokeroa (Hutchinson 1957). Kasvien välillä vaikuttaa monimutkaisia vuorovaikutussuhteita eli interaktioita. Kilpailu samoista resursseista on negatiivista interaktiota (Grime 2001). Fasilitaatio eli toisen lajin kasvun helpottaminen taas on esimerkki positiivisesta interaktiosta (Choler et al. 2001). Grimen (1977) mukaan bioottisten kasvutekijöiden vaikutus lajirunsauteen korostuu alueilla, joilla perustuotanto on suurta, ja kasvillisuuden välisten interaktioiden merkitystä arktis-alpiinisissa kasviyhteisöissä onkin aiemmin pidetty pienenä (esim. Matthew et al. 2009). Viime vuosina kuitenkin myös kilpailun ja fasilitaation on osoitettu olevan ainakin paikallisesti merkittäviä mekanismeja (Oksanen & Virtanen 1995, Choler et al. 2001, le Roux et al. 2012). Interaktioiden merkitys riippuu myös kasviyhteisöstä (Austrheim & Eriksson 2001, Choler et al. 2001). Variksenmarja (*Empetrum hermaphroditum*) ja vaivaiskoivu (*Betula nana*) ovat lajeja, jotka vaikuttavat muiden lajien runsauteen arktis-alpiinisessa kasvillisuudessa (Mod 2012). Myös eläinten ja kasvien väliset vuorovaikutukset ovat biottisia kasvutekijöitä. Alpiinisessa ympäristössä laidunnus, siementen kuljetus, lannoitus sekä maaperäeliöstön toiminta ovat esimerkkejä eläinten vaikutuksista kasvillisuuteen. Etenkin laidunnuksen vaikutuksesta kasvillisuuteen on runsaasti tutkimuksia arktis-alpiinisista ympäristöistä, ja sen oletetaan vähentävän kilpailun merkitystä (esim. Eskelinen & Oksanen 1996).

3.2.2 Mittakaavan merkitys

Lajirunsautta ja siihen vaikuttavia tekijöitä on tarpeellista tutkia eri mittakaavoissa (Whittaker et al. 2001). Koska eri ilmiöiden esiintyminen on ajallisesti ja spatiaalisesti erilaista, tulevat niiden vaikutukset kasvillisuuteen esiin eri mittakaavoissa (Pearson & Dawson 2003). Mittakaava vaikuttaa suoraan lajirunsauteen niin, että mitä suurempi kokonaisalue on tarkasteltavana, sitä enemmän lajeja esiintyy, koska erilaisten habitaattien kirjo kasvaa (Wiens 1989).

		Globaali	Alueellinen	Paikallinen
A B I O T T I S E T	lämpötila	←————→		
	kasvukausi	←————→		
	korkeus		←————→	
	mantereisuus / mereisyys		←————→	
	ravinteet	←-----→	←————→	←————→
	mesotopografia		←————→	←————→
	maaperätekijät		←————→	←————→
	geomorfologinen häiriö			←————→
	mikroilmasto			←————→
B I O T T I S E T	lajipooli		←————→	
	kilpailu	←-----→	←————→	←————→
	fasilitaatio	←-----→	←————→	←————→
	laidunnus			←————→

Kuva 1. Arktis-alpiinista lajirunsautta selittävät tekijät eri mittakaavoissa (kuvan malli: Pearson & Dawson 2003, sisältö: Billings & Mooney 1968, Heikkinen 1996, Virtanen et al. 2003, Körner 2003, Bruun et al. 2006, Wisz et al. 2013).

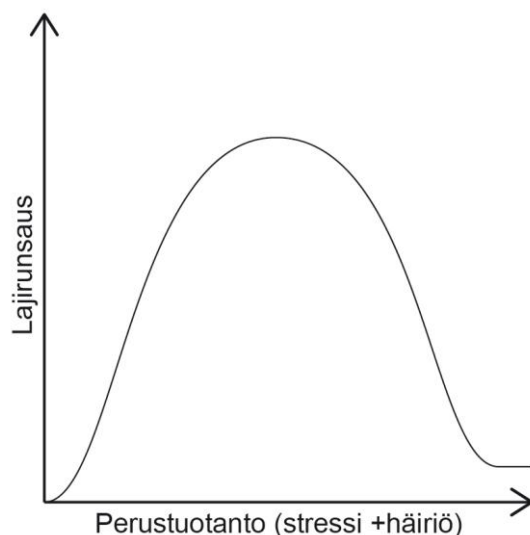
Alpiinista lajirunsautta parhaiten selittävät tekijät kuten maaperätekijöiden vaihtelu esiintyvät paikallismittakaavassa (Körner 2003, Bruun et al. 2006, Marini et al. 2008). Merkittävin paikallinen muuttuja on topografinen vaihtelu, joka luo maastoon erilaisten mikrohabitaattien mosaiikin (Walker et al. 2001). Pienimmässä mittakaavassa on ymmärrettävä myös eri tasojen väliset yhteydet, kuten alueellisen lajipoolin vaikutus (Gough et al. 2000). Alueellinen lajipooli tarkoittaa tutkimusalueen ympäristössä esiintyviä lajeja, eli kaikkia niitä lajeja, jotka periaatteessa voisivat esiintyä tutkimusalueella (Grace 1999). Lajipoolia pienemmässä mittakaavassa esiintyvät kasvillisuutta rajoittavat tekijät ikään kuin siivilöivät lajipoolista ne lajit, joille kasvuolosuhteet eivät sovi (Körner 2003). Kuvassa 1 on esitetty missä mittakaavoissa arktis-alpiiniseen lajirunsauteen vaikuttavat muuttujat ja esiintyvät. Bioottisten muuttujien merkitystä on korostettu paikalliselle lajirunsaudelle, mutta tuore tutkimus esittää niiden vaikuttavan lajien levinneisyyksiin myös suuremmissa mittakaavoissa ja pidemmällä ajanjaksolla (Wisz et al. 2013). Vaikka sama tekijä voi

vaikuttaa lajirunsauteen useammassa mittakaavassa, saattaa vaikuttava mekanismi muuttua pinta-alan mukana (Wisz et al. 2013).

3.2.3 Stressi, häiriö ja tuottavuus

Biologisen diversiteetin selittäminen on säilynyt yhtenä ekologeja eniten kiehtovista kysymyksistä, sillä erilaisia lajirunsautea selittäviä hypoteeseja on julkaistu yli sata (Palmer 1994). Viime vuosikymmenten tärkeimmät paikallisen lajirunsauteen vaihtelua selittävät teorit nojaavat resurssien puutteeseen (stressiin) ja häiriöön lajirunsautea rajoittavina tekijöinä (Huston 1994, Grace 1999, Grime 2001). Häiriö tarkoittaa ulkoista tekijää tai mekanismeja, joka suoraan aiheuttaa biomassan tuhoutumista (Grime 2001: 8, 80). Arktisessa ja alpiinissa ympäristössä häiriötä aiheuttavat esimerkiksi herbivorit, tuuli, pakkanen, kuivuus ja geomorfologiset prosessit. Jos taas tekijä vähentää biomassaa vaikeuttamalla yhteyttämistä, on kyse stressistä (Grime 2001: 8). Stressiä aiheuttavat alpiinisessa ja arktisessa ympäristössä suoraan resurssien niukkuus, kuten alhaiset lämpötilat, valon vähyys ja kuivuus (Körner 2003).

Grimen (2001) teoriassa lajirunsaus vaihtelee tuottavuusgradientilla, jota määrittävät stressi ja häiriö, ja muodostaa tuottavuuden suhteen unimodaalisen eli yksihuippuisen käyrän (Kuva 2). Lajirunsaus on sen mukaan suurinta kun stressi ja häiriö ovat keskitasolla ja estävät kilpailussa parhaiten pärjäävien lajien dominointia. Tällöin myös tuotanto on keskitasolla. Maksimaalisen lajirunsaus riippuu mallin mukaan ekolokeroiden määrästä sekä kolonisaatiosta (Grace 1999). Liian suuri stressi estää osaa lajeista kasvamasta, mutta jos stressi on liian alhainen, niin kilpailu pienentää lajirunsautea. Jos taas häiriö on voimakasta, katoavat sitä kestävämmät lajit kokonaan. Toisaalta kilpailun merkitys kasvaa häiriön ollessa hyvin vähäistä, mikä hävittää heikommassa kilpailuasemassa olevat lajit (Huston 1994: 121–122). Alunperin Grime (1977) määritteli alpiinisen ja arktisen ympäristön kasvillisuuden kannalta erityisen stressaavaksi ja kilpailun merkityksen vähäiseksi. Jonasson ja Callaghan (1992) ovat todenneet alpiinisella tundralla olevan paljon kasvu ympäristöjä, joissa sekä stressi että häiriö ovat voimakkaita. Esimerkiksi patjakasvit menestyvät jopa paremmin routimisen häiritsemillä paikoilla (Jonasson & Callaghan 1992).



Kuva 2. Unimodaalisen mallin mukaan lajirunsaus on suurinta tuotannon ollessa keskisuurta. Tällöin myös stressin ja häiriön vaikutus on keskitasolla (Grime 2001, tekijän muokkaama).

Arktisilla alueilla tuottavuuden ja lajirunsauden unimodaalisen suhde on todistettu vain harvoissa tutkimuksissa (Gough et al. 2000, mutta esim. Grytnes 2009). Kuitenkin tuoreessa tutkimuksessaan Virtanen ja muut (2012) osoittivat putkilokasvien lajirunsauden muodostavan unimodaalisen suhteen tuottavuuden suhteen arktisella tundralla sekä pienessä että suuressa mittakaavassa. Tutkimuksessa oli mukana laaja kirjo erilaisia tundran kasviyhteisöjä samasta lajipoolista, ja tuottavuuden vaihtelu aineistossa oli suurta. Tulosten mukaan lajirunsaus oli suurimmillaan tuottavuuden ollessa melko alhainen. Virtasen ja muiden (2012) mukaan tärkein tuottavuuden ja lajirunsauden suhdetta määrittävä mekanismi on kasvien välinen kilpailu resursseista (valo ja ravinteet), ja se lisääntyy varpujen ja korkeiden ruohojen dominanssin kasvaessa. Bruun ja muut (2006) selittivät havaitsemaansa lajirunsauden unimodaalista mallia korkeuden suhteen juuri kilpailun vähenemisellä korkeuden myötä. Myös Grytnesin (2009) tutkimuksessa Norjassa paikallisen alpiinisen lajirunsauden ja kasvillisuuden peittävyuden välinen suhde oli unimodaalinen, mikä viittaa kilpailun valosta olevan merkittävä lajirunsautea selittävä tekijä. Seastedt ja Vaccaro (2001) kokeilivat ravinnelisäysten vaikutusta alpiiniseen lajirunsauteen eri kasviyhteisöissä, ja havainneet, että vaikka sekä fosforin että typen lisääminen kasvattivat selvästi tuottavuutta, lajirunsaudet laskivat ainoastaan typen lisäyksen johdosta. Myös Theodose ja Bowman (1997) havaitsivat että ravinnelisäyksillä aikaansaatu tuotannon kasvu nosti alpiinista lajirunsautea kuivalla niityllä, mutta laski sitä kosteassa kasviyhteisössä. Tulokset osoittavat,

ettei tuotannon kasvu kaikissa tilanteissa johda kilpailun lisääntymiseen ja lajirunsauden laskuun.

Tuotannon lisäksi unimodaalista lajirunsausteoriaa on testattu myös suoraan häiriöön ja stressiin. Fox (1981) osoitti häiriöön perustuvan unimodaalisen mallin toimivaksi arktis-alpiinisella tundralla Alaskassa. Toisessa tutkimuksessa Pohjois-Ruotsissa fyysikaalisen häiriön osoitettiin vähentävän kilpailun merkitystä arktis-alpiinisessa kasvillisuudessa (Olofsson & Shams 2007). Kammer & Möhl (2002) testasivat sekä stressi- että häiriöhypoteesien toimivuutta Sveitsin Alpeilla käyttäen lukuisista eri muuttujista koottuja stressi- ja häiriöindeksejä eri kasviyhteisöissä. Stressihypoteesi ennusti lajirunsautta melko hyvin, mutta häiriöhypoteesi toteutui huonosti. Tekijät epäilivät häiriöhypoteesin toimivuutta huonontavan eri häiriötyyppien kuvaaminen samassa mallissa, koska prosessit ovat luonteeltaan liian erityyppisiä. Viime vuosina kilpailun lisäksi myös fasilitaation on osoitettu vaikuttavan lajirunsauteen arktis-alpiinisessa kasvillisuudessa (Michalet et al. 2006, le Roux et al. 2012). Viime aikoina unimodaalinen suhde on kuitenkin myös kyseenalaistettu sekä globaaleissa että paikallisissa tutkimuksissa, ja on ehdotettu keskittymistä lajirunsauden ja tuottavuuden tutkimiseen omina ilmiönään (Vonlanthen et al. 2006, Adler et al. 2011, Grace et al. 2011). Monimuuttuja-analyysit pystyvätkin selittämään keskimäärin kaksi kertaa enemmän lajirunsauden paikallisesta vaihtelusta kuin perustuotanto yksinään (Grace 1999).



Kuva 3. Yhteenveto lajirunsauteen vaikuttavista tekijöistä ja mekanismeista (Huston 1994, Grace 1999, Choler et al. 2001, Grime 2001).

Kuvassa 3 on esitetty tärkeimmät lajirunsauteen vaikuttavat ilmiöt. Häiriö ja stressi vaikuttavat suoraan siihen, mitkä lajit voivat saapua alueelle ja mitkä häviävät sieltä (Huston 1994). Kilpailu ja fasilitaatio vaikuttavat siihen, miten stressi ja häiriö ilmenevät kullekin lajille, ja miten hyvin laji niitä kestää (Grime 2001, Choler et al. 2001).

4 Topografia

Topografia tarkoittaa Maan pinnanmuotojen vaihtelua. Alueen topografia heijastelee sen ilmastollisia, hydrologisia ja geomorfologisia oloja, jotka kaikki vaikuttavat kasvillisuuden alueelliseen jakautumiseen (Pausas et al. 2003). Suurtopografiaan kuuluva korkeusvaihtelu on tärkein lajirunsauteen vaikuttava tekijä alueellisessa mittakaavassa (Holten 2003, Bruun et al. 2006). Topografisella heterogeenisyydellä on kuitenkin tärkeä merkitys lajien levinneisyyksiin ja lajirunsauteen myös pienemmissä mittakaavoissa (Whittaker 1960, Molau 2003: 126, Pausas et al. 2003).

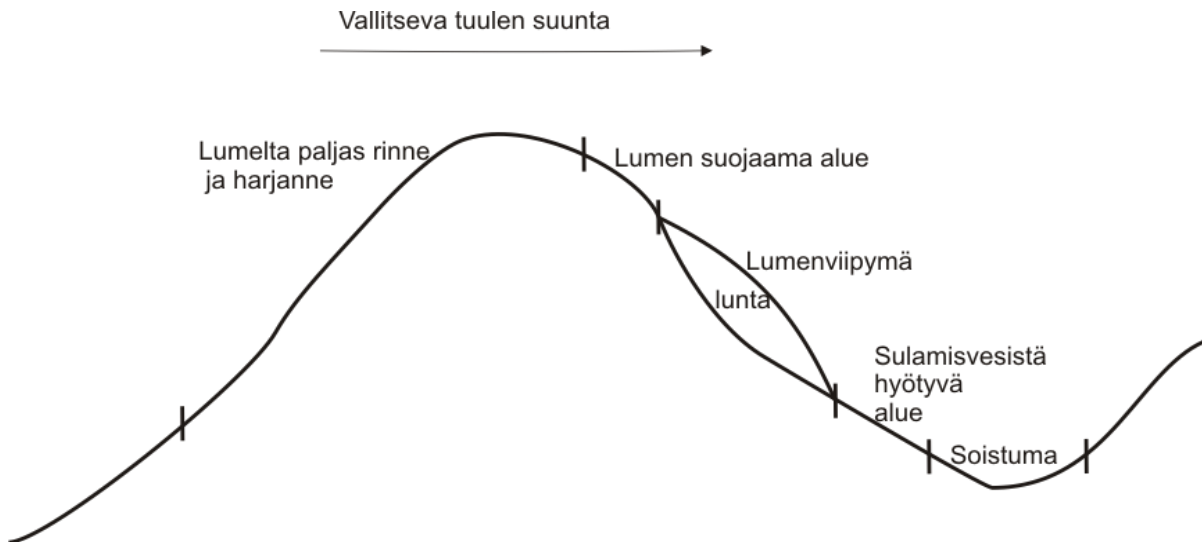
Mesotopografialla tarkoitetaan pinnanmuotojen vaihtelua paikallisesti, esimerkiksi kymmenien metrien sisällä. Sen merkitys on vuoristoissa suurempi kuin alangolla, koska rinteet ovat jyrkempiä ja vaihtelu suurempaa, ja koska korkealla kasvit ovat riippuvaisempia suojaavista ympäristötekijöistä (Billings & Mooney 1968, Körner 2003: 32). Mesotopografialla on kasvillisuuteen merkittäviä epäsuoria vaikutuksia. Rinteen suunta ja jyrkkyys vaikuttavat suoraan, kuinka paljon säteilyä rinne voi maksimissaan saada (McCune & Keon 2002). Valosäteily on kasvillisuudelle suora kasvutekijä, joka vaikuttaa kasvien levinneisyyksiin myös pienessä mittakaavassa (Austin & van Niel 2011). Säteilyn lämpöenergia taas vaikuttaa maan kosteuteen ja kasvien vesitasapainoon (Austin & van Niel 2011). Pohjoisella pallonpuoliskolla etelä- ja lounaisrinne ovat kasvillisuudelle suotuisimmat kasvupaikat (Price 1971, Körner 2003), ja ne myös haihduttavat pohjoisrinnettä enemmän (Isard 1986). Alpiinisella tundralla säteilyäkin tärkeämpi vaikutus kasvillisuudelle on mesotopografian vaikutus lumen jakautumiseen (Walker et al. 2001: 266, Kivinen et al. 2012). Suurin merkitys on lumipeitteen vaikutuksilla maankosteuteen ja maaperän lämpötilaan sekä kasvukauden pituuteen, jotka taas vaikuttavat maaperän

ravinnepitosuuksiin ja kasvien mahdollisuuksiin ottaa ravinteita (Litaor et al. 2008). Mikrotopografialla tarkoitetaan hyvin pienellä alalla (alle 1 x 1 m) esiintyvää pinnanmuotojen vaihtelua. Sen merkitys lajirunsaudelle alpiinisessa kasvillisuudessa ei ole yhtä selkeä kuin mesotopografian (Rose & Malanson 2012).

Topografia selittää merkittävästi sekä kokonaislajirunsautta että joidenkin toiminnallisten ryhmien lajirunsautta arktis-alpiinisessa ympäristössä (Bruun et al. 2006, le Roux & Luoto 2013). Topografisen vaihtelun ottaminen mukaan esimerkiksi bioklimaattisiin malleihin, on tarkentanut huomattavasti niiden kykyä ennustaa lajien levinneisyyksiä (Luoto & Heikkinen 2008, Randin et al. 2009). Rungas mesotopografinen vaihtelu myös tasoittaa ilmaston muutoksen aiheuttamaa lajien paikallista häviämistä ja siirtymistä rinnettä ylöspäin vuoristoissa, koska lajit voivat kolonisoida alueita samalta korkeudelta (Peters & Darlings 1985, Luoto & Heikkinen 2008, Lenoir et al. 2012).

4.1 Mesotopografinen gradientti ja lumipeitteen vaikutus

Mesotopografiset pinnanmuodot vaihtelevat painanteista rinteiden kautta harjanteisiin (Bruun et al. 2006). Kuvassa 4 on esitetty mesotopografinen gradientti, joka kuvaa rinteiden eri osien kasvuolosuhteita lumipeitteen jakautumisen perusteella (Billings 1973). Tuuli puhaltaa tuulenvastaisten rinteiden ja harjanteiden lumen pois, ja se kasaantuu suojanpuoleiseen rinteeseen kinoksiksi etenkin painanteisiin. Pohjois-Suomessa lumenviipyymiä esiintyy erityisesti pohjois- ja itärinteillä (Kivinen et al. 2012). Vaikka vuosittaiset lumimäärät ja sulamisajankohdat vaihtelevat, toistuu lumipeitteen alueellinen jakautuminen alpiinisella tundralla yleensä lähes samanlaisena vuodesta toiseen, mikä mahdollistaa selkeiden kasviyhteisöjen syntymisen ja säilymisen (Johnson & Billings 1962). Lumikuviot ovat tärkein kasviyhteisöjen alueellista jakautumista selittävä tekijä alpiinisella tundralla (Litaor et al. 2008).

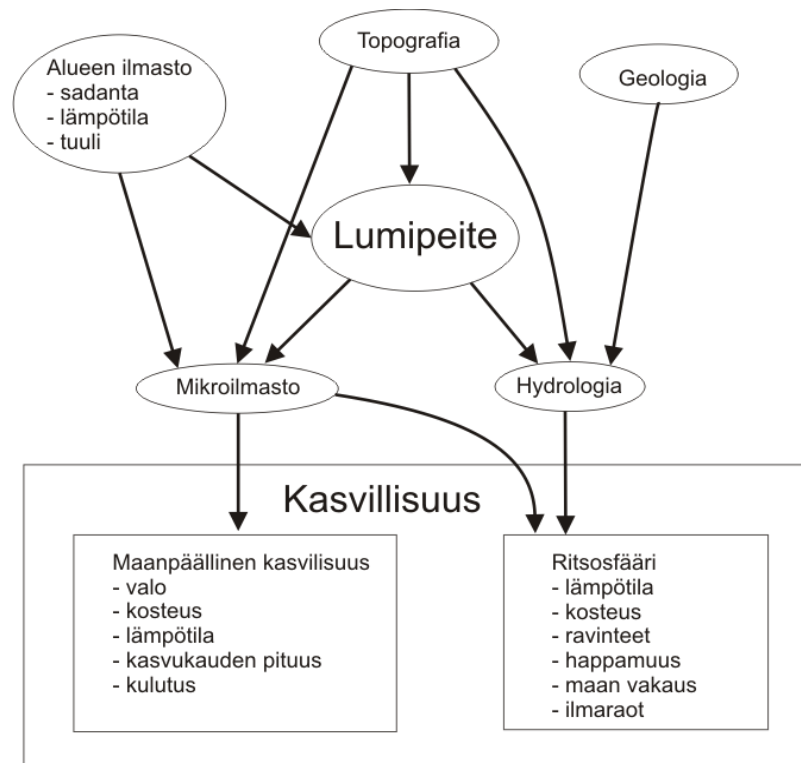


Kuva 4. Lumigradientti (Billings 1973, tekijän muokkaama).

Lumigradientilla voidaan nähdä kolme vaihetta: harjanteiden ja tuulen puoleisten rinteiden lumesta paljaat tuulenpieksemät, lumen suojaamat rinteet, sekä lumenviipymät (Billings 1973, Virtanen et al. 2003, Kivinen et al. 2012). Lumenviipymän alapuolelle rinteeseen syntyy sulamisvesien vaikutuksesta kostea niitty ja painauman pohjalle puronuoma tai soistuma (Billings 1973). Lumipeitteen merkitys kasviyhteisölle välittyy sekä stressin että häiriön kautta (Choler 2005, le Roux & Luoto 2013). Sen vaikutukset kasvillisuuteen mikroilmaston ja hydrologian kautta on esitetty kuvassa 5.

Monilla lajeilla on lumen paksuuden suhteen kapea sietoalue, ja yleisimmin lajia tavataan aina samassa kohdassa gradienttia (Björk & Molau 2007). Lumigradientin ääripäissä ja kasvillisuus on sopeutunut äärioloihin. Harjanteiden lumelta vapailla tuulenpieksemillä kasvillisuus vaihtelee kankaista kuivaan niittyyn (Billings 1973). Kankaiden kasvillisuus muodostuu etupäässä patjakasveista ja ainavihannista lajeista, jotka muodostavat matalia ja tiheitä kasvustoja (Väre & Partanen 2009). Kasvukausi on pitkä, mutta kasvit joutuvat talvisin kestämään kuivuuden ja kylmyyden aiheuttamaa stressiä sekä tuulen ja routimisen aiheuttamaa häiriötä (Hodkinson et al. 1999, Kivinen et al. 2012). Tuulen vaikutus on merkittävin juuri tuulen pieksemillä kankailla, joissa se lisää haihduntaa myös talvella, kun lumi ei suojaa kasveja (Billings & Mooney 1968). Tuulen mukana kulkevat partikkelit myös kuluttavat kasvillisuutta (Billings 1974). Kun lumipeite ei suojaa maata, kasvillisuuden sisällä vaikuttava lämpötila on lähellä ilman lämpötilaa, ja maaperä pääsee jäätymään, mikä

hankaloittaa kasvien veden ottoa ja lisää routahäiriötä (Hodkinson et al. 1999). Maaperässä on vähän ravinteita, koska sulamisvedet eivät tuo niitä lisää, ja kuivuus hankaloittaa osaltaan ravinteiden ottoa (Billings & Mooney 1968). Kasvillisuus on matalaa ja tiivistä, mikä auttaa säilyttämään suotuisan lämpötilan kasvillisuuden sisällä ja suojaa myös maata jäätymiseltä (Billings 1974). Toisaalta keväällä kasvillisuuden lämpötila nousee nopeasti, ja myös maa sulaa ja kuivaa nopeasti, joten kasvit kukkivat aikaisin, ja kasvukausi on pitkä (Walker et al. 2001: 295).



Kuva 5. Lumipeitteen vaihteluun vaikuttavat tekijät sekä sen vaikutus kasvillisuuteen Walkerin ja muiden (2001: 284) mukaan (tekijän muokkaama).

Lumenviipymillä on oma tyypillinen kasviyhteisönsä, joka koostuu esimerkiksi sammalista, saroista, kääpiöpajuista sekä ruohoista (Björk & Molau 2007, Väre & Partanen 2009). Kasvukausi on lyhyt, mutta talvella lumi suojaa kasvillisuutta ja maata kylmyydeltä, kuivumiselta ja routailmiöiltä (Bokhorst et al. 2009). Kasvuolosuhteet voivat olla talvellakin niin lämpimät, että kasvit pystyvät pitämään yllä pimeähengitystään (Körner 2003). Maan lämpötila vaikuttaa mikrobien toimintaan ja typen ja hiilen kiertoon lumipeitteen alla (Seastedt & Vaccaro 2001, Litaor et al. 2008). Lumenviipymässä ritsosfäärin lämpötila voi

olla talvella lähellä nollaa, jolloin maaperän biologinen aktiivisuus ja maatumisen voivat jatkua läpi talven (Hodkinson et al. 1999, Walker et al. 2001: 294–297). Keväisin lumenviipymät sulavat hitaasti ja kylmät sulamisvedet estävät myös ritsosfääriä lämpenemästä (Hodkinson et al. 1999). Sulamisvedet huuhtelevat maaperästä ravinteita ja hienoa maa-ainesta. Lumenviipymän keskusta syntyy kasvien kannalta huono kasvualusta, joka on hapan ja pidättää huonosti vettä (Choler 2005). Myös maaperän orgaanisen aineksen osuus on lumenviipymissä pienempi, mikä laskee maaperän hedelmällisyyttä (Choler 2005, Gough et al. 2000). Talven aikana lumenviipymät voivat saada uutta mineraalimaata, jos lumipeitteelle kertyy tuulen kuljettamaa laskeumaa (Körner 2003). Lumenviipymien kasvillisuus voi yhteyttää ja aloittaa versomisen ja kukkimisen, kun ohut lumipeite vielä peittää niitä, mikä pidentää hieman muuten lyhyttä kasvukautta (Billings 1973). Toisaalta varhainen kukkiminen aiheuttaa tilanteen, jossa ympäröivä lumi heijastaa niihin lisää kasveille haitallista UV-B-säteilyä (Walker et al. 2001: 292–293). Kasveilla on kuitenkin erilaisia keinoja suojautua siltä. Aivan lumenviipymien alapuolella kasvillisuuden ja erityisesti ritsosfäärin lämpötila voivat olla myös kesällä erityisen alhaisia, kylmän ilman ja sulamisvesien valuessa lumenviipymiltä alaspäin, mikä heikentää kasvien veden- ja ravinteidenottoa (Walker et al. 2001: 295–296).

Lumenviipymien ylä- ja alapuolella on lumen suojaamaa rinnettä, jonka kasvillisuus on kosteaa niittyä (Billings 1973). Lumenviipymien alaosat ja niiden alapuoliset rinteet pysyvät kosteina pitkään, koska hitaasti sulava lumenviipymä luovuttaa sulamisvesiä alapuoliselle rinteelle tasaisesti läpi kevään, ja pysyvä lumenviipymä koko kasvukauden ajan (Björk & Molau 2007). Ne saavat valuvien sulamisvesien mukana myös ylimääräistä ravinnekuormaa ja niillä esiintyykin rehevin alpiininen kasvillisuus ja vaateliaimmat lajit (Bruun et al. 2006). Maankosteus on suurin lumigradientin painanteissa (Billings 1973).

4.2 Topografian vaikutus lajirunsauteen

Topografialla on suuri vaikutus kasvilajistoon, koska se luo erilaisia kasvupaikkoja, joilla on omat tyypilliset kasviyhteisönsä (Molau 2003: 126, Björk & Molau 2007). Mesotopografia siis vaikuttaa kasvillisuuden heterogeenisuuteen ja sitä kautta paikalliseen lajirunsauteen (Grace 1999). Juuri topografian tarjoaman vaihtelun vuoksi vuoristoissa on mahdollisuus jopa monimuotoisuuskeskittymiin (Löffler & Pape 2008). Lenoirin ja muiden (2012)

mukaan myös vähäisempi mesotopografinen vaihtelu takaa riittävän paikallisen lämpötilavaihtelun, jotta arktis-alpiiniset lajit voivat säilyä ilmaston lämmitessä. Mesotopografian ja lajien ominaisuuksien yhteys tunnetaan jo melko hyvin, mutta Choler (2005) kaipaa lisää tutkimusta juuri kasvuyhteisön tasolle.

Tärkein tutkimus mesotopografian vaikutuksesta arktis-alpiiniseen lajirunsauteen on Bruunin ja muiden (2006) tutkimus usealta eri vuorelta Skandien pohjoisosista. He havaitsivat topografian selittävän ruohojen lajirunsaattia jopa enemmän kuin korkeus. Heidän tuloksissaan ruohojen lajirunsaus kasvoi harjanteelta kohti painaumaa. Lajirunsauden on lukuisissa tutkimuksissa havaittu olevan suurinta lumensyvyysgradientin keskivaiheilla ja vähäisempää sen ääripäissä, missä häiriö on voimakkaampaa (Heikkinen & Neuvonen 1997, Virtanen et al. 2003, Choler 2005, Bruun et al. 2006, Björk & Molau 2007). Virtasen ja muiden (2003) mukaan tuulenpieksemien kankaiden lajirunsaus on keskitasoa ja kaikista alhaisin lajirunsaus on lumenviipymissä. Cholerin (2005) mukaan lajirunsaus on suurin lumigradientin keskivaiheilla, koska lumen suoja on tarpeeksi suuri, mutta kasvukausi on kuitenkin tarpeeksi pitkä, jolloin myös huonommin kylmää kestävä lajit pärjäävät. Kuivilla kankailla ravinteiden vähyys ja geomorfologinen häiriö vähentävät lajirunsaattia (Choler 2005). Lumenviipymissä taas kasvukauden lyhyys ja ravinteiden ja kosteuden saannin vaikeus kasvukauden aikana pienentävät lajirunsaattia (Choler 2005). Aikaisin sulavissa lumenviipymissä lajirunsaus, ravinteisuus ja humuspitoisuus ovat suurempia kuin myöhään sulavissa (Körner 2003: 61). Heikkinen ja Neuvonen (1997) ovat löytäneet Lapin arktis-alpiiniselta tundralta lumenviipymistä myös yllättävän suuria lajirunsaattia.

5 Maaperä

Maaperä on irtaimen maan kerros peruskallion päällä. Paljakalla se on yleensä ohut ja muodostuu hitaasti (French 2007). Periglasiaalisuus eli maaperän vähintään kausittainen routiminen on merkittävä piirre arktisissa maaperissä (French 2007). Routiminen rajoittaa maaperän biologista aktiivisuutta sekä veden ja ravinteiden saatavuutta kasveille (Hodkinson et al. 1999). Maaperän ja kasvillisuuden vuorovaikutus tapahtuu ritsosfäärissä eli juurten vaikutuskerroksessa (Walker et al. 2001). Suurin osa alpiinisten kasvien juurista on alle 20 cm syvyydessä, mutta monilla lajeilla on myös muutamia huomattavasti syvemmälle ylettäviä juuria (Körner 2003). Maaperän mikroilmasto tarkoittaa maaperän lämpötilaa ja kosteusoloja, joihin vaikuttavat esimerkiksi geomorfologia, topografia sekä kasvipeite. Lisäksi maaperässä kasvillisuuteen vaikuttavat kasvin tarvitsemat ravinteet sekä niiden kiertoon vaikuttavat prosessit, joita kosteus- ja lämpötila säätelevät. Arktis-alpiinisessa ympäristössä suuri osa biologisesta aktiivisuudesta tapahtuu maaperässä, ja myös suurin osa biomassasta sijaitsee maaperässä (Hodkinson et al. 1999, Körner 2003). Alpiinisella tundralla sienijuuria on vähemmän kuin alangolla, koska niiden toimintaa maaperässä häiritsevät geomorfologiset ilmiöt, alhainen lämpötila sekä liika kosteus (Walker et al. 2001: 276).

Maaperätekijät ovat arktisilla ja alpiinisilla alueilla osoittautuneet parhaiksi yksittäisiksi lajirunsautta selittäviksi tekijöiksi (Körner 2003, van der Welle 2003, Gough et al. 2000, Löffler & Pape 2008, Kammer & Möhl 2002). Kuitenkin niiden merkitykset vaihtelevat suuresti erilaisissa tundrakasvivyhteisöissä ja eri mittakaavoilla. Maaperätekijöillä on myös voimakkaita keskinäisiä vuorovaikutussuhteita (esim. Gough et al. 2000, Van der Welle et al. 2003), joten vaikka muutos yhdessä tekijässä vaikuttaisi lajirunsautteen vain vähän, voi lajirunsaus pidemmällä aikavälillä muuttua suuresti muissa tekijöissä tapahtuvan muutoksen kautta (Hodkinson et al. 1999). Esimerkiksi topografia vaikuttaa maan lämpötilaan ja maankosteuteen, ja ne yhdessä vaikuttavat ravinteiden kiertoon ja geomorfologisen häiriön esiintymiseen (Hodkinson et al. 1999, Hjort 2006, Lenoir et al. 2012). Tässä tutkimuksessa maaperätekijöistä käytettiin maankosteutta, maan lämpötilaa, pH:ta sekä kalsiumpitoisuutta, joiden merkityksestä kasvillisuudelle kerrotaan seuraavaksi enemmän.

5.1 Maaperän kosteus

Kasvit tarvitsevat maaperän vettä elintoimintoihinsa, ja ravinteet siirtyvät maaperästä juureen maassa olevan kosteuden kautta (Campbell et al. 2008: 786). Maaperän pintaosan kuivuuden vaikutus kasvillisuuteen jaetaan suoraan kuivuus-stressiin sekä epäsuoraan kuivuuden aiheuttamaan ravinnestressiin (Körner 2003: 134). Suurin merkitys on ravinnestressillä, sillä lyhyen kuivuuden aikana alpiiniset kasvit pystyvät huolehtimaan kosteustasapainostaan muutamien pitkien juurien avulla (Körner 2003: 134). Maaperän kosteus säätelee myös mikrobien toimintaa sekä ravinteiden dynamiikkaa maaperässä (Billings & Mooney 1968). Lisäksi maankosteus vaikuttaa esimerkiksi maannoksen syntyyn ja geomorfologisiin prosesseihin (Hodkinson et al. 1999). Maankosteus on siis kasveille resurssi, mutta sillä on vähintään yhtä tärkeitä epäsuoria vaikutuksia (Austin 2002).

Maaperän kosteus nousee korkeuden myötä, vaikkei sadanta kasvaisikaan, koska vuotuinen evapotranspiraatio pienenee kasvukauden lyhentyessä (Körner 2003: 122). Arktisilla alueilla alhaiset lämpötilat ja pilvisuus pitävät ilmaston kosteana (Billings & Mooney 1968, 513). Maankosteus ei siis ole globaalisti arktis-alpiinista kasvillisuutta rajoittava tekijä kasvukauden aikana, mutta sen paikallinen vaihtelu on suurta (Billings & Mooney 1968). Paikalliseen maankosteuteen vaikuttavat arktis-alpiinisella tundralla sadanta, haihdunta ja topografia sekä maaperän kyky pidättää kosteutta (Walker et al. 1994). Mesotopografinen vaihtelu on yksinään merkittävin paikalliseen maankoden vaihteluun vaikuttava tekijä, ja se on esitelty tarkemmin kappaleessa 4. Muiden maankosteuteen vaikuttavien tekijöiden merkitys riippuu myös mesotopografiasta. Kesäsateina saatava kosteus on kasvien käytössä heti, mutta talvella kosteus tulee lumena, ja vapautuu kasvien käyttöön sulamisvesinä keväällä ja kesällä (Hodkinson et al. 1999). Rinteiden keskiosissa ja painanteissa vuosittainen sademäärä on kasvillisuuden kannalta tärkeämpi kuin kasvukauden aikanen, koska merkittävä osa sateesta saadaan lumena, ja sulamisvedet vaikuttavat maankosteuteen myös kesällä (Billings & Bliss 1959, Taylor & Seastedt 1994). Harjanteiden lumettomilla alueilla kesäsateet ja haihdunta ovat kasvillisuudelle merkittävämpiä muuttujia (Walker et al. 1994). Kesälämpötilat vaikuttavat maankosteuteen sekä haihtumisen että lumen sulamisajankohdan kautta (Taylor & Seastedt 1994). Kuivuusstressi koettelee arktis-alpiinisia kasveja paikallisesti ja kausittaisesti (Taylor & Seastedt 1994, Hodkinson et al.

1999). Tyypillisintä kuivuusstressi on talvisin erityisesti lumettomilla ja tuulenpieksemillä harjanteilla ja rinteillä (Billings & Mooney 1968: 514).

Myös maaperän rakenne vaikuttaa paikalliseen maankosteuteen. Alpiiniset maannokset, joissa ei esiinny geomorfologista häiriötä ovat yleensä yläosastaan hyvin humuspitoisia (Körner 2003: 126–134). Humuspitoinen maa on huokoista ja pidättää hyvin kosteutta. Humuskerroksen alla maaperä on kivistä, eikä voi pidättää yhtä paljon vettä. Voimakkaan eroosion alueilla kuten lumenviipymissä ja tuulenpieksemillä maaperän kyky pidättää kosteutta on pienempi, koska humusta on vähemmän, ja maa-aines on karkeampaa (Taylor & Seastedt 1994, Kade et al. 2005). Häiriöttömissä maaperissä noin puolet ritsosfäärin kosteudesta on kasvillisuuden käytettävissä ja häiriöllisillä hieman enemmän (Körner 2003: 126–134). Maan lämpötila on tiiviisti yhteydessä maankosteuteen (Hodkinson et al. 1999). Maankosteus tasoittaa tasoittaa ilman lämpötilasta johtuvia muutoksia maan lämpötilassa (Hodkinson et al. 1999). Lämpötila taas vaikuttaa siihen, onko kosteus kasvien käytettävissä, sillä kosteakin maa on kasvin kannalta kuiva jos maaperä on liian kylmä (Körner 2003).

