

Kasvilajirunsauden ajallinen muutos korkeusgradientilla Pohjois-Fennoskandiassa

Suvi Korkala

Pro gradu -tutkielma

Maantieteen tutkimusyksikkö

Oulun yliopisto

8.2.2021

Yksikkö: Maantieteen tutkimusyksikkö	Pääaine: Maantiede	
Tekijä: Korkala Suvi Emilia	Opiskelija- numero: 2429773	Tutkielman sivumäärä: 58 s. + 5 liit.
Tutkielman nimi: Kasvilajirunsauden ajallinen muutos korkeusgradientilla Pohjois-Fennoskandiassa		
Asiasanat: Lajirunsaus, korkeusgradientti, uudelleenkartoitus, putkilokasvit, sammalet, jäkälät		
Tiivistelmä: <p>Ilmaston lämpeneminen on voimakkainta arktisilla alueilla. Myös lämpenemisen vaikutukset tulevat olemaan suurimmat näillä pohjoisilla alueilla. Tunturikasvillisuuden on joko sopeuduttava muutoksiin tai siirryttävä uusille alueille. Arktis-alpiinisissa ympäristöissä tapahtuvia kasvillisuuden muutoksia on tärkeä tutkia, koska ne voivat vaikuttaa laaja-alaisesti lajien monimuotoisuuteen, ravintoverkon toimintaan, maanpeitteeseen ja ravinteiden kiertoon. Eri lajit reagoivat eri tavalla muuttuvaan ympäristöön. Tiedetään, että alpiinisilla habitaateilla lajirunsaus on lisääntynyt suhteessa korkeuteen ilmaston lämpenemisen vaikutuksesta. Myös putkilokasvilajien optimikorkeuden siirtymisestä ylöspäin on raportoitu. Eliöryhmien välisestä reagoinnista ilmaston lämpenemiseen putkilokasvien, sammalten ja jäkälien osalta ei ole vielä kovin paljon tutkittua tietoa.</p> <p>Tässä tutkielmassa selvitetään eri eliöryhmien osalta, miten tunturikasvilajirunsaus on muuttunut vuosikymmenten aikana suhteessa korkeuteen Pohjois-Fennoskandian tuntureilla. Tutkimusalue on jaoteltu eteläiseen, keskiseen ja Käsivarren alueeseen. Uudelleenkartoitus-menettelmällä saatujen kasvillisuusruutujen avulla on voitu vertailla, miten kasvillisuus on vuosikymmenien aikana muuttunut. Alkuperäiset kasvillisuusalat ovat vuosilta 1964–1986 ja uudelleenkartoitettujen alusten alustat ovat 2010-luvulta. Excelissä, SPSS:ssä ja R-ohjelmistolla tehtyjen tilastollisten analyysien avulla on tarkasteltu kasvillisuusaineistoa. Tutkielmassa selitettävänä muuttujana on lajimäärä ja selittävinä muuttujina ovat aika, korkeus ja ajan ja korkeuden yhteisvaikutus.</p> <p>Tutkielman tulokset osoittavat, että kokonaislajirunsaus on vähentynyt suhteessa korkeuteen koko tutkimusalueella tuntureiden alaosissa ja kasvanut yläosissa. Tämän suuntainen kehitys on odotettavaa myös tulevaisuudessa. Eri eliöryhmien lajimäärien muutoksista koko tutkimusalueella voidaan todeta, että putkilokasvien ja sammalten lajimäärissä ei ollut merkitseviä muutoksia, mutta jäkälien lajimäärät vähenivät huomattavasti tuntureiden alaosissa ja kasvoivat yläosissa. Maantieteellisten osa-alueiden kohdalla kokonaislajimäärä on vähentynyt eteläisellä alueella suhteessa korkeuteen. Keskisellä ja Käsivarren alueella lajimäärissä ei ole tapahtunut muutosta. Yksittäisten lajien muutosta tarkasteltaessa löytyi jokaisesta eliöryhmästä lajeja, jotka ovat sekä lisääntyneet että vähentyneet. Jäkälissä pioneirilajien, sammalissa metsälajien ja putkilokasveissa generalistilajien esiintyvyydet lisääntyivät vuosikymmenten aikana.</p>		
Muita tietoja:		
Päiväys: 08.02.2021		

Sisällys

1. Johdanto.....	2
2. Pohjoinen kasvillisuus ja ympäristön piirteet.....	4
2.2 Kasvillisuus ja korkeusgradientti.....	6
2.3 Putkilokasvit.....	8
2.4 Sammalet ja jäkälät.....	9
3. Ilmastonmuutos pohjoisilla leveysasteilla ja korkeuksilla.....	10
3.1 Kasvilajien vaste ilmastonmuutokseen korkeusgradientilla.....	13
3.2 Eliöiden välinen vuorovaikutus.....	15
3.3. Kasvinsyöjien vaikutus kasvillisuuteen.....	15
4. Tutkimusalue.....	17
5. Menetelmät ja aineisto.....	21
5.1 Kasvillisuuden uudelleenkartoitus.....	21
5.2 Kasvillisuusaineisto.....	23
5.3 Tilastolliset menetelmät.....	24
6. Tulokset.....	26
6.1 Kokonaislajirunsauden muutokset.....	26
6.1.1 Eliöryhmien väliset lajirunsausmuutokset.....	28
6.2 Maantieteellisten osa-alueiden ja eliöryhmien väliset eroavaisuudet.....	29
6.3 Lajien väliset eroavaisuudet.....	32
7. Tulosten tarkastelu.....	34
8. Yhteenveto ja johtopäätökset.....	42
9. Lähteet.....	45
Liitteet.....	59

1. Johdanto

Ilmasto on lämmennyt keskimäärin jo noin yhden celsiusasteen verran esiteollisesta ajasta. Jos lämpeneminen jatkuu nykyisellä vauhdilla, ylitetään 1,5 asteen raja vuoteen 2050 mennessä (IPCC, 2018). Arktisilla alueilla lämpeneminen on kuitenkin jopa kaksi kertaa voimakkaampaa kuin muualla maailmassa (Allen 2018). Lämpenemisen vaikutuksista ympäristöön on raportoitu lukuisissa julkaisuissa (esim. Araújo & Rahbek 2006; Björk & Molau 2007; Johannessen ym. 2016; Steinbauer ym. 2018) ja tiedemaailma onkin yhteisymmärryksessä sen aiheuttamista globaaleista vaikutuksista ja riskeistä luontoon ja ympäristöön (Oreskes 2004; Cook ym. 2016). Tulevaisuudessa lämpenemisen seurauksena ympärivuotinen jääpeite sulaa, sään ääri-ilmiöt lisääntyvät ja lajien levinneisyysalueet muuttuvat. Näihin muutoksiin, muutosten voimakkuuteen ja niiden seurauksiin vaikuttavat lämpenemisen nopeus ja kesto, maantieteellinen sijainti, kehittyneisyyden taso ja haavoittuvuus (Allen 2018).

Arktis-alpiinisilta kasvi- ja jäkälälajeilta on käymässä suotuisat elinympäristöt vähiin, sillä ilmaston lämpeneminen pakottaa ne tämänhetkisiltä levinneisyysalueilta kohti tuntureiden huippuja ja pohjoista. Tutkimuksissa on osoitettu, että eräät matalatuottoiset ekosysteemit, kuten karut ruohoalueet, voivat kestää ilmastonmuutosta (mm. Craine ym. 2013 ja Hoover ym. 2014), mutta arktis-alpiinisissa ekosysteemeissä näin ei välttämättä ole (mm. Bokhorst ym. 2009; Hudson & Henry 2009; Swann ym. 2009). Arktis-alpiinisissa ympäristöissä tapahtuvia kasvillisuuden muutoksia on tärkeä tutkia, sillä kasvillisuusmuutokset näissä ympäristöissä voivat johtaa laaja-alaisiin muutoksiin lajien monimuotoisuudessa, ravintoverkon toiminnassa, maanpeitteessä (esimerkiksi tundran metsittyminen) ja globaalissa biokemiallisessa kierrossa (Anisimov ym. 2007; Hudson & Henry 2009).

Kasvilajeilla on kaksi selviytymiskeinoa muuttuvassa ilmastossa. Ne voivat joko jäädä nykyiseen elinympäristöönsä ja sopeutua muuttuviin olosuhteisiin evoluutiomekanismien avulla tai ne voivat siirtyä uusille habitaateille, mikä puolestaan vaatii tehokasta levittäytymis- ja sopeutumiskykyä (Graae ym. 2018). Muuttuva ilmasto muuttaa elinympäristöjä ja vaikuttaa siten eliölajiin. Eri lajit reagoivat muutokseen eri tavoin. Osa lajeista hyötyy muutoksesta paremman sietokyvyn ansiosta saaden elinympäristössä kilpailuedun herkempien lajien kustannuksella. Nämä lajit yleistyvät alkuperäisellä elinalueella ja voivat vallata uusia elinympäristöjä (Chapin 1992).

Aikaisempi tutkimustieto kasvillisuuden muutoksesta suhteessa korkeuteen on, että tunturi- ja vuoristoalueiden lajirunsaus on lisääntynyt korkeusgradienttien yläosissa. Steinbauerin ym. (2018) uudelleenkartoitukseen perustuvassa tutkimuksessa huomattiin, että kasvilajirunsaus oli ajallisen tarkastelun (145 vuoden ajanjakso) perusteella kasvanut Euroopan tuntureiden ja vuorien yläosissa.

Tutkimuksessa oli 302 vuorenhuippua. Lajirunsauden kasvun huomattiin olevan yhteydessä ilmaston lämpenemiseen. Lisäksi Lenoirin ym. (2008) tutkimuksen mukaan Länsi-Euroopassa putkilokasvilajien optimikorkeus oli siirtynyt ylöspäin. He vertailivat metsäkasvilajien levinneisyyden muutosta korkeuden suhteen vuosien 1905–1985 ja 1986–2005 välillä ja ilmaston lämpenemisen myötä optimikorkeudessa on tapahtunut merkittävä muutos ylöspäin, jopa 29 metriä vuosikymmenen aikana.

Putkilokasvien, sammalten ja jäkälien eliöryhmäkohtaisesta ja vuorovaikutteisesta vasteesta ilmaston lämpenemiseen ei ole vielä tarpeeksi tutkittua tietoa (Vanneste ym. 2017). Vanneste ym. (2017) tutkimuksessa Norjan Dovrefjellin alpiinisten habitaattien huipuilla huomattut eliöryhmäkohtaiset muutokset ovat jäkälien lajirunsauden vähentyminen ja sammalten lajirunsauden kasvaminen. Putkilokasvien kohdalla ei ollut muutosta. Cornelissen ym. (2004) tutkimuksen mukaan jäkälien biomassa ja runsaus on vähentynyt subarktis-arktisisilla habitaateilla putkilokasvien runsauden kasvun kustannuksella, koska putkilokasvien aiheuttama varjostus ja karike heikentävät jäkälien menestymistä kasvillisuuden pohjakerroksessa. Lang ym. (2012) Pohjois-Ruotsiin ja Alaskaan suuntautuvassa tutkimuksessa jäkälien ja useiden sammalten runsaus väheni lämpötilan nousun myötä. Sammalten osalta yleiset, niin sanotut generalistilajit, kuten korpilahkasammal (*Sphagnum girgensohnii*), metsäkerrossammal (*Hylocomium splendens*) ja seinäsammal (*Pleurozium schreberi*) reagoivat lajirunsauden osalta positiivisesti lämpötilan nousuun. Putkilokasvien lajirunsaus puolestaan kasvoi lämpötilan nousun myötä. Aikaisemman tutkimustiedon perusteella tiedetään siis, että arktis-alpiinisilla habitaateilla jäkälien ja sammalten lajirunsaudet ovat pääsääntöisesti vähentyneet ja putkilokasvilajirunsaus kasvanut. Lisäksi generalistilajit ovat lisääntyneet ja specialistilajit vähentyneet (Clavel 2010).

Tiedetään myös, että putkilokasvilajien peittävyys ajallisen tarkastelun perusteella on kasvanut ilmaston lämpenemisen myötä. Jäkälien ja sammalten peittävyys puolestaan ovat vähentyneet. Tämän suuntaisia tuloksia ovat saaneet muun muassa Cornelissen (2004), Grabherr ym. (2010), Vanneste ym. (2017) ja Vuorinen ym. (2017). Putkilokasvien peittävyyksien lisääntyminen linkittyy arktis-alpiinisten ympäristöjen pensastumiseen, jonka voimistumisesta on niin ikään raportoitu aikaisemmissa tutkimuksissa (Myers–Smith ym. 2011; Naito & Cairns 2011; Frost & Epstein 2013). Lajirunsauteen pensastuminen vaikuttaa negatiivisesti (Wallace and Baltzer 2020).

Tässä tutkielmassa selvitetään, miten kasvi- ja jäkälälajirunsaus on muuttunut ajallisesti suhteessa korkeusgradienttiin Pohjois-Fennoskandian tuntureilla. Kokonaislajimäärässä tapahtuneiden muutosten lisäksi erityisenä mielenkiinnon kohteena on lajirunsausmuutokset eri eliöryhmien – (putkilokasvien, sammalten ja jäkälien) – ja maantieteellisten osa-alueiden välillä. Lisäksi tarkastellaan lajikohtaisia muutoksia korkeusgradientilla.

Tämän työn tutkimuskysymykset ovat:

1. Miten lajirunsaus on muuttunut pitkällä aikavälillä suhteessa korkeusgradienttiin Fennoskandian tuntureilla ja miten muutos eroaa eri maantieteellisten osa-alueiden (eteläinen, keskinen ja Käsivarren alue) välillä?
2. Miten lajirunsaus ja siinä tapahtuneet muutokset eroavat putkilokasvien, sammalten ja jäkälien välillä?
3. Mitkä lajit ovat ajallisen tarkastelun perusteella lisääntyneet ja mitkä lajit vähentyneet korkeusgradientin eri osilla?

2. Pohjoinen kasvillisuus ja ympäristön piirteet

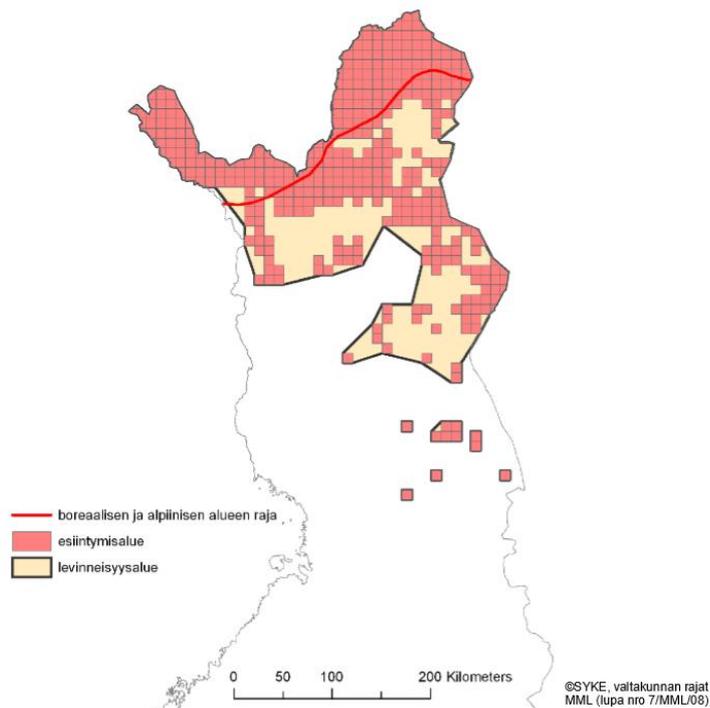
Arktis-alpiinisessa ympäristössä yhdistyvät korkeiden leveysasteiden äärevät olosuhteet vuorten ja tuntureiden tuomaan korkeusvaihteluun. Ympäristöä luonnehtivat pitkät ja lumiset talvet, kylmä ilmasto, ikeiroudan esiintyminen ja sen aiheuttamat häiriöt maaperässä, lyhyt kasvukausi ja sitä kautta vähäinen tuottavuus ja lyhyen kesän aikainen ympärivuorokautinen auringon säteily (Callaghan ym. 1978; Kummerow 1980; Kyllönen 1988). Pohjoisilla alueilla sekä putkilokasvit että sammalet ja jäkälät ovat ajan myötä sopeutuneet näihin olosuhteisiin. Tuntureiden korkeusvaihtelu lisää oman vaikutuksensa habitaattien kirjoon. Paikallisella tasolla lumipeitteen paksuus, lämpötila ja vuotuinen sadanta luovat kasvillisuuden vaihtelua (Ahti ym. 1968; Körner 2003).

Maalla olevien kasvillisuusvyöhykkeiden eli biomien mukaan tundralla tarkoitetaan toiseksi kylmintä biomia heti kylmyys- eli napa-aavikoiden jälkeen. Alexandrovan (1980) mukaan tundra muodostuu kahdesta osa-alueesta: puuttomasta arktisesta tundrasta ja subarktisen metsätundrasta. Arktinen alue on maantieteellisesti määriteltyä subarktisen alueen pohjoispuolella käsittäen pohjoisen napapiirin ja sitä ympäröiviä alueita Jäämeren ympäristöstä. Subarktinen alue käsittää taigan pohjoisosat.

Alpiininen tundra on puutonta paljakkakasvillisuutta, joka sijaitsee metsänrajan yläpuolella, mutta pysyvän lumenrajan alapuolella (Ward 1994). Sen esiintyvyys riippuu siis tuntureiden korkeusgradientista toisin kuin arktisen tundran, jonka esiintymisalue johtuu suurista leveysasteista. Arktisen tundran kasvillisuus on suurelta osin matalaa ja niukkaa, mutta kuitenkin vaihtelevaa (Ahti ym. 1968; Wielgolaski ym. 1975). Pohjois-Fennoskandian tunturialueet ovat subarktisia ja alpiinisia (Virtanen ym. 2016). Lisäksi yksittäisiä tuntureita kohoaa boreaalilla vyöhykkeellä, mutta niiden

puuttomat tunturikankaat määritellään usein subarktiseksi (Haapasaari 1988). Alpiininen kasvillisuus jaetaan ilmaston, korkeuserojen ja kallioperän mukaan ala-, keski- ja yläalpiiniseen osavyöhykkeeseen. Suomessa tunturit ovat mereisen ja manterisen ilmaston vaihettumisvyöhykkeellä. Mereisintä on Käsivarren alueella Norjan rajan tuntumassa. Suomessa Lapin tuntureiden kasvillisuus kuuluu pääasiassa ala-alpiiniseen vyöhykkeeseen, jota luonnehtivat varpukankaat variksenmarjoineen ja vaivaiskoivuineen. Suomessa keskialpiinista kasvillisuutta on vain Enontekiön korkeimmilla tuntureilla yli 880 metrin korkeudessa. Tämä kasvillisuus on laikuittaista. Suomessa ei esiinny varsinaista yläalpiinista kasvillisuutta (Väre & Partanen 2009). Suomessa tunturikankaat jaetaan boreaalisiin ja alpiinisiin (Haapasaari 1988; Virtanen ym. 2016) (kuva 1).

Suurinta osaa arktis-alpiinisista kasvilajeista rajoittaa jonkin ympäristöressurssin kuten valon, veden tai ravinteiden puute (Oksanen & Virtanen 1995). Tällaisten ympäristöjen kasvit ovat usein hyvin stressiä sietäviä lajeja toisin kuin alhaisemmilla leveysasteilla ja korkeuksilla. Arktisessa ympäristössä ravinteiden kierto on hidasta kylmyyden takia ja matalat lämpötilat voivat pahimmillaan johtaa kasvien solukkojen jäätymiseen. Arktisten alueiden kasveilla on keinoja selviytyä kylmistä olosuhteista ja populaation menestymisen kannalta kasvien selviytymisen lisäksi myös lisääntymisen täytyy onnistua. Se tapahtuu äärevissä olosuhteissa usein suvuttomasti (Glanville ym. 2012; Ladinig ym. 2013). Kasvit ovat sopeutuneet stressaaviin ja ankariin olosuhteisiin morfologiansa ja elintoimintojensa avulla. Putkilokasveilla näitä sopeumia ovat esimerkiksi hidas kasvutapa, matalakasvuisuus, monivuotisuus, suuri juuristo ja varastosolukot, puutunut varsi, monivuotiset lehdet ja siemenpankit. Putkilokasvit sietävät huonosti pitkäkestoista kuivumista, minkä takia monet arktis-alpiiniset kasvit kuivilla habitaateilla ovat kehittäneet mekanismeja estämään liiallista haihduntaa tai varastoimaan vettä (Oksanen & Virtanen 1995; Choler 2001; Crawford 2008; Väre & Partanen 2009). Iso osa kasvien massasta on maan alla juurissa ja maavarsissa, jotka toimivat tärkeinä ravinteiden varastoina epäsuotuisten olosuhteiden yllättäessä. Yksivuotiset kasvit ovat harvinaisia ankarissa olosuhteissa. Sen sijaan kasvit hyödyntävät usein yhden kesän biomassan keräämiseen ja seuraavan kesän lisääntymiseen (Väre & Partanen 2009).



Kuva 1. Alpiiniset ja boreaaliset tunturikankaat Suomessa. Punaisella tunturikankaiden esiintymisalue ja levinneisyysalue rajattu mustalla viivalla (Suomen ympäristökeskus, 2013).

2.2 Kasvillisuus ja korkeusgradientti

Lajirunsaus vähenee pääsääntöisesti korkeuden kasvaessa merenpinnasta (Chapin & Körner 1995). Putkilokasvien lajimäärä pienenee metsänrajalta tunturien huippuja kohti mentäessä ja niin pienenee sammalten ja jäkälienkin, mutta maltillisemmin. Kokonaislajimäärät ovat yleisellä tasolla pienet tundra-alueilla, mutta paikallisesti lajimäärä voi olla suotuisissa olosuhteissa suuri (le Roux ym. 2013). Lajirunsauden väheneminen ei kuitenkaan ole asteittaista korkeuden kasvamisen myötä, vaan sitä tapahtuu eksponentiaalisesti tiettyjen korkeuksien kohdalla. Lajirunsauden huippukohta on gradientin keskikorkeuksilla (Edwards & Armbruster 1989; Austrheim 2002 & Bruun 2006). Lajirunsauden vähenemiseen liittyvä epäjatkuvuus on huomattavaa ala- ja yläalpiinisten habitaattien välillä. Biodiversiteetin vähenemisen epäjatkuvuutta voivat selittää ympäristön abioottiset tekijät, jotka muuttavat kasvuolosuhteita vaativammiksi korkeuden kasvaessa. Habitaattien vaihtelevuus mikroilmastollisista syistä ja routatoiminta maaperässä lisäävät epäjatkuvuutta. Lisäksi monissa kasviyhteisöissä, myös alpiinisissa, avainlajit kontrolloivat biodiversiteettiä ja lajien välisiä suhteita. Matalan biodiversiteetin alueilla kuten alpiinisilla ja pohjoisilla alueilla useat tai jopa kaikki lajit voivat olla avainlajeja ja yhdenkin lajin esiintyvyyden väheneminen tai häviäminen voi vaikuttaa ratkaisevasti koko ekosysteemiin. Kevyesti porojen laiduntama alue on varpuvaltainen ja avainlajeina ovat muun muassa variksenmarja, vaivaiskoivu ja mustikka. Voimakkaasti laidunnettu alue on heinä-

ja saravaltainen ja avainlajeina ovat esimerkiksi metsälauha ja tunturivihvilä (Väisänen 2014). Avainlajien levinneisyys korkeusgradientilla vaikuttaa biodiversiteetin vähenemisen epäjatkuvuuteen alpiinisissa ympäristöissä (Grabherr 1989; Chapin & Körner 1995).

Vuoristo- ja tunturialueilla maantieteellinen eristyneisyys, jäätiköitymisprosessit, vaihteleva lajien muuttoliike ja evoluutio ovat johtaneet lajirikkauteen, geneettiseen monimuotoisuuteen ja lajien erikoistumiseen (Crawford 2008). Tämä on aikojen saatossa johtanut alpiinisten ympäristöjen monimuotoisempaan lajistoon verrattuna arktisiin ympäristöihin (Chapin & Körner 1995, taulukko 1). Suojaisissa tuntureiden laaksoissa voi olla varpurikasta tundrakasvillisuutta, vaikka leveysasteiden puolesta ympäröivillä alueilla olisi napa-aavikkoa. Mikroilmastollinen vaihtelu tunturialueilla luo vaihtelevia habitaatteja muuten yhtenevälle maisema-alueelle (Beschel 1969). Arktis-alpiinisissa ympäristöissä topografisen vaihtelun tuottamat mikroilmastotaskut eroavat toisistaan elinvaatimuksiltaan. Mikroilmastotaskut mahdollistavat erilaisten lajien esiintymisen maisemallisesti samanlaisessa ympäristössä. Ympäristön heterogeenisuus nostaa yleisellä tasolla lajimäärää (Lenoir ym. 2013).

Taulukko 1. Arktisen ja alpiinisen ympäristön samankaltaisuuksia ja eroja kasvukaudella. Mukailen Chapinin ja Körnerin (1995) taulukkoa.