Tutkimuksissa alpiinisilla ja arktisilla alueilla kosteuden on huomattu olevan yksi kaikkein tärkeimmistä kasvillisuuden ja lajirunsauden alueellista vaihtelua selittävistä tekijöistä (Taylor & Seastedt 1994, van der Welle et al. 2003, Litaor et al. 2008, Löffler & Pape 2008). Suuremman mittakaavan tutkimuksissa lajirunsaus korreloi positiivisesti maaperän kosteusprosentin kasvaessa, mutta vasteen muoto voi olla myös laskeva tai unimodaalinen käyrä kasvupaikasta ja aineiston kosteusprosentin vaihteluvälistä riippuen. Arktisilla alueilla pienessä mittakaavassa unimodaalinen malli on tyypillinen, sillä erityisen kosteissa kasvupaikoissa lajirunsaus voi olla pieni, koska tulviminen heikentää maatumista ja ravinteiden kiertoa (Billings & Mooney 1968, van der Welle et al. 2003, Löffler & Pape 2008). Kosteusgradientilla on erotettavissa selkeät kasviyhteisöt soistuneista painanteista lumenviipymäkasvillisuuden kautta tuulenpieksimien kankaiden ja niittyjen kuivuuteen sopeutuneisiin kasveihin (Billings 1973). Maankosteuden vaikutus lajirunsauteen ilmeneekin juuri yhteisön tyyppin kautta, ja yleensä suurimmat lajirunsaudet löydetään rinteestä lumenviipymien ylä- ja alapuolilta, missä maankosteus on keskitasoa (Walker et al. 2001, Björk & Molau 2007). Monet alpiiniset ruohot sekä kesävihannat varvut tarvitsevat kostean kasvupaikan, kun taas ainavihannat varvut pärjäävät myös kuivassa kasvuympäristössä

(Oksanen & Virtanen 1995). Heinämäisiä kasveja tavataan koko kosteusgradientilla (Chapin et al. 1996). Alpiiniset heinäniityt ovat yleensä kosteilla alueilla, kun taas saroja löytyy sekä kuivilta tuulenpieksemiltä että soistuneista painanteista ja matalat alpiiniset vihvilät esiintyvät myös kuivimmilla rinteillä (Chapin et al. 1996).

Ilmaston lämpenemisen myötä arktis-alpiinisten alueiden ilmasto ja hydrologia tulevat muuttumaan (Alcamo et al. 2007, SWIPA 2011). Maankosteuden paikallista muutosta on kuitenkin vaikea ennustaa, koska maankosteus on yhteydessä niin moneen abioottiseen tekijään sekä kasvillisuuteen itseensä (Hodkinson et al. 1999).

5.2 Maaperän lämpötila

Maaperän lämpötilan vaikutus arktiseen tai alpiiniseen lajirunsauteen tunnetaan huonosti. Scherrer ja Körner (2011) havaitsivat kasviyhteisöjen paikallisen esiintyvyyden olevan vahvassa yhteydessä myös maaperän lämpötilaan Alpeilla. Brooker ja van der Wal (2003) osoittivat kokeellisessa tutkimuksessaan Pohjois-Ruotsissa alpiinisten kasvien maanpäällisten osien biomassan kasvavan maaperän lämpötilan noustessa, vaikka ilman lämpötila pysyi samana. Eniten nousi heinäkasvien tuottavuus. Voidaan siis olettaa, että maaperän lämpötilalla on merkitystä myös lajirunsauteelle, koska tuottavuuden on osoitettu vaikuttavan lajirunsauteen kilpailun kautta (Grime 2001).

Maaperän lämpötila vaihtelee alpiinisessa ympäristössä suuresti pienessä mittakaavassa lähinnä topografian mukaan (Walker et al. 2001, Scherrer & Körner 2011, Lenoir et al. 2012). Kasvipeite on tärkein maaperän lämpötilan alueellista vaihtelua pienessä mittakaavassa säätelevä tekijä kasvukauden aikana (Körner 2003: 44). Kasvipeite suojaa ritsofääriä erityisesti yöaikaiselta lämmön haihtumiselta ilmaan, mutta vähentää sen lämpenemistä päivällä (Körner 2003: 44). Scherrer ja Körner (2011) kuitenkin havaitsivat tutkimuksessaan, että pelkkä muiden abioottisten muuttujien vaikutus yöaikaisiin maaperän lämpötiloihin on merkittävä kasvipeitteen vaikutuksen ollessa pienempi. Abioottisista tekijöistä erityisesti maaperän kosteudella on tärkeä merkitys myös sen lämpötilalle. Kosteassa maaperässä lämpötila on tasaisempi, mutta kuivan maaperän lämpötila vaihtelee ilman lämpötilan mukaan (Hodkinson et al. 1999). Talvella maaperän lämpötilan alueellista vaihtelua säätelee lumipeitteen paksuus (Williams et al. 1998). Topografisen vaihtelun

aiheuttamat erot maaperän lämpötilassa voivat osaltaan helpottaa kasvien kolonisaatiota ilmaston lämmitessä (Lenoir et al. 2012).

Maaperän lämpötila vaikuttaa sekä suoraan kasvin maanalaisten osien lämpötilaan ja toimintaan että välillisesti maaperän biologiseen aktiivisuuteen. Talvella ja keväällä kriittinen lämpötila kasvien maaperätekijöiden kannalta on $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$, jonka yläpuolella vesi on mikrobien käytettävissä ja niiden toiminta mahdollista (Williams et al. 1998). Maaperän lämpötilalla ei ole suurta vaikutusta kasvin yhteyttämiseen, mutta se säätelee pimeähengitystä, ja suurin osa alpiinisten kasvien hengittävästä biomassasta on maanalaisissa osissa (Körner 2003: 43). Yleisesti oletetaan, että maaperän lämpötilan rajoittava vaikutus kasvillisuuteen arktisella ja alpiinisella tundralla tapahtuu ensisijaisesti ravinteiden hankinnan kautta, koska ravinteet ovat tärkein kasvua rajoittava tekijä näillä alueilla (esim. Chapin et al. 1995). Kylmä maaperä vähentää mikrobien toimintaa, hidastaa hiilen kiertoa sekä vaikuttaa maaperän typpivarastoihin, mikä hankaloittaa kasvien ravinteidenottoa (Williams et al. 1998). Sudingin ja muiden (2004) mukaan nämä muutokset voivat johtaa muutoksiin biottisissa interaktioissa sekä lajirunsaudessa. Lämmityskokeissa Harte ja Shaw (1995) havaitsivat ilman lämpenemisen vaikuttavan alpiinisiin kasvilajeihin eniten juuri maaperän lämpötilan muutoksen ja sen aiheuttaman maankosteuden muutoksen kautta. Mekanismeja, joilla maaperän lämpötila vaikuttaa kasvillisuuteen, ei vielä tunneta tarpeeksi kattavasti, koska tutkimuksia, joissa maaperän lämpötilan vaikutus olisi voitu erottaa muista kasvutekijöistä, on toistaiseksi vähän (Brooker & van der Wal 2003). Havström ja muut (1993) ovat esittäneet, että muut kasvupaikkatekijät kuten korkeus vaikuttavat siihen, kuinka suuri osa maan lämpötilan vaikutuksista on suoria ja kuinka suuri osa epäsuoria.

Toiminnallisten ryhmien esiintymisessä on eroja myös maaperän lämpötilan suhteen. Lämpimässä maaperässä voimakkaampi ravinteiden mineralisaatio hyödyttää erityisesti ruohoja ja heinämäisiä lajeja. Viileässä maaperässä, joka ei kuitenkaan jäädy esiintyy enemmän ainavihantia varpuja kuin kesävihantia, koska ne pääsevät yhteyttämään heti lumen sulettua. Lumen suojaamattomalla, syvemmälle jäätyvällä maaperällä taas kesävihannat varvut ovat runsaampia. (Oksanen & Virtanen 1995)

5.3 Maaperän pH ja kalsiumpitoisuus

Maaperän pH on yksi tärkeimpiä lajirunsausta selittäviä tekijöitä, ja myös arktisella ja alpiinisella tundralla pH korreloi voimakkaasti lajirunsauden kanssa sekä alueellisesti että paikallisesti (Gough et al. 2000, Van der Welle et al. 2003, Vonlanthen et al. 2006, Löffler & Pape 2008). Maaperän kalsiumpitoisuus ja pH olivat van der Wellen ja muiden (2003) tutkimuksissa Alaskan tundralla tärkeimmät lajirunsausta selittävät tekijät kosteuden lisäksi. Arnesen ja muut (2007) tutkivat Pohjois-Norjassa eri maaperätekijöiden suhdetta kasvillisuuteen ja totesivat pH:n olevan merkittävin lajikoostumusta selittävä tekijä. Goughin ja muiden (2000) tutkimuksissa Alaskan arktisella tundralla pH:n noustessa yleistyivät erityisesti ruohokasvit, mikä kasvatti kokonaislajirunsausta. Sen sijaan happamilla mailla viihtyvät lajit esiintyivät yleensä myös kasvupaikoilla, joilla pH on korkeampi, mutta niiden osuudet olivat pienempiä. Kokonaislajirunsaudesta voitiin selittää pelkällä pH:lla jopa 82% (r^2). Pohjoisessa Fennoskandiassa maaperän pH ja Ca-pitoisuus voivat olla alueellisesti ja paikallisesti merkittäviä lajirunsausta selittäviä muuttujia (Oksanen & Virtanen 1995, Euroola et al. 2003).

pH:n ja lajirunsauden välisen yhteyden mekanismit tunnetaan edelleen huonosti, mutta maaperän ravinteisuudella ja bioottisilla tekijöillä kuten kilpailulla oletetaan olevan osuutta asiaan (Gough et al. 2000). Maaperässä pH vaikuttaa kationien vaihtoon sekä mineraalien kemialliseen muotoon (Campbell et al. 2008: 788). pH:n alhaisuus viittaa vähäiseen kalsiumpitoisuuteen tai kasville myrkyllisen alumiinin korkeisiin pitoisuuksiin, jotka heikentävät itämistä ja selviytymistä (Rorison 1960). Vaihtelevien ioni-pitoisuuksien kautta pH vaikuttaa myös kasvillisuuden käytettävissä olevien ravinteiden kuten alpiinisessa ympäristössä kasvua rajoittavan fosforin saatavuuteen (Kade et al. 2005, Arnesen et al. 2007). Gough ja muut (2000) ehdottavat maaperän ravinnepitoisuuden ja ravinteiden monipuolisuuden olevan yhteydessä korkeaan pH-arvoon, sillä arktiset kasvilajit käyttävät maaperästä eri tyyppien muotoja.

Alueellisesti maaperän pH riippuu peruskallion tyyppistä, mutta maaperän pH-pitoisuudet vaihtelevat arktisella tundralla myös pienessä mittakaavassa (Gough et al. 2001). Maaperän ikä ja maannos vaikuttavat pH-arvoon. Vanhempi maannos paikassa, jossa on ollut

happamoittamia kasveja tarkoittaa yleensä hapanta maaperää. Vanha maannos voi saada geomorfologisten prosessien kautta uutta mineraalimaata, jonka pH on korkeampi (Gough et al. 2000). Periglasiialisella tundralla routailmiöiden aiheuttama maaperän rapautuminen on jatkuvaa, ja sen myötä uutta mineraalimaata tulee kasvien käyttöön erityisesti aktiivisen rapautumisen alueilla (Arnolsen et al. 2007). Häiriö myös estää happaman maannoksen kehittymisen (Jonasson & Sköld 1983). Jonasson & Sköld (1983) havaitsivat tuulenpieksemän tunturikankaan kuviomaalla pH-gradientin, joka nousi polygonien keskustaa kohti, missä routakuuhunta on aktiivisinta. Myös maaperän kalsium-pitoisuudet kasvoivat keskustaa kohti, ja sama gradientti näkyi myös kasvillisuuden muutoksena tyypillisen variksenmarjakankaan lajistosta kalkinsuosijoihin. Myös vanhemmat tutkimukset tukevat aktiivisen routimisen ja ympäristöä korkeamman pH:n yhteyttä (esim. Rintanen 1970). Myös soliflukatio voi maaperää sekoittaessaan aiheuttaa samanlaisen paikallisen pH:n nousun (Jonasson & Sköld 1983).

Maaperän pH ja kalsiumpitoisuus korreloivat yleensä voimakkaasti (Van der Welle et al. 2003, Arnesen et al. 2007). Myös kalkkipitoisen maan ja putkilokasvien lajirunsauden välillä vallitsee hyvin tunnettu positiivinen yhteys (Grime 2001, Virtanen et al. 2003: 157). Kasvilajien keskuudessa puhutaan kalkinsuosijoista ja kalkin välttelijöistä (Körner 2003: 168). Kasvit tarvitsevat kalkkia toimintoihinsa, mutta maaperän kalkin vaikutus näkyy muiden ravinteiden saannin kautta (Arnesen 2007). Rungas kalkki vähentää kasvien ravinteiden saantia, joten riippuu kasvin mineraalitarpeista, millainen maaperän pH sopii sille parhaiten. Useimmat kasvit pitävät hieman happamasta maaperästä (Campbell et al. 2008: 788).

6 Geomorfologinen häiriö

Geomorfologia tarkoittaa oppia Maan pinnanmuodoista ja niitä muokkaavista prosesseista (Huggett 2007: 3). Geomorfologinen häiriö tarkoittaa, että geomorfologinen prosessi liikuttaa maan pintakerroksia ja estää siten kasvien kasvua (Virtanen et al. 2010). Äkillisissä prosesseissa kasvillisuus saattaa irrota tai juurakko tuhoutua liikkeen voimasta, mikä vähentää biomassaa ja populaation kokoa (Grime 2001). Pitkään jatkuvissa prosesseissa kasvillisuutta ei ehdi kehittyä lainkaan. Suoran häiriön lisäksi geomorfologinen häiriö vaikuttaa kasvillisuuteen myös stressinä muiden ympäristömuuttujien kautta tai parantamalla resurssien saatavuutta, esimerkiksi vaikuttamalla ravinteiden ja veden saatavuuteen (le Roux & Luoto 2013). Häiriön vaikutus lajin levinneisyyteen ilmenee siis myös kasvien välisten negatiivisten ja positiivisten interaktioiden kautta (Fox 1981, Grime 2001).

Geomorfologista häiriötä aiheuttavien ilmiöiden esiintymistä säätelevät abioottiset muuttajat ja kasvillisuus (Hjort 2006, French 2007). Häiriötä aiheuttavat ilmiöt muokkaavat kasvuolosuhteita myös vaikuttamalla muihin abioottisiin muuttujiin kuten maaperän kosteuteen ja ravinnepitoisuuteen (Jonasson & Sköld 1983, Jonasson 1986, Körner 2003). Geomorfologia vaikuttaa ekologisiin prosesseihin ja eliöiden levinneisyyksiin, mutta samalla eliöt säätelevät geomorfologisia prosesseja (Hjort & Luoto 2009). Geomorfologisten prosessien ja muiden ympäristömuuttujien välinen suhde on usein kompleksinen ja ei-lineaarinen (Phillips 2003). Esimerkiksi fluviaalinen aktiivisuus on voimakkaasti yhteydessä kosteus- ja ravinteisuusgradientteihin. Samoin topografian aiheuttamat erot lumen jakautumisessa ja sulamisajoissa vaikuttavat eroosio- ja routailmiöihin (Walker et al. 2001: 283). Monimutkaisten vuorovaikutussuhteiden takia, ei geomorfologisen häiriön itsenäisiä vaikutuksia voida tutkia ilman, että otettaisiin huomioon tärkeimpiä abioottisia muuttujia (Austin & van Niel 2011, le Roux et al. 2013 b).

Yksittäinen häiriötekijä voi vaikuttaa eri lajeihin eri tavoin riippuen lajin ekologisista tarpeista ja kilpailukyvystä (Nyléhn & Totland 1999, Haugland & Beatty 2005, le Roux et al. 2013 b, le Roux & Luoto 2013). Geomorfologiset prosessit vaikuttavat kilpailuasetelman muutoksen kautta lajien levinneisyyksiin, kasviyhteisön koostumukseen ja lajirunsauteen (Fox 1981, Jonasson & Sköld 1983, Grime 2001, Cannone et al. 2004). Paitsi kilpailulla,

myös positiivisilla kasvien välisillä interaktioilla on vaikutusta lajirunsauteen geomorfologisen häiriön alueella. Esimerkiksi sopivan lajin läsnäolo saattaa stabiloida maaperää paikallisesti niin, että myös muuten häiriötä kestävä laji pystyy kasvamaan häiriön vaikutuksessa.

Keskitason häiriö-hypoteesi esittää, että lajirunsauteella on unimodaalinen suhde häiriöön eli lajeja on eniten, kun häiriötä esiintyy keskitasolla (Grime 2001). Tällöin häiriö luo uusia puhtaita alueita kilpailukyvyltään heikkojen lajien kolonisaatiolle, muttei aiheuta eliöille liikaa stressiä (Gough et al. 2000). Lajirunsaus kasvaa geomorfologisen häiriön myötä myös, koska uutta mineraalimaata paljastuu, ja maaperän ravinteisuus kasvaa (Gough et al. 2000). Häiriön ollessa voimakasta tai tiheää lajit, joiden kasvu tai kolonisaatio on hidasta, katoavat (Grime 2001). Häiriöllä on todettu olevan unimodaalinen suhde lajirunsauteen niin häiriön intensiteetin, tiheyden kuin siitä kuluneen ajankin suhteen (Grace 1999). Hustonin (1994: 45–46) mukaan voimakkuudeltaan ja laajuudeltaan suurilla, mutta harvoin esiintyvillä häiriöillä on yleisesti ottaen negatiivinen vaikutus diversiteettiin, kun taas pienempien, mutta usein toistuvien häiriöiden vaikutus lajirunsauteen voi olla positiivinen. Heikon häiriön vaikutus voi olla valikoivaa, eli se poistaa vain tiettyjä lajeja (Grime 2001). Olofsson ja Shams (2007) huomasivat lajirunsauteen kasvavan häiriön jälkeen arktisella tundralla ennen kaikkea, koska paikallinen lajien katoaminen väheni, vaikka myös kolonisaatio lisääntyi. Bruun & Einars (2006) ovat esittäneet, että yleensä arktis-alpiinisessä kasvillisuudessa kolonisaatio vaikuttaa lajirunsauteen enemmän kuin lajien katoaminen. Häiriön vaikutukset lajirunsauteen ovat kuitenkin ja riippuvat esimerkiksi lajikoostumuksesta ja kasviyhteisön kehitysvaiheesta (Grime 2001).

Subarktisella tundralla voimakkainta geomorfologista häiriötä kasvillisuudelle aiheuttavat periglasiialiset prosessit, jotka muokkaavat kasvuolosuhteita (Hjort 2006, Hjort & Luoto 2009). Geomorfologinen häiriö esiintyy paljakalla alueellisessa ja paikallisessa mittakaavassa, joten siksi myös sen vaikutus tulee näkyviin vasta pienen mittakaavan tutkimuksissa (Hjort 2006, le Roux et al. 2013 b). Geomorfologinen häiriö on arktisilla alueilla yleensä voimakkuudeltaan matala, mutta jatkuva tai hyvin säännöllinen ilmiö (French 2007). Periglasiialiset prosessit liittyvät kylmään maaperään ja sen routimiseen ja sulamiseen (Hjort 2006). Myös tuuli ja vesi ovat merkittäviä maanpinnan muokkaajia

kylmissä ilmastoissa (French 2007: 5). Kasvipeite suojaa maata periglasiaalisilta prosesseilta, ja esimerkiksi kryoturbaation ja solifluktion esiintymisessä kasvillisuus on merkittävä selittävä tekijä (Price 1971, Kade et al. 2005, Hjort & Luoto 2009). Kohdissa, joissa kasvillisuus on jo tuhoutunut, on pakkasen, tuulen ja veden aiheuttama eroosio voimakkaampaa (Caine 2001: 63). Kaikki edellä mainitut tekijät vaikuttavat yhdessä geomorfologisen häiriön alueelliseen esiintymiseen. Häiriön merkitys voi korostua kasvuolosuhteiltaan karulla paljakalla, koska biomassan menetys muuttaa kasvin hiilitasapainoa (Rose & Malanson 2012).

Geomorfologisen häiriön vaikutuksesta alpiiniseen lajirunsauteen on vähän tutkimustuloksia (le Roux & Luoto 2013). Klassisessa tutkimuksessaan Fox (1981) osoitti keskitason häiriöhypoteesin pätevän lajidiversitetiin alpiinisella kankaalla, jossa esiintyi kryoturbaatiota. Myös Virtanen ja muut (2010) totesivat häiriöllä olevan voimakas positiivinen yhteys lajirunsauteen. Olofsson ja Shams (2007) osoittivat Pohjois-Ruotsissa kolonisaation lisääntyvän, ja versomistiheyden kasvavan runsaan maaperällisen häiriön seurauksena. Lisäämällä maaperään ravinteita he myös huomasivat lajirunsauden huipun vaihtelevan häiriökäyrällä tuottavuuden mukaan, niin että tuotannon ollessa suurta, lajirunsaus saavutti huippunsa suuremman häiriön kohdalla kuin tuotannon ollessa pientä. Geomorfologisen häiriön huomattiin hidastavan kasvillisuuden suknessiota ja lisäävän kolonisaatiota keski- ja yläalpiinisessa kasvillisuudessa Norjassa (Haugland & Beatty 2005). Rose ja Malanson (2012) sen sijaan totesivat solifluktion esiintymisen lisäävän alueen kasvupaikkojen heterogeenisuutta, mutta vähentävän lajirikkuutta tuottavuuden vähenemisen kautta. Virtanen ja muut (2010) ovat tutkineet miten tuottavuus, geomorfologinen häiriö sekä kasvillisuuden toiminnallinen koostumus vaikuttavat subarktisen ja alpiinisen kasvillisuuden koostumukseen ilmaston lämmitessä. Lajikoostumuksen muutoksella ja geomorfologisella häiriöllä on tulosten mukaan tilastollisesti merkittävä yhteys.

Geomorfologisia muuttujia on alettu ottaa mukaan arktis-alpiinisen kasvillisuuden levinneisyys-, yhteisö- ja lajirunsausmalleihin vasta hiljattain, mutta niiden on jo havaittu parantavan mallien toimivuutta merkittävästi (Randin et al. 2009, le Roux et al. 2013 b, le Roux & Luoto 2013). le Roux:n ja Luodon (2013) sekä le Roux:n ja muiden (2013 b) tulokset osoittavat geomorfologisen häiriön vaikutuksen olevan positiivinen useimpien

tutkittujen arktis-alpiinisten putkilokasvilajien esiintymiselle. Kuitenkin esimerkiksi boreaalisten varpukasvien esiintymiseen vaikutus oli negatiivinen (le Roux et al. 2013 b). Fluviaalisella häiriöllä myös havaittiin selvä positiivinen vaikutus putkilokasvien kokonaislajirunsauteen (le Roux & Luoto 2013). Tulosten perusteella voidaan olettaa, että geomorfologinen häiriö lisää paikallista arktis-alpiinista lajirunsautta, koska se tuottaa kasvupaikkoja erityisesti pienikokoisille alpiinisille lajeille (Hämet-Ahti et al. 1998, le Roux et al. 2013 b). Le Roux:n ja muiden (2013 b) tulokset myös tukevat oletusta, että geomorfologinen häiriö saattaa mahdollistaa lajin kasvun tyypillisen kasvualueensa ulkopuolella (Jonasson & Sköld 1983).

Seuraavissa kappaleissa esitellään tärkeimmät Käsivarren paljakalla geomorfologista häiriötä aiheuttavat prosessit, joiden suhdetta lajirunsauteen tässä työssä tarkastellaan.

6.1 Routailmiöt

6.1.1 Kryoturbaatio

Periglasiialisella tundralla maaperän ylimmät kerrokset voivat lumettomana aikana jäätyä ja sulaa päivittäin, ja syvemmissä kerroksissa jäätyminen ja sulaminen seuraavat vuodenaikaiskiertoa (Körner 2003: 65). Kryoturbaatio tarkoittaa maan routimisen, eli jäätyneen ja sulamisen aiheuttamaa maaperän liikkumista (French 1996: 141). Termin alaisuuteen lasketaan useita eri prosesseja, joissa maa liikkuu eri suuntiin (Hjort 2006). Kryoturbaation vaikutukset näkyvät maan pinnalla erityyppisinä kuviomaisina, kuten verkkoina, kehinä ja raitoina rinteen kaltevuudesta riippuen (Hjort 2006). Kryoturbaatiota esiintyy erityisesti vähälumisissa rinteenosissa ja lumenviipymien alapuolella, joissa maaperä pääsee jäätymään ja jotka ovat sulamisaikaan erityisen kosteita (Walker et al. 2001, Hjort 2006). Kaden ja muiden (2005) tutkimuksessa Alaskan arktisella tundralla kryoturbaatioalueille olivat tyypillistä, ohut lumipeite, alhainen maankosteus, ympäristöä syvempi routakerros, ohut orgaaninen maannoskerros, kasvipeitteen vähäisyys sekä jäkälien ja maksasammalten dominointi suhteessa putkilokasviryhmiin.

Kasvillisuudelle kryoturbaation merkitys välittyy suorana häiriönä (le Roux & Luoto 2013). Kasvillisuuden kannalta voimakkainta häiriötä aiheuttaa neulasjään muodostuminen (Körner

2003: 66, Kade et al. 2005). Neulasjää voi nostaa maanpinnan ylintä kerrosta useita senttimetrejä, jolloin kasvien juuret irtoavat maasta tai ne voivat vaurioitua (Körner 2003: 66). Jään sulaminen liikuttaa ja sekottaa maaperän partikkeleita (Körner 2003: 66). Maaperän epävakaas hankaloittaa alueen kolonisaatiota (Johnson & Billings 1962). Kryoturbaatiosta voi olla kasvillisuudelle myös etua, sillä etenkin ravinneköyhällä alpiinisella kankaalla tai tuulenpieksemällä, jossa rapautuminen on voimakasta, kryoturbaatio sekoittaa maata ja saattaa nostaa uutta ravinnepitoisempaa maata pintaan (Jonasson & Sköld 1983). Jonasson ja Sköld (1983) havaitsivat tutkimuksissaan Pohjois-Ruotsissa, että kuviomaiden aktiivisimmissa osissa voi esiintyä jopa emäksisen maaperän vaativia lajeja. Ympäristöä korkeampi pH saattaa johtua myös orgaanisen aineksen vähyydestä maaperässä (Kade et al. 2005). Kryoturbaation aiheuttamat kuviomaat voivat osaltaan myös lisätä paikallista lajirunsausta, sillä niiden sisälle muodostuu erilaisia mikrohabitaatteja (Johnson & Billings 1962). Rinteessä ravinteet valuvat veden mukana alaspäin ja kryoturbaatioalueen alapuolella paikallinen lajirunsaus saattaa olla erityisen suuri (Oksanen & Virtanen 1995).

Ohuen lumipeitteen alueilla kangaskasvillisuus on paremmin sopeutuneet kryoturbaatioon kuin paksun lumen kohdissa (Jonasson & Sköld 1983). Arktis-alpiinisilla kasveilla on usein yksi pääjuuri (Oksanen & Virtanen 1995), ja kestävien juurten oletetaan olevan yksi strategia epävakaalla maaperällä elävien kasvien selviämiseen (Körner 2003: 67–68). Kuitenkaan Jonasson ja Callaghan (1992) eivät löytäneet tutkimuksissaan merkkejä riittävästä juuriston morfologisesta sopeutumisesta kryoturbaatioon.

Tulevaisuudessa kryoturbaation merkitys kasvillisuudelle tulee pienenemään, koska routakausi lyhenee ja maaperä ei jäädy yhtä syvältä (Jylhä et al. 2008). Lisääntyvä kasvipeite myös sitoo maata paremmin, mikä osaltaan vähentää routailmiöiden esiintymistä ja voimakkuutta (Hjort & Luoto 2009). Tämä kehitys voi johtaa sekä alueellisen että paikallisen lajirunsauden pienenemiseen, kun kasvuympäristöjen heterogeenisuus vähenee (Kade et al. 2005).

6.1.2 Solifluktio

Solifluktio on hidas massaliikunnan muoto, jossa maan vettynyt pintakerros valuu hyvin hitaasti rinnettä alas (Hjort 2006). Periglasiaalisessa ympäristössä ikiroudan päällä ilmiöstä käytetään myös nimitystä gelifluktio (French 1996: 151). Sen aiheuttaa vettyneen maakerroksen sulamis- ja jäätyemiskierron aikaansaama partikkelien hidas siirtyminen rinnettä alaspäin. Maa on saturoitunutta, koska ikiroudan päällä oleva sula kerros ei voi ottaa kaikkea sulamisvettä partikkeleiden väliin (Hugget 2007: 79). Maaperän huokosissa olevan veden jäätyessä partikkelit nousevat ylöspäin ja sen sulaessa ne tipahtavat rinteeseen kaltevuudesta johtuen hieman aiempaa sijaintiaan alemmas rinteessä (Hugget 2007: 63–64). Vettyneen maan pinnalla oleva vesikerros liukastaa liikettä. Solifluktio saattaa muodostaa rinteeseen solifluktiovirtoja tai solifluktiohyllyjä maan pintakerrosten liikkeessä alempia kerroksia nopeammin (Hjort 2006). Solifluktiohyllyjä esiintyy paljakalla erityisesti lumenviipymien alapuolella, missä niiden maaperä on kivennäispitoisesta valumisvedestä johtuen emäksistä (French 1996: 152, Huggett 2007: 285).

Voimakkaan solifluktion alueilla menestyvät kasvit, joiden juuret ovat ohuet ja elastiset, eli ne voivat myötäillä maaperän liikkeitä (Körner 2003: 69). Vaikka solifluktio vaikuttaa kasvillisuuteen suorana häiriönä (le Roux & Luoto 2013), kasvillisuuden lajikoostumus vaihtelee solifluktiohyllyn eri osissa, joten niiden esiintyminen lisää paikallista lajirunsausta (Körner 2003: 69). le Roux:n ja Luodon (2013) tutkimuksessa solifluktion mukanaolo paransi merkittävästi lajirunsausmalleja.

6.2 Lumi- ja tuulieroosio

6.2.1 Nivaatio

Nivaatiot ovat erodoituneita painanteita, joissa esiintyy kausittaisia lumenviipymiä tai pysyvä lumipeite (Hugget 2007: 79). Ne syntyvät yleensä rinteeseen valmiiseen painanteeseen, kun tuuli kasaa lunta ympäristöä paksumman kerroksen, joka sulaa keväällä ympäröivää aluetta hitaammin. Useat eri eroosiotekijät yhdessä kuljettavat maa-ainesta pois painanteesta, jolloin se laajenee ja syvenee (French 1996: 159). Muovaavia tekijöitä ovat esimerkiksi routimisen ja kemiallisten prosessien aiheuttama rapautuminen, sulamisvedet, sekä solifluktio (Huggett 2007: 79). Paksu lumipeite suojaa nivaatioita voimakkailta

routaprosesseilta ja sen kasvillisuutta pakkaselta ja tuulen kulutukselta (Bokhorst et al. 2009). Nivaatioiden maaperä on usein huuhtoutumisen johdosta hiekkainen tai kivikkoinen ja vähäravinteinen sekä pidättää huonosti vettä (Körner 2003: 126). Toisaalta lumipeitteeseen kerääntyy talven aikana tuulenpieksemiltä irronnutta ravinteikkaampaa maainesta, mikä kertyy sulamisvaiheessa etenkin nivaation alaosiin tai sen alapuolelle rinteeseen (French 1996: 206).

Nivaatioissa esiintyy oma lumenviipymäkasvillisuustyypinsä (Björk & Molau 2007, Kivinen et al. 2012, le Roux & Luoto 2013). Nivaation tärkeimmät vaikutukset kasvillisuudelle ovat kasvukauden lyhyys, paksun lumikerroksen suoja, maankosteuden voimakas vaihtelu ja ravinteiden vähyys (Körner 2003: 47). Nämä muuttujat muodostavat gradientit nivaation läpi, ja myös kasviyhteisö muuttuu gradientin mukana, mikä kasvattaa paikallista lajirunsausta varsinkin suuremmissa nivaatioissa (Walker et al. 2001). le Roux:n ja Luodon (2013) tutkimuksessa nivaatiot vaikuttivat selvästi lajirunsauteen. Vaikka nivaation lajirunsaus on usein alhainen, löytyvät korkeat paikalliset lajirunsaudet rinteestä juuri niiden alapuolelta, mitä selittää sulamisvesistä johtuva tasainen maankosteus läpi kasvukauden (Billings 1973, Björk & Molau 2007). Pohjois-Suomessa lumenviipymien odotetaan vähenevän alueellisesti ilmaston lämpenemisen seurauksena, kun lumipeitteen sulamisajankohta aikaistuu, mikä vaikuttaa lajirunsauteen ja ekosysteemiin sekä paikallisella että alueellisella tasolla (Kivinen et al. 2012). Erityisesti lumenviipymien keskellä elävät specialistilajit saattavat paikallisesti kadota, kun ne häviävät kilpailussa vahvemmille lajeille, ja seurauksena on tyypillisten kangas- ja niittylajien dominointi entisissä lumenviipymäyhteisöissä (Björk & Molau 2007, Norokorpi et al. 2008, Scherrer & Körner 2011). Myös kasvukauden aikaisten sulamisvesien väheneminen voi laskea lajirunsausta lumenviipymän alapuolella (Björk & Molau 2007).

6.2.2 Deflaatio

Tuulen aiheuttama eroosio on arktisella ja alpiinisilla alueilla paikoin voimakasta (Hjort 2006, Huggett 2007). Se on voimakkainta talvisin lumesta vapailta rinteillä ja harjanteilla (French 1996: 206). Deflaatio on alue, josta tuuli on irrottanut ja kuljettanut pois löysästi kiinnittynyttä tai irrallista kiviainesta (Hjort 2006). Deflaatio syntyy usein kohoumaan tuulen puoleiselle sivulle, joka on kuiva ja jossa kasvillisuus on jo valmiiksi niukkaa (Hjort 2006).

Kun tuulieroosio pääsee alkamaan, vähenee myös kasvillisuuden määrä maaperän ohentuessa, mikä lisää eroosiota entisestään, ja myös esimerkiksi fluviaalinen eroosio voimistuu (French 1996). Intensiivinen deflaatiokehitys johtaa painanteen syntyyn (Hjort 2006). Tuuli irrottaa deflaatioista erityisesti hiekka- ja silttipartikkeleita, jolloin jäljelle jää karkeampaa materiaalia tai savea, joka on liian hienoa irrotakseen (Hugget 2007: 85). Kulutusta tapahtuu myös talvisin, jos lumi tai kasvillisuus eivät suojaa maata (Billings 1973). Tuulen mukana kulkevat partikkelit aiheuttavat kasvillisuudelle myös fyysistä kulutusta (Billings 1973). Deflaatio on kasvupaikkana kylmä, kuiva ja vähäravinteinen (Körner 2003).

Deflaatioissa esiintyy tyypillistä tuulenpieksemäkasvillisuutta, mutta niiden lajirunsaus on melko pieni (Walker et al. 2001). Vaikka deflaatiot selittivät yksittäisten lajien levinneisyyksiä huonosti le Roux:n & Luodon (2013), niillä oli merkittävä vaikutus lajirunsauden vaihteluun paljakalla. Matalaa lajirunsausta selittää, että deflaatio vaikuttaa kasvillisuuteen sekä häiriönä että stressinä, eikä tarjoa mitään kasvua rajoittavia resursseja (le Roux & Luoto 2013).

6.3 Fluviaaliset prosessit

Fluviaalinen aktiivisuus on subarktisella tundralla kausittaista, mutta hyvin voimakasta. Vuotuisasta valunnasta merkittävä osa tapahtuu muutaman vuorokauden sisällä lumien sulaessa (French 1996: 185). Kesällä kun sulamisvedet vähenevät kuivuvat monet pienemmät purot maanpinnasta kokonaan, vaikka viertaus voi jatkua maaperässä. Lumenviipymät voivat ylläpitää pieniä puroja läpi kesän (Kivinen et al. 2012).

Periglasiaalisessa ympäristössä on rapautumisen ja routaprosessien seurauksena paljon irtonaista maa-ainesta (French 1996: 194). Kasvillisuuden kannalta häiriötä aiheuttavat fluviaaliset prosessit ovat fluviaalinen eroosio ja kasaaminen (le Roux & Luoto 2013). Fluviaalisessa eroosiossa virtaava vesi ja sen mukana kulkeva aines irrottavat maata sekä kasvillisuutta ja siemeniä uoman reunoilta (Huggett 2007: 281). Kun virtausnopeus hiljentyy, sen mukana kulkenut maa-aines kasautuu uoman pohjalle tai reunoille. Tämä kasaaminen voidaan ajatella häiriöksi, jos se peittää alleen kasvillisuutta estäen sen kasvun. Kasaaminen saattaa myös lisätä maaperän ravinteisuutta, mikä puolestaan voi lisätä

lajirunsautta. Myös siemenet tai muut leviäimet liikkuvat virtaavan veden mukana, ja purojen uomat ovat häiriöalueita, joille uusien lajien on helppo asettua (Crawley et al. 1987, Heikkinen 1996, le Roux et al. 2013 b). Tuoreissa tutkimuksissa fluviaalisen häiriön todettiin vaikuttavan putkilokasvien levinneisyyksiin positiivisesti, mitä selittää osittain juuri samoilla tutkimusruuduilla tapahtuva virtauksen mukana leviäminen (le Roux et al. 2013 b). Myös le Roux:n ja Luodon (2013) tutkimuksessa fluviaaliset prosessit selittivät vahvasti sekä lajien levinneisyyksiä että lajirunsauden vaihtelua.