	Ympäristö	
	Arktinen	Alpiininen
Kasvukauden pituus	lyhyempi	pidempi
Keskilämpötila/vrk	samanlainen	
Säteilysumma/vrk	samanlainen	
Ylimman ja alimman lämpötilan erotus	pieni	suuri
Lämpötilan vaihtelu vrk:ssa	pieni	suuri
Maaperän vakaus	suurempi	pienempi
Maaperän kosteus	alhaisempi	korkeampi
Maaperän pH	alhaisempi	korkeampi
Routatoiminta kesällä	alhaisempaa	suurempaa
Routatoiminta talvella	suurempaa	alhaisempaa
Kasvillisuuden isolaatio alueittain	vähäinen	suuri
Habitaattien pirstaleisuus	vähäinen	suuri

Bruun ym. (2006) ovat tutkineet putkilokasvien, sammalten ja jäkälien lajirunsautta suhteessa korkeusgradienttiin ja topografiaan alpiinisissa yhteisöissä. Näistä kahdesta ympäristömuuttujasta korkeusgradientti selittää paremmin lajirunsautta. Tutkimuksessa eliöryhmät reagoivat eri tavoilla korkeusgradienttiin ja topografiaan. Putkilokasvit ovat unimodaalisessa suhteessa korkeuteen, mikä tarkoittaa sitä, että korkeusgradientilla lajirunsauden huippukohta on keskivaiheella. Samansuuntainen tulos on myös jäkälien kohdalla. Sammalien lajirunsaus tulosten mukaan kasvaa suhteessa korkeusgradienttiin. Tätä voi osittain selittää sammalten pioneeriominaisuudet korkeilla ja karuilla habitaateilla.

2.3 Putkilokasvit

Arktisia ja alpiinisia kasviyhteisöjä on tutkittu runsaasti putkilokasvien osalta (Wielgolaski 1975; Chapin & Körner 1995). Pieni joukko lajeja muodostaa jopa 90% kaikesta putkilokasvien biomassasta alpiinisilla ja arktisilla alueilla. Arktis-alpiinisten putkilokasvien kohdalla voidaan globaalisti erotella kolme pääasiallista kasvillisuustyyppiä: ruohovartiset kasvit, varvut ja ruohovartiset ruusukkeen muodostavat kaksisirkkaiset kasvit. Näistä kolmesta tyyppistä ruohovartiset kasvit muodostavat globaalisti suurimman osan putkilokasvien biomassasta ja kaksisirkkaiset pienimmän osuuden (Mucina ym. 2006). Fennoskandian boreaalisella ja subarktisella vyöhykkeellä kasvillisuus on varpu- ja kanervavaltaista (Haapasaari 1988).

Nämä kolme kasvillisuustyyppiä eroavat toisistaan sekä morfologian että fysiologisten ominaisuuksien osalta (Halloy 1990). Esimerkiksi vaihtelut kukkimissyklissä voivat olla suuria pienenkin alueen sisällä (Chapin & Körner 1995). Pohjois-Suomen karujen habitaattien aluskasvillisuuden muodostavat suurimmaksi osaksi varvut, kuten variksenmarja (*Empetrum hermaphroditum*), puolukka (*Vaccinium vitis-idaea*), mustikka (*Vaccinium myrtillus*), juolukka (*Vaccinium uliginosum*) ja vaivaiskoivu (*Betula nana*) (Kjelvik & Kärenlampi 1975). Fennoskandian leveyspiirisellä metsänajalla hallitsee tunturikoivu (*Betula pubescens*). Sen lisäksi kuusi (*Picea abies*) ja mänty (*Pinus sylvestris*) ovat alueellisesti runsaina esiintyviä puulajeja vertikaalisilla metsänrajoilla (Moen 2008).

Puurajalla tarkoitetaan sitä rajaa, jonka ylä- tai pohjoispuolella yksittäiset puut eivät voi ilmastollisista syistä kasvaa. Puurajan tiedetään korreloivan vahvasti ilman lämpötilan kanssa. Se on ympäristötekijöistä tärkein kasvuun ja selviytymiseen vaikuttava tekijä. Sen vuoksi puurajan muutoksen tarkkailu on pystytty kytkemään globaaliin ilmaston lämpenemiseen (Truong ym. 2006). Puurajan etenemisestä sekä korkeammille leveysasteille että korkeammalle tuntuureilla on raportoitu useissa tutkimuksissa (mm. Lloyd ym. 2002; Truong ym. 2006; Harsch ym. 2009; Zhang 2013).

Holtmeierin ja Brollin (2007) mukaan puurajan eteneminen ei ole globaali ilmiö. Ilmasto on lämmennyt alueittain epätasaisesti ja paikallisella tasolla osa alueista on jopa viilentynyt. Osa alueista on lämmennyt kesällä, kun taas osa puolestaan talvella. Tällöin puurajan eteneminen on seurausta paikallisesta tai alueellisesta lämpenemisestä.

Muutokset putkilokasvien lajirunsaudessa vaikuttavat väistämättä sammalten ja jäkälien lajirunsauteen. Cornelissen ym. (2004) ja Fraser ym. (2014) tutkimuksissa juuri putkilokasvien lajirunsauden noustessa jäkälien määrä väheni. Putkilokasvilajirunsauden kasvulla voi olla suuri negatiivinen vaikutus pohjoisten ekosysteemien biodiversiteettiin, koska suuri osa tällaisten alueiden monimuotoisuudesta johtuu sammalten ja jäkälien runsaudesta (Lang ym. 2012).

2.4 Sammalet ja jäkälät

Jäkälien ja sammalten vaikutus tunturialueiden biodiversiteettiin on usein suurempi kuin putkilokasveilla. Joillakin alueilla ne saattavat tuottaa ja muodostaa suuremman osan biomassasta putkilokasveihin verrattuna (Lang ym. 2012). Jäkälillä ja sammalilla on keskeinen rooli tundra-alueiden eliöyhteisöissä perustuotannon ja biomassan sekä tarjoamansa maanpeitteen suojan kautta. Ne vaikuttavat suuresti ravinteiden kiertoon tundra-alueilla. Esimerkiksi niiden vaikutus typen sidontaan ja kiertoon on merkittävä. Niistä on kuitenkin vähemmän tutkittua tieteellistä tietoa verrattuna putkilokasveihin. Sammalet toimivat tärkeinä hiilidioksidipitoisuuden säätelijöinä ja puskuroivat etenkin maaperän hiilidioksidin vapautumista ilmakehään. Siperian tundralla sammalet pystyvät assimiloimaan (hyödyntämään epäorgaanisia yhdisteitä rakennusaineinaan) jopa yli 50 % päivittäin vapautuvasta hiilidioksidista (Street ym. 2012). Tunturialueiden jäkälät kasvavat hitaasti, mutta tulevat toimeen hyvin vähällä. Tundra-alueilla, joilta tuuli on puhaltanut lumipeitteen pois, eivät kukkivat putkilokasvit menesty yhtä hyvin kuin jäkälät. Kivenlohkareet, hiekkaiset maa-alueet ja soralouhikot tarjoavat jäkälille otollisen kasvuympäristön. Sammalet viihtyvät yleisesti kosteammilla habitaateilla. Sammalten kohdalla on selkeästi enemmän sekä kuiviin että kosteisiin ympäristöihin sopeutuneita lajeja kuin jäkälillä, jotka puolestaan sietävät kuivuutta hyvin (Woodin & Marquiss 1997).

Useimmat tunturialueiden jäkälät ovat rupijäkäläitä, jotka elävät jonkin alustan, yleensä kiven tai puun, pinnalla tai osittain siihen uponneena. Lehtijäkälät ovat kookkaampia, litteitä ja lehtimäisempiä ja pensasjäkälät ovat pensasmaisia ja partamaisia lajeja. Jäkälien erilainen ulkomuoto ei kerro aina niiden sukulaisuussuhteista (Rikkinen 2014). Useat jäkälät kestävät kuivuutta ja kylmyyttä, mistä on etua tuntureilla. Jäkälät ja sammalet ovat poikilohydrisiä eliöitä eli niiden sisäinen vesitasapaino vaihtelee ympäristön kosteuden mukaan, mikä mahdollistaa joustavuuden ympäristön suhteen. Juurettomat jäkälät tarvitsevat myös vettä yhteyttämiseen. Ne ottavat veden ja

ravinteet suoraan ulkopintansa kautta ja sen takia ne ovat herkkiä sekä ilman- että vedensaasteille. Raskasmetallit voivat sen vuoksi häiritä jäkälää (Rikkinen 2014). Jäkälät ovat hidaskasvuisia, minkä takia ne eivät pysty kilpailemaan elinalueista, joissa on vettä ja ravinteita runsaasti sammalille ja putkilokasveille (Cornelissen ym. 2001). Jotkut sammat ovat hitaita hajoamaan, mikä kasvattaa sammalten osuutta biomassasta. Suuri sammalbiomassa toimii lämpöeristeenä ja vesivarastona, mikä hidastaa ravinteiden huuhtoutumista maaperässä. Lisäksi sammalilla on kyky selviytyä pieninä populaatioina ympäröivistä habitaateista suuresti poikkeavilla mikrohabitaateilla (Woodin & Marquiss 1997).

Ilmastonmuutoksen odotetaan vaikuttavan sammaliin ja jäkäliin lämpötilojen nousun ja sademäärän muutoksen kautta (Lang 2009; Lang ym. 2012). Poikilohydrisen ominaisuutensa vuoksi ne ovat yhteyttämisen kannalta riippuvaisia ympäröivästä kosteudesta (Lang ym. 2012). Useilla sammallajeilla yhteyttämisteho on laskussa lämpenevässä ilmastossa. Poikkeuksena kuitenkin rahkasammalet (*Sphagnum*), jotka näyttävät sietävän lämpötilan nousua paremmin kuin muut. Ne näyttävät jopa hyötyvän lämpötilan noususta silloin, kun kosteutta on riittävästi. Rahkasammalilla on soluja, jotka ovat erikoistuneet varastoimaan vettä itseensä, mikä auttaa sopeutumaan kosteuden muutoksiin. Voi olla, että rahkasammalet ovat joustavampia ilmastonmuutokselle ja hyötyvät muiden sammallajien vähentymisestä (Hobbie & Chapin 1998; Lang ym. 2012). Sekä sammalten että jäkälien pioneeriominaisuudet eli kyky levittäytyä ensimmäisten joukossa muokatulle tai esimerkiksi metsäpalon seurauksena muuttuneelle alueelle ovat eduksi muuttuvassa ympäristössä (Lindsay 1978; Gignac 2001). Tunturialueilla monet rupi-, torvi- ja tinajäkälät (crustaceous lichens, *Cladonia spp.* ja *Stereocaulon spp.*) ja sammalista monet lehtisammalet (esim. *Pohlia spp.*), nukkasammalet (*Dicranella spp.*) ja *Cephaloziella sp.* ovat pioneerilajeja (Norokorpi ym. 2008; Laaka-Lindberg, Anttila & Syrjänen 2009).

3. Ilmastonmuutos pohjoisilla leveysasteilla ja korkeuksilla

Nykyisen kaltainen ihmistoiminnan kiihdyttämä ilmaston lämpeneminen vaikuttaa ja tulee vaikuttamaan eniten suurilla leveysasteilla. Vähentynyt albedo pidentyneiden lumettomien jaksojen seurauksena ja sulavan ikeiroudan alta vapautuvat hiilidioksidi- ja metaanipäästöt lisäävät positiivisen palautesäätelyn kautta ilmaston lämpenemistä (Henry & Molau 1997). Lämpötilojen nousulla on raportoitu olevan suora vaikutus lisääntyneeseen biomassaan ja tuottavuuteen arktisten kankaiden kasviyhteisöissä (Hudson & Henry 2009). Suorien vaikutusten lisäksi epäsuorat vaikutukset, kuten parantunut ravinteiden saatavuus, lisääntynyt sademäärä, pienentynyt lumi- ja jääpeite ja sen keston

lyhentyminen, lisäävät muutoksia kasviyhteisöissä (Crawford 2008 ja Shaver ym. 2011). Ilman lämpötilan nousun myötä maaperän lämpötilan nousu ja aktiivikerroksen syveneminen ovat edesauttaneet juuri ravinteiden saatavuutta (Sjursen ym. 2005; Henry 2008).

Arktisilla alueilla on tapahtunut kvartaarikaudella (viimeisen 2,59 miljoonan vuoden aikana) jatkuvia ilmaston vaihteluita jääkausi- ja interglasiaalijaksojen vaihdellessa. Viimeisin Pohjois-Euroopan jääkausi Weiksel päättyi noin 11 000 vuotta sitten. Sen jälkeisen ja nykyään vallitsevan holoseeni-interglasiaalin aikainen kasvillisuus on levittäytynyt vähitellen jääkauden aikaisilta alueiltaan nykyisille levinneisyysalueille. Ilmaston muuttuminen ja levinneisyysalueiden vaihtelu ei ole arktis-alpiiniselle kasvillisuudelle uusi ilmiö. Ajan saatossa arktisesta lajistosta ovat hävinneet ne lajit, jotka eivät ole pystyneet sopeutumaan toistuviin ilmastonvaihteluihin (Abbott & Brochmann 2003). Arktisten, alpiinisten ja boreaalisten kasvilajiyhteisöjen muutoksista liittyen ilmaston lämpenemiseen ovat raportoineet muun muassa Henry & Molau (1997), Trivedi ym. (2008), Hudson & Henry (2009), Meyers-Smith ym. (2011) ja Vanneste ym. (2017). Alpiinisten habitaattien kasvillisuuden ennustetaan muuttuvan merkittävästi vuoteen 2100 mennessä (Sala ym. 2000; Engler ym. 2009; Engler ym. 2011). Lisäksi suurten leveysasteiden ja korkeuteen liittyvän (elevation-dependent warming, EDW) nopean lämpötilan nousun myötä odotetaan, että kylmään sopeutuneiden kasvilajien määrä tulee vähenemään (Dirnböck, Essl & Rabitsch 2011; Rangwala & Miller 2012; Pepin ym. 2015; Alexander ym. 2017), alpiinisten habitaattien kasvilajien määrä tulee lisääntymään (Walther, Beissner & Burga 2005; Holzinger ym. 2008; Steinbauer ym. 2018), varpujen ja alhaisempien korkeuksien kasvilajien määrä tulee lisääntymään (Wilson & Nilsson 2009; Felde ym. 2012) ja puuraja nousee suhteessa merenpinnan korkeuteen (Harsch ym. 2009). Lisäksi on osoitettu, että kasvilajit, jotka suosivat pitkäkestoista lumipeitettä, ovat siirtyneet korkeammalle korkeusgradientilla kuin lajit, jotka suosivat lyhytkestoisempaa lumipeitettä (Felde, Kapfer & Grytnes 2012).

Suurilla leveysasteilla ilmaston lämpenemisen tiedetään nostavan erityisesti talven lämpötiloja. Talven lämpötilojen nousu ohentaa lumipeitettä ja lyhentää sen esiintymistä sekä tasaa vuorokaudenaikaisia lämpötilanvaihteluita. Talven olosuhteet muuttuvat mantereisista mereisempiin, mikä voi haitata niitä lajeja, jotka suosivat mantereisiä olosuhteita. Tällaisia lajeja ovat esimerkiksi mänty (*pinus sylvestris*), mustikka (*Vaccinium myrtillus*) ja kanerva (*Calluna vulgaris*), joiden odotetaan reagoivan ilmaston lämpenemiseen vetäytymällä mereisiltä habitaateilta. Pensasmainen tundrakasvillisuus on sopeutunut mereisiin olosuhteisiin, joten tämän suuntainen talven lämpötilojen nousu voi edistää niiden siirtymistä pohjoisemmaksi (Crawford & Jeffree 2007 ja Crawford 2008). Lisäksi putkilokasveilla ilmastonmuutos voi aiheuttaa fenologisia, eli elinkierron vaiheiden, muutoksia. Alpiinisilla lajeilla kukinnan on todettu aikaistuvan johtuen aikaistuneesta kevään

lämpötilan noususta. Selkein muutos on ilmennyt varhain kukkivilla lajeilla. Riskinä kukinnan aikaistumisessa ovat kevähallat, jotka voivat vaurioittaa siementuotantoa. Aikaistuneen kukinnan seurauksena ongelmaksi voi muodostua myös pölytys, jos siementuotannon edellyttämiä hyönteisiä ei esiinny vielä aikaistuneen kukinnan aikana. Syksyllä talvehtimisen aloituksen viivästyminen voi vahingoittaa myös siementuotantoa etenkin niillä lajeilla, joilla ei ole siemenpankkia (Pöyry & Aapala 2020).

Arktis-alpiinisilla tunturikankailla on havaittu muutoksia lajikoostumuksessa ja lajirunsaudessa. Ilmaston lämpenemisen seurauksena ruohovartisten kasvien määrä on lisääntynyt alpiinisilla habitaateilla (Wilson & Nilsson 2009; Hudson & Henry 2009; Venn ym. 2014). Muutokset lajiyhteisöissä saattavat johtaa bioottiseen homogenisaatioon eli lajiston samankaltaistumiseen (Wilson & Nilsson 2009; Louise ym. 2012). Lajiston samankaltaistumiseen on huomattu liittyvän harvinaisten ja maantieteellisesti eristäytyneiden lajien vähentyminen ja niiden korvautuminen laajalle levittäytyvillä generalistilajeilla, usein juuri ruohovartisilla lajeilla, esimerkiksi heinillä, saroilla ja vihvilöillä (Rooney ym. 2004 & Britton ym. 2009). Alpiiniset ja boreaaliset kangasyhteisöt ovat Louise ym. (2012) mukaan erityisesti homogenisaatioon vaikuttavien prosessien kohteena.

Sammalet ja jäkälät ovat herkkiä ilmansaasteille, mutta Woodin ja Marquissin (1997) mukaan niiden odotetaan olevan melko joustavia ilmastonmuutoksen suhteen. Sammalet ja jäkälät sietävät ääriolosuhteita joitakin putkilokasvilajeja paremmin, minkä ansiosta ne hyötyvät muuttuvassa ilmastossa putkilokasvien kilpailun vähentymisestä. Arktis-alpiinisella tundralla häiriötekijät kuten kylmyys, tuuli ja maaperän jäätyvän veden aiheuttamat geomorfologiset häiriöt (routiminen ja solifluktuio) pakottavat lajit sopeutumaan niihin (Aalto ym. 2014). Stressinsietäjien ja hyvien kilpailijoiden lisäksi häiriöitä sietävät lajit ovat oma ryhmänsä (Grime 1977). Ilman hiilidioksidipitoisuuden kasvu voi edistää jäkälien tyyppien sitomiskykyä ja sammalten tuottavuutta. Woodin ja Marquissin (1997) mukaan osa tundra-alueiden sammallajeista voi olla vaarassa, mutta sukupuuton riski ilmastonmuutoksen vaikutuksesta on pienempi kuin esimerkiksi koppisiemenisillä kasveilla. Toisaalta Cornelissen ym. (2004) tutkimustulosten mukaan jäkälät voivat vähentyä ilmaston lämpenemisen ja porojen intensiivisen laidunnuksen seurauksena ala-alpiinisilla habitaateilla, jos putkilokasvien määrä kasvaa. Samansuuntaisia tuloksia eli negatiivista korrelaatiota putkilokasvien peittävyuden lisääntymisen myötä jäkälille on saanut myös Alatalo ym. (2017) ja sammalille Jägerbrand ym. (2012). Putkilokasveilla ja sammalilla on raportoitu olevan positiivista reagoitua maaperän kosteuden lisääntymiseen, kun taas jäkälillä vaste on useimmiten negatiivista (Virtanen & Euroala 1996).

Lajiköyhät kasviyhteisöt ovat todennäköisesti haavoittuvaisempia lajimonimuotoisuuden vähenemiselle kuin lajirikkaammat kasviyhteisöt (Alatalo ym. 2015). Yksi kasvien selviytymiskeino

korkeilla leveysasteilla ja alpiinisilla habitaateilla ovat siemenpankit, joissa kasvien siemenet voivat säilyä maaperässä lepotilassa jopa vuosikymmeniä. Niiden avulla lajit voivat olla huomattavan pitkiä aikoja lisääntymättä, mutta silti kuolematta sukupuuttoon. Siemenpankkien avulla yhtäkkiset muutokset elinympäristössä eivät koidu lajin kohtaloksi, vaan maaperässä varastoituneena olevien siementen avulla laji säilyy hengissä karuissakin olosuhteissa. Siemenpankeista on hyötyä ilmaston lämpenemisen seurauksiin sopeutumisessa (Crawford 2008).

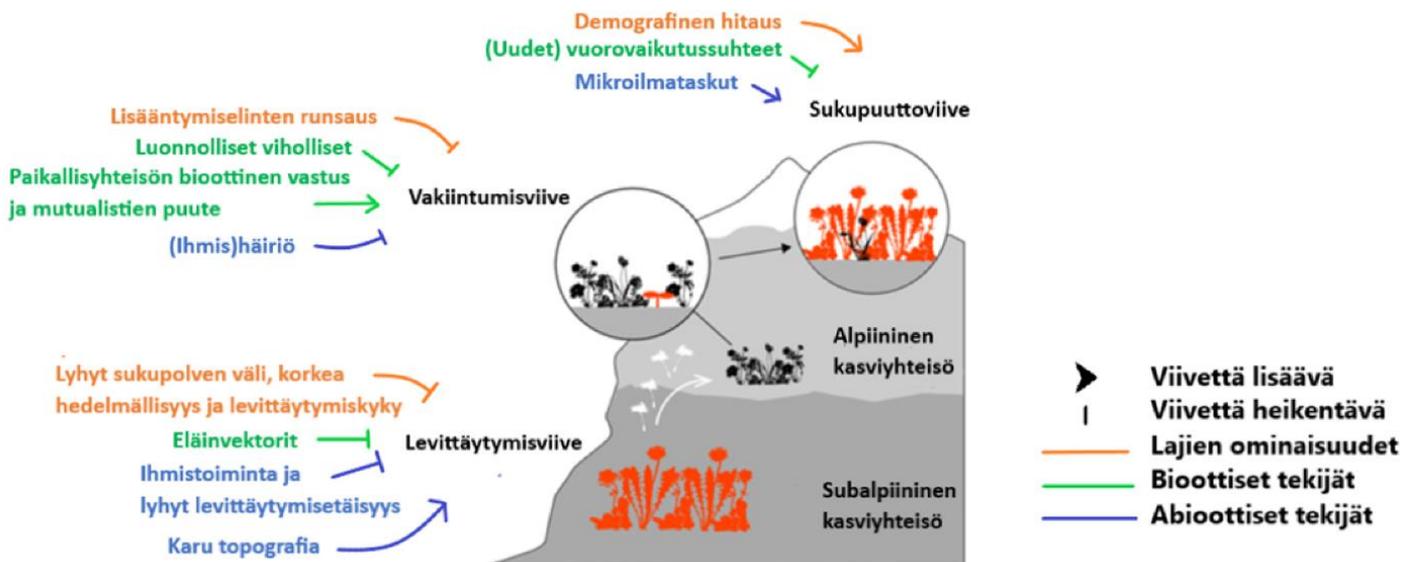
3.1 Kasvilajien vaste ilmastonmuutokseen korkeusgradientilla

Tutkimuksessaan Rangwala & Miller (2012) ovat selvittäneet lämpenevätkö korkeat ympäristöt nopeammin kuin muut maa-alueet. He tarkastelivat 26 julkaisua, jossa on tutkittu kyseistä asiaa joko globaalisti tai yksittäisten vuoristojen tasolla. Tulos ei ole yksiselitteinen. Olemassa olevien tutkimusten perusteella voidaan kuitenkin sanoa, että jotkut vuoristoalueet lämpenevät vuodenaikaisessa tarkastelussa enemmän kuin alemmat ympäristöt. Korkeuteen liittyvä lämpeneminen linkittyy luonnollisesti vuoristojen korkeuteen ja monimuotoiseen topografiaan ja niistä johtuvaan erilaiseen reagointiin ympäristökijöiden suhteen. Vuoristoympäristöjen reagointi ilmastotekijöihin, kuten lumi/jääpeitteeseen, pilviin, vesihöyryyn, aerosoleihin ja maaperän kosteuteen eri tavalla kuin maanpinnan elinympäristöjen reagointi aiheuttaa vuoristojen lämpenemistä. Myös erot maan lämpenemisessä eri korkeuksilla vaikuttavat korkeuteen liittyvään lämpenemiseen (Diaz & Bradley 1997; Rangwala & Miller 2012). Korkeuteen liittyvästä lämpenemisestä löytyvän tutkimustiedon perusteella voidaan sanoa, että osa korkeista ympäristöistä lämpenee enemmän kuin matalammat ympäristöt (Rangwala & Miller (2012)).

Korkeusgradientin suhteen ylöspäin suuntautuvaa kasvilajien siirtymistä voidaan tarkastella eri tavoilla. Voidaan ottaa huomioon koko esiintymisalueen siirtyminen eli samanaikainen muutos sekä ala- että ylärajan levinneisyydessä. Toisaalta voidaan tarkastella vain toisen ääripään levinneisyyden laajenemista tai supistumista (Crimmins ym. 2009; Walther 2010; Felde, Kapfer & Grytnes 2012). Täytyy muistaa se, että tarkasteltaessa vain toista levinneisyyden ääripäätä, joka yleensä on ylärajan levinneisyys, jää kokonaiskuva mahdollisista levinneisyyden muutoksista ja niiden seurauksista biodiversiteettiin vajaaksi. Itse asiassa alarajan levinneisyyden muutos korkeammalle suhteessa korkeusgradienttiin vaikuttaa paikallisten sukupuuttojen syntyyn tunturialueilla (Felde, Kapfer & Grytnes 2012). Ylärajan levinneisyyttä on selitetty ankaran ilmaston sietokyvyllä ja alarajan levinneisyyttä kilpailun sietokyvyllä (Crawford 2008).