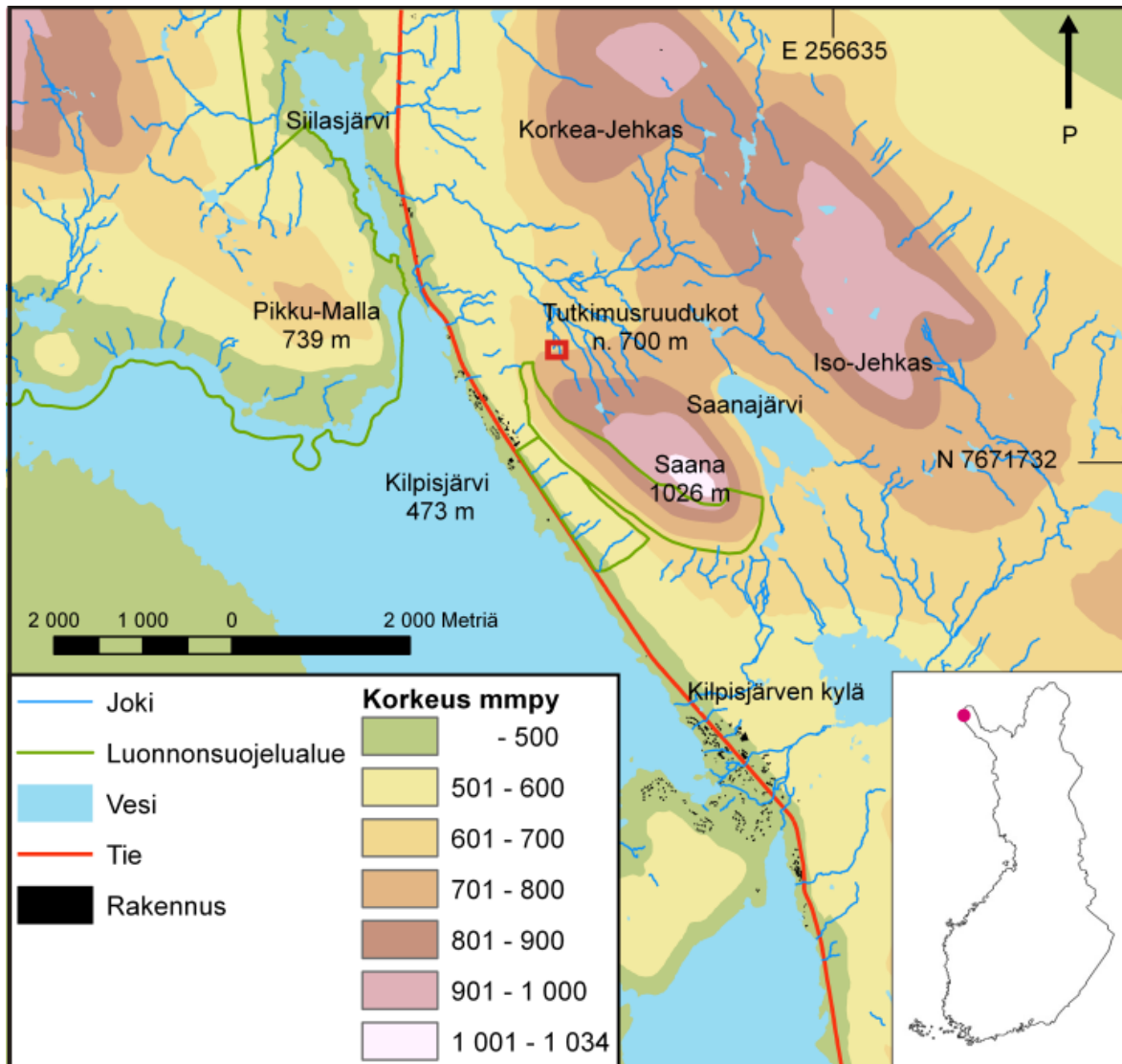
7 Tutkimusalue

Tutkimuksen aineisto kerättiin Kilpisjärveltä (N 7671516 E 255131), Enontekiön kunnasta Käsivarresta. Tutkimusruudut sijaitsevat Saana-tunturin pohjoisrinteellä n. 700 metrin korkeudessa noin 200 metriä metsänrajan yläpuolella (Kuvat 6 ja 7). Alue edustaa Suomessa pinnanmuodoiltaan ja kasvillisuudeltaan harvinaista matalaa vuoristoa, mutta maisema jatkuu samanlaisena Norjan ja Ruotsin puolella. Alueen luontoa luonnehtivat jyrkät gradientit (le Roux et al. 2013 a). Tutkimusalue kuuluu ilmastoltaan ja kasvillisuudeltaan subarktiseen vaihettumisvyöhykkeeseen, joka vallitsee arktisen ja boreaalisen havumetsävyöhykkeen välillä (Oksanen & Virtanen 1995). Korkeus merenpinnasta tuo kasvillisuuteen myös alpiinisen ulottuvuuden. Samoin valtameren läheisyys vaikuttaa ilmastoon ja kasvillisuuteen. Alue sopii erityisen hyvin kasvillisuustutkimukseen, koska ihmisvaikutus on vähäistä (Eurola et al. 2003).

7.1 Kallio- ja maaperä

Kilpisjärven seudun kallioperä muodostuu useista eri aikakausien muodostumista. Alueen prekambrista peruskalliota (gneissiä) peittää Saanan kohdalla kaledoninen ylityöntölaatta, joka on osa 450-500 miljoonaa vuotta sitten syntynyttä Skandien vuoristoa (GTK 2013). Tämän ylityöntölaatan kovan ja karun silikaattikiven suojassa on säilynyt kalkkipitoisia dolomiittimuodostumia, joiden vaikutus näkyy erityisesti alueen kasvillisuudessa (Väre & Virtanen 2001). Kilpisjärven alueella yleisimmät maalajit ovat moreeni ja hiekka, mutta myös paljasta kalliota ja laajoja rakkakivikoita esiintyy (Alalammi 1990, Eurola et al. 2003: 9). Maaperää ja topografiaa muokkaavat nykyään erityisesti periglasiaaliset geomorfologiset prosessit. Solifluktuio ja routailmiöt vaikuttavat erityisesti tunturien puuttomilla lakialueilla

(Hjort 2006). Fluviaaliset prosessit esiintyvät rinteissä erityisesti lumen sulamisen jälkeen, mutta loppukesällä ne keskittyvät enää suurimpiin puroihin.



Kuva 6. Tutkimusruudukoiden sijainti Kilpisjärvellä (Kartta-aineisto: Maastotietokanta 2008).

7.2 Ilmasto

Suurilmastollisesti tutkimusalue kuuluu subarktiseen ilmastovyöhykkeeseen, joka kiertää pohjoista kalottia arktisen ilmastovyöhykkeen eteläisimpänä osana. Huggetin (2007: 279) jaottelussa koko Skandien vuoristo kuuluu alpiiniseen ikiroudan vyöhykkeeseen. Oman lisänsä ilmastoon tuo tutkimusalueen sijainti lievästi mereisen ilmaston ja mantereisen ilmaston vaihtumisvyöhykkeessä (Oksanen & Virtanen 1995). Kesäisin alue kuuluu polaaririntaman matalapainevyöhykkeeseen, mutta koillistuulet tuovat Kilpisjärvelle myös arktista kylmää ilmaa, jota Barentsinmeri on hieman lämmittänyt (Venäläinen 2004: 35). Talvella vallitsevat lounaistuulet tuovat lämpöä ja sateita, mutta suurin osa länsituulten tuomasta kosteudesta tiivistyy sateeksi jo Skandien länsipuolella, joten sateita on vähän suhteessa Norjan rannikon vastaaviin olosuhteisiin (Venäläinen 2004: 36).

Vuosien 1981- 2010 perusjaksolla vuoden keskilämpötila oli Kilpisjärvellä $-1,9\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Pirinen et al. 2012). Kylmimmän kuukauden, tammikuun keskilämpötila oli keskimäärin $-12,9\text{ }^{\circ}\text{C}$ ja lämpimimmän, heinäkuun $+11,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Pirinen et al. 2012). Kasvukauden pituus oli samalla jaksolla keskimäärin 102 vuorokautta (Helsingin yliopisto 2012). Lämpösumma kasvukauden aikana on Kilpisjärvellä keskimäärin $350\text{ }^{\circ}\text{C/vrk}$ (Venäläinen 2004: 43). Vuosittainen sademäärä asemalla oli vuosina 1981-2010 keskimäärin 487 mm (Pirinen et al. 2012). Pysyvän lumipeitteen kesto vaihtelee sääasemalla 185 ja 245 päivän välillä (Drebs et al. 2002), ja lumen syvyys oli suurin maaliskuun lopulla (keskimäärin 99 cm) (Pirinen et al. 2012). Sääasema sijaitsee Kilpisjärven biologisella asemalla Kilpisjärven rannassa ($69^{\circ} 02' \text{ N } 20^{\circ} 47' \text{ E}$, 480 mmpy), joten olosuhteet tutkimusruudukoilla alapaljakalla noin 200 metriä korkeammalla voivat poiketa näistä keskiarvoista huomattavasti. Myös sekä suurtopografia että mesotopografia vaikuttavat voimakkaasti mikroilmastoon ja kosteuden jakautumiseen. Esimerkiksi sadanta voi olla käsivarren suurtuntureiden länsipuolella moninkertaista itäpuoleen verrattuna (Venäläinen 2004: 43), ja lumipeitteen paksuuden voidaan olettaa vaihtelevan alueella topografian ja tuulen kasaustyön ansiosta (Kivinen et al. 2012). Virtasen ja muiden (2010) mukaan Kilpisjärven seudulla on havaittavissa selkeä nousu lämpösummien (14 %) sekä sademäärien (20 %) pitkäaikaiskeskiarvoissa (kausi 1961-1984 verrattuna kauteen 1985-2008).

7.3 Kasvillisuus

Kilpisjärven ympäristön kasvillisuus on metsänrajan muodostavaa tunturikoivikkoa ja sen yläpuolista puutonta paljakkaa, puurajan kulkiessa noin 600-650 metrin korkeudessa (Väre & Partanen 2009: 13). Suurin osa paljakasta on alapaljakkaa eli subalpiinista kasvillisuusvyöhykettä, ja yläpaljakka puuttuu alueelta kokonaan. Tunturikasvillisuus on



Kuva 7. Saanatunturin pohjois- ja länsirinne kuvattuna Pikku-Mallan huipulta (N 7673462 E 250949, 739 mmpy).

käsivarressa maamme runsainta, ja lajistollisesti rikkaimpia ovat kalkkipitoiset Saanan ja Pikku-Mallan rinteet, joilla ylityöntölaatan suojaama dolomiitti rapautuu ja valuu rinteitä alas (Väre & Partanen 2009: 11). Kilpisjärven alueella tavataan noin 410 alkuperäistä kasvilajia, joista 38 kasvaa maassamme ainoastaan Käsivarren Lapissa (Väre & Virtanen 2001). Väre ja Virtasen (2001) mukaan kulttuurilajien määrä on erityisesti paljalla hyvin pieni, koska asutus on harvaa ja saapunut myöhään. Ainutlaatuisen kasvillisuutensa ja uhanalaisten lajiensa vuoksi osa Saanan länsirinteestä on suojeltu ja Malla-tuntureille on perustettu Mallan luonnonpuisto (Väre & Partanen 2009: 11, Väre ja Virtanen 2001).

Kilpisjärvellä esiintyvä tunturilajisto on osa Skandien lajipoolia. Verrattuna muihin maailman alpiinisiin alueisiin Skandien lajirunsaus on pieni. Austrheim ja Eriksson (2001) ovat esittäneet tähän kolme syytä. Ensimmäinen syy on yleisesti hyväksytty lajirunsauden pieneneminen napoja kohti, mikä johtuu pääosin muutoksesta ilmastossa. Toinen tärkeä syy on Skandien alpiinisen vyöhykkeen eristyneisyys, joka johtuu jäätiköitymisten ja tektonisten kohoamisten aiheuttamasta pirstaloitumisesta sekä pitkästä välimatkasta muihin vuoristoihin ja arktisiin alueisiin. Kolmas syy on lajiston kehittyminen varsin lyhyenä ajanjaksona viimeisen jäätiköitymisen jälkeen.

Kilpisjärven seudun paljakkakasvillisuutta ovat kartoittaneet esimerkiksi Eurola ja muut (2003, 2004) sekä le Roux ja muut (2012, 2013 a, b) ja le Roux ja Luoto (2013). Tutkiessaan kasvillisuuden koostumusta ja lajistoa Eurola ja muut (2003) huomasivat, että alueellisessa mittakaavassa paljakan kasvillisuus on melko tylsää karujen kankaiden hallitsemaa maisemaa. Kasvillisuuden mosaiikkisuus tulee ilmi vasta pienemmässä mittakaavassa tarkasteltuna, eikä se aina ole luokiteltavissa yhteen tyypilliseen tunturikasvillisuuden luokkaan (Eurola et al. 2003: 8, le Roux et al. 2013 a). Tästä huolimatta Eurola ja muut (2003) ovat jakaneet paljakkakasvillisuuden tutkimusalueella kuuteen ryhmään:

1. kalliot ja rakat
2. vyörysorakeilat (scree)
3. kankaat (heath)
4. lumenviipymät (nivation)
5. tunturiniityt ja pensaikot
6. suot ja lähteinen kasvillisuus.

Tutkimusruudukon alueella kasvillisuus on pääasiassa varpukangasta, jossa valtalaji on variksenmarja (*Empetrum hermaphroditum*) (le Roux et al. 2013 a). Myös muut alapaljakalle tyypilliset lajit ovat läsnä. Muita tyypillisiä varpuja ovat vaivaiskoivu (*Betula nana*), mustikka (*Vaccinium myrtillus*), puolukka (*Vaccinium vitis-idaea*), kurjenkanerva (*Phyllodoce cearulea*) sekä erilaiset matalat pajut kuten vaivaispaju (*Salix herbacea*). Varvukon väliin jäävissä laikuissa kasvaa heiniä, saroja ja vihvilöitä sekä erilaisia ruohoja eli kangasmaista niittyä. Alueella on myös niittymäistä aluetta, jossa vallitsevat heinämäiset

kasvit ja ruohot. Jyrkimmissä kohdissa kasvillisuus on niukkaa, ja heinämäiset kasvit ja varvut ovat ainoita lajeja. Sammalten ja jäkälien peittävyys on niukkaa.

le Roux:n ja muiden (2012, 2013 a, b) sekä le Roux:n ja Luodon (2013) tutkimuksissa tärkeimmiksi lajien paikallisia levinneisyyksiä ja lajirunsaattia selittäviksi tekijöiksi nousivat maaperätekijät kuten maankosteus, mutta myös mesotopografialla, geomorfologisella häiriöllä sekä kasvien välisillä interaktioilla oli merkitystä. Eurolan ja muiden tutkimuksissa (2003) tärkeimmäksi kasviyhteisöä selittäväksi tekijäksi nousi alueen kivikkoisuus. Alueellisesti Kilpisjärvellä kivilaji ja maaperä ovat myös tärkeitä ja vaikuttavat kasvillisuuteen mereisyyttä enemmän (Eurola et al. 2003: 14). Rinteen suunta vaikuttaa myös lajistoon, niin että etelärinteiden lajisto on hieman muita suuntia runsaampaa, koska kalkkia suosivia lajeja on enemmän (Eurola et al. 2004). Tuntureiden pohjoisrinteillä on alueella yleensä enemmän kivikenttiä ja niiden häiritsemää kasvillisuutta sekä lumenviipymiä ja niille tyypillistä kasvillisuutta (Eurola et al. 2003: 16). Paljakalla kasvillisuuden kannalta merkittävää häiriötä aiheutuu laidunnuksesta. Pääasialliset selkärankaiset laiduntajat ovat poro (*Rangifer tarandus*) ja sopuli (*Lemmus lemmus*, Eskelinen & Oksanen 2006), jonka populaatio oli tutkimusajankohtana huipussaan. Poron vaikutus kasvillisuuteen on suurin tunturikankailla ja –niityillä, kun taas sopulin merkitys on suurin lumenviipymillä (Austrheim & Eriksson 2001).

8 Aineisto ja menetelmät

Tutkimusaineisto kerättiin kuudelta tutkimusruudukolta Saanan pohjoisrinteeltä kesällä 2011. Ruuduilta kerättiin 1 x 1 metrin tutkimusruuduilta tietoa kasvillisuudesta sekä ympäristömuuttujista. Yhden muuttujan tietojen keräämisen hoiti aina pääosin sama henkilö tai työpari, jotta menetelmä pysyisi mahdollisimman samana koko aineistossa. Kentällä kerätyn havaintoaineiston lisäksi, maaperänäytteitä tutkittiin laboratorioissa ja mittauksen kasvillisuusaineistoa luokiteltiin kirjallisuuden perusteella. Alla esitellään ainoastaan niiden muuttujien aineisto, jotka päätyivät mukaan lopulliseen analyysiin.

8.1 Aineisto

Havintoaineisto kerättiin Saana-tunturin pohjoisrinteeltä (Kilpisjärvi, Luoteis-Suomi, 69°3' N 20° 48'E). Tutkimusalueen korkeus on 684 – 711 metriä merenpinnan yläpuolella. Alueelle rakennettiin kuusi 8 x 20 m ruudukkoa, joiden jokainen neliometri on oma näytepisteensä eli yksi tutkimusruutu. Kullakin kuudella ruudukolla oli siis 160 1 x 1 m tutkimusruutua. Yhteensä tutkittuja ruutuja oli ruudukoilla 960. Ruudukot sijaitsivat alle 2 hehtaarin alueella vähintään 20 metrin päässä toisistaan, ja maksimietäisyys kauimmaisten ruutujen välillä oli 110 metriä. Kunkin ruudukon kulmapisteet paikannettiin ensin GPS-laitteella (Garmin Vista, Garmin; Olathe, USA), minkä jälkeen jokaiselle ruudulle määritettiin koordinaatit.

Osa aineistosta kerättiin myös 40 x 40 cm ja 20 x 20 cm mittakaavoissa. Pienempien ruutujen sijainti 1 x 1 m-ruudun sisällä satunnaistettiin arpomalla kullekin ruudulle yksi neljästä sisäruutuvaihtoehdosta, siten että 40 x 40 cm ruudun yksi kulma sijaitsi neliometriruudun keskipisteessä ja 20 x 20 cm ruutu sijaitsi 40 x 40 cm ruudun keskellä. Pienemmiltä sisäruuduilta kerättävä aineisto kerättiin kullakin ruudulla aina samalta satunnaistetulta sisäruudulta.

Ruudukot edustavat mahdollisimman erilaisia tutkimusalueen ympäristöjä keskittyen erityisesti vaihtelevaan mesotopografiaan ja kasvillisuuden peittoon, jotka ovat helppoja arvioida silmämääräisesti (le Roux et al. 2013 a). Ruudukoiden sijoittelulla pyrittiin minimoimaan kallioperän, sademäärän ja lajiston vaihtelu ruudukoissa ja niiden välillä. Kaikki ruudukot avautuvat pohjoiseen. Tutkimusruudukoiden yläpuolella on

nivaatiopainanne, jossa oli vähän lunta heinäkuun alussa. Tutkimusruutujen läpi kulkee myös puro, jossa ei ollut pintavirtausta heinäkuussa 2011.

Tutkimusruuduilta tunnistettiin putkilokasvilajit Suomen tunturikasvion (Väre & Partanen 2009) avulla. Lajinimet noudattavat Retkeilykasvion nimistöä (Hämet-Ahti et al. 1998). Tutkittava ruutu erotettiin määrittämisen ajaksi ympäristöstään 1 x 1 m kehikolla, joka oli jaettu naruilla 10 x 10 cm ruutuihin. Vaikeasti tunnistettavista heinäkasveista kerättiin näytteet, jotka tarkistettiin myöhemmin asiantuntijoiden avustuksella. Sukutasolle tunnistettiin *Alchemilla*- , *Hieracium*- ja *Taraxacum*-sukujen kasvit sekä ne *Cerastium*-suvun kasvit, jotka eivät olleet *Cerastium alpinum*-lajia. Nämä suvut lasketaan lajirunsaustarkastelussa kukin yhtenä lajina. Jokaiselta lajilta määritettiin myös sen peittävyys prosentteina kaikissa kolmessa ruutukoossa. Hyvin pieni peittävyys (alle 0,5 %) kirjattiin arvona 0,25 %. Kasvilajin toiminnallinen ryhmä (Bruun et al. 2006) määritettiin kirjallisuuden avulla. Lajeille, joille ei löytynyt yllämainitusta lähteestä ryhmää, etsittiin lisätietoa internetistä ja kirjallisuudesta (Reinikainen et al. 2001, Havas 2011, LuontoPortti 2011, Pinkka 2011) sekä konsultoitiin dosentti Risto Virtasta Oulun yliopistosta.

Kullekin ruudulle laskettiin rinteiden kaltevuus suhteellisen korkeuseron perusteella. Suhteellinen korkeusero määritettiin jokaiselle ruudulle ruudun matalimman ja korkeimman kohdan välisenä erona. Rinteiden viettosuunnan ja kaltevuuden avulla kullekin ruudulle laskettiin potentiaalinen vuosittainen säteily (McCune & Keon 2002). Ruutujen mesotopografia määritettiin Bruunin ja muiden (2006) kymmenportaisen luokituksen mukaan. Harjanteiden huiput saavat arvon kymmenen (10) ja painanteiden pohjat arvon yksi (1). Geomorfologinen häiriö jaettiin luokkiin Hjortin ja Luodon (2009) mukaan. Luokat ovat krypturbaatio, solifluktuio, fluviaalinen eroosio ja fluviaalinen kasautuminen sekä nivaatio ja deflaatio. Kunkin häiriön peittämä osuus ruudussa arvioitiin viiden prosentin tarkkuudella. Analyysissä kuusi luokkaa on muutettu kolmeksi luokaksi routa- eroosio- sekä fluviaaliset prosessit, joita yhdistävät yhteiset prosessit ja joiden vaikutukset kasvillisuuteen ovat samantyyppisiä. Uudessa jaottelussa kahden siihen kuuluvan häiriön peittävyys on laskettu yhteen.

Maaperän kosteusprosentti mitattiin maaperän kosteusmittarilla (FieldScout TDR 300) jokaiselta tutkimusruudulta. Kustakin ruudusta kerättiin kolme mittausta, paitsi kivisimmistä ruuduista, joista saatiin vain kaksi onnistunutta mittausta. Mittaukset pyrittiin ottamaan ruudulla satunnaisesta kohdasta, mutta mahdollisimman kaukaa toisistaan. Yhdestä ruudusta ei saatu otettua yhtäkään mittausta kivisyyden takia. Näistä kolmesta arvosta laite laski mittauskerran keskiarvon. Analyyseissä käytetty kosteusarvo on keskiarvo kolmesta kuukauden aikana tehdystä mittauskerrasta. Yhden mittauskerran mittaukset suoritettiin aina kaikilla ruuduilla yhden sateettoman päivän aikana. Edellisestä sateesta oli kulunut mittauskerrasta riippuen 1-3 päivää eli mittauskertojen olosuhteet poikkesivat hieman.

Maaperän lämpötila mitattiin kaksi kertaa. Ensimmäinen mittaus oli elokuun ensimmäisellä viikolla ja toinen elokuun viimeisellä viikolla 2011. Mittaukset tehtiin kymmenen senttimetrin syvyydeltä käyttäen digitaalista lämpömittaria (TFX 392 SKW-T thermometer, Ebro Electronic; Ingolstadt, Germany). Lämpötila mitattiin ruudukoilta neljän metrin välein (yhteensä 18 mittausta yhdellä ruudukolla), joista bilineaarisella interpolaatiolla arvioitiin lämpötilat kullekin tutkimusruudulle (*interp.surface*-komento R-ohjelman *fields*-paketissa).

Ruuduilta kerättiin myös maaperänäytteitä, joista määritettiin myöhemmin Geotieteiden ja maantieteen laitoksen laboratoriossa kalsiumpitoisuus sekä pH-arvo. Kultakin ruudukolta otettiin yhteensä 18 näytettä tasaisin välimatkoin. Niiden avulla interpoloitiin Ca- ja pH-arvot kaikille lopuille tutkimusruuduille (*interp.surface*-komento R-ohjelman *fields*-paketissa).

8.2 Tilastollinen analyysi

Tutkimuksen tavoitteena oli tutkia alueellisella mallintamisella, miten valittujen abiottisten ympäristömuuttujien vaihtelu selittää lajirunsauden vaihtelua. Kasvillisuustutkimuksessa alueellinen mallinnus tarkoittaa useimmin sitä, että jotain biologista ilmiötä yritetään selittää tutkimalla sen alueellista vaihtelua ja vertaamalla sitä ympäristömuuttujien alueelliseen vaihteluun. Tarkoituksena oli löytää malli, joka selittää lajirunsauden vaihtelua mahdollisimman paljon, ja samalla tutkia abiottisten muuttujien keskinäisiä vuorovaikutuksia ja niiden vaikutusta lajirunsauteen. Analyysin vastemuuttujaksi valittiin ruutujen kokonaisputkilokasvilajirunsaus sekä kunkin toiminnallisen ryhmän itsenäinen

lajirunsaus. Selittävät muuttujat valikoituivat alustavan analyysin perusteella. Kaikki tutkimuksen tilastolliset analyysit tehtiin R-ohjelmistolla (R Development Core Team 2011).

8.2.1 Yksittäisten muuttujien tarkastelu

Aineiston alustavassa analyysissä tarkasteltiin tilastollisesti yhteensä 24 abioottista muuttujaa ja niiden suhdetta putkilokasvien kokonaislajirunsauteen sekä toisiinsa. R-ohjelmassa tutkittiin muuttujien tunnuslukuja ja hajontakuvia. Lajirunsauden ja abioottisten muuttujien välistä lineaarista riippuvuutta tutkittiin korrelaation avulla. Koska tutkimusruutujen lajirunsaus ei ole normaalisti jakautunut, vaan pienet arvot ovat yleisimpiä (Kuva 8 s. 55), korrelaationa käytettiin Spearmanin järjestyskorrelaatiokerrointa (Ranta 2012: 438–442). Korrelaation lisäksi ympäristömuuttujien ja lajirunsauden välistä suhdetta tutkittiin sovittavan ei-lineaarisen lowess-käyrän avulla, joka antaa viitteitä muuttujien välisen suhteen muodosta (Cleveland 1979).

Ympäristömuuttujien välisiä yhteyksiä tutkittiin vielä Spearmanin korrelaatioiden avulla rakentamalla korrelaatiomatriisi (liitteessä 3.) Tarkoitus oli, ettei monimuuttuja-analyysiin tulisi mukaan selittäviä muuttujia, joiden välillä ilmenee kollineaarisuutta. Siihen viittaa voimakas korrelaatio muuttujien välillä, jolloin niiden vaikutus vastemuuttujaan on yhteinen (Ranta 2012: 419–420). Korrelaation itseisarvon ylärajaksi valittiin 0,7, jonka jälkeen toisen muuttujan poistamista mallista harkittiin. Multikollineaarisuus on mallissa epätoivottu tekijä, koska se tuo mukaan virheitä ja epävarmuutta (Graham 2003). Kuitenkin kollineaarisuudesta huolimatta molemmilla tekijöillä voi olla erillinen vaikutus vastemuuttujaan (Ranta 2012: 421).

Mallinnuksessa käytettyjen selittävien muuttujien (esitelty taulukossa 4 s. 58) valintaan vaikuttivat eniten korrelaatiot kokonaislajirunsauden kanssa. Mukaan otettiin myös kirjallisuuden perusteella kiinnostavia muuttujia, vaikka niiden suhde lajirunsauteen ei ollut tilastollisesti merkitsevä, tai niiden keskinäinen lineaarinen riippuvuus oli voimakas. Monimuuttujamallissa tällaisten tekijöiden vaikutus vastemuuttujaan saattaa tulla eri tavalla näkyviin (Ranta 2012: 421). Muuttujien valintaan vaikutti myös toinen pro gradu-työ, jossa haluttiin käyttää samoja ympäristömuuttujia tuottavuuden selittämiseen samalla tutkimusruudukolla. Mallinnusta varten muuttujien toisen asteen termin yhteyttä lajirunsauteen tutkittiin lineaarisilla malleilla.

8.2.2 Mallinnus

Mallinnuksessa käytettiin rinnakkain kahta mallityyppiä, GLM- ja GEE-malleja. Yleistetyt lineaariset mallit (*Generalized linear models*, GLM) ovat lineaarisista malleista johdettuja joustavampia malleja (McCullagh & Nelder 1989: 1). Niiden etu lineaarisiin malleihin nähden on, että mallien todennäköisyysjakauma voi olla myös epänormaali, vastemuuttujan ja selittävien muuttujien välisen yhteyden ei tarvitse olla lineaarinen, ja myös kategoriset muuttujat ovat käyttökelpoisia, mitkä ovat tyypillisiä ominaisuuksia ekologisille aineistoille (Guisan et al. 2002).

General estimated equation models, eli GEE- mallit, ovat GLM-malleja astetta monimutkaisempia, mutta niiden etuna on, että ne ottavat valmiiksi huomioon spatiaalisen autokorrelaation, mikä tekee niistä erityisen hyödyllisiä alueellisessa mallinnuksessa. GLM olettaa havaintojen olevan itsenäisiä (McCullagh & Nelder 1982: 21), mutta käytännössä biogeografisissa aineistossa esiintyy yleensä voimakasta spatiaalista autokorrelaatiota. Spatiaalinen autokorrelaatio tarkoittaa, että toisiaan lähellä olevilla havainnoilla on suurempi todennäköisyys olla enemmän samankaltaisia kuin toisistaan kauempana olevilla havainnoilla, jolloin ne eivät ole itsenäisiä (Legendre 1993). Positiivinen autokorrelaatio vaikuttaa korrelaatiokerrointen luottamusväleihin, jolloin testi voi todeta tilastollisesti merkitseväksi muuttujan, joka ei muuten sitä olisi (Legendre 1993). GEE-mallit huomioivat autokorrelaation rakentamalla kiinteän korrelaatiomatriisin, joka johdetaan aineistossa olevista havaintopisteiden etäisyyksistä. Korrelaatiomatriisi rakennettiin kullekin ruudukolle erikseen, mutta alustavan analyysin perusteella ruutujen oletettiin olevan itsenäisiä suhteessa toisen ruudukon ruutuihin.

Peter le Roux muokkasi mallinnuksessa käytetyn koodin Carlin ja Kühnin (2007) mallista. Mallit tuotettiin R-ohjelman *gee-* ja *geepack-* paketeilla (Højsgaard et al. 2006). Mallien virhejakaumana käytettiin Poisson-virhejaukaumaa, koska vastemuuttujan jakauma ei ole normaali, ja kaikki arvot ovat nollia tai positiivisia kokonaislukuja. Mallien linkkifunktio Poisson-virhejakaumalle on tällöin log-funktio (McCullagh & Nelder 1989: 31).

Muuttujien valitsemiseen käytettiin mallien AIC- ja QIC-arvoja. GLM-mallien kanssa käytetty AIC (*Akaike's Information Criterion*) painottaa muuttujien vapausasteiden määrää suhteessa selitettyyn vaihteluun (Akaike 1974). QIC-arvot (*Quasi-likelihood-under-the-independence-model Information Criterion*) ovat vastaavia arvoja, joita käytetään GEE-mallien kanssa (Pan 2001). Malleissa olevien muuttujien välistä kollineaarisuutta kontrolloitiin tarkkailemalla niiden GVIF-arvoja (*generalized variance inflation factor*, Fox & Monette (1992). Jos mallissa oli mukana muuttujan toisen asteen tekijä, tarkasteltiin tällöin GVIF-arvoja vastaavalta mallilta, josta toisen asteen tekijät puuttuivat. Rajana pidettiin arvoa 4, ja jos mallista löytyi muuttujien väliltä sen ylittävä GVIF-arvo, ei mallia voitu pitää luotettavana.

8.2.3 Hajonnan ositus

Hajonnan ositus on yksi tapa rakentaa monimuuttujamalli niin, että selittäviä muuttujia käsitellään ryhminä, ja ryhmän vaikutus vastemuuttujaan ja ryhmien väliset vuorovaikutukset esitetään selkeästi (Økland 2003). Hajonnan osituksessa muuttujat luokitellaan ryhmiin, yleensä kahteen tai kolmeen (Økland 2003). Ryhmän sisällä muuttujilla on jokin yhteinen tekijä. Ne voivat esimerkiksi olla osa samaa prosessia, ja niiden voidaan olettaa vaikuttavan myös toisiinsa. Tässä tutkimuksessa hajonnan ositus tehtiin Heikkisen ja muiden (2004) laskukaavoja noudattaen. Hajonnan osituksen eteneminen on esitetty taulukossa 2. Se tehtiin sekä putkilokasvien kokonaislajirunsaudelle että kullekin toiminnalliselle ryhmälle erikseen.

Selittävät muuttujat jaettiin kolmeen ryhmään: topografia, maaperä ja geomorfologinen häiriö. Alustavan analyysin perusteella malleihin otettiin mukaan myös kaikkien muuttujien toisen asteen termit, jotta kurvilineaarinen vaihtelu saataisiin mukaan kuvaan. Kullekin muuttujaryhmälle etsittiin ensin paras mahdollinen GLM- ja GEE-malli (vaihe 1, mallit T, M ja H), joka selitti eniten vastemuuttujan vaihtelusta. Paras malli oli se malli, jolla oli alin AIC/QIC arvo, ja jonka GVIF-arvo ei ylittänyt asetettua rajaa. Koska GEE-mallien selitysasteet eivät juurikaan poikenneet vastaavista GLM-mallien arvoista, päätettiin mallinnuksessa jatkossa käyttää parhaita GEE-malleja. Tämän jälkeen rakennettiin uudet yhteismallit parhaiden mallien muuttujien kombinaatioista (vaihe 2). Jokainen mahdollinen ryhmäkombinaatio sai oman mallinsa, joka sisältää kaikki kyseisten ryhmien parhaissa

malleissa mukana olleet muuttujat. Nämä mallit kuvaavat kahden muuttujaryhmän yhteistä vaikutusta vastemuuttujaan. Niissä on siis mukana sekä ryhmien itsenäinen vaikutus, että ryhmien yhteinen vaikutus. Näin saatiin selitysasteet topografian ja maaperälle yhteensä (T + M), topografialle ja häiriölle yhteensä (T + H), maaperälle ja häiriölle yhteensä (M + H) sekä kaikille kolmelle ryhmälle yhteensä (T + M + H). Viimeisessä mallissa ovat mukana kaikki parhaiden ryhmämallien muuttujat ja sen selitysaste on korkein, eli se kuvaa, kuinka paljon nämä muuttujat yhdessä selittävät vastemuuttujan vaihtelusta. Vaiheessa kolme laskettiin parhaiden mallien sekä rakennettujen yhteismallien selitysasteiden avulla eri ryhmien itsenäiset osuudet (a, b ja c) sekä ryhmien väliset yhteiset osuudet (d, e, f ja g) selitysasteesta.

Taulukko 2. Hajonnan osituksen kulku.

VAIHE	MALLIT	MUUTTUJARYHMÄT	
1. Yksittäisten ryhmien mallit	T	topografia	
	M	maaperä	
	H	häiriö	
2. Ryhmien yhteismallit	T + M	topografia ja maaperä yhdessä	
	T + H	topografia ja häiriö yhdessä	
	M + H	maaperä ja häiriö yhdessä	
	T + M + H	topografia, maaperä ja häiriö yhdessä	
3. Osuuksien laskeminen	OSUUDET		LASKUKAAVA
	a	topografia yksin	$a = (T + M + H) - (M + H)$
	b	maaperä yksin	$b = (T + M + H) - (T + H)$
	c	häiriö yksin	$c = (T + M + H) - (T + M)$
	d	topografian ja maaperän yhteisvaikutus	$d = (T + M + H) - H - a - b$
	e	topografian ja häiriön yhteisvaikutus	$e = (T + M + H) - M - a - c$
	f	maaperän ja häiriön yhteisvaikutus	$f = (T + M + H) - T - b - c$
	g	topografian, maaperän ja häiriön yhteisvaikutus	$g = (T + M + H) - a - b - c - d - e - f$
	h	selittämätön osa lajirunsauden vaihtelusta	$h = 1 - (T + M + H)$

9 Tulokset

9.1 Yksittäiset muuttujat

9.1.1 Vastemuuttujat

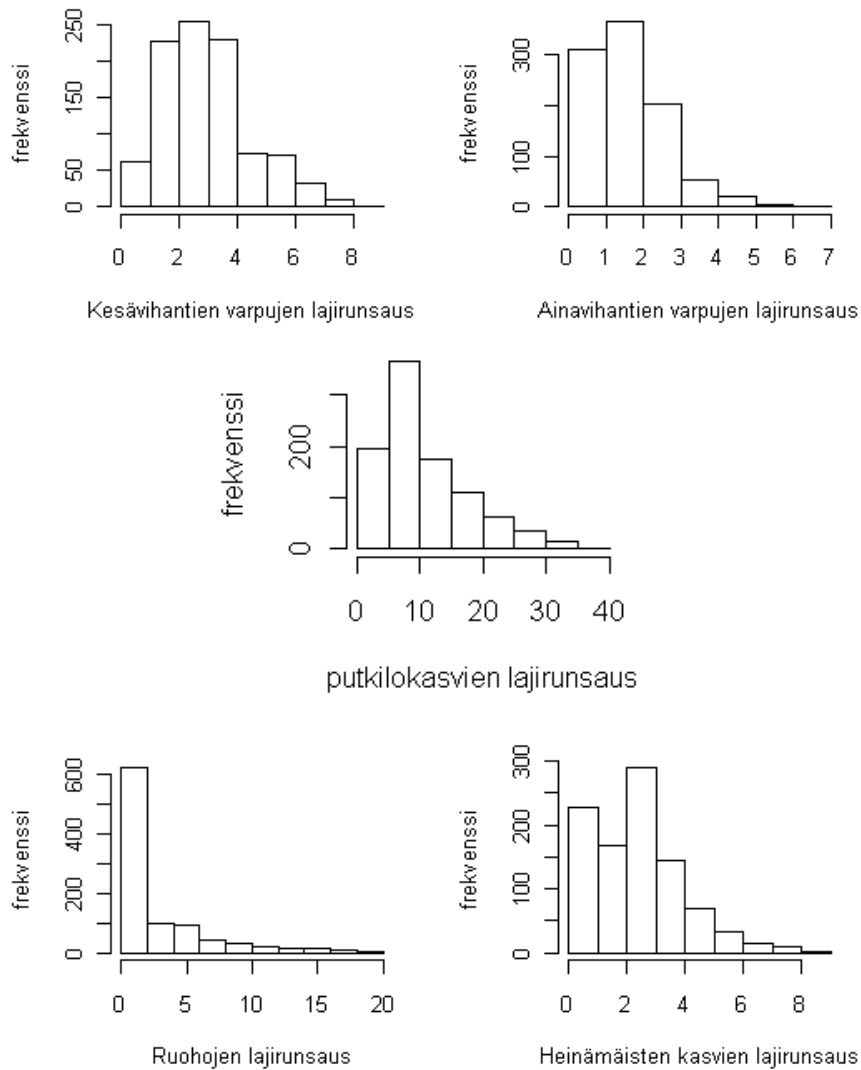
Tutkimuksen vastemuuttujina ovat putkilokasvien kokonaislajirunsaus sekä toiminnallisten ryhmien lajirunsaudet (taulukko 3). Yhteensä tutkimusruudukolta löydettiin 79 putkilokasvilajia, ja keskimäärin yhdellä ruudulla esiintyy 12 lajia. Lista kaikista tutkimuksessa havaituista lajeista on liitteessä 1, jossa on esitetty myös lajin peittävyys sekä toiminnallinen ryhmä.

Taulukko 3. Tietoa analyysissä käytetyistä vastemuuttujista. Vaihteluväli, keksiarvo ja keskihajonta ovat neliömetrin ruuduilta.

Ryhmä	Lajeja ruuduilla yhteensä	Osuus kaikista havaituista putkilokasvilajeista (%)	Vaihteluväli	Keskiarvo	Keskihajonta
Kaikki putkilokasvit	79	100	0-37	11,9	7,0
Puut ja pensaat	1	1	0-1	0,0	0,06
Ainavihannat varvut	10	13	0-9	3,4	1,5
Kesävihannat varvut	14	18	0-7	2,1	1,0
Ruohot	35	44	0-20	2,9	4,1
Heinämäiset kasvit	19	24	0-9	2,8	1,6

Putkilokasvien kokonaislajirunsaus ei ole normaalisti jakautunut, vaan painottuu pieniin arvoihin (kuva 8). Putkilokasvien lajirunsauden vaihtelussa on kuitenkin suuria ruudukko-kohtaisia eroja (kuva 9). Lajirunsauden vaihtelu on suurinta ruudukolla neljä, jonka alaosa löytyvät koko tutkimusalueen suurimmat lajirunsaudet, kun taas ruudukon yläosassa on vain muutamia lajeja ruudulla. Ruudukoilla viisi ja kuusi lajeja on tasaisesti vähän.