Alexander ym. (2017) mukaan kasvilajien vaihtuvuuden nopeuteen ja voimakkuuteen ilmaston muuttuessa vaikuttavat kolme erilaista viivettä (kuva 2). Nämä viiveet voidaan nimetä 1) levittäytymisviiveeksi, 2) vakiintumisviiveeksi ja 3) sukupuuttoviiveeksi. Yhdessä näiden viiveiden

osatekijät joko lisäävät tai vähentävät viiveen määrää. Levittäytymisviiveeseen kuuluvat tekijät, jotka sekä mahdollistavat että heikentävät kasvilajien levittäytymistä matalammilta alueilta ylemmäs tuntureita. Levittäytymisviivettä edistävä tekijä on esimerkiksi tunturin epätasaiset pinnanmuodot ja viivettä vähentävä tekijä kasvilajin tehokas lisääntymiskyky. Vakiintumisviivettä edistää esimerkiksi puuttuva mutualismitoiminta (kahden lajin välinen molempia hyödyttävä yhteistoiminta) ja viivettä vähentää kasvin tehokas leviäminen uusille kasvupaikoille. Paikallisten lajien sukupuuttoviiveen kesto puolestaan lisäävät esimerkiksi pienialaiset alueet, mikrorefugiat eli mikroilmastotaskut, joissa pärjäävät laajemmasta kokonaisuudesta poiketen erilaiset lisääntymis- ja selviytymisstrategiat omaavat lajit. Sukupuuttoviiveen voimakkuutta ja kesto voivat vähentää uudet lajien väliset vuorovaikutussuhteet (Hampe & Jump 2011; Potter ym. 2013; Svenning & Sandel 2013).



Kuva 2. Alpiinisen kasvilajiyhteisön vaihtuvuus (mukaiillen Alexander ym. 2017).

Tilastolliset mallinnukset ja niiden ennusteet esimerkiksi lajien levinneisyydestä ottavat harvoin huomioon sitä, että kasvilajiyhteisöissä tapahtuvat muutokset ilmenevät usein viiveellä verrattuna tapahtuneeseen ympäristömuutokseen (Alexander ym. 2017). Tätä viivettä selittävät muun muassa lajien luontainen ja yksilöllinen tapa reagoida muutokseen esimerkiksi lämpötilassa, sademäärässä ja maankäytössä. Lajien välisen levittäytymiskyvyn vaihtelu, nopeuserot uusien populaatioiden asuttamisessa, paikalliset lajisukupuutot, erot fysiologisissa ominaisuuksissa ja bioottiset vuorovaikutussuhteet yhdessä vaihtelevan fyysisen ympäristön kanssa luovat lajien väliset erot ja viiveen vasteessa ympäristömuutokseen. Nämä lajien väliset viiveet vasteessa määrittelevät viime kädessä lajiyhteisön vaihtuvuuden (Engler ym. 2009; Crimmins ym. 2011; Svenning & Sandel 2013; Elsen & Tingley 2015; Alexander ym. 2017).

3.2 Eliöiden välinen vuorovaikutus

Kasvilajit ovat vuorovaikutuksessa monimutkaisissa ravintoverkoissa eri tasojen kautta. Kasvien vuorovaikutus niin toisten kasvilajien kesken kuin mikro-organismien sekä kasvinsyöjien kanssa on syytä ottaa huomioon kokonaisvaltaisesti yhteisömuutoksia tutkittaessa, koska eri trofiatason eliöt eivät välttämättä reagoi ympäristön muutoksiin samalla tavalla (Van der Putten 2010). Kasvilajien esiintymistä ja runsautta sekä maanpäällisesti että maan alapuolella kontrolloivat useat tekijät, joista mantereen mittakaavassa tarkasteltuna ilmastotekijät määräävät sen, missä kukin laji voi esiintyä (Whittaker ym. 2001; Van der Putten 2010). Pienemmällä spatiaalisella mittakaavalla ilmastotekijät eivät ole niin tärkeässä roolissa lajirunsauden selittäjänä, vaan mukaan astuvat kasvinsyöjät, patogeenit, mutualistit ja hajottajat (Field ym. 2009; Van der Putten 2010).

Lajien välisellä vuorovaikutuksella tiedetään olevan vaikutusta kasvien esiintymiseen ja tällöin sillä on vaikutusta koko populaatiodynamiikkaan. Abioottisten ja bioottisten tekijöiden suhteellinen tärkeys eliöyhteisön toiminnalle on kuitenkin epäselvä (Klanderud 2005; Van der Putten 2010). Lajien välinen kilpailu on tärkeässä asemassa kasviyhteisöjen muokkaajana korkean tuottavuuden yhteisöissä, mutta matalan tuottavuuden yhteisöjen, kuten tundra-alueiden, kohdalla kilpailu ei ole yhtä tärkeä tekijä (Klanderud 2005; Bruun ym. 2006).

Ilmastonmuutoksesta johtuva epäsuora vaikutus lajien välisiin suhteisiin voi olla jopa ratkaisevampaa populaatioiden heikentymisen ja paikallisten sukupuuttojen kannalta kuin suorat ilmastovaikutukset, kuten lämpötilan nousu (Cahill ym. 2013). Alpiiniset kasvilajiyhteisöt voivat olla heikommin suojautuneita kasvinsyöjiä ja tuholaisia vastaan, koska näissä yhteisöissä niitä esiintyy vähemmän (Pellissier ym. 2012). Jos kasvinsyöjiä ilmaston lämpenemisen seurauksena siirtyy korkeammalle alpiinisiin yhteisöihin, saattaa tämän suuntainen kehitys suosia paremmin kasvinsyöjiltä ja tuholaisilta suojautuvia ja yhteisevoluutiota toteuttavia alhaisten habitaattien lajeja (Rasmann ym. 2014; Alexander ym. 2017). Eliöiden väliset vuorovaikutussuhteet olisi tärkeää saada mukaan eliöyhteisöjen mallinnukseen (Wisz ym. 2013). Ei pelkästään saman trofiatason vuorovaikutukset, vaan kattavasti myös mikro-organismit ja kasvinsyöjät mukaan lukien (Van der Putten 2010).

3.3 Kasvinsyöjien vaikutus kasvillisuuteen

Kasvinsyöjien vaikutus tutkimusalueen kasvillisuuteen on syytä ottaa huomioon. Pohjois-Euroopan tunturikankailla merkittävin kasvinsyöjä on poro (*Rangifer tarandus*), jolla on suuri vaikutus mm. jäkäläyhteisöihin. Porojen aiheuttama tallaus ja ravinnon hankinta vaikuttavat merkittävästi jäkälämenestymiseen tunturikankailla (Pegau 1970). Porojen käyttämä jäkäläien määrä vaihtelee

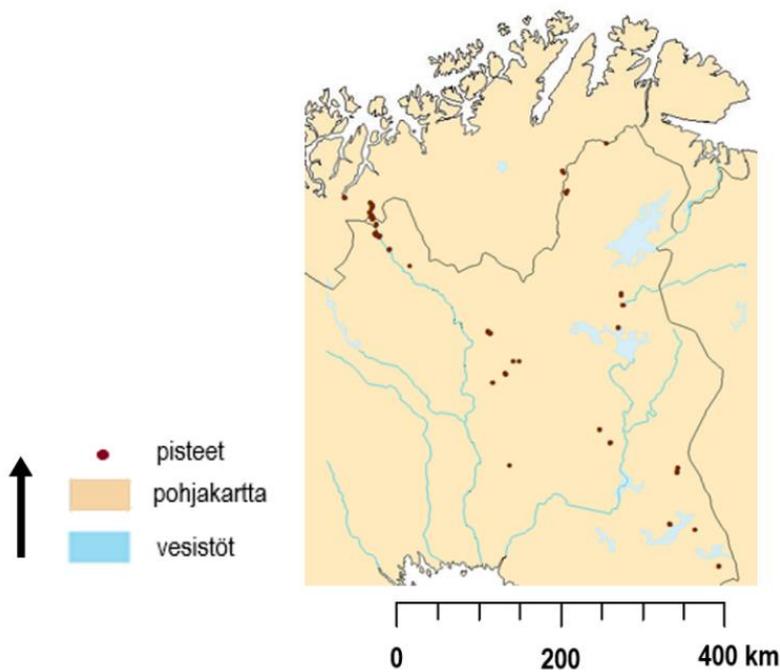
maantieteellisen sijainnin mukaan jonkin verran, mutta pääsääntöisesti porojen talviravinnosta on 80–90 % jäkälää. Porot vaurioittavat hitaasti uusiutuvia jäkäläkankaita, mutta toisaalta niiden tallaus ja kuopiminen avaavat kasvupaikkoja paljaalla ja avaralla kivennäismaalla viihtyville jäkälille (Rikkinen 2014). Jäkälän lisäksi porot käyttävät ravinnokseen varpuja ja heinäkasveja, joista etenkin varvut ovat merkittävässä osassa ravintoa talviaikaan (Mattila & Helle 1978).

Kasvien solukon, juurakon ja koko kasvin rikkoutuminen ovat kasvinsyöjien aiheuttamia nopeita ja suoria vaikutuksia kasvillisuuteen. Epäsuora ja pitkällä aikavälillä ilmenevä kasvillisuusvaikutus on ravinteiden kiertokulun muuttuminen, mikä puolestaan vaikuttaa kasvien väliseen kilpailuun suotuisasta elinympäristöstä (Olofsson 2006). Merkittävin ravinne, johon porojen toiminta vaikuttaa, on typpi ja sen kiertokulku. Typpi on useissa ekosysteemeissä perustuotantoa rajoittava tekijä ja sen vuoksi sen kiertokulussa tapahtuvat muutokset voivat muuttaa kasviyhteisöjen toimintaa suuresti (Olofsson ym. 2004). Lyhyellä aikavälillä kasvinsyöjät vapauttavat virtsan ja ulosteen mukana valmiiksi hyödynnettävissä olevia ravinteita kasvien käyttöön. Pitkällä aikavälillä kasvinsyöjät kuitenkin usein vähentävät ravinteiden saatavuutta, koska toiminnallaan edistävät tahattomasti ei-toivottujen lajien kasvua, usein heinien, joiden tuottama karike on heikompilaatuista kuin esimerkiksi varpujen. Tämä johtaa lopulta maaperän ravinteiden vähentymiseen (Sirotnak & Huntly 2000; Olofsson 2006). Porojen laidunnus voi vaikuttaa kasvillisuuteen positiivisesti runsasravinteisilla alueilla pitämällä kasvillisuuden matalana tai niukkaravinteisilla alueilla laidunnus voi köyhdyttää kasvilajistoa (Pöyry & Aapala 2020).

Zimovin ym. (1995) avainlaji-kasvinsyöjä-hypoteesin (keystone herbivore) mukaan suuret nisäkkäät ovat muokanneet tundrakasvillisuutta sammalvaltaisesta heinävaltaiseen, aromaisempaan, suuntaan pleistoseenikaudella. Hypoteesin mukaan ilmasto-olot yksistään eivät voi selittää kasvillisuuden muutosta, vaan nisäkkäiden laidunvaikutus on otettava huomioon. Hypoteesin mukainen kasvillisuusmuutos on Olofssonin ym. (2004) mukaan mahdollinen myös tänä päivänä. Myös Olofsson ym. (2009) ja Olofssonin & Oksasen (2002) tutkimustulokset tukevat tätä hypoteesia. Tänä päivänäkin suuret nisäkkäät, kuten hirvet ja porot, muokkaavat tundrakasvillisuutta heinävaltaisempaan suuntaan ja hillitsevät ilmaston lämpenemisestä johtuvaa pensastumista (Olofsson ym. 2006).

4. Tutkimusalue

Tutkimusalueeseen kuuluu tunturikankaita Pohjois-Suomen ja Pohjois-Norjan alueilta. Tässä tutkimuksessa tunturikankaat on jaoteltu alueellisesti kolmeen ryhmään: eteläiset, keskiset ja Käsivarren tunturit. Jaottelun perustana on käytetty Haapasaaren (1988) ja Maliniemen ym. (2018) tutkimuksia. Ohessa kuvia osa-alueista (kuva 4). Eteläiseen osa-alueeseen kuuluvat Iivaara, Luosto, Ruka-, Riisi-, Ruuhi-, Salla- ja Pyhätunturi. Keskiseen osa-alueeseen kuuluvat Saariselän alue, Pyhä-Nattanen, Utsjoen alue, Ylläs-, Pallas-, Kätkä- ja Aakenustunturit. Käsivarren osa-alueen alat ovat Kilpisjärven useilta tuntureilta sekä Pohjois-Norjan tuntureita Helligskogenilta ja Lyngeniltä.



Kuva 3. Tutkimusala ja -pisteet.

a)



b)



c)



Kuva 4. Kuvia tutkimusalueen osa-alueilta. a) eteläiseltä, b) keskiseltä ja c) Käsivarren alueelta. (Korkala 2018–2019).

Tutkimusalueen eteläisellä osalla vuosien 1981–2010 aikainen keskilämpötila on 0–1 celsiusasteen välillä ja keskimääräinen sademäärä on 550–600 mm vuodessa. Keskisellä alueella keskilämpötila on –2 – –1 celsiusasteen välillä ja sademäärä on 450–500 mm alueen pohjoisimmassa osassa Suomen päälaen alueella ja 500–550 mm muualla osaa keskistä aluetta. Käsivarren alueen vuotuinen keskilämpötila on –3 – –2 celsiusastetta ja sademäärä 500–550 mm vuodessa (Ilmatieteenlaitos, 2012). Pohjois- Fennoskandian alueella on siis vaihtelevuutta ilmastollisesti. Tutkimusalueen ilmastoerot johtuvat pitkälti eroista mantereisuus/mereisyys-akselilla. Mantereisuudella tarkoitetaan mantereiden sisäosille tyypillisiä ilmasto-oloja, joihin kuuluu voimakkaammat lämpötilojen vaihtelut ja keskimäärin vähäisempi sademäärä kuin mereiselle ilmastolle, jolle puolestaan on tyypillistä meren

tasaamat vuotuiset ja vuorokautiset vähäiset vaihtelut lämpötiloissa ja suurempi sadanta (Crawford 2008). Myös Skandien vuoristoalueen luoteisosassa vaikuttaa suuresti ilmastoon niin advektion eli tuulen vaakasuuntaisen lämpöenergian kuljetuksen kuin pilvipeitteen ja sateen epätasaisen jakautumisen vuoksi. Tutkimusalueen eteläisimmät osat ovat mantereisempia, koska napa- ja merialueiden ilmamassat tiivistyvät usein jo rannikkoseudulla sateeksi. Käsivarren alueen ilmasto on puolestaan mereisempi, vaikkakin mereisyys on kaikista suurinta Norjan rannikolla. Keskisellä osalla tutkimusaluetta on sekä mantereisiä että mereisiä piirteitä. Tässä osassa tutkimusaluetta ilmaston mereinen vaikutus korostuu itä- ja kaakkoisosassa tutkimusaluetta, mikä johtuu Jäämereltä ja Vianmereltä päin puhaltavista tuulista (Haapasaari 1988). Tutkimusalueen ilmasto on muuttunut ajan saatossa. Vuotuinen lämpösumma on kasvanut koko alueella, mutta osa-alueiden väillä se on ollut hieman erilaista. Samoin on käynyt sademäärälle. Suurin muutos lämpösummassa ja sademäärässä on tapahtunut eteläisellä alueella, toiseksi suurin keskisellä ja pienin Käsivarren alueella (Maliniemi ym. 2018).

Alueen eteläisimmät osat edustavat kasvillisuudeltaan pohjois-boreaalisia tunturikankaita (Haapasaari 1988). Pinta-alaltaan ne ovat pienialaisia tuntureiden lakialueita ja ainoastaan alapaljakkatyyppiä. Keskisen tutkimusalueen tunturit puolestaan ovat mantereisiä subarktisia-arktisia kankaita, joissa alapaljakan lisäksi on edustettuna myös keskipaljakkaa. Käsivarren tutkimusalueella on ilmaston ja korkeuserojen puolesta edustettuna subarktisia-arktista ala- ja keskipaljakkaa (Haapasaari 1988; Eurola & Virtanen 1991; Maliniemi 2018). Alapaljakkaa luonnehtivat Enontekiön alueella peruskallioalueen matalat tunturinlaet ja laaksoalueilla metsänrajan tunturikoivikot. Keskipaljakat ovat lämpötilan, johon lasketaan kuuluvaksi vuoden keskilämpötila ja tehoisa lämpösumma, puolesta kylmempiä. Käsivarren alueella on myös mereistä vaikutusta. (Eurola, Huttunen & Welling 2004). Ohessa tutkimusalueen piirteet taulukoituna (taulukko 2).

Tutkimusalueella ympäristön häiriöt liittyvät suuresti porotalouteen, jolla on Pohjois-Fennoskandiassa pitkät perinteet (Haapasaari 1988). Porojen laidunnuksen vaikutuksesta tunturikasvillisuuteen tiedetään, että etenkin jäkäläyhteisöt ovat pienentyneet ja vähentyneet, mikä toisaalta on paikoittain johtanut putkilokasvien ja sammalten osuuden kasvamiseen. Tutkimuksessaan Tømmervik ym. (2008) esittävät syyksi tämän suuntaiselle kehitykselle sen, että porojen laidunnus ohentaa ja poistaa jäkäläkerroksen aiheuttaman suojan maanpinnalta ja näin ollen tilaa tulee muille lajeille. Porojen aiheuttaman häiriön lisäksi muut luonnonhäiriöt, kuten jäätymis-sulamisyksykli, routatoiminta, virtaavan veden eroosio ja metsäpalot, aiheuttavat häiriötä kasvillisuudelle (Walker ym. 1987).

Lisäksi ihmistoiminnalla on vaikutusta tutkimusalueella. Laskettelu, hiihtäminen, vaeltaminen ja muu vapaa-ajantoiminta tutkimusalueen tuntureilla aiheuttavat häiriötä ympäristölle

(Tolvanen & Kangas 2016). Tiedetään, että voimakkaimmat kasvillisuusmuutokset aiheutuvat matalan intensiteetin jatkuvasta tallauksesta (Gellatly 1986). Kasvillisuuden elpyminen on nopeaa lyhytkestoisen tallauksen jälkeen silloin, kun tallaus loppuu alueella (Törn ym. 2006). Pitkäkestoinen tallaus muuttaa maaperän fyysisiä ja hydrologisia piirteitä eniten ja sitä kautta vaikuttaa myös kasvillisuuteen (Törn ym. 2009). Kasvillisuustyyppi vaikuttaa häiriöiden sietokykyyn. Tallaukselle herkimpiä habitaatteja ovat kosteat ympäristöt, kuten suot, ja kuivimmat habitaatit, kuten kuivat kankaat ja kangasmetsät (Arnesen 1999; Törn ym. 2009; Tolvanen & Kangas 2016). Tallausta paremmin sietäviä habitaatteja ovat kuivahkot ruohikot, joilla kasvillisuutta vallitsee tallaukselta sietävät ruohokasvit, kuivahkot boreaaliset metsät, joilla *Vaccinium*-suvun varpukasvit ovat iso osa kasvillisuutta sekä ala-alpiiniset niityt, joilla kasvillisuuden uusiutuminen on nopeaa (Wielgolaski 1998; Arnesen 1999; Törn ym. 2009).

Geologisessa mielessä pohjoisimmasta osasta Fennoskandiaa voidaan erottaa kaksi erilaista aluetta. Läntinen ja pohjoinen rannikkoseutu kuuluvat Skandinavian vuoristoketjuun eli Skandeihin, jolle poimuttuneet teräväkärkiset vuoret ovat tunnusomaisia (Nironen 2017). Tosin jääkausien kulutus on hionut ja muokannut osaa vuorista pehmeäpiirteisimmiksi tuntureiksi. Pohjoisosan sisämaassa topografia on puolestaan tasaisempaa verrattuna rannikkoseutuihin ja tunturit ovat matalampia (Oksanen & Virtanen 1995). Tutkimusalueen kallioperä koostuu pääosin prekambrisista kivilajeista: graniitista, gneissistä ja granuliitista (Haapasaari 1988; Nironen 2017). Lisäksi käsivarren luoteisosa on Suomessa ainoa Skandien vuoristojonon alue, jossa on maaperän ravinteisuutta runsaasti lisäävää kalkkipitoista dolomiittia. Sen vaikutuksesta alueen tunturikasvillisuus on muita tunturialueita rikkaampi ja monimuotoisempi (Metsähallitus 2014).

Taulukko 2. Tutkimusalueen osa-alueiden piirteitä.

	Eteläinen	Keskinen	Käsivarsi
Ilmasto	mantereinen	mantereinen	mereinen
Kasv. tyyppi	P-boreaalinen	subarktis-arktinen	subarktis-arktinen
Korkeusgradientti (m)	420–500	300–700	350–800
Tunturit	loivia	loivia ja jyrkkäpiirteisiä	jyrkkäpiirteisiä
Paljakka	ala-	ala- ja keski-	ala- ja keski-
Laidunnuspaine	alhainen	korkea	korkea

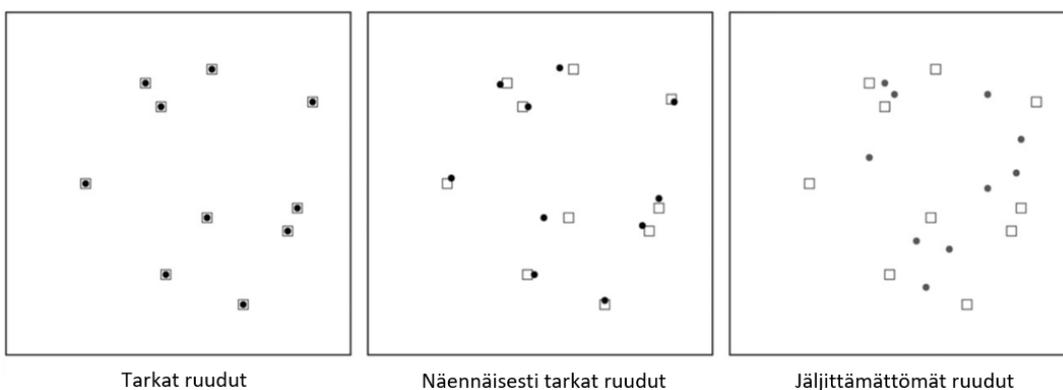
5. Menetelmät ja aineisto

5.1 Kasvillisuuden uudelleenkartoitus

Historiallisten kasvilajiruutujen uudelleenkartoittamisesta on tullut suosittua viimeisten vuosikymmenten aikana, koska kyseisen metodin avulla on mahdollista tutkia ja tarkastella kasvilajiyhteisöissä vuosikymmenten aikana tapahtuneita muutoksia (Kapfer ym. 2017; Verheyen ym. 2018). Uudelleenkartoittamisen avulla on aiemmin selvitetty myös kasvilajien ja -yhteisöjen ylöspäin suuntautuvaa levinneisyyden muutosta vuoristoalueilla (Chapin ym. 1995; Kelly & Goulden 2008; Wilson & Nilsson 2009; Harrison ym. 2010), muutosta leveyspiirien suhteen (Tape ym. 2006; Virtanen ym. 2010) ja metsien muutosta (Rooney 2004; Hédal ym. 2010).

Uudelleenkartoittamiseen liittyy kuitenkin haasteita, jotka on hyvä tiedostaa ennen menetelmän hyödyntämistä. Haasteet liittyvät suurelta osin tarkastelun kohteena olevien kasvilajiruutujen epätarkkaan sijaintitietoon (Bakker 1996; Kapfer ym. 2017). Useiden kasvilajiaineistojen ruutujen tarkka sijaintitieto puuttuu, jolloin kasvilajiruutujen uudelleenpaikantaminen täytyy tehdä vanhojen karttojen ja muiden tiedettyjen taustatietojen, kuten rinteiden kaltevuuden ja korkeuden, avulla (Kopecký & Macek 2015).

Kasvilajiruutujen uudelleenpaikantamisen perusteella ruudut voidaan jakaa tarkkoihin, näennäisesti tarkkoihin ja jäljittämättömiin ruutuihin (kuva 3). Tarkan ruudun kohdalla uudelleenpaikantaminen onnistuu täsmälleen samaan kohtaan kuin alkuperäisen ruudun sijainti, näennäisesti tarkka ruutu on uudelleenpaikannettu lähes samaan kohtaan parhaimman arvion mukaan ja jäljittämätön ruutu on voitu sijoittaa vain fyysisen ympäristön ja maiseman perusteella samankaltaiselle alueelle (Lawesson 2000; Kapfer ym. 2017).



Kuva 5. Uudelleenpaikannetut ruudut (Kapfer ym. 2017)

Näistä suositeltavin kasvilajiruutu tutkimuksen tekemiseen on tarkan sijaintitiedon omaava, mutta aina tarkkaa sijaintitietoa ei ole mahdollista tietää ja tällaisia historiallisia aineistoja on vähän (Bakker ym. 1996). Ruudun uudelleenpaikantamisen tarkkuuden perusteella valitaan aineiston analyysimenetelmät, mikä onkin tärkeä seikka tiedostaa, koska kaikki analyysimenetelmät eivät sovellu jäljittämättömille ruuduille tai edes näennäisesti tarkoille (Kapfer ym. 2017). Haasteet ruutujen uudelleenpaikantamisessa on huomioitu useissa tutkimuksissa (mm. Hédli 2004; Ross ym. 2010; Verheyen ym. 2018). Keskeinen ongelma uudelleenpaikantamisessa on sen aiheuttamat mahdolliset satunnaisvirheestä johtuvat muutokset analyysituloksiin, mikä lisää satunnaisvirhettä kasvillisuuden ajalliseen muutokseen tehden tulosten tulkinnasta vaikeaa. Uudelleenpaikantamisesta johtuvat virheet vaihtelevat ruutujen tarkkuuden mukaan. Näennäisesti paikannettujen ja jäljittämättömien ruutujen kohdalla virhelähde voi olla merkittävä, kun taas tarkasti paikannettujen kohdalla sitä ei teoreettisesti ole (Kapfer ym. 2017).