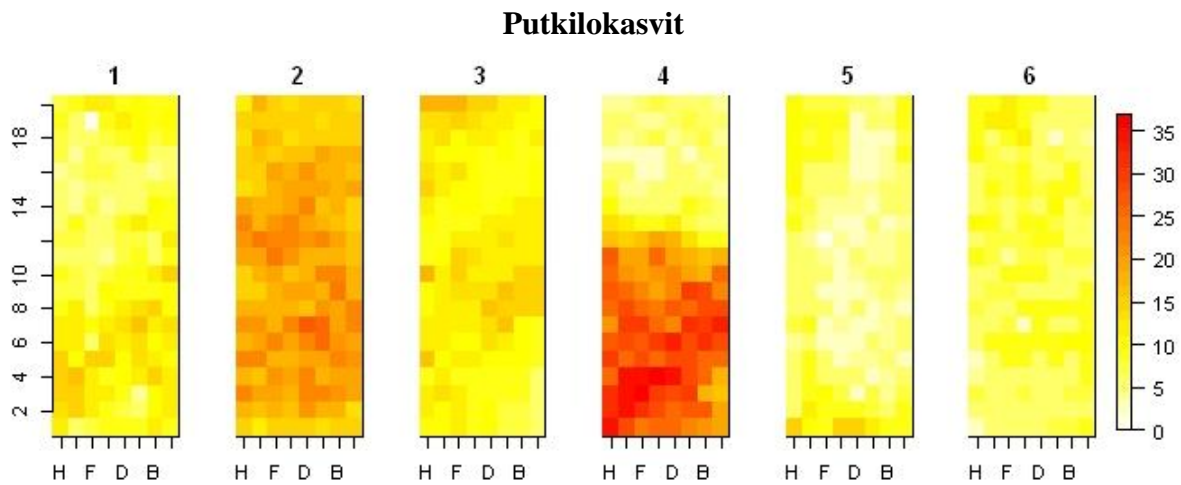
Toiminnallisten ryhmien välillä lajirunsauksissa on suuria eroja. Lajirunsaudeltaan suurin ryhmä ovat ruohot, joihin kuuluu vajaa puolet kaikista lajeista. Ruoholajit kuitenkin jakautuivat tutkimusruudukolla epätasaisesti, niin että keskimäärin yhdellä ruudulla on vain 2,9 lajia. Ruohojen lajirunsauden jakauma ei siis ole normaali, vaan painottuu voimakkaasti



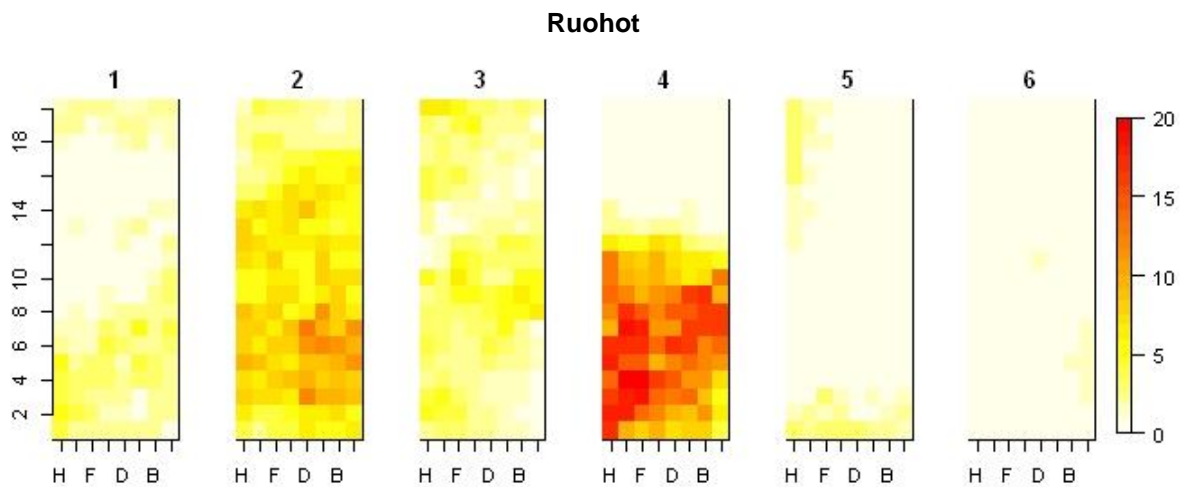
Kuva 8. Lajirunsausten frekvenssijakaumat aineistossa.

alhaisiin runsausarvoihin (kuva 8). Ruoholajirunsaus on suurinta ruudukon neljä alaosassa, mutta ruudukot yksi, viisi ja kuusi ovat ruoholajien suhteen köyhiä (kuva 10). Pienin ryhmä ovat puut ja pensaat, jota edusti muutamilla ruuduilla havaittu tunturihieskoivu (*Betula pubescens czerepanovii*). Se jätettiin kokonaan pois analyysistä. Muiden ryhmien runsaudet eivät ole yhtä vinosti jakautuneita, ja ainavihantien varpujen lajirunsaus on lähes normaalisti jakautunut (kuva 8). Toiseksi suurin ryhmä olivat heinämäiset kasvit, joita esiintyi tasaisesti kaikilla ruudukoilla (kuva 11). Myös kesävihantia ja ainavihantia varpuja esiintyy koko ruudukolla, mutta niiden runsaudet poikkeavat hieman toisistaan alueellisesti. Suurin ero on ruudukon kaksi yläosassa, jossa ainavihantia varpulajeja on paljon ja kesävihantia vähän. Vaikka ainavihannat varvut ovat pienin lajiryhmä koko tutkimusalueella, oli niitä

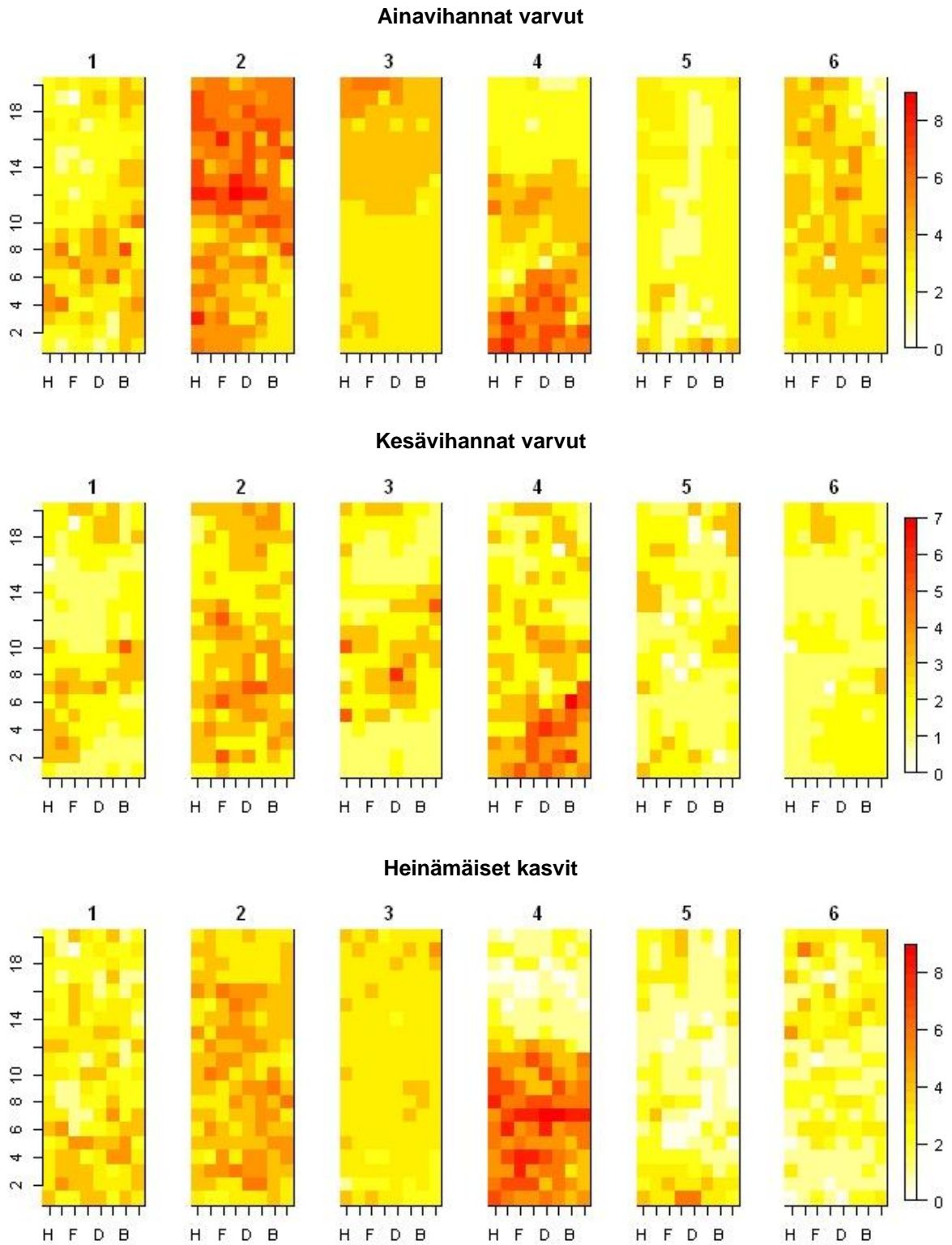
keskimäärin ruudulla enemmän kuin muiden ryhmien lajeja (keskiarvo 3,4 lajia ruudulla). Myös toiminnallisten ryhmien lajirunsauden suhteen suurin vaihtelu on ruudukolla neljä, jonka alaosassa löytyvät kaikkien ryhmien suurimmat lajirunsaudet



Kuva 9. Putkilokasvien kokonaislajirunsauden vaihtelu tutkimusruudukoilla.



Kuva 10. Ruohojen lajirunsauden vaihtelu tutkimusruudukolla



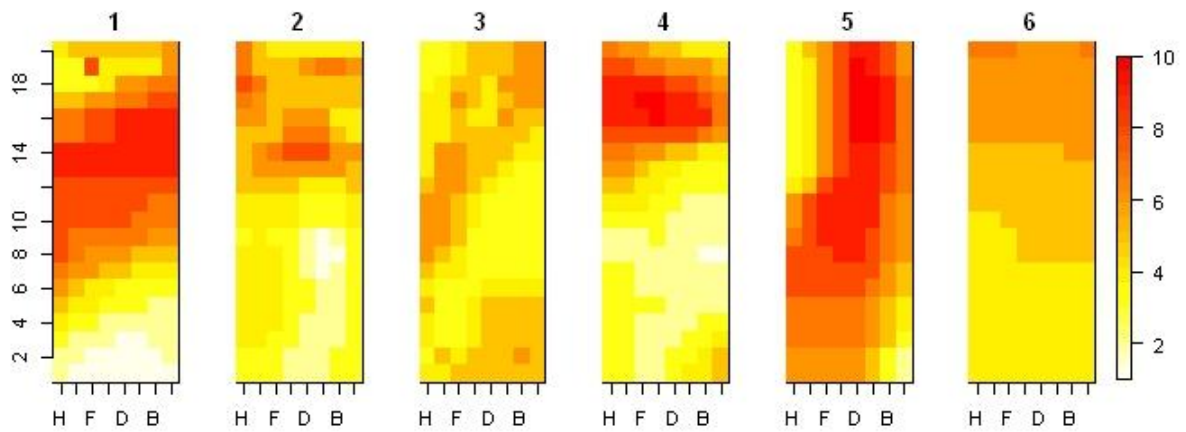
Kuva 11. Varpuryhmien ja heinämäisten kasvien lajirunsauden vaihtelu tutkimusruudukolla. Huomaa suhteellinen muutos väriskaalassa eri ryhmien välillä.

9.1.2 Selittävät muuttujat

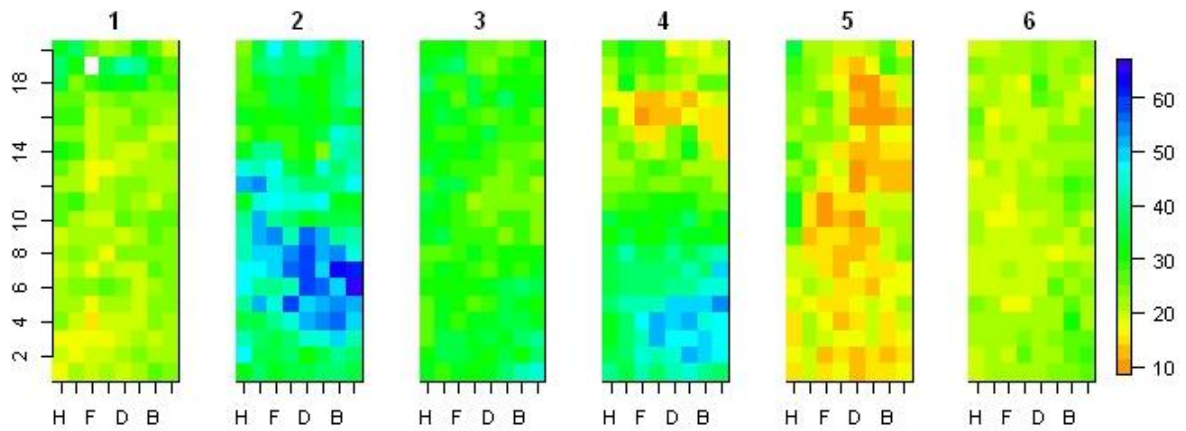
Taulukko 4. Tietoja analyysissä käytetyistä selittävistä muuttujista.

Muuttuja	Selitys	Vaihteluväli	Keskiarvo	Keskihajonta
Topografia				
Mesotopografia	Indeksi (1-10)	1 - 10	5,0	2,1
Säteily (MJ/cm ² /a)	potentiaalinen vuosittainen säteily	0,06 - 0,69	0,26	0,07
Rinteen kaltevuus (radianssi)	laskettu korkeustiedoista	0,00 - 1,29	0,39	0,17
Maaperä				
Maaperän kosteus (%)	kolmen mittauksen keskiarvo	8,4 - 67,3	27,4	10,3
Maaperän lämpötila (°C)	kahden mittauksen keskiarvo	7,9 - 9,9	8,9	0,5
Maaperän pH		3,8 - 5,5	4,6	0,3
Maaperän Ca-pitoisuus (ppm)	interpoloitu 108 näytteestä	13,50 - 3567,00	665,3	743,9
Geomorfologinen häiriö				
Routa (%)	kryoturbaation ja solifluktion peittävyys	0 - 70	4,6	10,5
Erosio (%)	nivaation ja deflaation peittävyys	0 - 100	6,6	19,5
Fluviaaliset prosessit (%)	fluviaalisen eroosion ja kasautumisen peittävyys	0 - 100	3,9	13,3

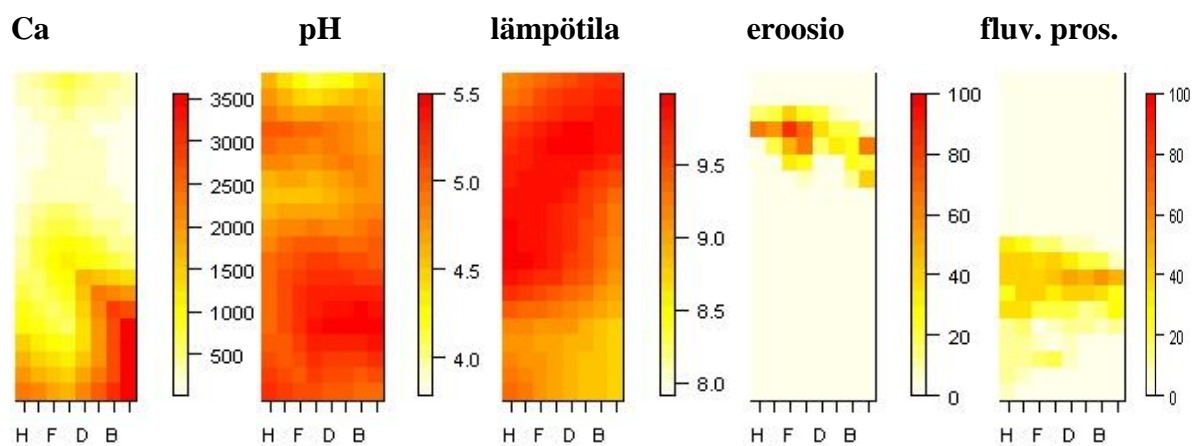
Tutkimusruudukot ovat useimpien muuttujien suhteen vaihtelevia (taulukko 4). Neljällä ruudukolla (1, 2, 4, 5) esiintyy koko mesotopografinen gradientti (kuva 12). Ruudukolla kolme vaihtelu on pienempää ja ruudukko kuusi on tasaista rinnettä. Rinteen kaltevuuden ja säteilyn suhteen ruutujen väliset erot ovat pieniä (taulukko 4). Myös maankosteus on ruudukoilla vaihtelevaa. Kuivimmalla ruudukolla viisi kosteusprosentti on lähes kaikkialla alle 20, kun taas ruudukolla kaksi kosteus on paikoittain yli 60 % (kuva 13). Sekä maankosteuden että topografian suhteen eniten sisäistä vaihtelua esiintyy ruudukolla neljä. Maaperän lämpötila vaihteli ruudukoiden sisällä vain kahden asteen sisällä (taulukko 4), mutta ruudukoiden väliset erot olivat selkeitä. Ruudukko kolme oli keskimäärin yli asteen viileämpi kuin ruudukot neljä ja viisi. Suurin vaihtelu löytyy ruudukolta neljä, jonka alaosasta löytyvät koko tutkimusalueen korkeimmat pH-arvot (kuva 14). Myös maaperän kalsiumpitoisuudet vaihtelevat voimakkaasti ruudukolla neljä.



Kuva 12. Mesotopografian vaihtelu tutkimusruudukolla. Vaalea edustaa kuvassa painauman pohjaa ja tumma punainen harjanteen lakea.



Kuva 13. Maaperän kosteusprosentin vaihtelu tutkimusruudukolla.



Kuva 14. Kalsiumin (ppm), pH:n, maan lämpötilan (°C), sekä eroosion ja fluviaalisten prosessien peittävyys (%) ruudukolla 4. Muiden ruudukoiden kartat on esitetty liitteessä 2.

Geomorfologista häiriötä esiintyy tutkimusalueella paikoittain. Suurin osa tutkimusruudukosta on siltä kokonaan vapaata, mutta ruudukon yksi alaosa routa- ja eroosioprosessit ovat voimakkaita. Fluviaalisia prosesseja esiintyy erityisesti ruudukkojen kaksi ja neljä alaosa (kuva 14). Routailmiöitä on laajalti ruudukon yksi alaosa. Muiden muuttujien paitsi mesotopografian (kuva 12) ja maankosteuden (kuva 13) esiintyminen tutkimusruudukolla on esitetty karttoina liitteessä 2.

9.2 Muuttujien väliset yhteydet

Vastemuuttujien lineaarisia yhteyksiä yksittäisiin muuttujiin tarkasteltiin Spearmanin järjestyskorrelaatiokerrointen avulla (taulukko 5). Eri muuttujien korrelaatiot, jotka olivat tilastollisesti merkitseviä ($p < 0,05$) olivat kaikkien ryhmien välillä samansuuntaisia (+/-), ja muutenkin erot eri ryhmien välillä olivat varsin pieniä. Kaikkien korrelaatioiden, jotka olivat tilastollisesti merkitseviä, p-arvo oli pienempi kuin 0,01. Kokonaislajirunsauden ja ruohojen kertoimet eri muuttujien suhteen olivat samansuuruisia. Kaikilla muilla ryhmillä paitsi ainavihannilla varvuilla, suurimmat korrelaatiot olivat suhteessa maaperän kosteuteen, mesotopografiaan, kalsiumpitoisuuteen sekä fluviaaliseen häiriöön. Pienimmät korrelaatiokertoimet olivat lähes jokaisen selittävän muuttujan kohdalla suhteessa varpuryhmien lajirunsauteen. Routailmiöillä, säteilyllä ja rinteenkaltevuudella on tilastollisesti merkitsevä lineaarinen yhteys vain yhteen lajirunsauteen, mutta nämäkin korrelaatiot ovat matalia. Suurimmat poikkeamat toiminnallisten ryhmien välillä ovat ainavihantien varpujen muita ryhmiä korkeammat korrelaatiokertoimet maan lämpötilan ja eroosion kanssa. Nämäkin korrelaatiokertoimet jäävät silti alhaisiksi. Kalsiumpitoisuuden ja lajirunsausten väliset korrelaatiot ovat kaikilla ryhmillä korkeampia kuin pH:n kohdalla. pH korreloi eniten ruohojen kanssa ja vähiten ainavihantien varpujen kanssa.

Kuvissa 15 ja 16 (s. 63-64) on esitetty lajirunsausten hajontakuvat suhteessa korrelaatiokertoimien perusteella tärkeimpiin selittäviin muuttujiin. Spearmanin korrelaatiokerroin on mukana kuvassa. Muiden muuttujaparioiden hajontakuviot ovat liitteessä 4. Kuvissa oleva käyrä on lowess-trendiviiva, joka sovittuu kuvaamaan aineiston keskimääräistä käyttäytymistä suhteessa muuttujiin. Mesotopografian ja joissain kohdissa myös fluviaalisen häiriön ja maaperän lämpötilan kohdalla päällekkäiset pisteet on hajautettu, jotta pisteiden runsaus on saatu näkyviin.

Taulukko 5. Lajirunsausten ja ympäristömuuttujien väliset Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimet. Kolme suurinta kerrointa on tummennettu kullekin lajirunsaudelle ja negatiiviset kertoimet ovat harmaalla pohjalla. Tilastollinen merkitsevyys p-arvon mukaan: ***=p<0,001, **=p<0,01, *=p<0,05 ja ns=p>0,05, eli ei tilastollisesti merkitsevä.

	Kaikki Putkilokasvit	Ainavihannat varvut	Kesä-vihannat varvut	Ruohot	Heinämäiset kasvit
Topografia					
mesotopografia	-0,62***	-0,39***	-0,36***	-0,66***	-0,49***
säteily	-0,02 ns	-0,12***	0,04 ns	-0,02 ns	0,01 ns
rinteen kaltevuus	0,00 ns	0,01 ns	0,11***	0,03 ns	0,06 ns
Maaperä					
maankosteus	0,74***	0,56***	0,48***	0,73***	0,59***
maan lämpötila	-0,35***	-0,44***	-0,10**	-0,26***	-0,25***
pH	0,30***	0,12***	0,22***	0,42***	0,24***
Ca	0,53***	0,38***	0,34***	0,56***	0,41***
Geomorfologinen häiriö					
routa	-0,05 ns	-0,06 ns	0,04 ns	0,01 ns	-0,04 ns
eroosio	-0,28***	-0,35***	-0,11***	-0,19***	-0,18***
fluviaaliset prosessit	0,60***	0,25***	0,41***	0,66***	0,52***

Mesotopografian negatiivinen suhde lajirunsauksiin näyttää hajontakuvien perusteella lineaariselta. Lajirunsausten hajonta kapenee ja maksimi pienenee liikuttaessa gradientilla painanteen pohjalta (1) kohti harjannetta (10). Kaikki ruudut, joiden lajirunsaus ylittää 30, ovat saaneet mesotopografisen indeksin 2 tai 3. Näiden arvojen kohdalla ei esiinny lainkaan hyvin vähälajisia ruutuja, mutta muuten pienimmät lajirunsaudet jakaantuvat tasaisesti koko gradientille. Poikkeus ovat ainavihannat varvut, joiden kohdalla suhde on lievästi unimodaalinen korkeimpien lajirunsausten ollessa gradientin keskivaiheilla. Lajirunsauden suhde rinteiden kaltevuuteen näyttää kaikilla ryhmillä olevan lievästi unimodaalinen, niin että lajirunsaudet ovat keskimäärin alhaisimpia rinteiden kaltevuusgradientin keskivaiheilta (kuva 17 s. 65).

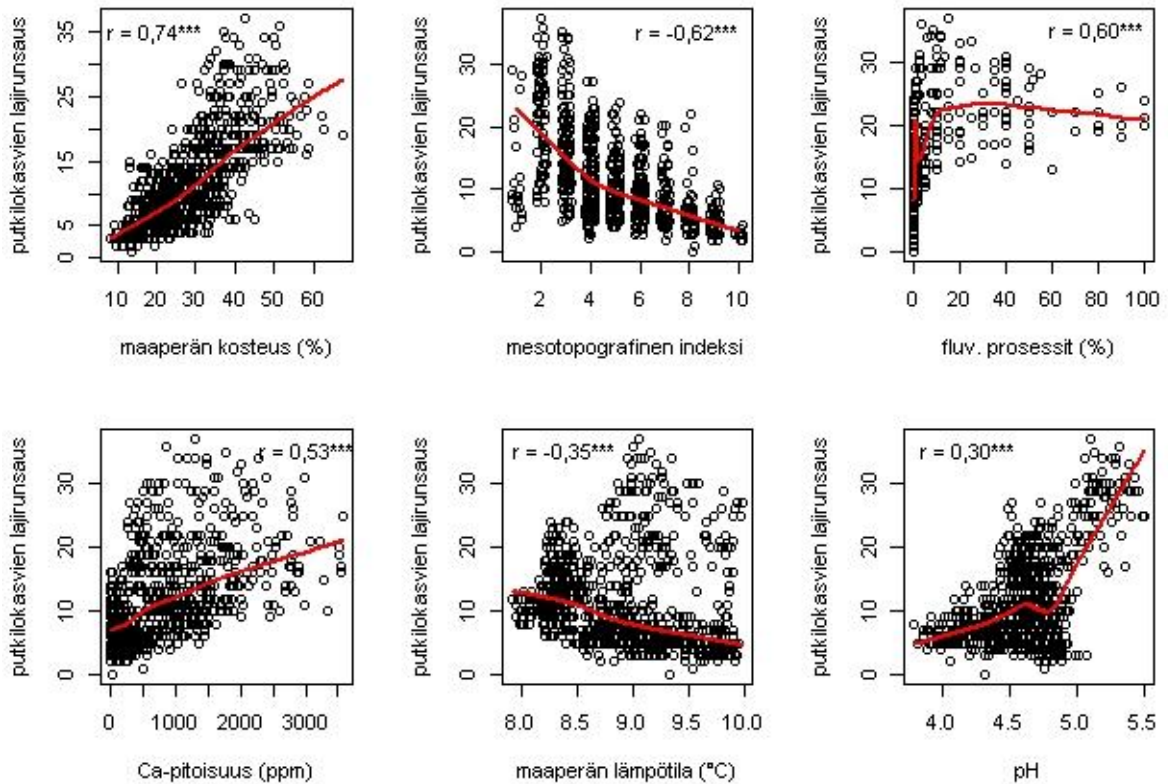
Maankosteuden vaikutus lajirunsauteen on positiivinen ja lineaarinen tai lievästi unimodaalinen. Korkeimmat lajirunsaudet (>30) löytyvät ruuduilta, joiden kosteusprosentti vaihtelee 30 ja 50 välillä. Fluviaalisen häiriön ja lajirunsausten välinen korrelaatio on

positiivinen ja melko korkea, vaikka suhde ei kuvaajien perusteella olekaan lineaarinen. Koska kyseinen häiriö esiintyy vain harvoilla ruuduilla, ja sielläkin peittävyysarvot ovat enimmäkseen pieniä, on suhteen suuntaa suurempien arvojen kohdalla vaikea arvioida luotettavasti. Suurimmat lajirunsaudet löytyvät sieltä missä on fluviaalista häiriötä, mutta sen peittoprosentti on alhainen. Kuitenkaan edes ruuduilla, joilla sen peittoprosentit ovat korkeimpia, kokonaislajirunsaus ei laske alle 10 lajin. Lajirunsauden suhde mesotopografiaan ja maan kosteuteen tutkimusruudukolla on esitetty myös karttoina kuvassa 18 (s. 66). Korkeimmat lajirunsaudet ovat muutamaa poikkeusta lukuun ottamatta ruuduilla, joiden maankosteus on korkea ja mesotopografinen indeksi alhainen.

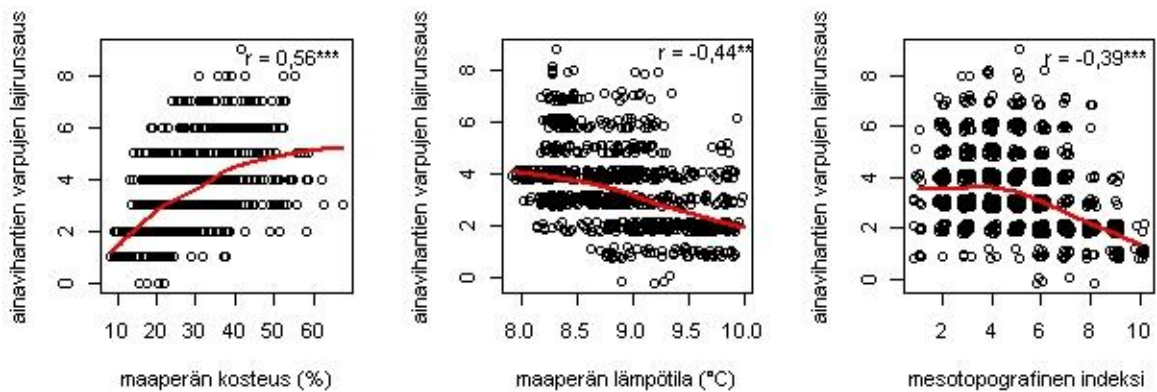
Kalsiumpitoisuuden ja lajirunsauden välillä on selvä positiivinen korrelaatio, vaikka lajirunsauden arvot vaihtelevatkin paljon. Maaperän lämpötilan suhteen lajirunsauden korrelaatiokerroin on negatiivinen. Hajontakuvan perusteella suhteen voisi olettaa olevan myös lievästi unimodaalinen, sillä korkeimmat lajirunsaudet löytyvät lämpögradientin keskivaiheilta. pH:n suhteen korkeimmat lajirunsaudet löytyvät gradientin yläpäästä, mutta koska kartalla kaikki korkeimmat pH arvot löytyvät klusterina samalta kohdalta ruudukolta neljä, voi suhdetta selittää myös jokin muu paikalle tyypillinen tekijä kuten kosteus.

Toiminnallisten ryhmien lajirunsauden vaihtelu suhteessa ympäristömuuttujiin on esitetty lowess-käyrillä kuvassa 17 (s. 65). Ryhmien lajirunsausten vasteet ovat saman suuntaisia suhteessa kaikkiin tutkittuihin muuttujiin. Ruohojen lajirunsauden käyrä on kuitenkin muita jyrkempi suhteessa mesotopografiaan, maankosteuteen ja maaperän pH-arvoon. Myös heinämaiden kasvien vaste on hieman varpuja jyrkempi mesotopografian ja pH:n suhteen. Roudan suhteen ainavihantien varpujen ja heinämaiden kasvien käyrä on hieman muita jyrkempi. Eroosion, maan lämpötilan, Ca-pitoisuuden ja fluviaalisten prosessien suhteen käyrät ovat saman mallisia. Kesävihantien varpujen käyrä on kaikkien ympäristömuuttujien suhteen muita toiminnallisia ryhmiä loivempi. Ainavihantien varpujen ja ruohojen suhteet poikkeavat lowess-käyrien perusteella eniten toisistaan ja ne on esitetty havaintopisteineen samassa kuvassa liitteessä 5.

Putkilokasvit

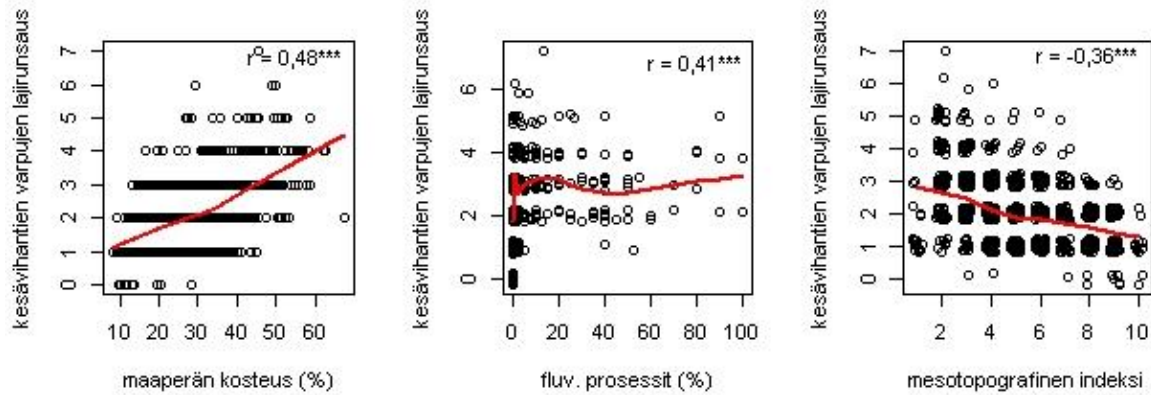


Ainavihannat varvut

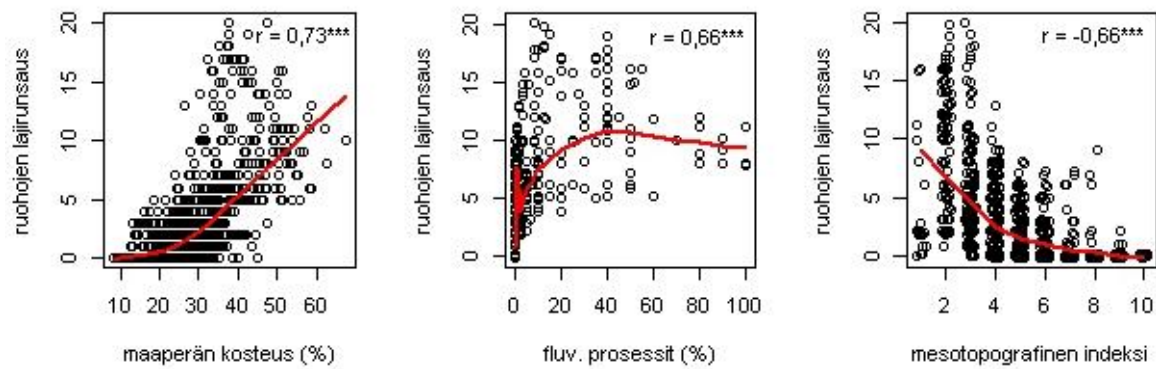


Kuva 15. Putkilokasvien kokonaislaajirunsauden sekä aina vihantien varpujen hajonta suhteessa Spearmanin korrelaation perusteella tärkeimpiin selittäviin muuttujiin. Tilastollinen merkitsevyys p-arvon mukaan: $***=p<0,001$, $**=p<0,01$, $*=p<0,05$ ja $ns=p>0,05$, eli ei tilastollisesti merkitsevä. Sovittava lowess-käyrä kuvaa muuttujien välistä keskimääräistä suhdetta.

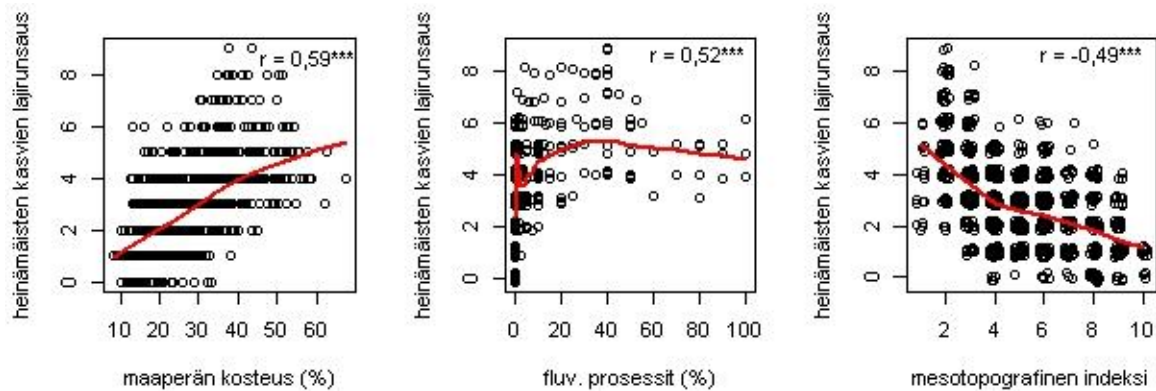
Kesävihannat varvut



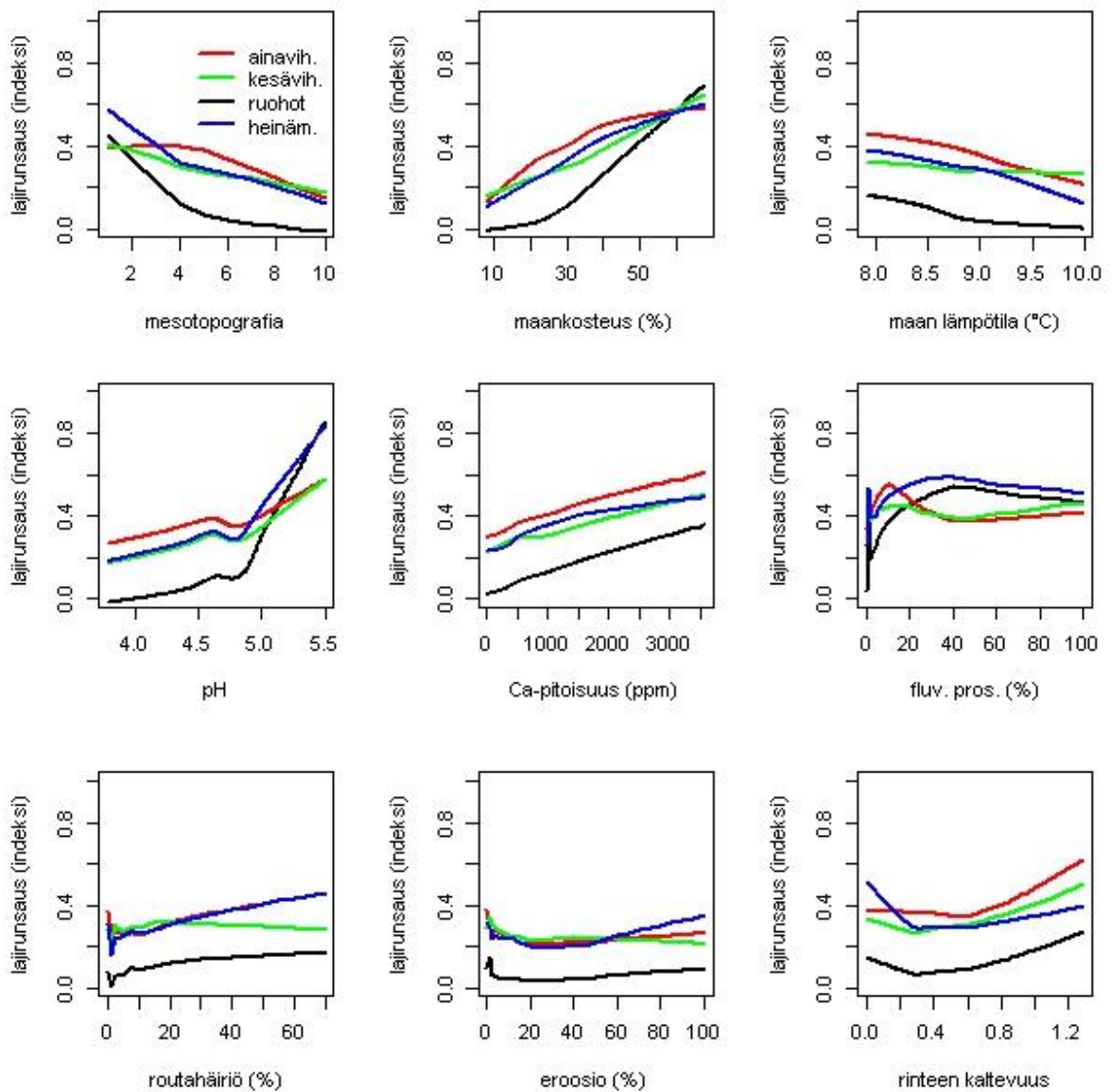
Ruohot



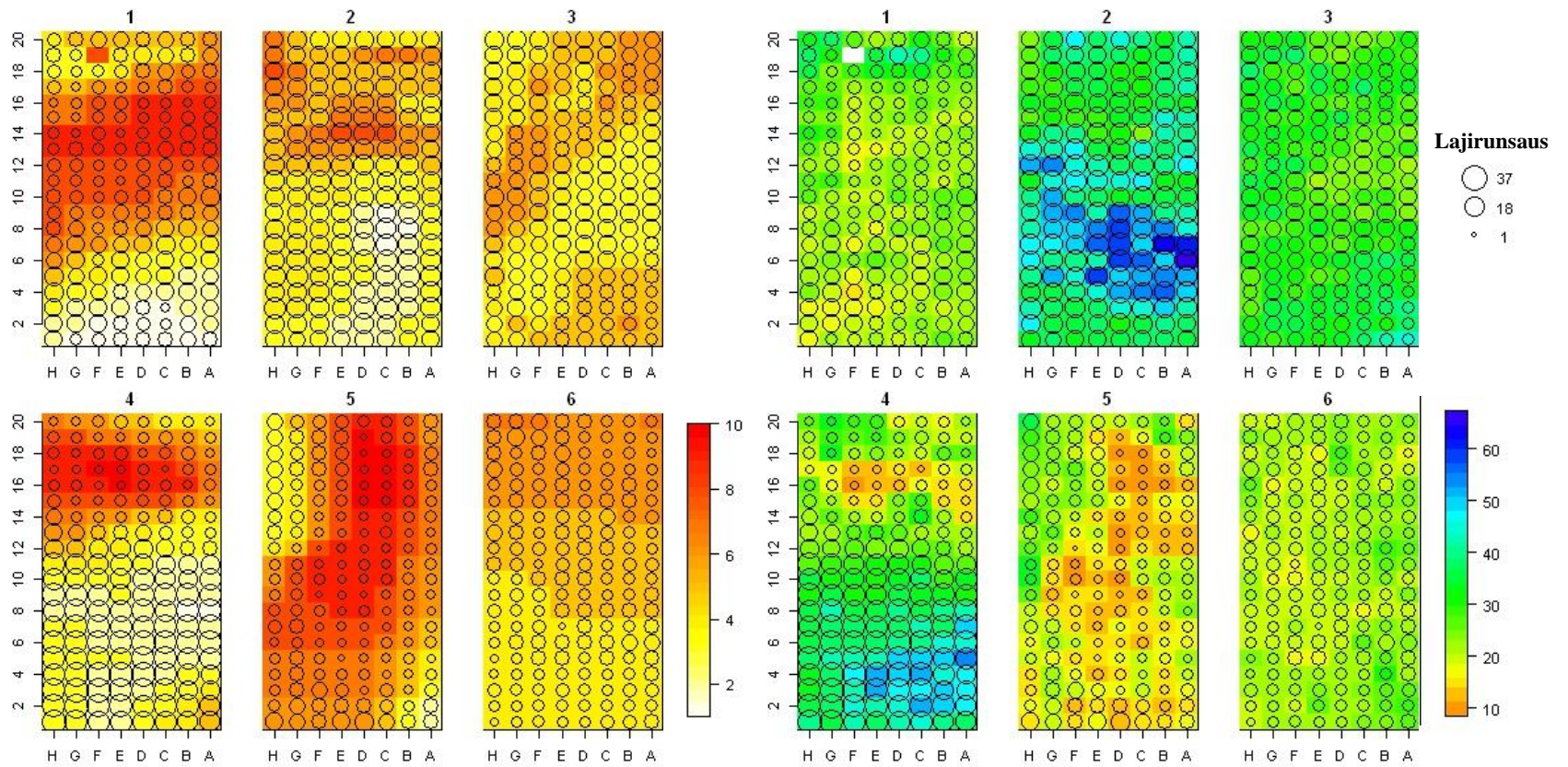
Heinämäiset kasvit



Kuva 16. Toiminnallisten ryhmien lajirunsauden vaihtelu suhteessa Spearmanin korrelaation perusteella tärkeimpiin selittäviin muuttujiin. Katso tarkempi selitys kuvasta 15 (s. 63).



Kuva 17. Toiminnallisten ryhmien lajirunsausten vaihtelu ympäristömuuttujien suhteen. Viivat kuvissa ovat lowess-käyriä. Lajirunsausten vaihtelu on skaalattu välille 0-1 (0=minimilajirunsaus ja 1= maksimilajirunsaus).

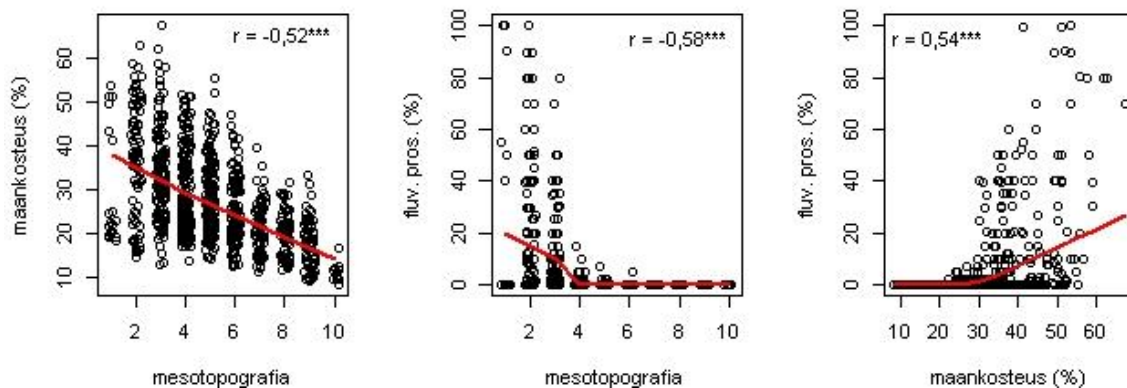


Kuva 18. Kokonaisputkilokasvilajirunsauden vaihtelu suhteessa mesotopografiaan (vasemmalla) ja maaperän kosteuteen (%) (oikealla) tutkimusruuduilla. Mesotopografinen indeksi vaihtelee kuvassa punaisten harjanteiden (10) ja vaaleiden painaumien (1) välillä.

Myös selittävien muuttujien välisiä yhteyksiä tarkasteltiin Spearmanin korrelaatiokerrointen avulla. Mikään muuttujien välinen korrelaatiokerroin ei ylittänyt merkittävän kollineaarisuuden raja-arvona pidettyä $r=0,7$. Tilastollisesti merkittävät korrelaatiot, joiden itseisarvo on suurempi kuin 0,5, on esitetty taulukossa 6. Korrelaatiomatriisi löytyy kokonaisuudessaan liittestä 3. Maaperän kosteuden, mesotopografian, fluviaalisen häiriön ja maaperän kalsium-pitoisuuksien välillä on voimakkaat yhteydet. Myös eroosion ja routailmiöiden välillä on tilastollinen merkittävä yhteys. pH:n ja kalsiumpitoisuuden välillä ei havaittu merkittävää yhteyttä. Kuvasta 19 näkyy, että mesotopografisen gradientin alapäässä kosteusprosentin hajonta on suuri, mutta se kapenee ja madaltuu liikuttaessa gradienttia ylös, ja harjanteiden päällä on ainoastaan erittäin kuivia ruutuja. Myös fluviaalinen häiriö esiintyy etupäässä painanteiden yläpuolella rinteessä, missä maaperä on kosteaa.

Taulukko 6. Korkeimmat selittävien muuttujien väliset korrelaatiot (***)= $p<0,001$).

Muuttujat	Spearmanin järjestyskorrelaatio
Maaperän kosteus ja kalsium	0,683***
Säteily ja kaltevuus	-0,652***
Fluviaalinen häiriö ja mesotopografia	-0,583***
Eroosio ja routa	0,582***
Maaperän kosteus ja fluviaalinen häiriö	0,540***
Maaperän kosteus ja mesotopografia	-0,523***



Kuva 19. Mesotopografian, fluviaalisen häiriön peittävyuden ja maankosteuden hajontakuvat suhteessa toisiinsa. Katso tarkempi selitys kuvasta 15 (s. 63).

9.3 Mallinnus ja hajonnan ositus

GLM- ja GEE-mallien vertailu osoitti, että samat muuttujat sisältävät mallit olivat selityksasteiden perusteella lähes samassa paremmuusjärjestyksessä molemmissa malliryhmissä. Pienimmän AIC-arvon saaneet GLM-mallit olivat yleisesti ottaen yksinkertaisempia kuin pienimmän QIC-arvon saaneet GEE-mallit. Koska erot eivät kuitenkaan olleet suuria, päätettiin hajonnan osituksessa käyttää parhaita GEE-malleja. Niiden etu GLM-malleihin verrattuna on, että ne ottavat huomioon spatiaalisen autokorrelaation, jonka voidaan olettaa aiheuttavan virhettä alueellisessa aineistossa. Parhaat GEE-mallit valittiin alhaisimman QIC-arvon ja GVIF-arvojen perusteella. Käytännössä kaikkien mallinnusten kohdalla alhaisimmat QIC-arvot saaneet mallit voitiin hyväksyä, koska niiden GVIF-arvot olivat erittäin alhaisia. Malleissa on mukana myös muuttujia (erityisesti toisen asteen termejä), joiden vaikutus mallin selityksasteeseen on erittäin pieni tai jotka eivät ole tilastollisesti merkitseviä, mutta niiden mukanaolo parantaa mallia kokonaisuutena tästä huolimatta. Myös näiden mallien selityksasteet olivat hyvin lähellä parhaita selityksasteita.

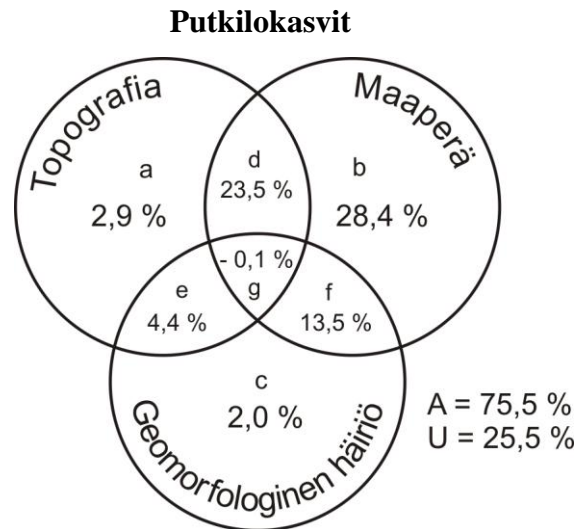
9.3.1 Putkilokasvien kokonaislajirunsaus

Putkilokasvien kokonaislajirunsausta selittävässä muuttujaryhmien malleissa olivat mukana kaikki muuttujat. Toisen asteen termi jäi pois ainoastaan roudan kohdalla, joten parhaassa mallissa oli mukana 18 selittävää muuttujaa (taulukko 7). Toisen asteen termien mukanaolo kertoo, etteivät muuttujien vaikutukset lajirunsauteen ole lineaarisia, vaan käyriä. Saman muuttujan kertoimet vaihtelevat eri malleissa muista muuttujista riippuen, mutta pääosin ne ovat samaa suuruusluokkaa ja saman suuntaisia. Suunta vaihtelee ainoastaan muuttujilla, joiden kertoimet ovat hyvin pieniä. Esimerkiksi topografian kerroin on T + M + H -mallissa positiivinen, vaikka se kaikissa muissa malleissa on negatiivinen. Epälineaarisissa malleissa muuttujien kertoimen vaikutusta vastemuuttujaan ei voida kertoimesta suoraan laskea.

Taulukko 7. Putkilokasvien lajirunsauden mallintamiseen käytettyjen GEE-mallien selitetty hajonta, muuttujat ja niiden kertoimet.

	T	M	H	T + M	T + H	M + H	T + M + H
Selitetty hajonta	0.306	0.652	0.197	0.725	0.461	0.716	0.745
Kertoimet							
vakiotermin	2,693	-6,201	2,295	-2,348	2,765	-6,543	-5,009
topo	-0,042			-0,049	-0,062		0,006
topo ²	-0,007			-0,003	-0,005		-0,006
kalt	-0,131			-0,100	-0,078		-0,020
kalt ²	0,196			0,274	0,144		0,165
säteily	0,103			0,132	-0,098		0,038
säteily ²	-0,070			-0,120	0,193		0,080
kosteus		0,042		0,036		0,048	0,039
kosteus ²		0,000		0,000		0,000	0,000
lämpöt		1,661		0,495		1,837	1,274
lämpöt ²		-0,095		-0,028		-0,107	-0,073
ph		-0,534		0,237		-0,645	-0,141
ph ²		0,132		0,040		0,139	0,078
Ca		0,000		0,000		0,000	0,000
Ca ²		0,000		0,000		0,000	0,000
routa			0,004		0,002	0,006	0,004
eroosio			-0,008		-0,002	-0,004	0,000
eroosio ²			0,000		0,000	0,000	0,000
fluv			0,014		0,014	0,012	0,010
fluv ²			0,000		0,000	0,000	0,000

Hajonnan osituksessa käytetty paras GEE-malli selitti yhteensä 74,5 % putkilokasvien lajirunsauden alueellista jakautumista tutkimusalueella. Tärkein selittävä ryhmä on maaperätekijät, joiden malli selittää lähes 65 % vaihtelusta. Topografisen mallin selittävyys on noin 30 % prosenttia ja geomorfologisen häiriön noin 20 %. Hajonnan osituksesta selviää että maaperätekijöiden merkitys on suurin, lähes 30 % myös itsenäisenä (kuva 20). Sekä topografian että geomorfologisen häiriön kokonaisosuuksista lajirunsauden vaihtelussa merkittävin osa on yhteisvaikutusta maaperäryhmän vaihtelun kanssa, mutta ne selittävät vaihtelua myös itsenäisesti. Toiseksi suurin osuus selittävydestä on juuri maaperän ja topografian yhteinen osuus. Kaikkien tekijöiden yhteisvaikutus on lievästi negatiivinen, mikä viittaa tekijöiden väliseen kollineaarisuuteen (Piha et al. 2004).



Kuva 20. Putkilokasvien kokonaislajirunsauden hajonnan ositus. A = yhteensä selittynyt hajonta ja U = selittämättömän vaihtelun osuus. Kohtien a-g merkitykset on esitetty taulukossa 2 sivulla 53).

9.3.2 Toiminnalliset ryhmät

Myös toiminnallisten ryhmien parhaissa malleissa ovat mukana lähes kaikki muuttujat ja niiden toisen asteen termit (taulukko 9). Ainoastaan kesävihantien varpujen mallissa maaperämalli on selkeästi yksinkertaisempi kuin muiden. Useimmiten jäävät pois topografiamallissa mesotopografian toisen asteen termi sekä häiriömallin routa ja sen toisen asteen termi. Saman toiminnallisen ryhmän malleissa ei tekijöiden kertoimissa ollut suuria muutoksia mallien välillä. Kaikkien ryhmien hajonnan osituksen tulokset on esitetty kuvassa 21 (s. 69). Mallien selityksasteet on koottu taulukkoon 8. Ryhmien kaikki hajonnan osituksessa mukana olleet GEE-mallit ja muuttujien kertoimet ovat liitteessä 6.

Taulukko 8. Toiminnallisten ryhmien hajonnan osituksessa käytettyjen GEE-mallien selityksasteet.

	T	M	H	T + M	T + H	M + H	T + M + H
Selitetty hajonta							
Ainavihannat varvut	0.206	0.387	0.148	0.430	0.276	0.425	0.448
Kesävihannat varvut	0.168	0.296	0.102	0.347	0.228	0.303	0.358
Ruohot	0.281	0.587	0.117	0.711	0.468	0.697	0.742
Heinämäiset kasvit	0.202	0.326	0.159	0.390	0.262	0.420	0.434

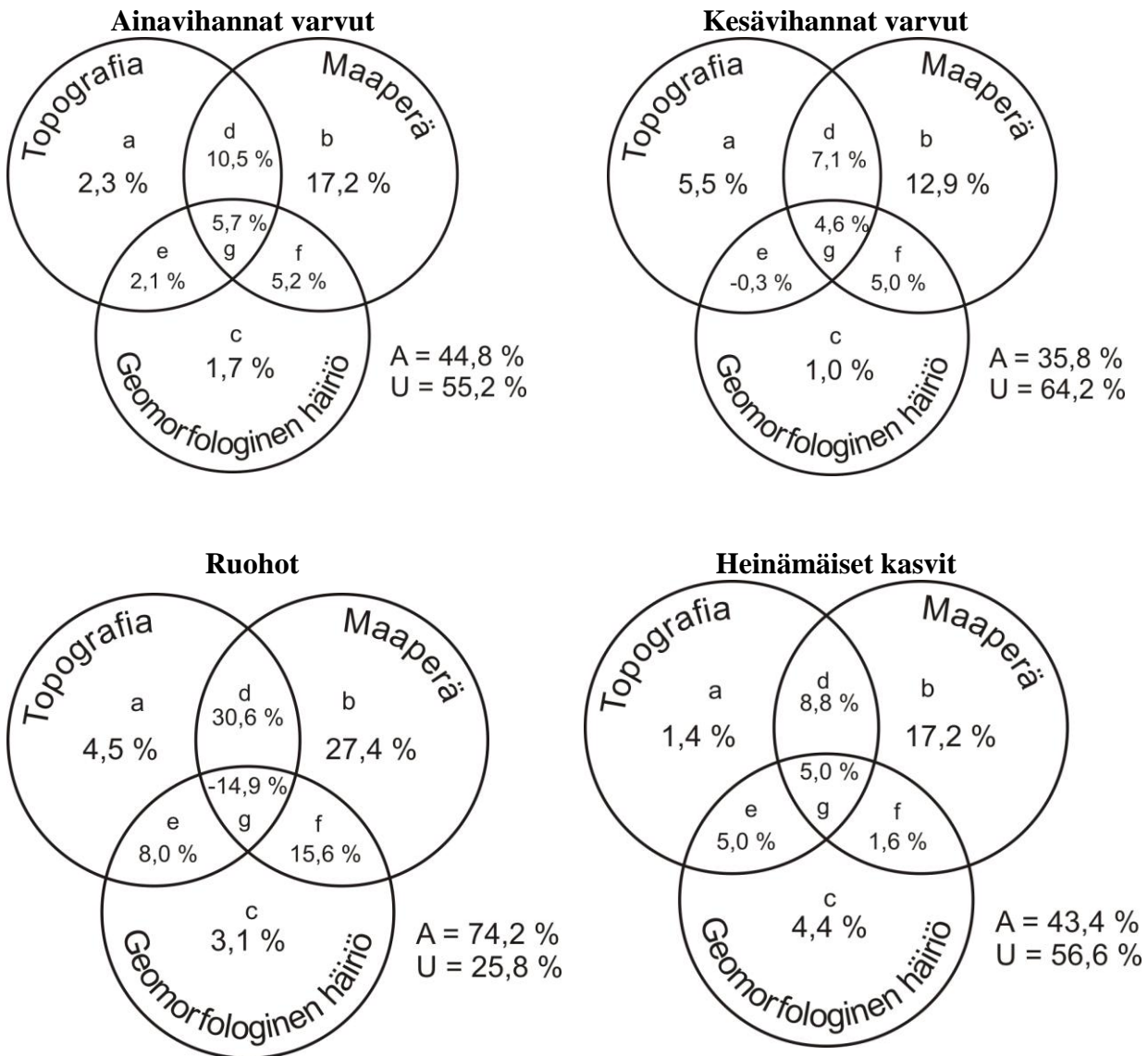
Taulukko 9. Kokonaislajirunsauden ja toiminnallisten ryhmien malleissa mukana olleet muuttujien ensimmäisen ja toisen asteen termit.

	Kokonais- lajirunsaus	Ainavihannat varvut	Kesävihannat varvut	Ruohot	Heinämäiset kasvit
Topo- grafia					
topo	X	X	X	X	X
topo ²	X	X		X	
kalt	X	X	X	X	X
kalt ²	X	X	X	X	X
säteily	X	X	X	X	X
säteily ²	X	X	X		X
Maaperä					
kosteus	X	X	X	X	X
kosteus ²	X	X		X	X
lämpöt	X	X		X	X
lämpöt ²	X	X		X	
ph	X	X	X	X	X
ph ²	X	X		X	X
Ca	X	X	X	X	X
Ca ²	X	X		X	X
Geomorf. häiriö					
routa	X	X	X	X	X
routa ²			X		X
eroosio	X	X	X	X	X
eroosio ²	X	X	X	X	X
fluv	X	X	X	X	X
fluv ²	X	X	X	X	X
YHT.	19	19	14	18	18

Ainavihantien varpujen lajirunsausta selittävässä malleista tippuivat pois maaperämallista muuttujista kalsium sekä häiriömallista roudan toisen asteen termi. Kertoimissa ei mallien välillä ollut suuria muutoksia. Ainavihantien varpukasvien lajirunsaudesta pystyttiin selittämään 44,8 % mallilla, jossa oli mukana 17 tekijää. Tärkein selittävä muuttujaryhmä olivat maaperätekijät, jotka selittivät yksinään 17,2 % vaihtelusta. Topografian ja maaperän yhteisvaikutuksen selitysaste on noin 10 %. Geomorfologisen häiriön sekä topografian itsenäiset osuudet jäivät hyvin pieniksi (kuva 21).

Kesävihantien varpujen lajirunsausta parhaiten selittävässä malleissa oli mukana 14 tekijää. Maaperämallissa olivat mukana ainoastaan maaperän kosteus, pH sekä kalsiumpitoisuus ilman toisen asteen termejä. Topografia-mallista jäi pois mesotopografian toisen asteen termi. Kesävihantien varpujen lajirunsaudesta selittyy parhaalla mallilla 35,8 %. Maaperämalli

selittää yksinään noin 30 % hajonnasta. Hajonnan osituksessa tärkeimmäksi selittäväksi ryhmäksi osoittautuivat maaperätekijät, jotka selittivät itsenäisesti noin 13 % vaihtelusta. Topografian selittävyys oli noin 5 % ja sen ja maaperätekijöiden yhteisvaikutus 7 %. Häiriön itsenäinen vaikutus oli vain prosentin luokkaa, mutta sen yhteisvaikutus maaperän kanssa oli 5 % samoin kuin kaikkien kolmen luokan yhteisvaikutus.



Kuva 21. Hajonnan ositus toiminnallisille ryhmille. A = yhteensä selittynyt hajonta ja U = selittämätön vaihtelun osuus. Kohtien a-g merkitykset on esitetty taulukossa 2 sivulla 53.

Ruohojen lajirunsautta parhaiten selittävässä mallissa oli mukana 18 tekijää, sillä topografiamallista jäi pois säteilyn toisen asteen termi ja häiriömallista roudan toinen termi.

Verrattuna muihin toiminnallisiin ryhmiin pH:n kertoimet olivat ruohojen malleissa huomattavan korkeita. Ruohokasvien lajirunsauden alueellisesta vaihtelusta selittyi parhaan mallin avulla 74,2 %. Paras maaperä malli selitti yksinään vaihtelusta 59 %. Hajonnan osituksen perusteella tästä yli puolet on yhteisvaihtelua topografian kanssa. Topografian itsenäinen osuus on vain alle 5 % ja geomorfologisen häiriön noin 3 % vaihtelusta. Häiriön yhteisvaikutus maaperätekijöiden kanssa on sen sijaan yli 15 %. Kaikkien kolmen osatekijän korkea negatiivinen yhteisvaikutus viittaa siihen että tekijöiden välillä on voimakasta multikollineaarisuutta (Piha et al. 2007).

Heinien lajirunsautta selittävistä malleista puuttuvat topografian ja maaperän lämpötilan toisen asteen termit. Heinäkasvien lajirunsaudesta selittyy parhaalla mallilla 44,4 %. Mallissa oli mukana 18 tekijää. Ryhmäkohtaisista malleista maaperämalli selittää eniten vaihtelua eli 33 %. Myös hajonnan osituksessa tärkein selittävä osatekijä olivat maaperätekijät, jotka selittivät itsenäisesti noin 17 % vaihtelusta. Topografian ja maaperän yhteisvaikutuksen selittävyys on noin 9 %. Geomorfologinen häiriö selittää yksinään noin 4 % ja topografia vain reilun prosentin.

10 Tulosten tarkastelu

Arktis-alpiinisen kasvillisuutta ja sen lajirunsautta on lukuisissa tutkimuksissa tarkasteltu suhteessa eri ympäristömuuttujiin, ja tulokset näyttävät vaihtelevan esimerkiksi mittakaavasta, alueesta ja kasviyhteisöstä riippuen (esim. Gough et al. 2000, Kammer & Möhl 2002, Bruun et al. 2006, Vonlanthen et al. 2006). Tässä tutkimuksessa käytetyt maaperä-, topografia- ja geomorfologiamuuttujia sisältäneet mallit selittivät putkilokasvien kokonaislajirunsauden vaihtelusta yli 75 %, mikä on erittäin korkea selitysaste. Suurempia selitysasteita on saatu esimerkiksi Vonlanthenin ja muiden (2006) tutkimuksessa, jossa pH ja päivittäinen lämpötilamaksimi selittivät 82 % alpiinisesta putkilokasvien lajirunsaudesta Sveitsin Alpeilla.

Kokonaisvaihtelusta selittämättä jäänyt 25 % selittyy luultavasti osittain bioottisilla muuttujilla, koska niiden vaikutukset eivät tule kokonaan ilmi tarkasteltujen abioottisten muuttujien kautta. Kasvien välisten interaktioiden on osoitettu selittävän merkittävästi lajien levinneisyyksiä myös tämän tutkimuksen aineistossa, vaikka suurimmalla osalla lajistosta abioottiset tekijät osoittautuivatkin tärkeämmiksi (le Roux et al. 2013 a). Toisessa samasta aineistosta toteutetussa tutkimuksessa osoitettiin, että variksenmarjan peittävyys vaikuttaa muiden lajien kelpoisuuteen ja sitä kautta lajirunsauteen (Mod 2012). Kuitenkin myös näiden naapurivaikutusten merkitys on yhteydessä abioottisiin muuttujiin, sillä niiden vaikutusten tiedetään vaihtelevan ympäristömuuttujien gradienteilla (le Roux et al. 2012, Mod 2012). Myös sopulin ja poron laidunnus vaikuttavaa lajien levinneisyyksiin tutkimusalueella, mutta laidunnuksen vaikutus ei ole yhtä merkittävä kuin kasvien välisten interaktioiden (le Roux et al. 2013 a). Lievä unimodaalinen suhde häiriöön ja stressiin näyttää kokonaislajirunsauden suhteen toteutuvan tässä aineistossa kaikista häiriö- tai stressimuuttujista ainoastaan maankosteuden kohdalla. Yks syy tähän voi olla, että kaikkien muuttujien gradientit eivät ole tarpeeksi pitkiä koko kuvion havaitsemiseen. Unimodaalisen mallin taustalla on myös oletus tuottavuuden voimakkaasta ja tasaisesta vaihtelusta aineistossa (Grime 1977), mikä ei välttämättä toteudu aineistossa (Suvanto 2012).

Tutkimuksessa olivat mukana kaikki merkittävimmät lajien levinneisyyksiin pienessä mittakaavassa vaikuttavat ympäristömuuttujat, eikä siis ole syytä olettaa, että uusien

abioottisten tekijöiden lisääminen malleihin kasvattaisi niiden selitysasteita huomattavasti (Austin & van Niel 2011). Yksi mahdollinen poikkeus ovat kuitenkin kasvien tarvitsemat ravinteet. Maaperän ravinteisuuden mittarina käytettiin tässä tutkimuksessa pH-arvoa ja Ca-pitoisuutta. Arnesen ja muut (2007) nostivat Norjassa tekemässään tutkimuksessa fosforin kalsiumia tärkeämmäksi alpiinisia lajiyhteisöjä ja niiden lajirunsautta selittäväksi tekijäksi. He myös osoittivat pH:n olevan huono mittari maaperän fosforipitoisuudelle, joten fosforin merkitystä ei tässä tutkimuksessa voida arvioida sitäkään kautta.

Toiminnallisia kasviryhmiä on viime vuosina käytetty arktis-alpiinista lajirunsautta selittävässä monimuuttujatutkimuksissa vähän (mutta esim. Bruun et al. 2006). Sen sijaan niitä käytetään paljon, kun kasvien fysiologisten vasteita ja biomassan tuotantoa tutkitaan kokeellisesti (Dorman & Woodin 2002). Bruun ja muut (2006) osoittivat että mesotopografian merkitys eri toiminnallisten ryhmien lajirunsauksille vaihtelee esimerkiksi alueen ja korkeuden mukaan, mikä tekee toiminnallisten ryhmien tuloksista huonosti yleistettäviä alpiinisessa ympäristössä, jossa mesotopografia määrää muidenkin muuttujien vaihtelua.

Toiminnallisten ryhmien lajirunsauden selitysasteissa on tuloksissa suuria eroja, mutta lajirunsauksien vasteet eri muuttujien suhteen ovat yllättävän samankaltaisia. Kokonaislajirunsauden selitysaste ei ole suoraan keskiarvo ryhmäkohtaisista tuloksista, sillä kaikkien ryhmien selittyvyudet ovat alhaisempia kuin kokonaislajirunsauden selittyvyys. Ruohojen lajirunsauden vaihtelusta selittyi malleilla noin 75 %. Lajimäärältään ne edustavat lähes puolta kaikista putkilokasveista tutkimusruudukolla. Myös niiden lajiston ja lajirunsauden vaihtelu oli huomattavasti muita ryhmiä suurempaa, mikä selittää sen, että kokonaislajirunsauden ja ruohojen lajirunsauden vastekäyrät ovat hyvin saman mallisia ja korrelaatiokertoimet saman suuruisia kaikkien eri muuttujien suhteen. Ainavihantien varpujen ja heinämäisten kasvien lajirunsauden vaihtelusta selittyi malleilla noin 45 %. Sen sijaan kesävihantien varpujen lajirunsauden selittyvyys jäi noin 35 prosenttiin, mikä ei näyttänyt johtuvan erityisesti mistään yksittäisestä tarkastellusta muuttujasta. Laidunnuksen vaikutus kesävihantiin varpuihin on suurempi kuin muihin ryhmiin, mikä voi osaltaan selittää pelkkien abioottisten tekijöiden antamaa heikkoa selitystasetta (Chapin et al. 1996). Varpujen peittävyuden ennustetaan lisääntyvän paljakalla, mikä johtaa ruohojen peittävyuden

väheneeseen (vaikka niiden biomassa saattaa korkeuden myötä kasvaa) ja lajirunsauden muutokseen (esim. Walker et al. 2006, Pajunen et al. 2011). Tulosten perusteella muutos tulee vaikuttamaan suuresti myös kokonaislajirunsauteen tutkimusalueen kaltaisessa kasviyhteisössä, koska ruohojen osuus lajirunsaudesta on suuri, mutta lajikohtaiset esiintymispaikat harvemmassa.

Ruohoja lukuun ottamatta ryhmien lajirunsaudet olivat ruudukolla matalia ja lajien vaihtelu ruutujen välillä vähäistä. Muiden ryhmien alhaisemmat selitysasteet voivat siis johtua myös siitä, että ryhmässä yleisimmin esiintyneet lajit ovat ekologiaaltaan liian erilaisia ryhmälle tyypillisen vasteen esiin saamiseksi. Suuremmilla lajimäärillä, mikä saavutettaisiin suuremmissa mittakaavassa tai erilaisessa yhteisössä, eri ympäristömuuttujien ryhmäkohtaiset merkitykset voisivat olla suurempia.

10.1 Maaperätekijät

Pelkästään maaperätekijät sisältäneellä mallilla voitiin selittää 65 % putkilokasvien kokonaislajirunsaudesta ja toiminnallisten ryhmien lajirunsauksista 30-56 %. Parhaiten selittyi ruohojen lajirunsauden vaihtelu ja heikkoiten kesävihantien varpujen. Hajonnan osituksen mukaan maaperätekijät ovat kuitenkin voimakkaasti yhteydessä sekä topografiaan että geomorfologiseen häiriöön, mikä tukee vahvasti aiempaa teoriaa (esim. Billings 1973, Jonasson & Sköld 1983, Walker et al. 2001, Kade et al. 2005, Bruun et al. 2006). Ruohojen kohdalla topografian ja maaperätekijöiden yhteisvaikutus on jopa suurempi kuin maaperätekijöiden itsenäinen vaikutus. Hajonnan osituksen perusteella ei kuitenkaan voida sanoa, mitkä yksittäisistä selittävästä tekijöistä ovat tärkeimpiä, ja minkä tekijöiden välinen yhteys on erityisen suuri.

Korrelaatiokerrointen perusteella maaperän kosteus on tärkein yksittäinen selittävä muuttuja kaikille lajirunsauksille. Tämä tulos on linjassa yleisen oletuksen kanssa, että veden saatavuuden kasvaessa myös lajirunsaus kasvaa eri mittakaavoissa ja erilaisissa ympäristöissä (Pausas & Austin 2001). Myös viimeaikaisissa tutkimuksissa alpiinisilla ja arktisilla alueilla maaperän kosteuden on havaittu olevan lajirunsaudelle merkittävä yksittäinen tekijä (van der Welle et al. 2003, Litaor et al. 2008, Löffler & Pape 2008, le Roux & Luoto 2013). Esimerkiksi Litaorin ja muiden (2008) tutkimuksissa Kalliovuorilla maankosteus selitti

merkittävästi lajidiversiteettiä ($r^2=0,7$, $P<0,001$). Myös Löffler ja Pape (2008) havaitsivat maankosteuden parantavan merkittävästi paikallista arktis-alpiinista lajirunsautta selittävää monimuuttujamallia Pohjois-Norjassa. Lajirunsauden ja kosteuden suhde ei ole kuvaajien perusteella lineaarisesti kasvava, vaan mahdollisesti lievästi yksihuippuinen, sillä suurimmat lajirunsaudet ovat kosteusgradientin puolenvälin yläpuolella. van der Wellen ja muiden (2003) tutkimuksissa Alaskan kosteissa tundrayhteisöissä korrelaatio lajirunsauden ja maankosteuden välillä on negatiivinen. Tämä kosteimpien kasvupaikkojen huonompi lajirunsaus selittyy eniten sillä, että liiallinen kosteus heikentää maatumista ja laskee pH:ta jolloin ravinnesuhteet maaperässä muuttuvat kasveille epäedulliseksi, ja kasvien ravinteiden saanti hankaloituu (van der Welle et al. 2003). On myös oletettavaa, että korkeimpien kosteusprosenttien ruuduilla muut tekijät, kuten pitkistä lumipeitteestä johtuva lyhyt kasvukausi, fluviaalinen häiriö ja sopulien laidunnus vähentävät lajirunsautta, eikä laskeva trendi johdu suoraan kosteudesta.

Maaperän kalsiumpitoisuus osoittautui merkittäväksi selittäväksi tekijäksi kokonaislajirunsaudelle ja ruohojen lajirunsaudelle, sillä vaikka kalsiumpitoisuus tutkimusruuduilla vaihteli paljon, edustavat korkeimmatkin lukemat pH:ltaan hapanta maaperää ($pH<5,5$). pH:n ja kalsiumpitoisuuden keskinäinen korrelaatio oli yllättävän alhainen. Kalsiumin määrien ollessa vähäisiä, vaikuttavat muut tekijät pH-arvoon suhteessa enemmän, ja pienessä mittakaavassa esimerkiksi maankosteus ja lumen peitto säätelevät maaperän pH:ta (Löffler & Pape 2008). Arnesenin ja muiden (2007) tutkimuksissa Norjassa kalsiumpitoisuus oli merkittävä selittävä tekijä lajiryhteisöille kalsiumpitoisuuden vaihtelun ollessa suurta. Alaskan arktisella tundralla tehdyssä tutkimuksessa kalsiumpitoisuus oli pH:n ohella tärkein lajirunsautta selittävä tekijä (van der Welle et al. 2003).

pH:lla on osoitettu olevan merkittävä yhteys arktiseen ja alpiiniseen lajirunsauteen alueellisessa mittakaavassa, mutta paikallisella tasolla muiden tekijöiden merkitystä on pidetty suurempana (Gough et al. 2000, Austrheim & Eriksson 2001, Kade et al. 2005, Vonlanthen et al. 2006, Löffler & Pape 2008). Verrattuna esimerkiksi Goughin ja muiden (2000) tutkimukseen, jossa pH selitti jopa 82 % lajirunsauden vaihtelusta, tässä tutkimuksessa sekä mittakaava että pH:n vaihteluväli olivat pienempiä. pH:n vaikutus lajirunsauteen on positiivinen, mutta sen voimakkuus vaihtelee ryhmien välillä, niin että korkein korrelaatio on

ruohojen kanssa, ja matalin ainavihantien varpujen kanssa. Tämä on linjassa Gough:n ja muiden (2000) tuloksien kanssa. pH:n korkea selittävyys on linjassa myös le Roux:n ja Luodon (2013) tuloksiin, jotka on saatu samalta seudulta mutta erilaisilla mallinnusmenetelmillä.

Maaperän lämpötila osoittautui erittäin merkittäväksi selittäväksi muuttujaksi ainavihannille varvuille, mutta ei lainkaan merkittäväksi kesävihannille varvuille. Muiden ryhmien kohdalla merkitys on keskitasoa. Korrelaatiokerroin oli negatiivinen kaikkien ryhmien kohdalla. Matalat ainavihannat varvut muodostavat tiiviitä kasvustoja, joiden sisällä lämpötila voi poiketa ympäristön lämpötilasta (Körner 2003). Kesällä niiden lämpötila voi voimakkaasta heijastuksesta johtuen olla ympäröivää kasvillisuutta matalampi, mikä ehkä osaltaan selittää, miksi niiden lajirunsauden ja maaperän lämpötilan korrelaatiokerroin on muita ryhmiä selvästi korkeampi.

Tiedossani ei ole aiempia tutkimuksia maaperän lämpötilan vaihtelun vaikutuksesta nimenomaan alpiiniseen lajirunsauteen. Maan lämpötilan oletetaan vaikuttavan kasvillisuuteen erityisesti kosteuden ja ravinteiden saannin kautta, niiden hankaloituessa viileämmässä maaperässä (Chapin et al. 1995). Tämän perusteella lajirunsauden luulisi kasvavan lämpötilan noustessa, mutta tulokset osoittavat päinvastaista. Tutkimusalueella maan lämpötila nousee lievästi mesotopografisella gradientilla painanteesta kohti harjannetta ($r=0,22$), ja kaikkien ryhmien lajirunsaudet ainavihantia varpuja lukuunottamatta laskevat melko lineaarisesti kohti harjannetta, joten myös mesotopografia voi osaltaan selittää negatiiviset vasteet lämpötilaan. Toinen mahdollinen selitys voisi löytyä maaperän kosteudesta, sillä kostea maaperä on kesällä viileämpi kuin kuiva (Kivinen et al. 2012), ja kaikkien ryhmien lajirunsaus kasvaa lineaarisesti maankosteuden lisääntyessä. Kosteuden merkitys ei kuitenkaan ole ainavihannille varvuille muita suurempi, vaan jopa pienempi kuin ruohoille ja heinämaisille kasveille.

Kokeellisessa tutkimuksessa Huippuvuorilla eri toiminnalliset kasvityypit vastasivat maaperän lämpötilan nousuun eri tavoilla, mutta maanpäällisen biomassan osuus kasvoi kaikilla ryhmillä (Brooker & van der Wal 2003). Mikäli biomassan tuotanto nousee tarpeeksi suureksi, johtaa se arktisessa ja alpiinisessa kasvillisuudessa lajirunsauden pienenemiseen

(Grime 2001, Virtanen et al. 2013). Tämän tutkimuksen aineistossa tuotanto kuitenkin näyttää lajirunsauden lailla laskevan lineaarisesti maaperän lämpötilan noustessa (Suvanto 2012), eikä lajirunsauden laskua lämpötilan noustessa voi selittää kilpailunkaan avulla.