Julkaisussaan Kopecký & Macek (2015) esittävät, että kasvillisuuden uudelleenkartoittaminen on suhteellisen luotettavaa, vaikka tiedossa ei olisikaan kasvilajiruutujen täysin tarkkaa sijaintia. He selvittivät tutkimuksessaan kasvillisuuden ajallista muutosta sekä tarkasti uudelleen paikannettujen että suurin piirtein uudelleen paikannettujen kasvilajiruutujen avulla ja vertailivat niiden tehokkuutta. Kummallakin sijaintitiedolla saadut tulokset olivat samansuuntaiset ja vertailukelpoiset. Verheyenin ym. (2018) tutkimuksessa tulokset ovat erilaiset tässä suhteessa. Habitaatin monimuotoisuus ja vaihtelevuus vaikuttavat siihen, kuinka paljon tutkimusruudun tarkalla sijoittumisella on merkitystä. Vaihtelevassa ja monipuolisessa ympäristössä ruudun väärä sijainti voi aiheuttaa suuremman virheen tuloksiin kuin yksipuolisessa habitaatissa. Uudelleenpaikannuksesta johtuva epätarkkuus näyttää vääristävän kasvillisuuden muutosta. Lisäksi he painottavat sitä, että suurin piirtein paikannettujen kasvilajiruutujen avulla saadut kasvillisuuden muutokset täytyy perustella kunnolla varsinkin silloin, kun havaintomäärä on pieni.

Kasviaineiston epätarkan sijaintitiedon lisäksi muita mahdollisia virhelähteitä aiheuttavat tutkijasta itsestään johtuvat vääristymät, jotka johtuvat tutkijan ammatillisesta kokemuksesta maastotöissä ja taidoista tunnistaa kasvilajeja. Tutkijasta johtuvaa virhelähdettä on mahdotonta välttää silloin, kun uudelleenkartoittamisen suorittaa eri tutkija kuin aikaisemman kasviaineiston laatinut henkilö (Vittoz & Guisan 2007). Lisäksi vääristymät sekä vuodenaikojen että ajanjakson pituuden suhteen aiheuttavat tutkimukselle epävarmuutta. Jos uudelleenkartoitettu kasviaineisto on kerätty eri vuodenaikana kuin alkuperäinen aineisto, tekee se aineistojen vertailun vaikeaksi (Vymazalová 2012). Myös liian lyhyt ajanjakso alkuperäisen ja uudelleenkartoitetun aineiston välillä tekee tutkimuksesta epävarman, koska tiedetään, että kasvilajien vaste muutoksiin näkyy usein vasta pitkällä aikavälillä (Alexander ym. 2017).

Maastotutkimuksen kesto nousee tärkeäksi ja samalla rajoittavaksi tekijäksi kasvilajiyhteisöjen vastetta globaaliin ympäristömuutokseen tutkittaessa. Tiedetään, että kasvilajit ja yhteisöt saattavat reagoida jo muutamassa vuodessa ympäristöolojen muutoksiin tai käsiteltyihin (manipulation) kenttäkokeisiin, mutta lyhyen aikavälin vasteista ei voida johtaa luotettavia syy-seuraussuhteita pitkälle aikavälille. Monimutkaiset ja dynaamiset lajien väliset suhteet vaativat pitkäkestoista tarkastelua (Saccone & Virtanen 2015). Varsinkin matalan tuottavuuden ja lyhyen kasvukauden ekosysteemeissä, kuten alpiinisilla tundra-alueilla, vaikutukset bioottisiin tai abioottisiin tekijöihin ilmenevät vasta pitkän ajan kuluessa. Edes yhden vuosikymmenen aikana tapahtuneet muutokset tällaisissa kasvilajiyhteisöissä ennustavat heikosti pidemmän aikavälin muutoksia (Chapin ym. 1995; Lortie ym. 2004).

Menetelmänä uudelleenkartoittaminen on usein ainoa vaihtoehto, kun halutaan tutkia pitkän ajanjakson kasvillisuusmuutoksia. Uudelleenkartoittamisen tarjoamat mahdollisuudet tutkimukselle ovat niin suuret, että siitä aiheutuvat mahdolliset virhelähteet eivät ole ylitsepääsemättömiä, mikäli ne pystytään minimoimaan tai ottamaan huomioon analyyseissa. Jo aikaisemmin mainitun Kopeckýn & Macekin (2015) tutkimuksen lisäksi myös Hédli ym. (2017) tähdentävät julkaisussaan, että metodina uudelleenkartoitus on tärkeässä asemassa, kun halutaan tutkia biodiversiteettimuutoksia niin paikallisella kuin ennen kaikkea globaalilla tasolla.

5.2 Kasvillisuusaineisto

Tämän tutkielman kasvillisuusaineisto koostuu vanhoista ja uusista kasvillisuusalapeista. Vanhat kasvillisuusalat ovat Haapasaaren vuosina 1964–86 kartoitetut kasvillisuusruudut (Haapasaari 1988). Kyseisenä ajanjaksona on tehty kasvillisuusruudut 986 alalta. Aineiston uudet kasvillisuusruudut ovat 2010-luvulla näiden vanhojen alojen uudelleenkartoitettut vastineet (Maliniemi 2018). Uudet kasvillisuusalat ovat Haapasaaren kuvailujen pohjalta uudelleenkartoitettuja. Vanhojen tutkimusalojen koordinaatteja ei ole tiedossa, mutta ympäristön sanallisen kuvailun ja tiedossa olevien ympäristömuuttujien (korkeus, kaltevuus ja aspekti) pohjalta on ollut mahdollista löytää halutut tutkimusalat.

Kasvillisuusalojen kartoituksessa on käytetty kasvillisuusruutua, jonka koko on 2 x 2 metriä, ja uudelleenkartoitettussa aineistossa on näitä kasvillisuusaloja yhteensä 412 sekä vanhat että uudet alat yhteenlaskettuna. Kartoituksessa kasvillisuusruutu on sijoitettu tunturin rinteellä tai sen laella halutun kasvillisuustyyppin kohdalle käyttäen apuna topografiatietoja ja tarkkoja sanallisia kuvauksia alojen sijainneista. Ruudun sisälle jäävien jokaisen putkilokasvi-, sammal- ja jäkälälajin peittävyysarvot on arvioitu silmämääräisesti käyttäen samaa %-asteikkoa kuin alkuperäisessä otannassa. Myöhemmin aineiston esitarkastelussa kasvillisuusruutujen lajihavaintojen perusteella on

tarkasteltu Excelissä lajien esiintyvyyksiä binäärisesti eli esiintyy/ei esiinny -aineistona, jonka pohjalta on laskettu jokaisen tutkimusalan lajimäärä. Lajimäärä on tutkimuksessa selitettävä muuttuja, jota selitetään korkeus- ja aikamuuttujan sekä ajan ja korkeuden yhteisvaikutuksen avulla.

Kaikki aineiston tunturialat on luokiteltu asteikolla 1–5 hyvin luonnontilaisesta (luokka 1) vahvasti muokattuun ja ihmisvaikutteiseen ympäristöön (luokka 5) perustuen Savirannan (2020) työhön samoilta aloilta. Tähän tutkimukseen on otettu mukaan täysin luonnontilaiset (luokka 1), lähellä luonnontilaista olevat kasvillisuusalat (luokka 2) ja alueet, joissa häiriö johtuu tallauksesta, joka kuitenkin ei ole kovin voimakasta tai jatkuvaa (luokka 3). Aineistoa on tarkasteltu osa-alueittain ja nämä alueet on jaoteltu jo aiemmin kuvailtuihin eteläiseen, keskiseen ja Käsivarren alueeseen. Lajimäärää tarkastellaan sekä kokonaisuutena että kolmen ryhmän – putkilokasvit, sammalet ja jäkälät – kautta.

5.3 Tilastolliset menetelmät

Tässä tutkielmassa aineiston tarkastelu aloitetaan tilastollisia tunnuslukuja, hajontakuviota ja korrelaatioita tarkastelemalla. Niiden avulla saadaan silmämääräinen ja numeerinen arvio muuttujien välisestä yhteydestä ja sen suunnasta. Alun tarkasteluissa halutaan selvittää, miten koko aineiston lajimäärä asettuu suhteessa korkeusgradienttiin. Lisäksi tarkastellaan lajimäärää tutkimusalueen eri osissa (pohjoinen, keskinen ja Käsivarren alue), jolloin luodaan hajontakuviot lajimäärän suhteesta korkeusgradienttiin kolmelle osa-alueelle. Muuttujien normaalijakautuneisuutta testataan Kolmogorov-Smirnovin testillä sekä koko lajiston että erikseen putkilokasvien, sammalten ja jäkälien osalta kuten myös koko tutkimusalueen ja osa-alueiden osalta. Alkutarkastelut on tehty SPSS-ohjelmistolla. Lopulta tehdään koko aineistolle R-ohjelmistolla sekamalli, jolla testataan, vaikuttaako aika- ja korkeusmuuttujat erikseen lajimäärään ja vaikuttaako korkeus lajimäärään eri tavalla eri aikoina. Maantieteellisten osa-alueiden välisiä eroavaisuuksia tarkastellaan tekemällä mallit jokaiselle osa-alueelle.

Hajontakuvioiden lisäksi sekä uuden että vanhan lajimäärän jakaumaa korkeusgradientilla testataan lineaarisella sekamallilla (*linear mixed model, LMM*). Sekamalleista (*mixed models*) voidaan käyttää eri nimityksiä kuten esimerkiksi hierarkkinen malli (*hierarchical model*) ja monitasomalli (*multi-level model*). Yleisesti sekamallit voidaan jaotella kolmeen ryhmään, jotka ovat lineaariset, epälineaariset ja yleistetyt mallit (Demidenko 2013). Tässä tutkielmassa tarkastellaan ja hyödynnetään lineaarista sekamallia, joka on laajennus yleistetystä lineaarisesta mallista (*Generalized linear model, GLM*). Lineaarista sekamallia voidaan käyttää esimerkiksi silloin, kun aineistossa on korreloituneita havaintoja tai aineisto on pitkittäistutkimuksesta tai toistomittauksesta. Sekamalli muodostetaan lisäämällä yleistettyyn lineaariseen malliin satunnaisosa, joka määrää

vastemuuttujien kovarianssirakenteen. Tällöin on mahdollista analysoida aineistoja, joissa vastemuuttujat ovat toisistaan riippuvia ja varianssit ovat erisuuria (McCulloch ym. 2008). Tässä tutkielmassa kasvillisuuden ajallista muutosta sekä koko tutkimusalueella että eri osa-alueilla tarkastellaan lineaaristen sekamallien avulla lisäämällä satunnaisosaan tunturi ja kasvillisuusala (ID), joista tunturi kontrolloi paikallisista tekijöistä johtuvaa satunnaisvaihtelua ja kasvillisuusala toistomittausta. Sekamallit laaditaan R-ohjelmistolla koko aineistolle ja osa-alueille. Kyseisillä malleilla selitetään sekä kokonaislajimäärää että eliöryhmien lajimääriä ajalla, korkeudella ja ajan ja korkeuden interaktiolla. Mallin hyvyttä arvioidaan muuttujien residuaalien eli selittymättä jääneen vaihtelun avulla.

Yksittäisten lajien tarkastelu tehdään Excelissä. Aluksi lasketaan frekvenssi eli esiintymistiheys jokaiselle lajille, ja poistetaan tarkastelusta sellaiset lajit, joilla se on sekä vanhassa että uudessa aineistossa alle kolme havaintoa, koska niin pientä havaintomäärää ei voi tarkastella tilastollisesti. Taulukon loppuun lasketaan Khiin neliö -testi, josta saadaan merkitsevyys frekvenssien muutokselle. Seuraavaksi lajeille lasketaan keskiarvo ja keskihajonta, joiden avulla saadaan vanhojen ja uusien alojen keskikorkeudet. Niistä voidaan tarkastella korkeudessa tapahtunutta muutosta. Keskikorkeudessa tapahtunutta muutosta testataan kahden riippumattoman otoksen kaksisuuntaisella t-testillä, jonka tilastollista merkitsevyyttä arvioidaan p-arvolla. Kummassakin testissä p-arvo ollessa $<0,05$ tulos on tilastollisesti merkitsevä.

6. Tulokset

Tunnuslukutaulukoista lajimäärä- ja korkeusgradientti-muuttujien osalta nähdään muun muassa mihin kohtaan muuttujien minimi- ja maksimiarvot asettuvat (taulukko 3).

Taulukko 3. Tunnuslukuja lajimäärästä ja korkeusgradientista koko aineistolla koko tutkimusalueelle ja sen osa-alueille. Korkeusgradientissa pituusyksikkönä metri.