Myös alpiinisten kasviyhteisöjen esiintyminen riippuu maaperän lämpötilasta, ja viileimmän maaperän mikrohabitaatit saattavat kadota alpiinisesta vyöhykkeestä paikallisesti kokonaan, mikäli ilmasto lämpenee tarpeeksi (Scherrer & Körner 2011). Viileällä maaperällä viihtyvien kasviyhteisöjen lajisto voi siis köyhtyä ilmaston lämpenemisen seurauksena, vaikka topografinen vaihtelu mahdollistaisi muiden lajien säilymisen alueella.

10.2 Topografia

Topografia selittää merkittävän osuuden sekä kokonaisputkilokasvilajirunsaudesta että toiminnallisten ryhmien lajirunsauksista. Kuitenkin topografian itsenäinen merkitys oli hyvin pieni kaikkien ryhmien kohdalla. Sen vaikutus on voimakkaasti yhteydessä geomorfologiseen häiriöön ja etenkin maaperätekijöihin. Kuten aiemman teorian pohjalta osattiin odottaa, mesotopografia on voimakkaasti yhteydessä maankosteuteen sekä fluviaaliseen häiriöön (Walker et al. 2001, Litaor et al. 2008, Malanson et al. 2012).

Mesotopografia osoittautui yhdeksi parhaista yksittäisistä selittävästä tekijöistä etenkin kokonaislajirunsauden ja ruohojen suhteen. Tämä tulos tukee Bruunin ja muiden (2006) tuloksia, jotka oli saatu korkeusvaihtelultaan laajemmalla alueella Skandien pohjoisosista. Tulosta selittää kokonaisputkilokasvilajirunsauden ja ruohojen lajirunsauden voimakas korrelaatio maankosteuden kanssa. Molempien varpuryhmien kohdalla mesotopografian merkitys oli huomattavasti pienempi. Päinvastoin kuin ruohoilla, useimmilla varpulajeilla ei ole niin tarkkaa sietoaluetta maankosteuden suhteen (Chapin et al. 1996), ja niiden lajirunsaus hajautui mesotopografisella gradientilla muita ryhmiä enemmän. Ainavihannat varvut pärjäävät muita ryhmiä paremmin myös kuivassa ja vähäravinteisessa kasvupaikassa, mikä näkyi suhteellisen korkeina lajirunsauksina myös gradientin puolenvälän yläpuolella. Tulokset tukevat myös Löfflerin ja Papen (2008) sekä Cholerin (2005) huomiota alpiinisen lajirunsauden keskittymisestä gradientin keskivaiheille, ääripäiden lajirunsauden jäädessä pienemmäksi. Kaikkien ryhmien kohdalla lajirunsaus laskee harjannetta kohti, mutta myös painanteiden pohjat olivat lajistoltaan köyhiä. Cholerin (2005) mukaan erityisesti ympäri

vuoden optimaaliset lämpötilat sekä laidunnuksen runsaus selittävät gradientin keskivaiheiden suurta lajirunsautta. Tutkimusalueella tärkeän laiduntajan, sopulin laidunnus keskittyy lumenviipymiin, mikä voi kosteuden lisäksi osaltaan selittää korkeita lajirunsaunsa gradientin alaosissa. Tutkimusalueella laidunnuksen merkityksen oletetaan kuitenkin olevan pieni suhteessa suorien ja resurssimuuttujien vaikutuksiin (le Roux et al. 2012).

Litaorin ja muiden (2008) tutkimuksessa Kalliovuorilla lajirunsaus korreloi merkitsevästi lumensyvyuden sekä maankosteuden kanssa. Vaikka mesotopografia on tutkimusruuduilla voimakkaasti yhteydessä maankosteuteen, ei mesotopografia selitä kuitenkaan kuin neljäsosan maankosteuden vaihtelusta. Mesotopografian vaikutus maankosteuteen johtuu ennen kaikkea tuulen aiheuttamasta lumipeitteen paksuuden vaihtelusta (Billings 1973). Mikäli tuuli tulee rinteiden suhteen väärästä suunnasta, ei sillä ole yhtä suurta vaikutusta lumen jakautumiseen, ja lumipeite voi olla tasainen topografisesta vaihtelusta huolimatta. Maankosteuden jakautumiseen vaikuttavat lisäksi esimerkiksi maannoksen paksuus ja rakenne sekä kasvillisuuden peitto (Walker et al. 2001). Mesotopografisella indeksillä ei siis voi suoraan korvata hydrologisen muuttujan kuten maankosteuden käyttöä analyyseissä. Koska mesotopografia korreloi merkitsevästi sekä lajirunsaunsa että useiden ympäristömuuttujien kanssa, osoittautui se kuitenkin hyväksi tutkimusalueen heterogeenisuutta kuvaavaksi muuttujaksi, mikä tukee tuloksia mesotopografisen vaihtelun positiivisesta merkityksestä alpiiniselle lajirunsaunsa ja sen säilymiselle (Choler et al. 2005, Luoto & Heikkinen 2008). Tuoreessa tutkimuksessa topografisen heterogeenisuuden ja alpiinisen lajirunsaunsa välillä on havaittu myös negatiivinen yhteys (Rose & Malanson 2012). Tutkijat oletivat negatiivisen vasteen johtuvan lisääntyneestä häiriöstä, joka laskee lajirunsaunsa tuottavuuden laskun kautta.

Rose ja Malanson (2012) osoittivat rinteiden jyrkkyyden laskevan lajirunsaunsa, mitä ei tässä työssä havaittu. Säteilyn ja rinteiden kaltevuuden vaikutukset lajirunsaunsa eivät tässä tutkimuksessa korrelaatioiden perusteella osoittautuneet yksinään merkittäviksi. Hajontakuvien perusteella lajirunsaunsa vasteet näyttivät olevan lievästi reunoiltaan nousevia. Ainavihantien varpujen lajirunsaunsa näytti kuitenkin hajontakuvan perusteella nousevan kaltevuuden kasvaessa. Koska kaikki ruudut sijaitsivat pohjoisrinteellä, eivät erot ruutujen maksimisäteilyssä nousseet kovin suuriksi, mikä selittää osittain huonoa selitystasetta.

Kuitenkin myös säteily ja rinteiden kaltevuus, olivat mukana kaikkien eri lajirunsausten parhaissa malleissa, ja samoin niiden toisen asteen termit ryhmää ruohot lukuun ottamatta.

Bruun ja muut (2006) tutkivat myös topografian, korkeuden ja tutkimusalueen interaktioita suhteessa lajirunsauteen, ja havaitsivat topografian merkityksen lajirunsauteelle riippuvan sekä korkeudesta että tutkimusalueesta, vaikka tutkimusalat sijaitsivatkin samassa vuoristossa. Tämän tutkimuksen meosotopografiaan liittyviä tuloksia ei siis voida yleistää koskemaan edes läheisiä rinteitä, mutta ne ovat kuitenkin suuntaa-antavia.

10.3 Geomorfologinen häiriö

Hajonnan osituksen perusteella geomorfologisella häiriöllä on merkittävä vaikutus lajirunsauteen eri ryhmissä, mutta sen selittävyys on suurelta osin yhteistä sekä topografia- että maaperämuuttujien kanssa. Voimakkain itsenäinen selitysarvo sillä on heinämäisten kasvien lajirunsauteen ja heikoin kesävihantiin varpuihin. Erityisesti varpujen tiedetään sietävän geomorfologista häiriötä huonosti, mutta tässä tutkimuksessa ilmiö ei noussut esiin (Jonasson & Callaghan 1992, le Roux et al. 2013 b). Häiriöiden vaikutusten suunta oli kaikille toiminnallisille ryhmille sama. le Roux:n ja Luodon (2013) tutkimuksessa alpiiniset ja boreaaliset lajit reagoivat päinvastaisesti geomorfologiseen häiriöön, niin että vaikutus boreaalisten lajien esiintymiseen oli negatiivinen ja alpiinisiin positiivinen, mikä viittaa siihen, että alpiiniset lajit sietävät paremmin häiriötä tai saattavat jopa tarvita sitä.

Yksittäisistä häiriömuuttujista tärkeimmäksi osoittautui fluviaalinen häiriö, joka oli yksi parhaista selittävästä muuttujista kaikille eri lajirunsauteille ohittaen tärkeinä pidettyjä suorina ympäristömuuttujia kuten pH:n ja maaperän kalsiumpitoisuuden sekä maaperän lämpötilan. Se korreloi positiivisesti lajirunsauteen kanssa, mutta hajontakuvan perusteella vaikutus lajirunsauteen ei kuitenkaan ole lineaarinen. Mekanismeja, joilla fluviaalinen häiriö vaikuttaa lajirunsauteen on monia, sillä aineistossa on yhdistetty kaksi eri prosessia, joiden vaikutus lajirunsauteen on erilainen. Virtauksen kulutuksella oletetaan olevan lajirunsautea laskeva vaikutus, mutta se on kausittaista. Hitaamman virtauksen kasaava vaikutus taas kestää pidempään ja tuo kasvupaikalle lisää ravinteita, mikä näkyy myös fluviaalisen häiriön ja pH:n keskinäisenä positiivisena korrelaationa. Fluviaalinen häiriö osoittautui merkittäväksi lajirunsautea selittäväksi tekijäksi myös le Roux:n ja Luodon (2013) tutkimuksessa, joka on

tehty samalla alueella, mutta eri mallinnusmenetelmillä. Voimakas yhteys johtuu ehkä osittain myös siitä, että fluviaalista häiriötä esiintyy ruuduilla, joilla maankosteus on korkea. Fluviaaliset prosessit lisäävät lajirunsausta luultavasti myös helpottamalla kolonisaatiota paikalle virtaavan veden avulla (Heikkinen 1996, le Roux et al. 2013 b). Yksittäisille lajeille fluviaaliset prosessit voivat ilmetä häiriönä, mutta lajirunsauden kannalta tärkeämpi on niiden kasvien resurssien saantia ja leviämistä helpottava vaikutus.

Routaprosessien ja lajirunsausten välillä ei näy tässä tilastollisesti merkittävää lineaarista yhteyttä, vaikka sitä aiemman tutkimuksen perusteella olisi voinut odottaa (Jonasson & Sköld 1983, Jonasson 1986, Haugland & Beatty 2005). Kryoturbaation tiedetään vaikuttavan negatiivisesti joidenkin ainavihantien varpujen kuten *Vaccinium vitis-idaean* esiintymiseen, mikä ei tullut tuloksissa esille lajirunsauden pienenemisenä kryoturbaation lisääntyessä (Jonasson & Sköld 1983, Oksanen & Virtanen 1995). Ainavihantien varpujen ryhmään kuuluu myös lajeja, kuten *Phyllodoce caerulea*, jotka kestävät kryoturbaatiota hyvin (Oksanen & Virtanen 1995). Myös mekanismit, joilla soliflukatio ja kryoturbaatio vaikuttavat lajirunsauteen, poikkeavat mahdollisesti liikaa toisistaan, jotta niiden vaikutus näkyisi tässä tutkimuksessa, jossa ne on laskettu yhteen. le Roux ja Luoto (2013) havaitsivat soliflukation yksinään olevan merkittävä lajirunsauteen vaikuttava tekijä, mutta kryoturbaation vaikutuksen jäävän vähäiseksi samasta aineistosta toteutetussa tutkimuksessa. Haugland ja Beatty (2005) havaitsivat kryoturbaation estävän kasvillisuuden sukkessiota ja tarjoavan mikrotason vaihtelua kasvityypeissä. Ne ovat siis tärkeässä asemassa lajirunsausta ylläpitävinä paikkoina, joissa heikot kilpailijat voivat menestyä, eli niiden rooli voi olla enemmänkin alueellisesta lajirunsausta stabiloiva kuin heiluttava. Jonasson (1986) esitti Pohjois-Ruotsissa tehtyjen tutkimustensa perusteella kasviyhteisön muuttuvan vakaasta maasta kohti voimakasta kryoturbaatiota. Vaikka kryoturbaatiomailla onkin oma tyypillinen kasviyhteisönsä, ei vaikutus lajiston muutoksesta huolimatta näy lajirunsauden vaihteluna. le Roux:n ja Luodon (2013) mukaan kryoturbaatio saattaa vaikuttaa kasvillisuuteen vasta, kun kyseessä on pinta-alaltaan laajempi ilmiö, mikä selittäisi ettei sen vaikutus näy tässä aineistossa. Voi myös olla että paljakalla esiintyvät lajit kestävät kryoturbaatiota hyvin esimerkiksi kasvumuotonsa ja juuriominaisuuksiensa ansiosta, eikä niiden muutos lajirunsauteen ole siksi merkittävä (Jonasson 1986).

Myös eroosioprosessien eli nivaation ja deflaation lajirunsauden väliset korrelaatiot jäivät mataliksi, mutta olivat kaikilla ryhmillä negatiivisia ja tilastollisesti merkitseviä. Ainoastaan ainaviahantien varpujen kohdalla eroosio oli yksi tärkeimmistä selittävästä muuttujista, mikä tukee aiempia tuloksia niiden heikosta häiriökestävyydestä (Chapin et al. 1996). Ilmiöiden vaikutus maankosteuteen on päinvastainen nivaatioiden ollessa erityisen kosteita ja deflaatioiden erityisen kuivia (Walker et al. 2001). Molempien oletetaan olevan lajirunsaudeltaan köyhiä, koska stressitekijät (deflaatioissa kuivuus, kylmyys huono ravinteiden saatavuus sekä kulutus ja nivaatioissa lyhyt kasvukausi ja huono ravinteiden saatavuus) estävät suurinta osaa lajeista kasvamasta. Se että lajirunsauden ja nivaation ja deflaation välillä ei näy voimakasta yhteyttä, voi viitata siihen, että ne vaikuttavat lajirunsauteen ennen kaikkea maankosteuden kautta, ja häiriön merkitys jää pieneksi. Nivaation ja deflaation päinvastaiset vaikutukset kosteuteen kumoavat osittain toisensa mallissa, koska ne on laskettu yhteen. le Roux ja Luoto (2013) käyttivät nivaatiota ja deflaatiota malleissa erikseen, jolloin nivaation vaikutus lajirunsaudelle osoittautui suuremmaksi kuin deflaation. Toinen mahdollinen selitys alhaiselle selitysteelle on, että vaikka nivaatioissa esiintyy niille tyypillinen kasvuyhteisö (esim. le Roux & Luoto 2013), ei lajirunsaus poikkea ympäristöstä, koska erityiset kasvuolosuhteet estävät muiden lajien menestymisen nivaatioissa (Schöb et al. 2009).

Tulokset tukevat aiempia tutkimuksia, joiden mukaan geomorfologinen häiriö ja erityisesti fluviaalinen häiriö on merkittävä tekijä arktis-alpiiniselle lajirunsaudelle (le Roux & Luoto 2013). Ilmaston lämpenemisen oletetaan lisäävän kasvipeitettä arktisilla alueilla, ja tätä kautta vähentävän routa-aktiivisuutta (Kade et al. 2005). Mikäli ilmaston muutos vähentää geomorfologisen häiriön voimakkuutta ja esiintymistä, voidaan sen olettaa vaikuttavan myös paikalliseen lajirunsauteen negatiivisesti elinympäristön muuttuessa kilpailijoita suosivammaksi, ja lisäävän erityisesti varpukasvien kilpailukykyä paljakalla (Hjort & Luoto 2009, Nyléhn & Totland 1999, le Roux et al. 2013 b).

10.4 Metodologiset kysymykset ja tulosten luotettavuus

Tutkimusasetelma poikkesi tavanomaisesta pienessä mittakaavassa toteutetusta lajirunsaustutkimuksesta, kun sekä resoluutio eli tutkimusruudun koko että tutkimusalue olivat pieniä. Mitä pienempiä ruudut ovat, sitä suurempia voidaan niiden välisten erojen

olettaa olevan (Wiens 1989). Pienessä mittakaavassa toteutetun tutkimuksen etuna ovat, että pohjimmaiset tai suorat selittävät mekanismit tulevat selkeämmin esiin sekä empiirinen täsmällisyys (Wiens 1989). Pienen mittakaavan tutkimuksissa myös mittausvirheillä on suuri merkitys (Wiens 1989), mutta tässä tutkimuksessa mahdollisia virheitä kompensoi aineiston suuruus. Koska tutkitun alueen laajuus on vain satoja neliömetrejä, eivät mukaan mahtuneet kaikki tyypilliset paljakkayhteisöt, vaan tulokset edustavat tutkimusalueelle tyypillistä variksenmarjakankaan sisäistä mosaiikkia. Tämä tarkoittaa, etteivät tulokset ole yleistettävissä selittämään ala-alpiinisen vyöhykkeen kokonaislajirunsautta laajemmin. Korkeus on alpiinisessa ympäristössä merkittävä jatkuva muuttuja, joka vaikuttaa ympäristömuuttujiin ja niiden suhteisiin niin, että tuloksia ei voida varmasti yleistää edes paikallisesti muualle kuin alapaljakalle (Bruun et al. 2006). Tulokset ovat kuitenkin vertailukelpoisia muiden pienessä mittakaavassa (*eng. local, small scale, fine scale*) tehtyjen alpiinista ja arktista kasvillisuutta käsittelevien tutkimusten kanssa. Korkeat selitysasteet viittaavat siihen, että tutkimusasetelma antaa hyvät mahdollisuudet tutkia mekanismeja joilla muuttujat vaikuttavat lajirunsauteen.

Matemaattiselle mallintamiselle tyypillinen piirre on, että mallityyppi vaikuttaa voimakkaasti tuloksiin. Tässä tutkimuksessa käytettiin rinnakkain kahta samantyyppistä mallia GLM- ja GEE-malleja. Ne kuuluvat samaan malliperheeseen, ja erot mallien antamien tulosten välillä olivat pieniä. le Roux & Luoto (2013) tutkivat samalla aineistolla osittain samojen muuttujien vaikutusta lajirunsauteen ja saivat kolmella eri mallityypillä hieman erilaisia tuloksia, mikä kertoo siitä, että ilmiötä tulisi aina tutkia rinnakkain useammalla menetelmällä, ja että tämänkin tutkimuksen tulokset ovat suuntaa antavia, ennen kuin vastaavia tuloksia saadaan myös muilla menetelmillä. Tulosten perusteella ei kuitenkaan noussut epäilystä jonkun tietyn muuttujan sopimattomuudesta tai tilastollisesta virheestä, sillä tulokset olivat linjassa aiempien tutkimusten kanssa.

Yksi hajonnan ositukselle tyypillinen ongelma on muuttujien välinen kollineaarisuus (Heikkinen et al. 2004). Ruohojen kohdalla hajonnan osituksessa ilmennyt voimakas negatiivinen yhteisvaikutus (kuva 21 sivulla 72) viittaa Pihan ja muiden (2007) mukaan voimakkaaseen multikollineaarisuuteen tekijöiden kesken. Itsenäisten ja kahden ryhmän yhteisvaikutusten summa nousee tuloksessa yli 100 prosentin, mikä tekee lohkoakohtaisista selitysasteista (a-g) jossain määrin epäluotettavia. Mallin korkeaa kokonaisselitysastetta

voidaan kuitenkin pitää luotettavana tuloksena. Muuttujaryhmien sisällä mallien muuttujien multikollinearisuutta kontrolloitiin GVIF-arvojen avulla, mutta eri ryhmiin kuuluvien muuttujien välinen multikollinearisuutta ei hajonnan osituksen seuraavissa vaiheissa huomioitu. Mesotopografia, maankosteus ja fluviaalinen häiriö kuuluivat hajonnan osituksissa eri ryhmiin. Ne korreloivat keskenään merkitsevästi (taulukko 6, sivulla 67), mutta korrelaatiot eivät kuitenkaan ylittäneet rajana pidettyä itseisarvoa 0,7.

Kasvillisuuskartoitukseen liittyy muutamia epävarmuustekijöitä. Muutamien lajien kohdalla tunnistaminen oli vaikeaa, ja koska määrittäjiä oli monia, ovat vaikeat tai toisiaan muistuttavat lajit saattaneet tulla lasketuksi väärän lajin kohdalle. Ongelma koskee lähinnä ryhmää heinämäiset kasvit. Suhteessa kokonaislajimäärään epävarmojen lajien osuus on kuitenkin pieni. Muutamat lajit joko huomattiin tai ilmestyivät näkyviin vasta kartoituksen puolivälissä, mutta niitä tarkastettiin aiemmin kartoitetuilta ruuduilta jälkikäteen, jotta lajirunsauslukemat olisivat mahdollisimman vertailukelpoisia keskenään.

Ryhmässä heinämäiset kasvit on ryhmän sisäinen vaihtelu ympäristögradienttien suhteen melko suurta, mikä saattaa osaltaan selittää ryhmän melko alhaista selitystasetta. Esimerkiksi sarakasveja tavataan erityisesti kosteilla kasvupaikoilla, kun taas vihvilät viihtyvät kaikkein kuivimmillakin kasvupaikoilla. Myös niiden vasteet muuttuviin ympäristöoloihin kuten lämpötilaan ja ravinteisuuteen ovat erilaisia (Theodose & Bowman 1997, Dorman & Woodin 2002). Sarat erotetaankin usein omaksi ryhmäkseen (Chapin et al. 1996), mutta tässä lajirunsaustutkimuksessa ryhmän lajirunsaus oli niin pieni, ettei se olisi enää toiminut edustavana ryhmänä.

Geomorfologisia prosesseja kannattaisi tulevaisuudessa käsitellä ilmiöittäin, sillä tässä tutkimuksessa käytetty tapa yhdistää ilmiöt ryhmiksi, niiden syntyvän perusteella, ei tuonut niiden vaikutuksia lajirunsauteen esille parhaalla mahdollisella tavalla (le Roux & Luoto 2013, le Roux et al. 2013 b). Vaikka fluviaalinen häiriö osoittautuikin merkittäväksi lajirunsautea selittäväksi tekijäksi, oli lajirunsauteella myös sen sisältämien fluviaalisen kulutuksen ja kasaamisen suhteen erikseen tarkasteltuna erisuuntaiset vasteet. Samoin ryhmään routahäiriö kuuluneet kryoturbaatio ja solifluktio eivät ryhmänä selittäneet

lajirunsautta tilastollisesti merkitsevästi, vaikka niillä on aiemmin yksinään havaittu olevan vaikutusta lajiyhteisöön ja lajirunsauteen (Jonasson 1986, le Roux & Luoto 2013).

10.5 Jatkotutkimuksen aiheita

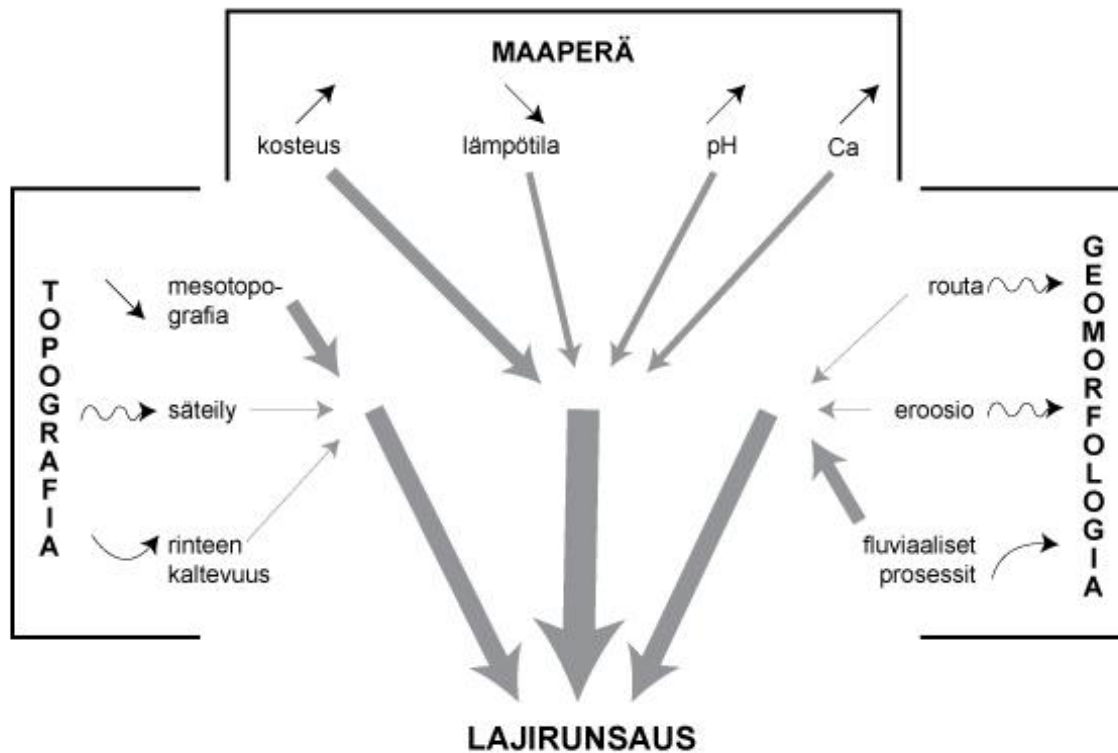
Abioottisten muuttujien vaikutukset arktis-alpiinisiin kasveihin ja lajirunsauksiin vaihtelevat eri alueiden ja erilaisten kasviyhteisöjen välillä (esim. Gough et al. 2000, Bruun et al. 2006, Vonlanthen et al. 2006). Syynä ovat esimerkiksi abioottisten muuttujien erilaiset yhteisvaikutukset ja kasviyhteisön kosstumuksesta riippuvat kasvien väliset interaktiot. Koska tutkimusasetelma on osoittanut toimivaksi, se olisi mielenkiintoista toteuttaa erilaisissa ympäristöissä, esimerkiksi eri korkeudella paljakkaa tai eri suuntaan avautuvalla rinteellä tai tuottavuudeltaan erilaisella alueella. Näin saataisiin enemmän tietoa vaikutusten taustalla olevista mekanismeista. Aineisto on myös kerätty niin, että sitä olisi mahdollista analysoida myös vielä pienemmässä mittakaavassa, jolloin eri muuttujien välisten vasteiden muodot ja merkitysten suuruus saattaisivat muuttua.

Tässä tutkimuksessa keskityttiin abioottisiin selittäviin muuttujiin, ja tuottavuuden ja lajirunsauden välinen suhde jätettiin kokonaan huomiotta. Samalla aineistolla, selittävillä muuttujilla ja menetelmillä toteutettiin myös toinen pro gradu-tutkimus, jossa vastemuuttujana oli kasvillisuuden tuottavuus (Suvanto 2012). Abioottiset tekijät selittivät tutkimusalueen tuottavuutta kuitenkin selvästi huonommin kuin lajirunsautta. Kun abioottisten muuttujien vaikutus sekä lajirunsauteen että tuottavuuteen tunnetaan, voisi tutkimusta jatkaa tutkimalla niiden välistä suhdetta sekä sen taustalla vaikuttavia mekanismeja kuten kilpailua ja häiriötä suhteessa ympäristögradientin muutoksiin. Myös kilpailun ja fasilitaation merkityksestä tutkimusalueella on jo olemassa tietoa (Mod 2012, le Roux et al. 2012, le Roux et al. 2013 a). Yleensä tuottavuuden ja lajirunsauden suhdetta tarkastellaan myös pienessä mittakaavassa suuremmalla alueella, millä taataan tuottavuuden tarpeeksi suuri vaihtelu (Virtanen et al. 2012). Vaikka tämän tutkimuksen aineisto on pieneltä alueelta, vaihtelee tuottavuus jopa enemmän kuin Virtasen ja muiden (2012) aineistossa. Etuna olisi myös aineiston tarkkuus ja kattavuus (Whittaker 2010, Adler et al. 2011).

11 Johtopäätökset

Abioottisilla muuttujilla voidaan selittää erittäin suuri osuus putkilokasvien paikallisesta lajirunsaudesta tutkimusalueella. Tulos tukee aiempaa teoriaa resurssien saatavuuden ja stressin merkittävyydestä lajirunsaudelle arktis-alpiinisessa kasvillisuudessa, kilpailun merkityksen ollessa pienempi (esim. Grime 1977, Gough et al. 2000, Kammer & Möhl 2002). Abioottiset tekijät kuitenkin selittävät myös suoraan osan biottisten tekijöiden, erityisesti kilpailun vaikutuksesta. Muiden toiminnallisten ryhmien kuin ruohojen kohdalla abioottisten tekijöiden selittävyys on huomattavasti alhaisempi, mikä viittaa siihen, että biottisten tekijöiden kuten laidunnuksen, ja kasvien välisten interaktioiden merkitys ja suunta vaihtelevat eri ryhmien välillä.

Kuvassa 22 on esitetty eri muuttujaryhmien sekä yksittäisten muuttujien merkitys lajirunsaudelle tutkimusalueella. Maankosteus on tärkein tutkimusalueen putkilokasvien lajirunsautta selittävä tekijä, mutta myös kaikki muut maaperätekijät ovat tärkeitä. Tulos kertoo, että paikallista arktis-alpiinista lajirunsautta rajoittavat erityisesti kosteus ja siihen liittyvä ravinteiden saatavuus. Maaperätekijöiden kuten kosteuden ja ravinteiden vaikutus tulee esille myös topografian ja häiriön kautta. Topografian tiedetään olevan vahvasti yhteydessä moniin muihin abioottisiin muuttujiin arktis-alpiinisessa ympäristössä, ja sen itsenäistä selittävyttä on vaikea arvioida (Walker et al. 2001, Bruun et al. 2006). Tämä tutkimusasetelma ja hajonnan ositus menetelmänä antoivat yhden näkökulman tutkia topografian itsenäistä merkitystä lajirunsaudelle. Se osoittautui huomattavan pieneksi verrattuna sen muiden tekijöiden kautta ilmeneviin merkityksiin. Geomorfologisen häiriön merkitys arktis-alpiiniselle lajirunsaudelle tunnetaan edelleen huonosti. Periglasiialiset prosessit näyttävät vaikuttavan kasvillisuuteen häiriön lisäksi myös stressin muodossa. Niiden kannalta tutkimuksen tärkein johtopäätös onkin, että geomorfologisia ilmiöitä tulisi tutkia erillään toisistaan, jotta mekanismit joilla ne vaikuttavat lajirunsauteen, saataisiin paremmin esille. Erityisesti fluviaalisen häiriön vaikutus osoittautui merkittäväksi, mutta se vaikuttaa lajirunsauteen niin monen eri mekanismin kautta, että lisää tutkimusta tarvitaan niiden ymmärtämiseksi.



Kuva 22. Yhteenveto abioottisten tekijöiden merkityksestä paikalliselle lajirunsaudelle. Harmaat nuolet kuvaavat yksittäisten selittävien muuttujien sekä muuttujaryhmien merkityksen voimakkuutta. Pienet mustat nuolet kuvaavat lajirunsauden vasteiden mallia.

Se, että kaikki tekijät olivat mukana malleissa, kertoo että heikoillakin vuorovaikutussuhteilla on merkitystä lajirunsaudelle. Erityisesti ympäristömuuttujien väliset voimakkaat keskinäiset vuorovaikutukset saattavat nostaa yksinään heikon muuttujan merkitykselliseksi. Tulokset tukevat aiempia oletuksia (esim. van der Welle et al. 2003) siitä, että abioottisten tekijöiden ja erityisesti maaperätekijöiden vaikutukset ovat monimutkaisia ja kytköksissä toisiinsa. Niiden keskinäisiä suhteiden tutkimista tulisi jatkaa erilaisissa ympäristöissä.

Tutkimuksessa käytettyjen toiminnallisten kasviryhmien lajirunsaudet osoittautuivat eri ympäristömuuttujien suhteen yllättävän samankaltaisiksi. Maaperä- topografia- ja häiriöryhmien merkitykset eri toiminnallisten ryhmien lajirunsauksille olivat hajonnan osituksen mukaan lähes yhtä suuria, vaikka niiden merkitykset voivatkin olla erisuuntaisia. Kuitenkin myös toiminnallisten ryhmien vasteet yksittäisten ympäristömuuttujien vaihtelun suhteen olivat samankaltaisia. Vasteiden muotojen tiedetään poikkeavan selvästi enemmän esimerkiksi korkeusvaihtelun suhteen (Bruun et al. 2006). Kuitenkin laajan metatutkimuksen

mukaan arktisessa ympäristössä toiminnalliset ryhmät reagoivat myös kokeellisiin ympäristömuuttujien manipulointeihin yllättävän samankaltaisesti (Dorman & Woodin 2002). Ruohojen lajirunsaus selittyi selvästi muita ryhmiä paremmin. Korkean selitysasteen taustalla on ruohojen esiintymisen muita ryhmiä selvempi riippuvuus maankosteudesta ja pH-sta (Chapin et al. 1996, Dorman & Woodin 2002, Kadi et al. 2005, Bruun et al. 2006). Eniten ruohoryhmästä poikkesivat ainavihantien varpujen lajirunsauden ympäristövasteet. Ainavihannat varvut voivat kasvaa happamammassa maaperässä sekä vaihtelevammassa kosteus- ja lumioloissa, eikä mesotopografia siksi rajoita niiden esiintymistä yhtä paljon (Chapin et al. 1996). Alueen kasvilajien jakaminen boreaalsiin ja alpiinisiin lajeihin toi esille suurempia eroja ympäristötekijöiden vaikutuksissa ryhmien esiintymiselle ja lajirunsaudelle kuin tässä tutkimuksessa käytetty jako toiminnallisiin ryhmiin (le Roux et al. 2013 b, le Roux & Luoto 2013). Arktis-alpiiniset lajit ovat siis erilaisista elomuodoistaan ja fysiologisista sopeumistaan huolimatta sopeutuneet kestämään hyvin samankaltaisia ja vaihtelevia kasvuolosuhteita karulla paljakalla. Kaikki toiminnalliset ryhmät esiintyivät rinnakkain lähes koko tutkimusruudukolla. Ryhmien lajirunsausten väliset erot ovat suorien ympäristömuuttujien ja resurssien suhteen melko pieniä ja näkyvät vasta ryhmien lajirunsausmaksimien alueellisessa esiintymisessä.

12 Kiitokset

Ensimmäinen ja suurin kiitos kuuluu työni ohjaajille Miska Luodolle ja Peter le Roux:lle. Kiitos että olette aikaa säästämättä jaksaneet tukea gradun syntymistä ja ennen kaikkea saaneet oman innostuksenne tarttumaan. R-klubille kiitos seurasta Kilpisjärvellä ja kahvitauoilla sekä vastauksista kaikkein tyhmimpiinkin kysymyksiin. Geotieteiden ja maantieteen laitosta sekä Societas pro Fauna et Flora Fennicaa kiitän apurahoista, jotka mahdollistivat kenttätöiden tekemisen Kilpisjärvellä. Kiitoksen ansaitsee myös Geotieteiden ja maantieteen laitoksen laboratorio, jonka henkilökunta analysoi tutkimuksessa käytetyt maaperänäytteet. Viimeisenä suuri kiitos läheisilleni, joiden lastenhoitopanos on mahdollistanut koko pitkän ja monipuolisen urakan toteuttamisen.

13 Lähteet

- Adler, P. B., E. W. Seabloom, E. T. Borer, H. Hillebrand, Y. Hautier, A. Hector, W. S. Harpole, L. R. O'Halloran, J. B. Grace, T. M. Anderson, J. D. Bakker, L. A. Biederman, C. S. Brown, Y. M. Buckley, L. B. Calabrese, C.-J. Chu, E. E. Cleland, S. L. Collins, K. L. Cottingham, M. J. Crawley, E. I. Damschen, K. F. Davies, N. M. DeCrappeo, P. A. Fay, J. Firn, P. Frater, E. I. Gasarch, D. S. Gruner, N. Hagenah, J. H. R. Lambers, H. Humphries, V. L. Jin, A. D. Kay, K. P. Kirkman, J. A. Klein, J. M. H. Knops, K. J. La Pierre, J. G. Lambrinos, W. Li, A. S. MacDougall, R. L. McCulley, B. A. Melbourne, C. E. Mitchell, J. L. Moore, J. W. Morgan, B. Mortensen, J. L. Orrock, S. M. Prober, D. A. Pyke, A. C. Risch, M. Schuetz, M. D. Smith, C. J. Stevens, L. L. Sullivan, G. Wang, P. D. Wragg, J. P. Wright & L. H. Yang (2011). Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science* 333, 1750–1753.
- Agrawal, A. A., D. D. Ackerley, F. Adler, A. E. Arnold, C. Cáceres, D. F. Doak, E. Post, P. J. Hudson, J. Maron, K. A. Mooney, M. Power, D. Schemske, J. Stachowicz, S. Strauss, M. G. Turner & E. Werner (2007). Filling key gaps in population and community ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5, 145–152.
- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on automatic control* 19: 6, 716–723.
- Alalammi, P. (1990). Suomen Kartasto. Vihko 123–126: Geologia. Suomen maantieteellinen seura, Helsinki.
- Alcamo, J., J.M. Moreno, B. Nováky, M. Bindi, R. Corobov, R. J. N. Devoy, C. Giannakopoulos, E. Martin, J. E. Olesen & A. Shvidenko (2007). Europe. *Teoksessa* M. L. Parry, O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. van der Linden & C.E. Hanson (toim.): *Climate Change 2007: Impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of working group II to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, 541–580. Cambridge University Press.
- Anisimov, O. A., D. G. Vaughan, T. V. Callaghan, C. Furgal, H. Marchant, T. D. Prowse, H. Vilhjálmsson & J. E. Walsh (2007). Polar regions (Arctic and Antarctic). *Teoksessa* Parry, M. L., O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. van der Linden & C. E. Hanson (toim.): *Climate Change 2007: Impacts, adaptation and vulnerability. Contribution of*

working group II to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 653–685. Cambridge University Press.

- Arnesen, G., P. S. A. Beck & T. Engelskjøn (2007). Soil acidity, content of carbonates, and available phosphorus are the soil factors best correlated with alpine vegetation: Evidence from Troms, North Norway. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 39: 2, 189–199.
- Austin, M. P. (1980). Searching for a model for use in vegetation analysis. *Vegetatio* 42, 11–21.
- Austin, M. P. (2002). Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modeling. *Ecological Modelling* 157, 101–118.
- Austin, M. P. & K. P. van Niel (2011). Improving species distribution models for climate change studies: variable selection and scale. *Journal of Biogeography* 38, 1–8
- Austrheim, G. & U. Eriksson (2001). Plant species diversity and grazing in the Scandinavian mountains - patterns and processes at different spatial scales. *Ecography* 24: 683–695.
- Billings, W. D. (1973). Arctic and alpine vegetations: similarities, differences and susceptibility to disturbances. *BioSciences* 73, 693–704.
- Billings, W. D. (1974). Adaptation and origins of alpine plants. *Arctic and Alpine Research* 6: 2, 129–142.
- Billings, W. D. & L. C. Bliss (1959). An alpine snowbank environment and its effects on vegetation, plan development and productivity. *Ecology*, 40, 388–397.
- Billings, W. D. & H. A. Mooney (1968). The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Reviews* 43, 481–529.
- Björk, R. G. & U. Molau (2007). Ecology of alpine snowbeds and the impact of global change. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 39 34–43.
- Bokhorst, S., J. W. Bjerke, H. Tommervik, T. V. Callaghan & G. K. Phoenix (2009). Winter warming events damage sub-Arctic vegetation: consistent evidence from an experimental manipulation and a natural event. *Journal of Ecology* 97, 1408–1415.
- Breckle, S.-W. (2002). *Walter's vegetation of the Earth*. 4 p. 527 s. Springer, Berlin.
- Brooker, R., 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. Schiffrers, M. Seifan, B. Touzard & R. Michalet (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present and the future. *Journal of Ecology* 96: 18–34.
- Brooker, R. & R. van der Wal (2003). Can soil temperature direct the composition of high arctic plant communities? *Journal of Vegetation Science* 14, 535–542.
- Bruun, H. H. & R. Ejrnæs (2006). Community level birth rate: a missing link between ecology, evolution and diversity. *Oikos* 91, 336–352.
- 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.
- Caine, N (2001). Geomorphic systems of Green Lakes Valley. *Teoksessa: Bowman, W. D. & T. R. Seastedt (toim.) Structure and function of an alpine ecosystem. Niwot ridge, Colorado.* 337 s. Oxford university press.
- Callaway, R.M. (1992). Effects of shrubs on recruitment of *Quercus douglasii* and *Quercus lobata* in California. *Ecology* 73, 2118–2128.
- Callaway, R. M., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, C. J. Lortie, R. Michalet, L. Paolini, F.L. Pugnaire, B. Newingham, E. T. Aschehoug, C. Armas, D. Kikodze & B. J. Cook (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844-848.
- Campbell, N., J. B. Reece, L.A. Urry, M.L. Cain, S.A. Wasserman, P.V. Minorsky & R.B. Jackson (2008). *Biology*, 8 p. 1267 s. Pearson, San Francisco.
- Cannone, N., M. Guglielmin & R. Gerdol (2004). Relationships between vegetation patterns and periglacial landforms in northwestern Svalbard. *Polar Biology* 27: 562–571.
- Carl, G. & I. Kühn (2007). Analyzing spatial autocorrelations in species distributions using Gaussian and logit models. *Ecological Modelling* 207, 159–170.
- Chambers, J. C. (1995). Disturbance, life history strategies, and seed fates in alpine herbfield communities. *American Journal of Botany*, 82 (3), 421–433.
- Chapin, F. S. III & G. Shaver (1985). Individualistic growth responses of tundra plant species to environmental manipulations in the field. *Ecology* 66, 564–576.
- Chapin, F. S. III, G. Shaver, A. Giblin, K. Nadelhoffer, & J.A. Laundre (1995). Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology* 76: 694–711.

- Chapin, F. S. III, 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. (2005) Consistent shifts in alpine plant traits along a mesotopographical gradient. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 37: 444–453.
- Choler, P., R. Michalet, and R. M. Callaway, (2001). Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology* 82: 3295–3308.
- Cleveland, W. S. (1979). Robust locally weighted regression and smoothing scatterplots. *Journal of the American Statistical Association* 74: 368, 829–836.
- Cox, C. B. & P. D. Moore (2005). *Biogeography – An ecological and evolutionary approach*, 7 p. 428 s. Blackwell, Oxford.
- Crawley, M. J. (1987). What makes a community invasible? *Teoksessa: Gray, A. J., M. J. Crawley, & P. J. Edwards (toim.) Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 429–453.
- Dirnböck, T., S. Dullinger & G. Grabherr (2003). A regional impact assessment of climate and landuse change on alpine vegetation. *Journal of Biogeography* 30, 1–17.
- Dorman, C. F. & S. J. Woodin (2002). Climate change in the Arctic: using plant functional types in meta-analysis of field experiments. *Functional Ecology* 16, 4–17.
- Drebs, A., A. Nordlund, P. Karlsson, J. Helminen & P. Rissanen (2002). *Tilastotietoja Suomen ilmastosta 1971-2000. Ilmastotietoja Suomesta 2002: 1*. 99 s. Ilmatieteen laitos, Helsinki.
- Elmendorf, S. C., G. H. R. Henry, R. D. Hollister, R. G. Björk, N. Boulanger-Lapointe, E. J. Cooper, J. H. C. Cornelissen, T. A. Day, E. Dorrepaal, T. G. Elumeeva, M. Gill, W. A. Gould, J. Harte, D. S. Hik, A. Hofgaard, D. R. Johnson, J. F. Johnstone, I. S. Jónsdóttir, J. C. Jorgenson, K. Klanderud, J. A. Klein, S. Kohl, G. Kudo, M. Lara, E. Lévesque, B. Magnússon, J. L. May, J. A. Mercado-Díaz, A. Michelsen, U. Molau, I. H. Myers-Smith, S. F. Oberbauer, V. G. Onipchenko, C. Rixen, N. M. Schmidt, G. R. Shaver, M. J. Spasojevic, Þ. E. Þórhallsdóttir, A. Tolvanen, T. Troxler, C. E. Tweedie, S. Villareal, C.-H. Wahren, X. Walker, P. J. Webber, J. M. Welker & S. Wipf (2012). Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming. *Nature Climate Change* 2: 453–457.

- 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.
- Eurola, S. (1999). Kasvipeitteemme alueellisuus. *Oulanka reports* 22, 116 s. Oulun yliopistopaino.
- Eurola, S., S. Huttunen & P. Welling (2003). Enontekiön suurtuntureiden paljakkakasvillisuus. *Kilpisjärvi Notes* 17, 27 s. Yliopistopaino, Helsinki.
- Eurola, S., S. Huttunen & P. Welling (2004). Enontekiön suurtuntureiden paljakan kasvilajistosta. *Kilpisjärvi Notes* 18, 23 s. Yliopistopaino, Helsinki.
- Field, R., B. A. Hawkins, H. V. Cornell, D. J. Currie, J. A. F. Diniz-Filho, J.-F. Guégan, D. M. Kaufman, J. T. Kerr, G. G. Mittelbach, T. Oberdorff, E. M. O'Brien & J. R. G. Turner (2009). Spatial species richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography* 36, 132–147.
- Fox, J. F. (1981) Intermediate levels of soil disturbance maximize alpine plant diversity. *Nature* 293, 564–565.
- Fox, J. & G. Monette (1992). Generalized collinearity diagnostics. *Journal of the American Statistical Association* 87: 417, 178–183.
- French, H. M. (1996). *The periglacial environment*, 2 p. 341 s. Longman, Harlow.
- Gotelli, N. J. & R. K. Colwell (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology letters* 4, 379–391.
- Gough, L., G. R. Shaver, J. Carroll, D. L. Royer & J. A. Laundre (2000). Vascular plant species richness in Alaskan arctic tundra: the importance of soil pH. *Journal of Ecology* 88, 54–66.
- Grabherr, G., M. Gottfried & H. Pauli (1994). Climate effects on mountain plants. *Nature* 369, 448.
- Grabherr, G., L. Nagy & D.B.A. Thompson (2003). An outline of Europe's alpine areas. *Teoksessa: Nagy, L., G. Grabherr, C. Körner & D. B. A. Thompson (toim.): Alpine biodiversity in Europe*. Springer, Berlin. 3–12.
- Grace, J. B. (1999). The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 2: 1, 1–28.
- Grace, J. B., S. Harrison & E. I. Damschen (2011). Local richness along gradients in the Siskiyou herb flora: R. H. Whittaker revisited. *Ecology* 92: 1, 108–120.

- Graham, M. (2003). Confronting Multicollinearity in Ecological Multiple Regression. *Ecology* 84, 2809-2815.
- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86, 902–910.
- Grime, J. P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242, 344–347.
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111, 982, 1169–1194.
- Grime, J. P. (2001). *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*, 2 p.417 s. Wiley, Chichester.
- Grytnes, J. A. (2003). Species-richness patterns of vascular plants along seven altitudinal transects in Norway. *Ecography* 26: 3, 291–300.
- Grytnes, J. A. (2009). Fine-scale vascular plant species richness in different alpine vegetation types: relationships with biomass and cover. *Journal of Vegetation Science* 11: 1, 87–92.
- GTK (2013). Suomen kallioperäkartta 1:5000000. Geologian tutkimuskeskus. 31.1.2013 <http://www.gtk.fi/export/sites/fi/tietopalvelut/kartat/GTK_kallioperakartta_5000000.df>
- Harte, J. & R. Shaw (1995). Shifting dominance within a montane vegetation community: results of a climate-warming experiment. *Science* 267, 876–880.
- 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>>
- Havström, M., T.V. Callaghan, & S. Jonasson (1993). Differential growth responses of *Cassiope tetragona*, an arctic dwarf shrub, to environmental perturbations among three contrasting high- and subarctic sites. *Oikos* 66: 389–402.
- Heegaard, E. (2002). A model of alpine species distribution in relation to snowmelt time and altitude. *Journal of Vegetation Science* 13: 493-504.
- Heikkinen, R. K. (1996). Predicting patterns of vascular plant species richness with composite variables: a meso-scale study in Finnish Lapland. *Vegetatio* 126, 151–165.

- Heikkinen, R. K., M. Luoto, R. Virkkala & K. Rainio (2004). Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural forest mosaic. *Journal of Applied Ecology* 41: 5, 824–835.
- Heikkinen, R. K. & S. Neuvonen (1997). Species richness of vascular plants in the subarctic landscape of northern Finland: modelling relationship to the environment. *Biodiversity and Conservation* 6, 1181–1201.
- Helsingin yliopisto (2012). Kilpisjärven alueen ilmaston tunnuslukuja. Kilpisjärven biologinen asema. 23.5.2012
<<http://www.helsinki.fi/kilpis/Ilmasto/tunnuslukuja.htm>>
- Hjort, J. (2006). Environmental factors affecting the occurrence of periglacial landforms in Finnish Lapland: a numerical approach. *Geowissenschaft*. 162 s.
- Hjort, J. & M. Luoto (2009). Interaction of geomorphic and ecologic features across altitudinal zones in a subarctic landscape. *Geomorphology* 112, 324–333.
- Hodkinson, I. D., N. R. Webb, J. S. Bale & W. Block (1999). Hydrology, water availability and tundra ecosystem function in a changing climate: the need for a closer integration of ideas? *Global Change Biology* 5, 359–369.
- Holten, J. I. (2003). Altitude ranges and spatial patterns of alpine plants in Northern Europe. *Teoksessa: Nagy, L., G. Grabherr, C. Körner & D. B. A. Thompson (toim.) Alpine biodiversity in Europe*. Springer, Berlin. 173–184.
- Hooper, D. U., F. S. III Chapin, J. J. Ewell, A. Hector, P. Inchausti, S. Lavorel, J. H. Lawton, D. M. Lodge, M. Loreau, S. Naeem, B. Schmid, H. Setälä, A. J. Symstad, J. Vandermeer & D. A. Wardle (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75: 1, 3–35.
- Hugget, R. J. (2007). *Fundamentals of geomorphology*, 2 p. 458 s. Routledge, Oxon.
- Huston, M. A. (1994). *Biological diversity*. 681 s. Cambridge University Press.
- Huston, M. A. (1999). Local processes and regional processes: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86, 393–401.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology* 22, 415–457.
- Hämet-Ahti, L., J. Suominen, T. Ulvinen & P. Uotila (1998; toim.) *Retkeilykasvio*. 4. p. 656 s. Luonnontieteellinen keskusmuseo, Kasvimuseo, Helsinki.

- Højsgaard, S., U. Halekoh & J. Yan (2006). The R Package geepack for Generalized Estimating Equations. *Journal of Statistical Software* 15: 2. 1-11.
- 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, 83–96.
- Johnson, P. L. & W. D. Billings (1962). The alpine vegetation of the Beartooth plateau in relation to cryopedogenic processes and patterns. *Ecological Monographs* 32: 2, 105–135.
- Jonasson, S. (1986). Influence of frost heaving on soil chemistry and on the distribution of plant growth forms. *Geografiska Annaler. Series A* 68: 3, 185-195.
- Jonasson, S. & T. V. Callaghan (1992). Root mechanical properties related to disturbed and stressed habitats in the Arctic. *New Phytology* 122, 179–186.
- Jonasson, S. & S. E. Sköld (1983). Influences of frost-heaving on vegetation and nutrient regime of polygon-patterned ground. *Vegetatio* 53: 2, 97–112.
- Jylhä, K., S. Fronzek, H. Tuomenvirta, T. R. Carter & K. Ruosteenoja (2008). Changes in frost, snow and Baltic sea ice by the end of the twenty-first century based on climate model projections for Europe. *Climatic Change* 86, 441–462.
- Kade A., D. A. Walker & M. K. Raynolds (2005). Plant communities and soils in cryoturbated tundra along a bioclimate gradient in the Low Arctic, Alaska. *Phytocoenologia* 35, 761–820.
- Kalliola, R. (1973). *Suomen kasvimaantiede*. 308 s. WSOY, Porvoo.
- Kammer, P. & A. Möhl (2002). Factors controlling species richness in alpine plant communities: an assessment of the importance of stress and disturbance. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 34: 4, 398–407.
- Kivinen S., E. Kaarlejärvi, K. Jylhä & J. Räisänen (2012). Spatiotemporal distribution of threatened high-latitude snowbed and snow patch habitats in warming climate. *Environmental Research Letters* 7, DOI:10.1088/1748-9326/7/3/034024
- Körner, C. (2003). Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2. p. 344 s. Springer Verlag, Berlin.
- Körner, C. (2004). Mountain biodiversity, its causes and function. *Ambio*, Special report 13, 11–17.
- Laine, K. (2004) Pohjoisuus leimaa kasvillisuutta. *Teoksessa*: Järvinen, A. & Lahti, S. (toim.) *Suurtuntureiden luonto*. Yliopistopaino, Helsinki. 77-95.

- Legendre, P. (1993). Spatial autocorrelation: Trouble or a new paradigm? *Ecology* 74, 1659-1673.
- Lenoir, J., J.-C. Ge'gout, A. Guisan, P. Vittoz, T. Wohlgemuth, N. E. Zimmermann, S. Dullinger, H. Pauli, W. Willner & J.-C. Svenning (2010). Going against the flow: potential mechanisms for unexpected downslope range shifts in a warming climate. *Ecography* 33: 295–303.
- Lenoir, J., J.- C. Ge'gout, P. A. Marquet, P. de Ruffray & H. Brisse (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320, 1768–1771.
- Lenoir, J., B. J. Graae, P. A. Aarrestad, I. G. Alsos, W. S. Armbruster, G. Austrheim, C. Bergendorff, H. J. B. Birks, K. A. Bråthen, J. Brunet, H. H. Bruun, C. J. Dahlberg, G. Decocq, M. Diekmann, M. Dynesius, R. Ejrnæs, J.-A. Grytnes, K. Hylander, K. Klanderud, M. Luoto, A. Milbau, M. Moora, B. Nygaard, A. Odland, V. T. Ravolainen, S. Reinhardt, S. M. Sandvik, F. H. Schei, J. D. M. Speed, L. U. Tveraabak, V. Vandvik, L. G. Velle, R. Virtanen, M. Zobel & J.-C. Svenning (2012). Local temperatures inferred from plant communities suggest strong spatial buffering of climate warming across Northern Europe. *Global Change Biology* (in press), doi: 10.1111/gcb.12129
- Levin, S. A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73: 6, 1943–1967.
- Litaor, M. I., M. Williams & T. R. Seastedt (2008). Topographic controls on snow distribution, soil moisture, and species diversity of herbaceous alpine vegetation, Niwot Ridge, Colorado. *Journal of geophysical research* 113, doi:10.1029/2007JG000419
- Lortie, C. J., R. W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F. I. Pugnaire & R. M. Callaway (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos* 107, 433–438.
- LuontoPortti (2011). Kasvit. 13.6.2011. <<http://www.luontoportti.com/suomi/fi/kasvit/>>
- Luoto, M & R. K. Heikkinen (2008). Disregarding topographical heterogeneity biases turnover assessments based on bioclimatic models. *Global Change Biology* 14: 3, 483–494.
- Löffler, J. & R. Pape (2008). Diversity patterns in relation to the environment in alpine tundra ecosystems of northern Norway. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 40: 2, 373–381.

- Maanmittauslaitos (2012). Maastotietokanta. 29.5.2012. <<http://www.csc.fi/tutkimus/alat/geotieteet/paikkatieto/paituli>>
- Maestre, F., 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.
- Malanson, G. P., L. E. Bengtson & D. B. Fagre (2012). Geomorphic determinants of species composition of alpine tundra, Glacier national park, U.S.A. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 44, 2: 197–209.
- Marini, L., M. Scotton, S. Klimek, J. Isselstein & A. Pecile (2006). Effects of local factors on plant species richness and composition of Alpine meadows. *Agriculture Ecosystems and Environment* 119, 281–288.
- McCullagh, P. & J.A. Nelder (1989). *Generalized linear models*. 2p. Chapman & Hall, London. 511s.
- McCune, B. & D. Keon (2002). Equations for potential annual direct incident radiation and heat load. *Journal of Vegetation Science* 13, 603–606.
- Michalet, R., R. W. Brooker, L. A. Cavieres, 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 of species richness in plant communities. *Ecological letters* 9, 767–773.
- Mod, H. (2012). Bioottisten interaktioiden vaikutus ympäristögradienteilla – Esimerkkinä variksenmarjan vaikutus arktis-alpiinisessä kasvillisuudessa. Julkaisematon pro gradu- tutkielma. Helsingin yliopisto. Geotieteiden ja maantieteen laitos. 113 s.
- Molau, U (2003). Overview: Patterns in diversity. *Teoksessa: Nagy, L., G. Grabherr, C. Körner & D. B. A. Thompson (toim.) Alpine biodiversity in Europe*. Springer, Berlin. 125–132.
- Niklaus, P. A., E. Kandeler, P. W. Leadley, B. Schmid, D. Tscherko & C. Körner (2001). A link between plant diversity, elevated CO₂ and soil nitrate. *Oecology* 27: 4, 540–548.
- Norokorpi, Y., H. Eeronheimo, S. Eurola, R. Heikkinen, P. Johansson, J. Kumpula, K. Mäkelä, S. Neuvonen, J. Sihvo, S. Tynys, & R. Virtanen (2008). Tunturit. *Teoksessa: Raunio, A., A. Schulman, & T. Kontula (toim.) Suomen luontotyyppien uhanalaisuus*. Suomen ympäristökeskus, Helsinki. Suomen ympäristö 8/2008. Osa 2, 467–541.

- Nylén, J. & Ø. Totland (1999). Effects of temperature and natural disturbance on growth, reproduction and population density in the alpine annual hemiparasite *Euphrasia frigida*. *Arctic, Antarctic & Alpine Research* 31, 259–263.
- Oksanen, J. (1996). Is the humped relationship between species richness and biomass an artefact due to plot size? *Journal of Ecology* 84, 293–295.
- Oksanen, L. & R. Virtanen (1995). Topographic, altitudinal and regional patterns in continental and suboceanic heath vegetation of northern fennoscandia. *Acta Botanica Fennica* 153, 1–80.
- Olofsson, J. & H. Shams (2007). Determinants of plant species richness in an alpine meadow. *Journal of Ecology* 95, 916–925.
- Pajunen, A. M., J. Oksanen & R. Virtanen (2011). Impact of shrub canopies on understory vegetation in western Eurasian tundra. *Journal of Vegetation Science* 22, 83–846.
- Palmer, M. W. (1994). Variation in species richness: towards a unification of hypotheses. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica* 29, 511–530.
- Pan, W. (2001). Akaike's information criterion in generalized estimating equations. *Biometrics* 57, 120–125.
- Parmesan, C. & G. Yohe (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42.
- Pausas J. G., J. Carreras, A. Ferré & X. Font (2003). Coarse-scale plant species richness in relation to environmental heterogeneity. *Journal of Vegetation Science* 14, 661–668.
- Pausas, J. G. & M. P. Austin (2001). Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. *Journal of Vegetation Science* 12, 153–166.
- Pearson, R. G. & T. P. Dawson (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12, 361–371.
- Peters, R. & D. S. Darling (1985). The greenhouse effect and nature reserves. *Bioscience* 35, 707–717.
- Phillips, J. D. (2003). Sources on nonlinearity and complexity in geomorphic systems. *Progress in physical geography* 27, 1–23.
- Piha, H., M. Luoto & J. Merilä (2007). Amphibian occurrence is influenced by current and historic landscape characteristics. *Ecological Applications* 17: 8, 2298–2309.

- Pinkka (2011). Lajituntemuksen oppimisympäristö, Helsingin yliopisto
<www.helsinki.fi/biosci/pinkka> 15.6.2011.
- Pirinen, P., H. Simola, J. Aalto, J.-P. Kaukoranta, P. Karlsson & R. Ruuhela (2012). *Tilastoja Suomen ilmastosta 1981-2010. Raportteja 2012: 1*. 83 s. Ilmatieteen laitos, Helsinki.
- Pohl, M., D. Alig, C. Körner & C. Rixen (2009). Higher plant diversity enhances soil stability in disturbed alpine ecosystems. *Plant and Soil* 324: 91–102.
- Post, E., M. C. Forchhammer, M. S. Bret-Harte, T. V. Callaghan, T. R. Christensen, B. Elberling, A. D. Fox, O. Gilg, D. S. Hik, T. T. Høye, R. A. Ims, E. Jeppesen, D. R. Klein, J. Madsen, A. D. McGuire, S. Rysgaard, D. E. Schindler, I. Stirling, M. P. Tamstorf, N. J.C. Tyler, R. van der Wal, J. Welker, P. A. Wookey, N. M. Schmidt, P. Aastrup (2009). Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change. *Science* 325, 1355–1358.
- Price, L. W. (1971). Vegetation, microtopography and depth of active layer on different exposures in subarctic alpine tundra. *Ecology* 52, 638–647.
- R Development Core Team (2011). A language and environment for statistical computing. R Project for Statistical Computing. Vienna, Austria <<http://www.r-project.org>>
- Randin, C. F., R. Engler, S. Normand, M. Zappa, N. E. Zimmermann, P.B. Pearman, P. Vittoz, W. Thuiller, & A. Guisan (2009a). Climate change and plant distribution: local models predict high-elevation persistence. *Global Change Biology* 15, 1557–1569.
- Randin, C. F., G. Vuissoz, G. E. Liston, P. Vittoz & A. Guisan (2009b). Introduction of snow and geomorphic disturbance variables into predictive models of alpine plant distribution in the western Alps. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 41: 347–361.
- Ranta, E, H. Rita & J. Kouki (2012). *Biometria, tilastotiedettä ekologeille*. 10 p. Gaudeamus Helsinki University Press. 569 s.
- Rintanen, T. (1970). On the vegetation and ecology of frost ground sites in eastern Finnish Lapland. *Annalis Botanica Fennica* 7: 1–24.
- Rorison, I. H. (1960). Some experimental aspects of the calcicole-calcifuge problem. I. The effects of competition and mineral nutrition upon seedling growth in the field. *Journal of Ecology* 48, 585–599.
- Rose, J. P. & G. P. Malanson (2012). Microtopographic heterogeneity constrains alpine plant diversity, Glacier National Park, MT. *Plant Ecology* 213: 955–965.

- le Roux, P. C., J. Lenoir, L. Pellissier, M. S. Wisz & M. Luoto (2013 a). Horizontal, but not vertical, biotic interactions affect fine-scale plant distribution patterns in a low energy system. *Ecology* (painossa), doi:10.1890/12-1482.1.
- le Roux, P. C. & M. Luoto (2013). Earth surface processes drive the richness, composition and occurrence of plant species in an arctic-alpine environment. *Journal of Vegetation Science* (hyväksytty).
- 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: 1048–1056.
- le Roux, P. C., R. Virtanen, & M. Luoto (2013 b). Geomorphological disturbance is necessary for predicting fine-scale species distributions. *Ecography* (painossa).
- Scherrer, D & C. Körner (2011). Topographically controlled thermal habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate change. *Journal of Biogeography* 38: 406–416.
- Schöb, C. P., M. Kammer, P. Choler & H. Veit (2009). Small-scale plant species distribution in snowbeds and its sensitivity to climate change. *Plant ecology* 213: 955–965.
- Seastedt, T. R. & L. Vaccaro (2001). Plant species richness, productivity, and nitrogen and phosphorus limitations across a snowpack gradient in alpine tundra, Colorado, U.S.A. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 33: 1, 100–106.
- Seppälä, M. (1997). Introduction to the periglacial environment in Finland. *Bulletin of the Geological Society of Finland*. 89: 1–2, 73–84.
- 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>
- Spehn, E. M., J. Joshi, B. Schmid, M. Diemer & C. Körner (2000). Above-ground resource use increases with plant species richness in experimental grassland ecosystems. *Functional Ecology* 14: 3, 326–327.
- Suding, K. N., S. L. Collins, L. Gough, C. Clark, E. E. Cleland, K. L. Gross, D. G. Milchunas, and S. Pennings (2004). Functional- and abundance- based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization, *Proceedings of the National Academy of Sciences of U.S.A.* 102, 4387–4392.

- Suvanto, S (2012). Topografian, maaperän ja geomorfologian vaikutukset putkilokasvien biomassan vaihteluun oroarktisella tunturikankaalla. Julkaisematon pro gradu tutkielma. Helsingin yliopisto. Geotieteiden ja maantieteen laitos. 75 s.
- SWIPA (2011). *Snow, Water, Ice and Permafrost in the Arctic: Climate Change and the Cryosphere*. 538 s. Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP), Oslo.
- Taylor, R.V. & T. R. Seastedt (1994). Short- and long term patterns of soil moisture in alpine tundra. *Arctic and Alpine Research* 26, 14– 20.
- Theodose, T.A. & W. Bowman (1997). Nutrient availability, plant abundance, and species diversity in two alpine tundra communities. *Ecology* 78: 6, 1861–1872.
- Venäläinen, A. (2004). Tuntureiden sää ja ilmasto. *Teoksessa*: Järvinen, A. & Lahti, S. (toim.) *Suurtuntureiden luonto*. Yliopistopaino, Helsinki. 35–47.
- Van der Welle, M. E. W., P. J. Vermeulen, G. R. Shaver & F. Berendse (2003). Factors determining plant species richness in Alaskan arctic tundra. *Journal of Vegetation Science* 14, 711–720.
- Virtanen, R., T. Dirnböck, S. Dullinger, G. Grabherr, H. Pauli, M. Staudinger & L. Villar (2003). Patterns in the plant species richness of European high mountain vegetation. *Teoksessa*: Nagy, L., G. Grabherr, C. Körner & D. B. A. Thompson (toim.) *Alpine biodiversity in Europe*. Springer, Berlin. 149–172.
- Virtanen, R., J.-A. Grytnes, J. Lenoir, M. Luoto, J. Oksanen, L. Oksanen & J.-C. Svenning (2012). Productivity-diversity patterns in arctic tundra vegetation. *Ecography* 35 (painossa), doi: 10.1111/j.1600-0587.2012.07903.x
- Virtanen, R., M. Luoto, T. Rämä, K. Mikkola, J. Hjort, J.-A. Grytnes & H.B. Birks (2010). Recent vegetation changes at the high-latitude tree line ecotone are controlled by geomorphological disturbance, productivity and diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19, 810–821.
- Vonlanthen, C. M., P. M. Kammer, W. Eugster, A. Bühler & H. Veit (2006). Alpine vascular plant species richness: the importance of daily maximum temperature and pH. *Plant Ecology* 184, 13–25.
- Väre, H. & R. Partanen (2009). *Suomen tunturikasvio*. 255 s. Metsäkustannus, Helsinki.
- Väre, H & R. Virtanen (2001). Enontekiön alueellinen kasvistoselvitys.
<<http://www.luomus.fi/kasvitiede/putkilokasvit/tutkimus/enontekio/>> 22.2.2012

- Walker, D. A., W. D. Billings & J. G. de Molenaar (2001). Snow-vegetation interactions in tundra environments. *Teoksessa: Jones, H.G., J. Pomeroy, D.A. Walker & R. Wharton (toim.) Snow Ecology*. Cambridge University Press. 264–322.
- Walker, M. D., C. H. Wahren, R. D. Hollister, G. H. R. Henry, L. E. Ahlquist, J. M. Alatalo, M. S. Bret-Harte, M. P. Calef, T. V. Callaghan, A. B. Carroll, H. E. Epstein, I. S. Jønsdøttir, J. A. Klein, B. Magnusson, U. Molau, S. F. Oberbauer, S. P. Rewa, C. H. Robinson, G. R. Shaver, K. N. Suding, C. C. Thompson, A. Tolvanen, Ø. Totland, P. L. Turner, C. E. Tweedie, P. J. Webber, & P. A. Wookey (2006). Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 103: 1342–1346.
- Walker, M. D., P. J. Webber, E. H. Arnold & D. Ebert-May (1994). Effects of interannual climate variation on aboveground phytomass in alpine vegetation. *Ecology* 75: 2, 393–408.
- Whittaker, R. J. (1960). Vegetation of the Siskiyou Mountains Oregon and California. *Ecological Monographs* 30, 279–338.
- Whittaker, R. J. (2010). Meta-analysis and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the species richness-productivity relationship. *Ecology* 91, 2522–2533.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis & R. Field (2001). Scale and species richness: towards a general hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography* 28, 453–470.
- Wiens, J. A. (1989). Spatial scaling in ecology. *Functional ecology* 3: 4, 385–397.
- Williams, M. W., P. D. Brooks & T. R. Seastedt (1998). Nitrogen and carbon soil dynamics in response to climate change in a high-elevation ecosystem in the Rocky Mountains, U.S.A. *Arctic and Alpine Research* 30, 26–30.
- Wilson, S. D. & C. Nilsson (2009). Arctic alpine vegetation change over 20 years. *Global Change Biology* 15, 1676–1684.
- 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. K. Heikkinen, T. T. Høye, I. Kühn, M. Luoto, L. Maiorano, M.-C. Nilsson, S. Normand, E. O. Öckinger, N. M. Schmidt, M. Termansen, A. Timmermann, D. A. Wardle, P. Aastrup & J.-C. Svenning (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biological Reviews* 88, 15–30.

Zobel, M. (1992). Plant species coexistence – the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos* 65, 314–320.

Økland, R. H. (2003). Partitioning the variation in a plot-by-species data matrix that is related to n sets of explanatory variables. *Journal of Vegetation Science* 14, 693–700.

Liitteet

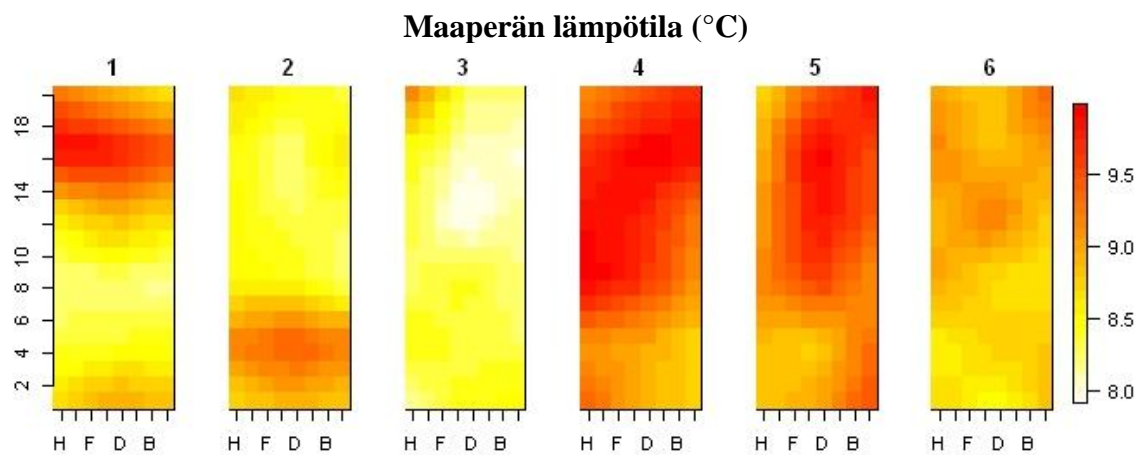
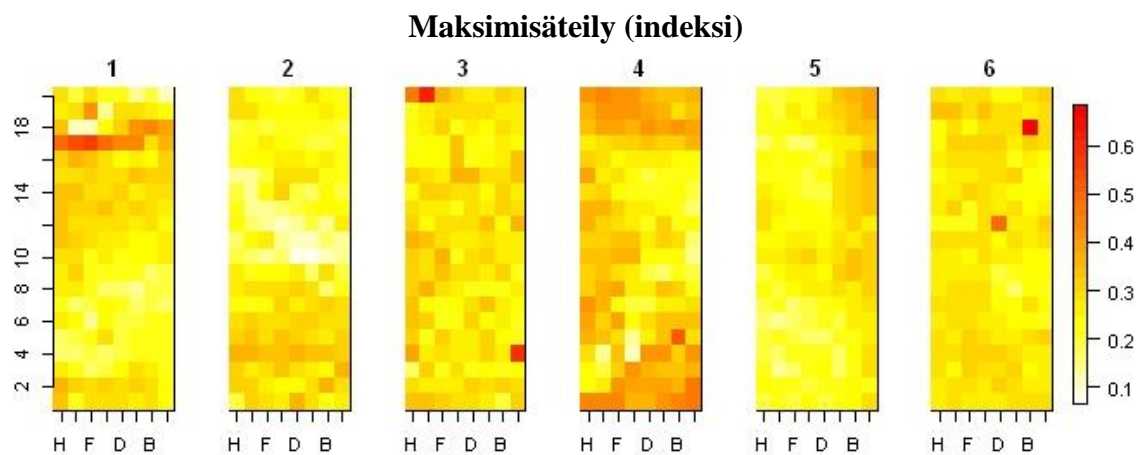
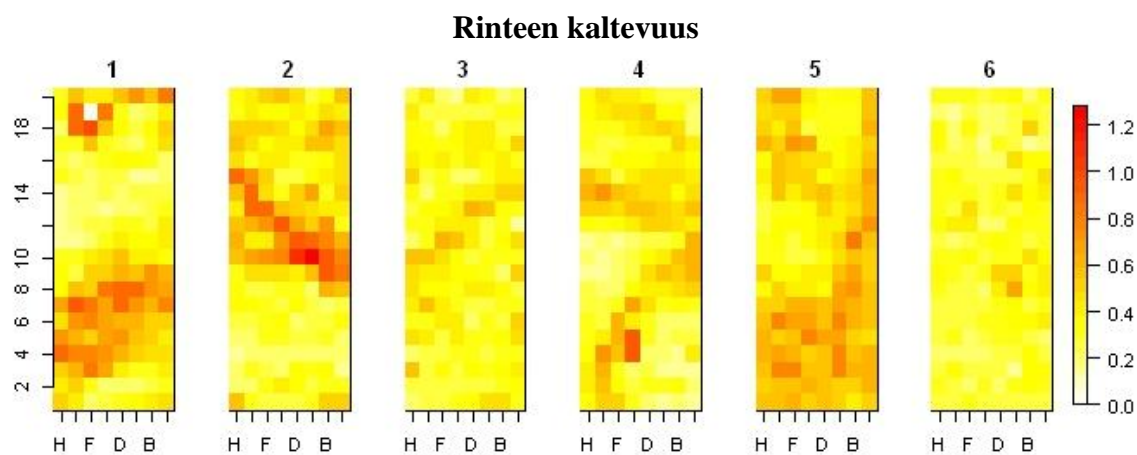
LIITE 1. Tutkimusruudukolla esiintyneet putkilokasvilajit. Yleisimmät lajit (esiintyminen yli 400/960 ruudulla) on tummennettu.

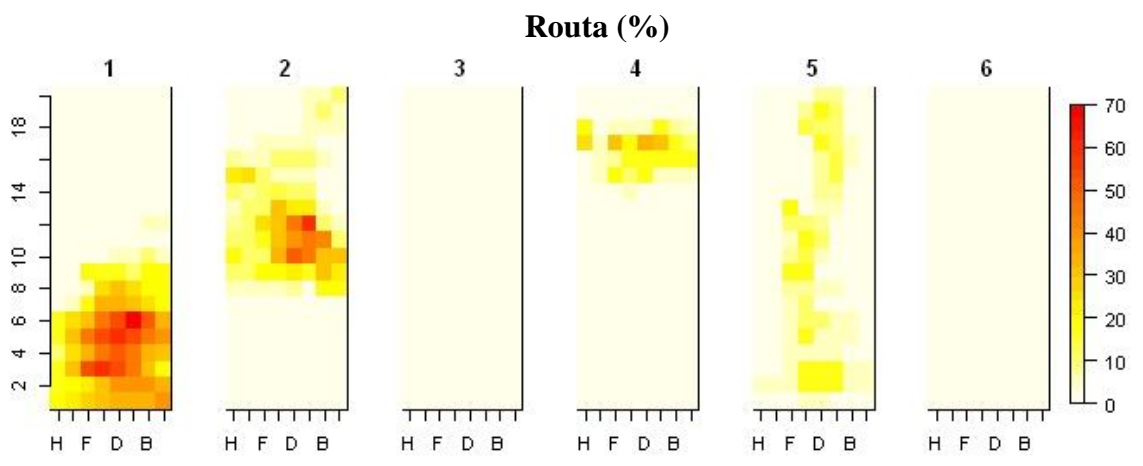
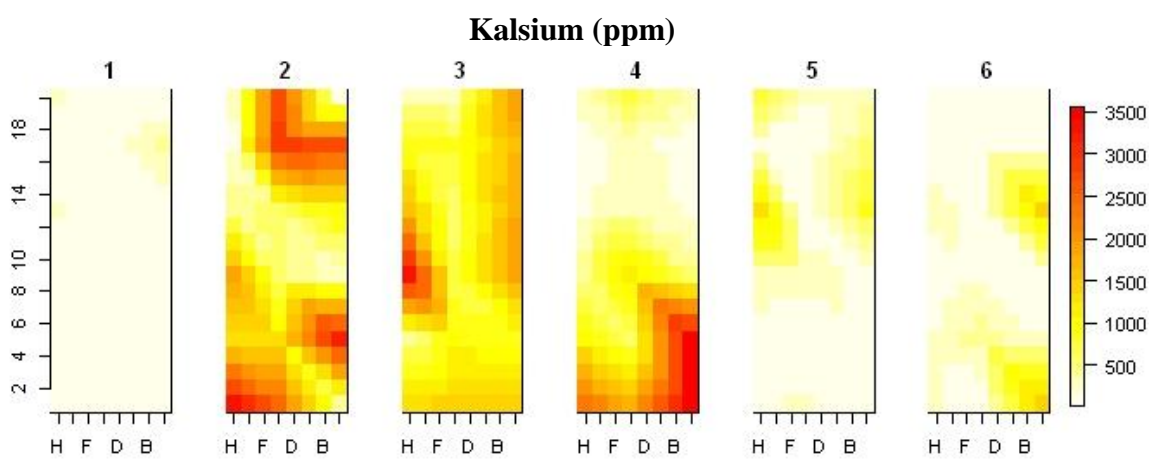
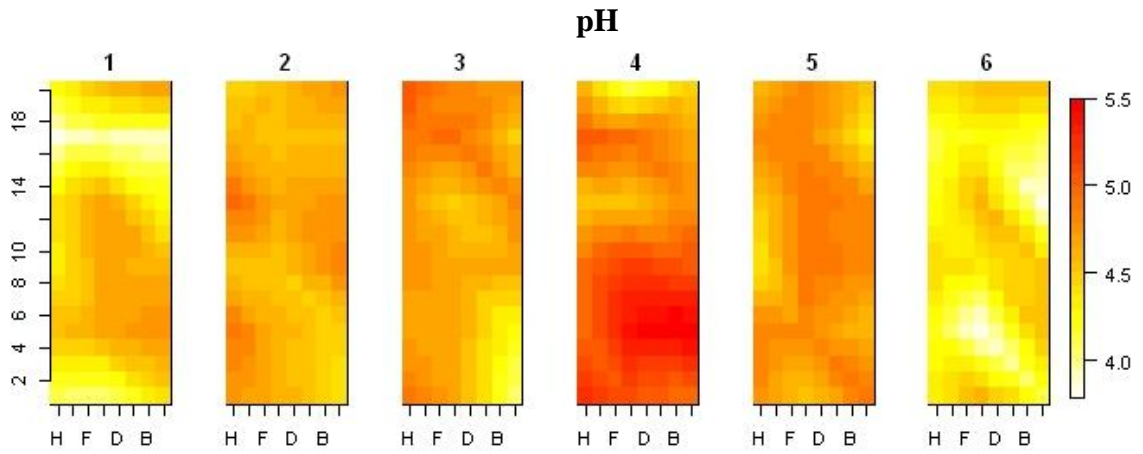
Laji		Toiminnallinen ryhmä	Esiintyminen ruuduilla
<i>Agrostis mertensii</i>	Pohjanrölli	heinämäiset kasvit	15
<i>Alchemilla spp.</i>	Poimulehti	ruohot	36
<i>Andromeda polifolia</i>	Suokukka	ainavihannat varvut	8
<i>Antennaria alpina</i>	Tunturikissankäpälä	ruohot	112
<i>Antennaria canescens</i>	Harmaakissankäpälä	ruohot	2
<i>Antennaria dioica</i>	Ahokissankäpälä	ruohot	4
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	Pohjantuoksusimake	heinämäiset kasvit	123
<i>Arctostaphylos alpina</i>	Riekonmarja	kesävihannat varvut	55
<i>Astragalus alpinus</i>	Tunturikurjenherne	ruohot	18
<i>Bartsia alpina</i>	Punakko	ruohot	54
<i>Betula nana</i>	Vaivaiskoivu	kesävihannat varvut	735
<i>Betula pubescens czerepanovii</i>	Tunturikoivu	puut ja pensaat	4
<i>Bistorta vivipara</i>	Nurmitatar	ruohot	247
<i>Calamagrostis lapponica</i>	Lapinkastikka	heinämäiset kasvit	530
<i>Campanula rotundifolia</i>	Kissankello	ruohot	3
<i>Cardamine bellidifolia</i>	Tunturilitukka	ruohot	1
<i>Carex bigelowii</i>	Tunturisara	heinämäiset kasvit	537
<i>Carex lachenalii</i>	Riekonsara	heinämäiset kasvit	1
<i>Carex vaginata</i>	Tuppisara	heinämäiset kasvit	38
<i>Cassiope hypnoides</i>	Sammalvarpio	ainavihannat varvut	139
<i>Cassiope tetragona</i>	Liekovarpio	ainavihannat varvut	100
<i>Cerastium alpinum</i>	Tunturihärkki	ruohot	19
<i>Cerastium sp</i>	Härkit	ruohot	6
<i>Deschampsia flexuosa</i>	Metsälauha	heinämäiset kasvit	238
<i>Diapensia lapponica</i>	Uuvana	ainavihannat varvut	37
<i>Diphasiastrum alpinum</i>	Tunturilieko	ainavihannat varvut	100
<i>Empetrum</i>	Pohjanvariksenmarja	ainavihannat varvut	787

hermaphroditum			
<i>Equisetum scirpoides</i>	Hentokorte	ruohot	2
<i>Euphrasia frigida</i>	Pohjansilmänruoho	ruohot	7
<i>Festuca ovina</i>	Lampaannata	heinämäiset kasvit	461
<i>Geranium sylvaticum</i>	Metsäkurjenpolvi	ruohot	8
<i>Gnaphalium supinum</i>	Lumijäkkärä	ruohot	140
<i>Hieracium sp</i>	Ukonkeltanot	ruohot	259
<i>Hierochloë alpina</i>	Tunturimaarianheinä	heinämäiset kasvit	140
<i>Huperzia selago</i>	Ketunlieko	ainavihannat varvut	139
<i>Juncus trifidus</i>	Tunturivihvilä	heinämäiset kasvit	350
<i>Juniperus communis</i>	Kotikataja	ainavihannat varvut	42
<i>Leontodon autumnalis</i>	Syysmaitiainen	ruohot	32
<i>Linnaea borealis</i>	Vanamo	ainavihannat varvut	321
<i>Loiseleuria procumbens</i>	Sielikkö	ainavihannat varvut	10
<i>Luzula arcuata</i>	Kaaripiippo	heinämäiset kasvit	2
<i>Luzula confusa</i>		heinämäiset kasvit	70
<i>Luzula spicata</i>	Tähkäpiippo	heinämäiset kasvit	55
<i>Luzula sudetica</i>	Sykeröpiippo	heinämäiset kasvit	12
<i>Lycopodium annotinum</i>	Riidenlieko	ainavihannat varvut	345
<i>Lycopodium clavatum</i>	Katinlieko	ainavihannat varvut	12
<i>Nardus stricta</i>	Jäkki	heinämäiset kasvit	3
<i>Orthilia secunda</i>	Nuokkotalvikki	ruohot	43
<i>Oxyria digyna</i>	Hapro	ruohot	9
<i>Pedicularis lapponica</i>	Lapinkuusio	ruohot	328
<i>Phyllodoce caerulea</i>	Kurjenkanerva	ainavihannat varvut	407
<i>Pinguicula vulgaris</i>	Siniyökönlehti	ruohot	5
<i>Poa alpigena</i>	Pohjannurmikka	heinämäiset kasvit	18
<i>Poa alpina</i>	Tunturinurmikka	heinämäiset kasvit	118
<i>Potentilla crantzii</i>	Keväthanhikki	ruohot	32
<i>Pyrola minor</i>	Pikkotalvikki	ruohot	51
<i>Ranunculus acris</i>	Niittyleinikki	ruohot	48
<i>Ranunculus nivalis</i>	Lumileinikki	ruohot	32
<i>Salix glauca</i>	Tunturipaju	kesävihannat varvut	4
<i>Salix hastata</i>	Tunturikalvaspaju	kesävihannat varvut	37
<i>Salix herbacea</i>	Vaivaispaju	kesävihannat	412

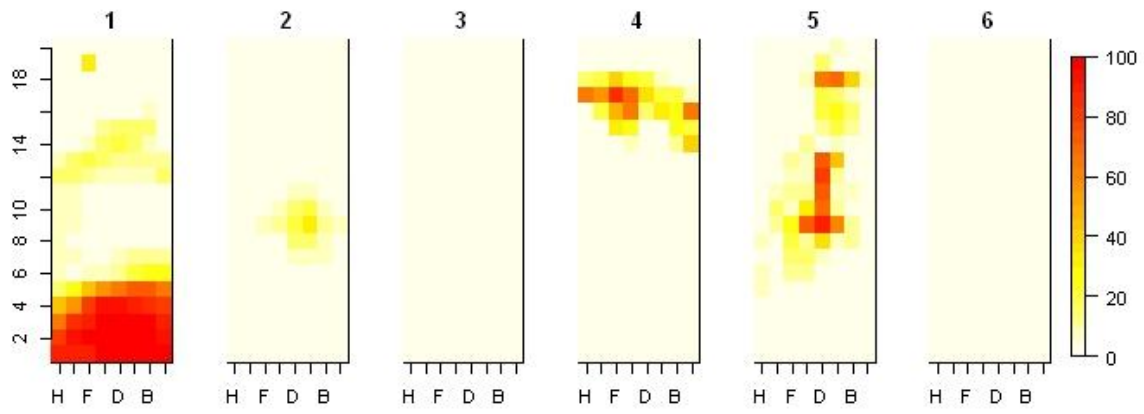
		varvut	
<i>Salix lapponum</i>	Pohjanpaju	kesävihannat varvut	25
<i>Salix polaris</i>	Napapaju	kesävihannat varvut	109
<i>Salix reticulata</i>	Verkkolehtipaju	kesävihannat varvut	5
<i>Saussurea alpina</i>	Lääte	ruohot	140
<i>Selaginella selaginoides</i>	Mähkä	ruohot	48
<i>Sibbaldia procumbens</i>	Närvänä	ruohot	122
<i>Solidago virgaurea</i>	Kultapiisku	ruohot	371
<i>Taraxacum sp</i>	Voikukat	ruohot	64
<i>Thalictrum alpinum</i>	Tunturiängelmä	ruohot	76
<i>Tofieldia pusilla</i>	Karhunruoho	ruohot	3
<i>Trichophorum cespitosum</i>	Tupasluikka	heinämäiset kasvit	1
<i>Trientalis europaea</i>	Metsätähti	ruohot	77
<i>Trisetum spicatum</i>	Tähkäkaura	heinämäiset kasvit	8
<i>Vaccinium myrtillus</i>	Mustikka	kesävihannat varvut	414
<i>Vaccinium uliginosum</i>	Juolukka	kesävihannat varvut	187
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Puolukka	ainavihannat varvut	845
<i>Veronica alpina</i>	Tunturitädäyke	ruohot	85
<i>Viola biflora</i>	Lapinorvokki	ruohot	258

LIITE 2. Selittävien muuttujien vaihtelu tutkimusruudukolla.

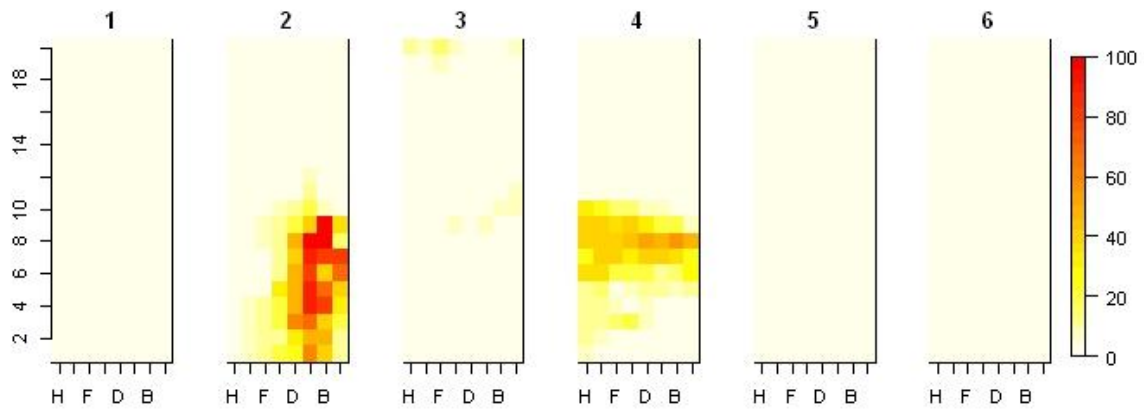




Eroosio (%)



Fluviaaliset prosessit (%)



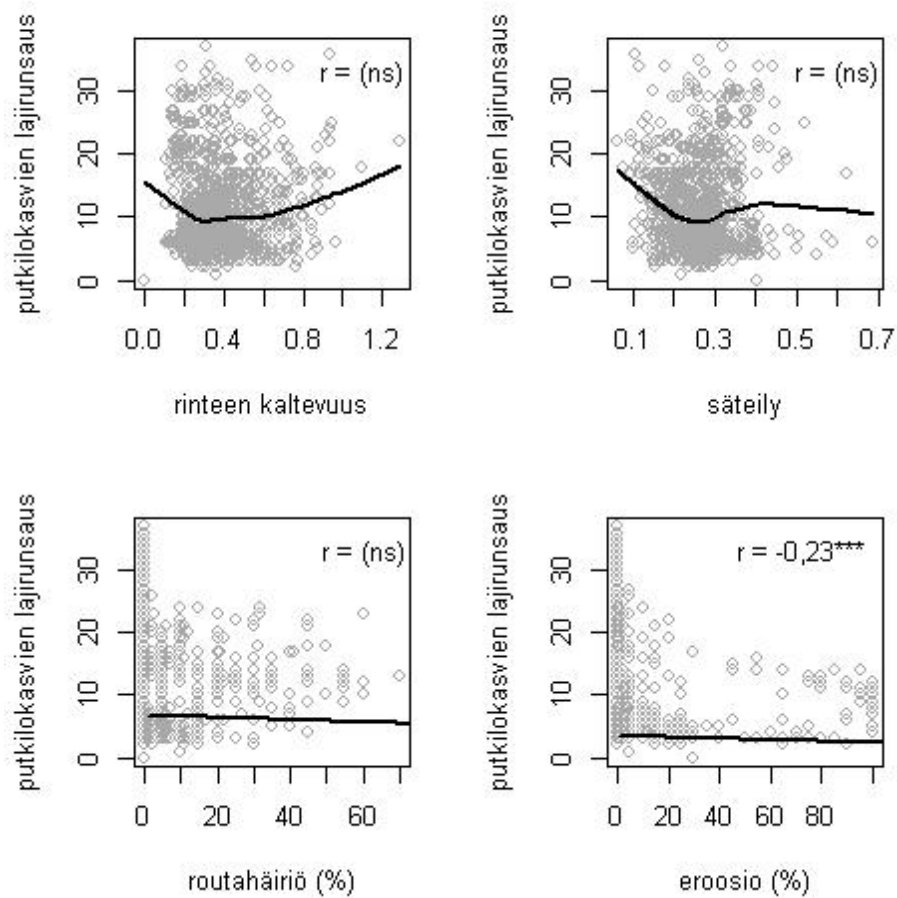
LIITE 3. Kaikkien selittävien muuttujien väliset Spearmanin järjestyskorrelaatiokertoimet. Kerrointen tilastollinen merkitsevyys on esitetty p-arvon mukaan: ***=p<0,001, **=p<0,01, *=p<0,05 ja ns=p>0,05, eli ei tilastollisesti merkitsevä. Negatiiviset kertoimet ovat harmaalla.

	meso- topo- grafia	rinteen kalte- vuus	säteily	maa- perän kosteus	maa- perän lämpö- tila	pH	Ca	routa	eroosio	fluv. häiriö
mesoto- pografia		0.085	-0.006	-0.523	0.212	-0.102	-0.365	0.151	0.229	-0.582
rinteen kaltevuus	*		-0.652	-0.137	-0.086	0.224	-0.203	0.434	0.130	-0.186
säteily	ns	***		0.106	0.244	-0.091	0.210	-0.388	-0.060	0.199
maaperän kosteus	***	***	**		-0.317	0.171	0.683	-0.239	-0.385	0.540
maaperän lämpötila	***	**	***	***		0.109	-0.236	-0.057	0.220	0.091
pH	**	***	**	***	***		0.240	0.166	0.039	0.341
kalsium	***	***	***	***	***	***		-0.292	-0.369	0.450
routa	***	***	***	***	ns	***	***		0.579	-0.206
eroosio	***	***	ns	***	***	ns	***	***		-0.112
Fluv. häiriö	***	***	***	***	**	***	***	***	***	

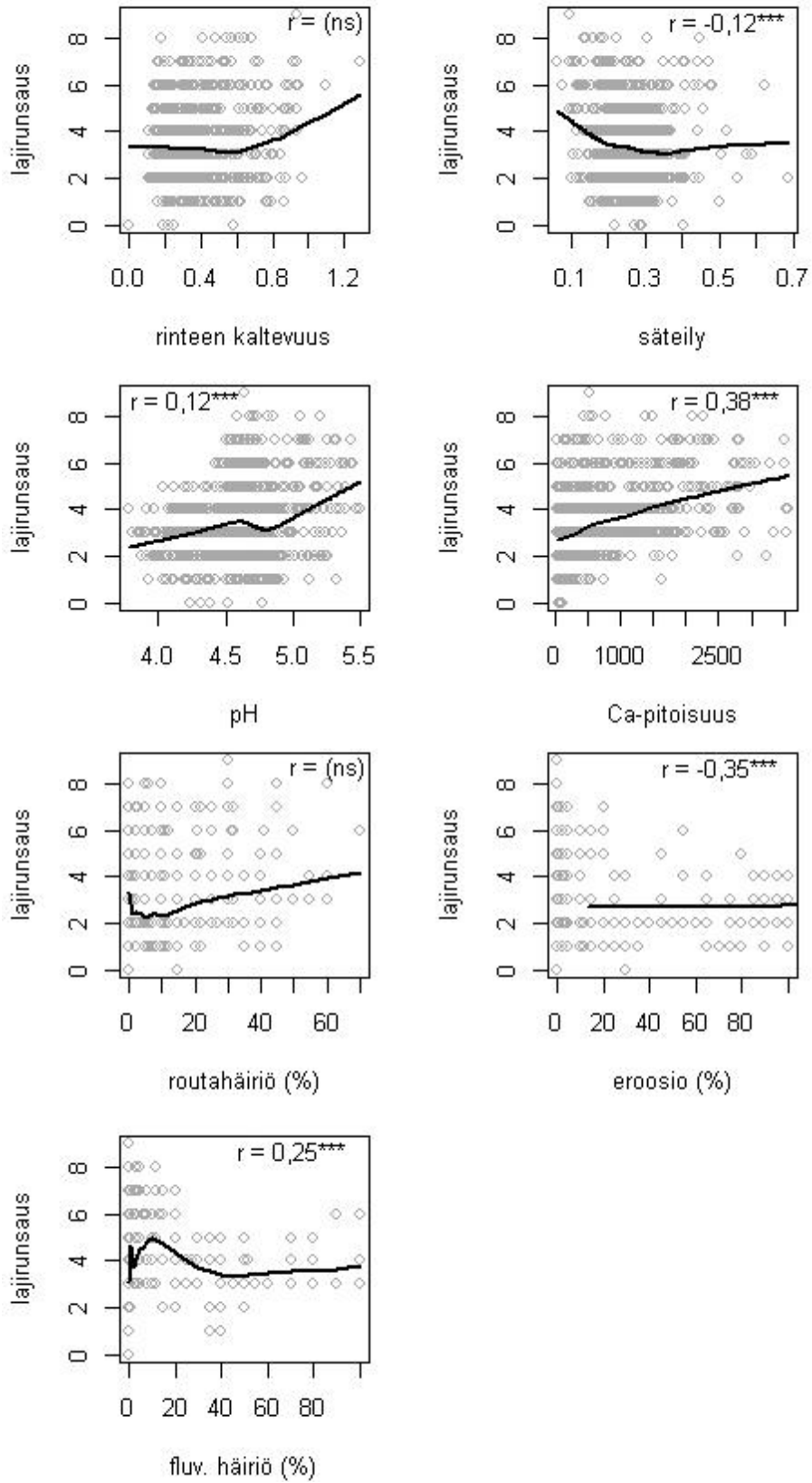
LIITE 4.

Putkilokasvien lajirunsauden vaihtelu suhteessa loppuihin ympäristötekijöihin. Korrelaatiot ovat Spearmanin järjestyskorrelaatioita. Merkitsevyys on p-arvon mukaan: ***= $p < 0,001$, **= $p < 0,01$, *= $p < 0,05$ ja ns= $p > 0,05$, eli ei tilastollisesti merkitsevä. Käyrät ovat lowess-käyriä.

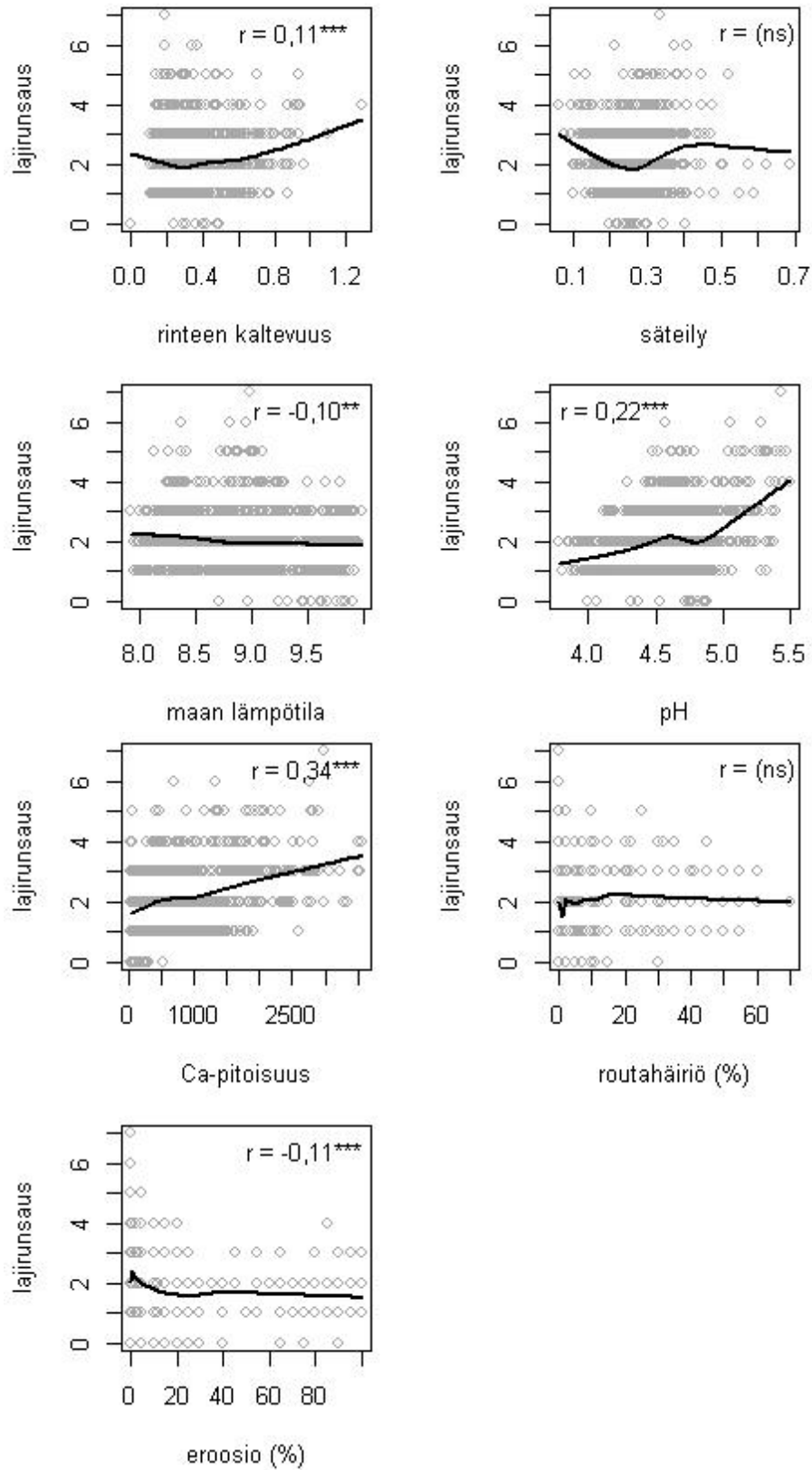
Putkilokasvien kokonaislajirunsaus



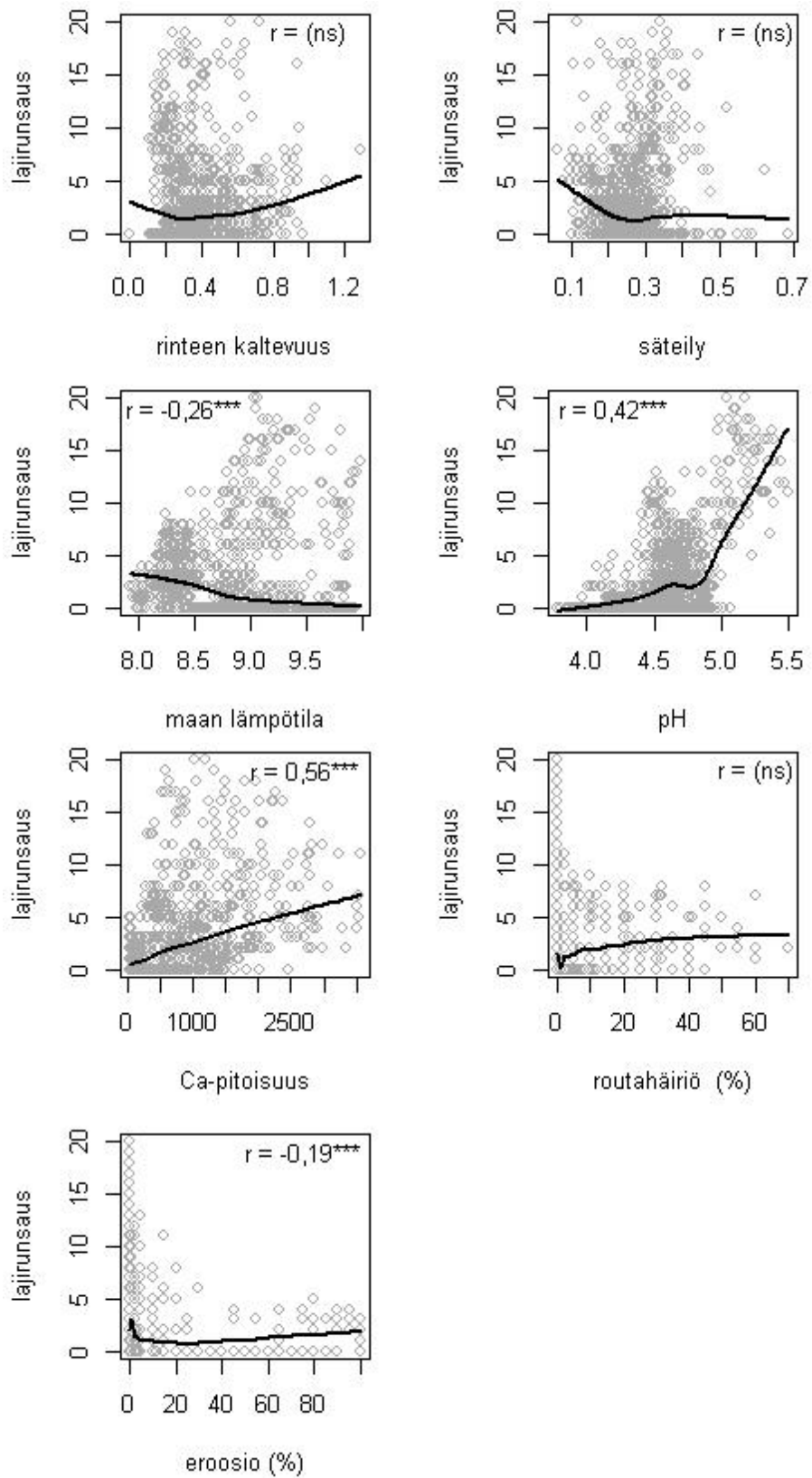
Ainavihannat varvut



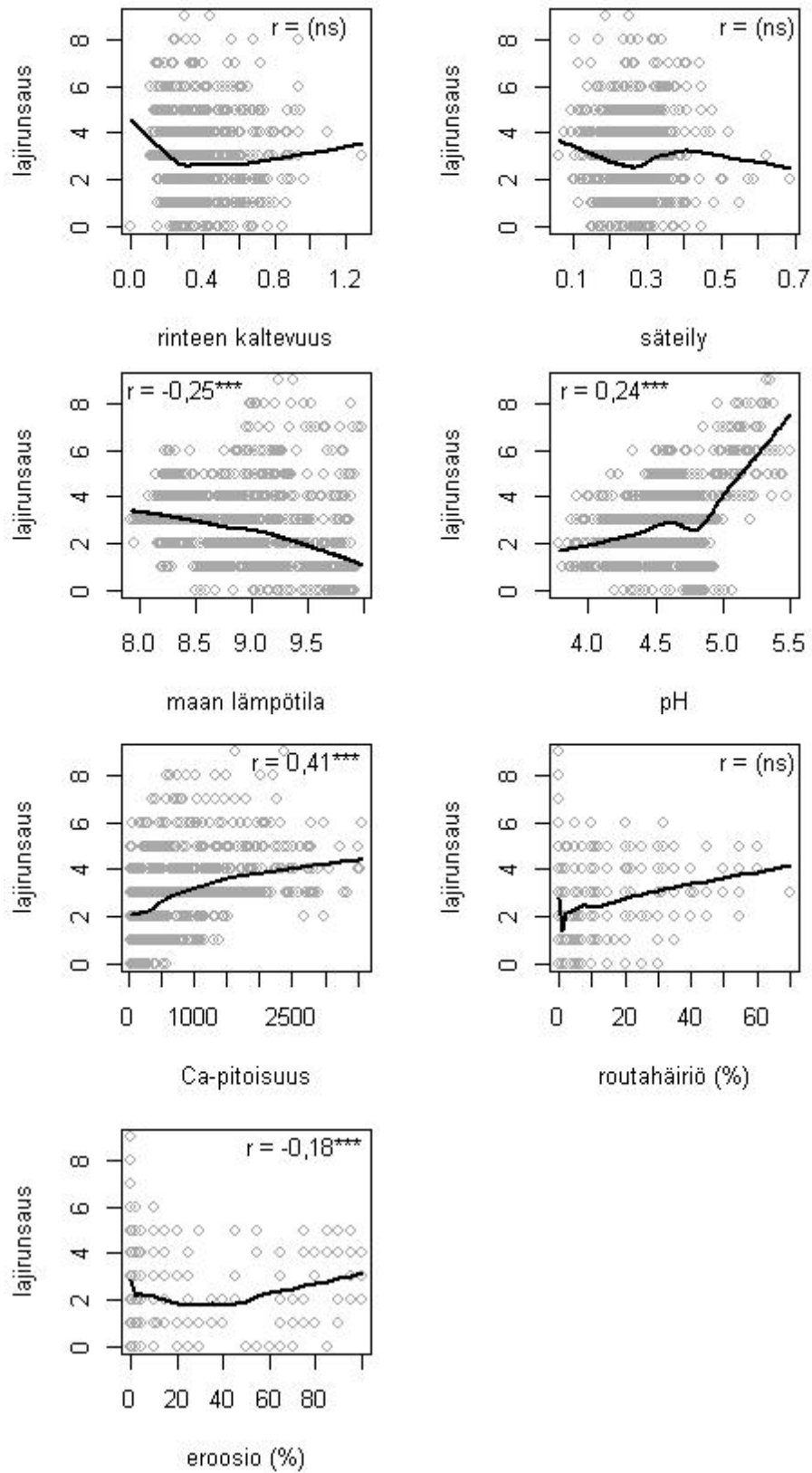
Kesävihannat varvut



Ruohot



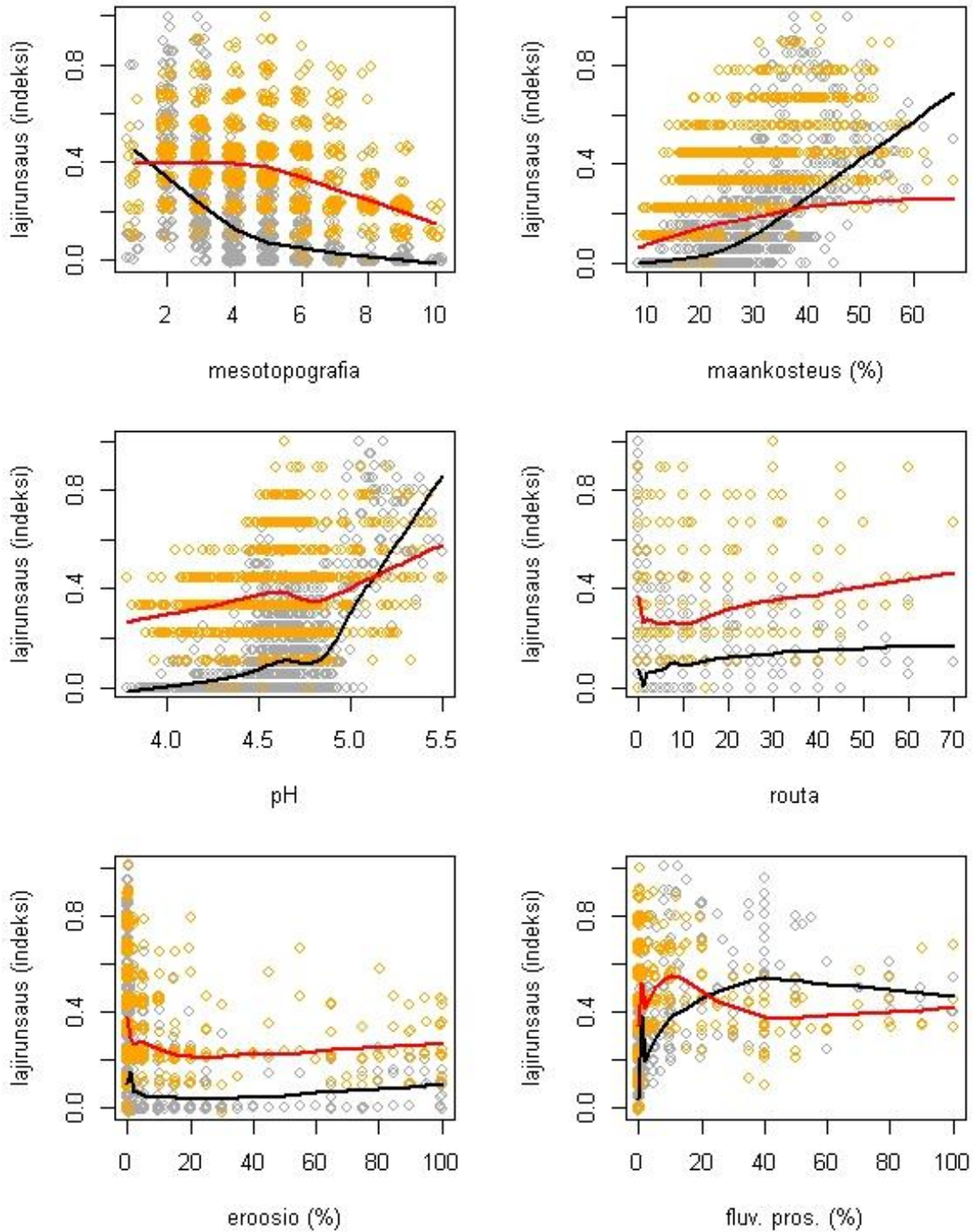
Heinämäiset kasvit



LIITE5.

Ruohojen (harmaat pisteet ja musta lowess-käyrä) ja ainavihantien varpujen (oranssit pisteet ja punainen lowess-käyrä) vaihtelu ympäristömuuttujien suhteen. Lajirunsausten vaihtelu on skaalattu välille 0-1 (0=minimilajirunsaus ja 1= maksimilajirunsaus).

Ruohot ja ainavihannat varvut



LIITE 6. Kaikkien hajonnan osituksessa lajirunsauden mallintamiseen käytettyjen GEE-mallien selitetty hajonta, muuttujat ja kertoimet, käytettyjen mallien selitysasteet ja kertoimet kullekin lajirunsausmuuttujalle.

Ainavihannat varvut

	T	M	H	T + M	T + H	M + H	T + M + H
Selitetty hajonta	0.206	0.387	0.148	0.430	0.276	0.425	0.448
Kertoimet							
vakio	1.325	0.472	1.191	-1.531	1.616	1.251	0.997
topo	0.202			0.126	0.121		0.084
topo ²	-0.025			-0.013	-0.019		-0.010
kalt	-0.098			0.088	-0.250		0.058
kalt ²	0.025			-0.080	0.022		-0.108
säteily	-1.888			-1.600	-2.201		-1.468
säteily ²	2.572			2.485	3.077		2.386
kosteus		0.044		0.039		0.046	0.044
kosteus ²		0.000		0.000		0.000	0.000
lämpöt		0.235		0.592		-0.006	-0.016
lämpöt ²		-0.034		-0.050		-0.017	-0.014
ph		-0.091		-0.043		-0.093	-0.023
ph ²		0.046		0.039		0.042	0.035
routa			0.011		0.008	0.005	0.005
eroosio			-0.020		-0.009	-0.006	-0.003
eroosio ²			0.000		0.000	0.000	0.000
fluv			0.003		-0.002	-0.005	-0.005
fluv ²			0.000		0.000	0.000	0.000

Kesävihannat varvut

	T	M	H	T + M	T + H	M + H	T + M + H
Selitetty hajonta	0.168	0.296	0.102	0.347	0.228	0.303	0.358
Kertoimet							
vakiotermi	0.497	-1.007	0.694	-1.197	0.566	-1.084	-1.184
topo	-0.071			-0.026	-0.082		-0.041
kaltevuus	0.222			0.384	0.111		0.301
kaltevuus ²	0.335			0.304	0.392		0.348
säteily	2.297			2.661	2.459		3.198
säteily ²	-2.270			-2.798	-2.408		
kosteus		0.016		0.014		0.017	0.015
ph		0.271		0.195		0.288	0.194
Ca		0.000		0.000		0.000	0.000
routa			0.009		0.011	0.007	0.010
routa ²			0.000		0.000	0.000	0.000
erosio			-0.013		-0.004	-0.006	0.000
erosio ²			0.000		0.000	0.000	0.000
fluv häiriö			0.009		0.004	-0.002	-0.004
fluv häiriö ²			0.000		0.000	0.000	0.000

Ruohot

	T	M	H	T + M	T + H	M + H	T + M + H
Selitetty hajonta	0.281	0.587	0.117	0.711	0.468	0.697	0.742
Kertoimet							
vakio	1.683	-40.609	0.428	-26.150	1.699	-49.635	-36.192
topo	-0.109			-0.148	-0.126		0.111
topo ²	-0.023			-0.013	-0.025		-0.037
kalt	-0.688			-0.293	-0.508		0.025
kalt ²	0.652			0.578	0.673		0.320
säteily	0.190			0.042	0.432		0.179
kosteus		0.129		0.102		0.160	0.123
kosteus ²		-0.001		-0.001		-0.002	-0.001
lämpöt		-0.135		-3.295		1.220	-1.595
lämpöt ²		0.018		0.191		-0.064	0.096
ph		13.854		14.948		15.237	15.418
ph ²		-1.226		-1.387		-1.386	-1.432
Ca		0.001		0.000		0.001	0.001
Ca ²		0.000		0.000		0.000	0.000
routa			0.001		-0.005	0.008	0.002
erosio			-0.022		-0.013	-0.004	0.010
erosio ²			0.000		0.000	0.000	0.000
fluv			0.036		0.028	0.021	0.016
fluv ²			0.000		0.000	0.000	0.000

Heinämäiset kasvit

	T	M	H	T + M	T + H	M + H	T + M + H
Selitetty hajonta	0.202	0.326	0.159	0.390	0.262	0.420	0.434
Kertoimet							
vakio	1.532	2.434	1.013	4.772	1.609	5.657	5.708
topo	-0.084			-0.069	-0.066		-0.034
kalt	-0.262			-0.480	-0.274		-0.404
kalt ²	0.183			0.386	0.065		0.292
säteily	0.145			0.438	-0.685		-0.211
säteily ²	-0.567			-1.083	0.384		-0.119
kosteus		0.019		0.025		0.040	0.044
kosteus ²		0.000		0.000		0.000	0.000
lämpöt		-0.040		-0.063		-0.137	-0.142
ph		-1.102		-1.823		-2.243	-2.098
ph ²		0.165		0.241		0.286	0.268
Ca		0.000		0.000		0.000	0.000
Ca ²		0.000		0.000		0.000	0.000
routa			0.005		0.005	-0.003	0.000
routa ²			0.000		0.000	0.000	0.000
erosio			-0.004		-0.001	-0.001	-0.003
erosio ²			0.000		0.000	0.000	0.000
fluv			0.017		0.015	0.017	0.014
fluv ²			0.000		0.000	0.000	0.000

LIITE 7.

Yksittäisten muuttujien merkitys lajirunsausille tutkimusalueella. – = ei merkitystä lajirunsaudelle, ✓ - ✓✓✓ = vähäinen-suuri merkitys lajirunsaudelle.

Muuttuja	Putkilokasvien kokonais-lajirunsaus	Aina-vihannat varvut	Kesä-vihannat varvut	Ruohot	Heinämäiset kasvit
Topografia					
mesotopografia	✓✓✓	✓✓✓	✓✓	✓✓✓	✓✓✓
säteily	✓	✓	✓	✓	✓
rinteen kaltevuus	✓	✓	✓	✓	✓
Maaperä					
maankosteus	✓✓✓	✓✓✓	✓✓✓	✓✓✓	✓✓✓
maan lämpötila	✓✓	✓✓	-	✓	✓
pH	✓✓	✓	✓	✓✓	✓
Ca	✓✓✓	✓✓	✓✓	✓✓✓	✓✓
Geomorfologinen häiriö					
routa	✓	✓	✓	✓	✓
erosio	✓	✓✓	✓	✓	✓
fluviaaliset prosessit	✓✓✓	✓	✓✓	✓✓✓	✓✓✓