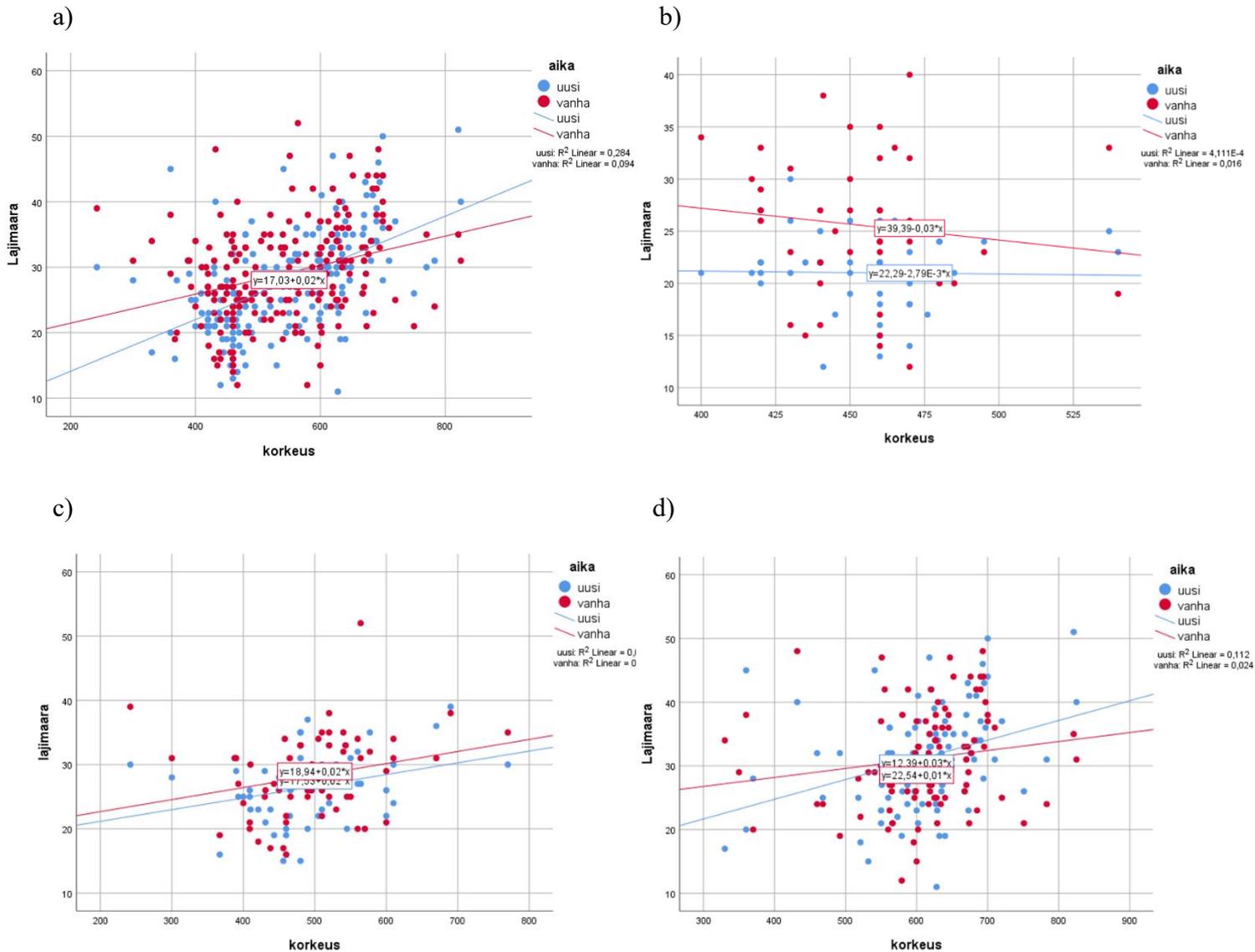
	N	Vaihteluväli (min – max)	Keskiarvo	Keskihajonta
Koko tutkimusalue				
Korkeus	412	242–825	544,4	102,5
Lajimäärä	412	11–52	28,4	7,5
Eteläinen alue				
Korkeus	90	400–540	454,8	27,6
Lajimäärä	90	12–40	23,3	5,8
Keskinen alue				
Korkeus	124	242–770	496,1	86,3
Lajimäärä	124	15–52	27,4	6,0
Käsivarren alue				
Korkeus	200	330–825	613,3	84,1
Lajimäärä	200	11–51	31,3	7,7

Muuttujat eivät ole normaalijakautuneita yhtä poikkeusta lukuun ottamatta, joten lajimäärän ja korkeusgradientin välistä korrelaatiota tarkastellaan Spearmanin kertoimen avulla. Korrelaatio koko aineiston lajien ja tutkimusalueen välillä on 0,447 ($p < 0,001$) ja selitysaste on 0,199 eli korkeus selittää noin 20 % lajimäärän varianssista. Korkeuden ja lajimäärän välillä on melko vahva positiivinen riippuvuus. Korrelaatiot ovat muissa tarkasteluissa positiivisia (liite 2), mutta eteläisen osa-alueen putkilokasvien kohdalla se on -0,27 ($p = 0,01$) ja eteläisen osa-alueen sammalten kohdalla -0,45 ($p < 0,001$). Näissä tapauksissa korkeuden kasvaessa lajimäärä pienenee. Hajontakuviot tukevat tätä.

6.1 Kokonaislajirunsauden muutokset

Alla olevista hajontakuvioista (kuva 6) nähdään, miten koko aineiston lajimäärä suhteutuu korkeusgradienttiin molempina tutkimusajankohtina. Mallin mukaan aika vaikuttaa merkitsevästi kokonaislajimäärään koko tutkimusalueella $p = 0,0121$ (taulukko 4). Lajimäärässä on siis tapahtunut ajallista muutosta ilman korkeusgradientin huomioimista. Lajimäärä on vähentynyt alarinteillä ja kasvanut ylärinteillä. Korkeusmuuttuja vaikuttaa ilman aikamuuttujan huomioimista tilastollisesti merkitsevästi lajimäärään $p < 0,001$. Korkeuden kasvaessa kokonaislajimäärä kasvaa. Korkeus vaikuttaa lajirunsautteen eri tavalla eri ajankohtina. Hajontakuvion ja mallin tulosten mukaan voidaan

todeta kokonaislajimäärän vähentyneen alarinteillä, mutta kasvaneen ylärinteillä koko tutkimusalueella.



Kuva 6. Hajontakuviot kokonaislajimäärän ja korkeusgradientin suhteesta a) koko tutkimusalueella (n=412), b) eteläisellä alueella (n=90), c) keskisellä alueella (n=124) ja d) Käsivarren alueella (n=200).

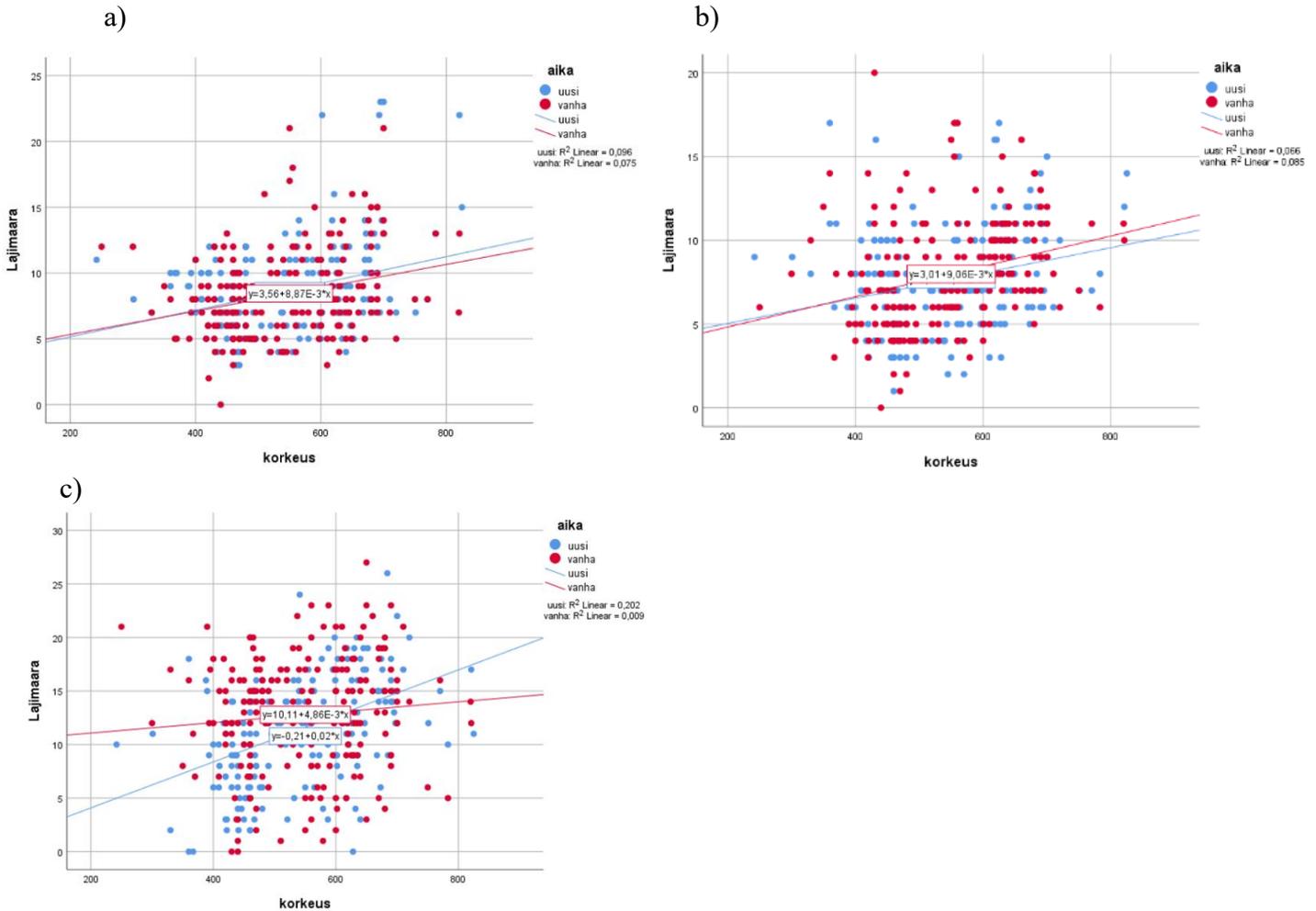
Taulukko 4. Mallien tulokset koko lajimäärästä koko tutkimusalueella ja osa-alueilla.

Selitettävä muuttuja	aika		korkeus		aika*korkeus	
	F	P	F	P	F	P
Lajimäärä koko alueella	6,4	0,0121	33,5	<0,001	10	0,0018
Lajimäärä eteläisellä alueella	16,6	0,0002	0,1	0,7539	0,3	0,5984
Lajimäärä keskisellä alueella	3,9	0,0533	0,4	0,5372	0,07	0,7903
Lajimäärä Käsivarren alueella	0,02	0,8959	11,9	0,0008	2,3	0,1337

Eteläosassa tutkimusaluetta lajimäärä on vähentynyt vuosikymmenten aikana ($p < 0,001$). Korkeusmuuttujan tai korkeuden ja ajan yhteisvaikutus ei ole tilastollisesti merkitsevä, mikä tarkoittaa, että lajimäärän väheneminen on ollut tasaista korkeusgradientilla (kuva 6b, taulukko 4). Keskisellä osa-alueella lajimäärä on pysynyt samansuuntaisena. Mikään muuttujista ei vaikuta tilastollisesti merkitsevästi lajirunsauteen (kuva 6c, taulukko 4). Käsivarren osa-alueella lajimäärissä ei ole tapahtunut muutosta vuosikymmenten aikana, koska aika tai ajan ja korkeuden yhteisvaikutus eivät ole merkitseviä. Korkeus muuttujana ($p = 0,0008$) vaikuttaa merkitsevästi kumpanakin tarkasteluajankohtana niin, että lajimäärä kasvaa korkeuden kasvaessa.

6.1.1 Eliöryhmien väliset lajirunsausmuutokset

Alla olevat hajontakuviot ja mallin tulokset näyttävät miten lajirunsaudet ovat muuttuneet eliöryhmien (putkilokasvit, jäkälät ja sammaleet) välillä, kun tarkastelun kohteena on koko tutkimusalue (kuva 7). Putkilokasvien lajirunsaudessa ei ole tapahtunut ajallista muutosta, koska aikamuuttuja ($p = 0,3738$) ei ole tilastollisesti merkitsevä. Korkeus selittää lajirunsautea merkitsevästi ($p = 0,0001$), ja korkeuden ja ajan yhteisvaikutus ei ole merkitsevä ($p = 0,6428$). Sammalten kohdalla muutos ei ole tapahtunut. Aika ei selitä tulosta tilastollisesti merkitsevästi ($p = 0,1972$), korkeus selittää ($p = 0,0008$) ja ajan ja korkeuden yhteisvaikutus ei ole merkitsevä ($p = 0,5249$). Jäkälän muutos on eliöryhmistä selkein. Niiden lajirunsaus on kasvanut ajallisesti tarkasteltuna suhteessa korkeusgradienttiin tuntureiden yläosissa ja vähentynyt alaosissa. Kaikki muuttujat (aika, korkeus ja aika*korkeus) selittävät jäkälän muutosta tilastollisesti erittäin merkitsevästi (taulukko 5). Residuaalit näyttävät riippumattomilta ja jakautuneen tasaisiksi pistepilveksi nollakohdan ympärille, mikä on onnistuneen mallin edellytys. Lisäksi residuaalien jakauma näyttää alla olevan kvantiilikuvion mukaan melko lineaariselta, mikä on tukee mallin sopivuutta aineistoon (liite 4c).



Kuva 7. Hajontakuviot lajimäärästä suhteessa korkeusgradienttiin koko tutkimusalueella, kaikilla n=412 a) Putkilokasvit, b) sammalet ja c) jäkälät.

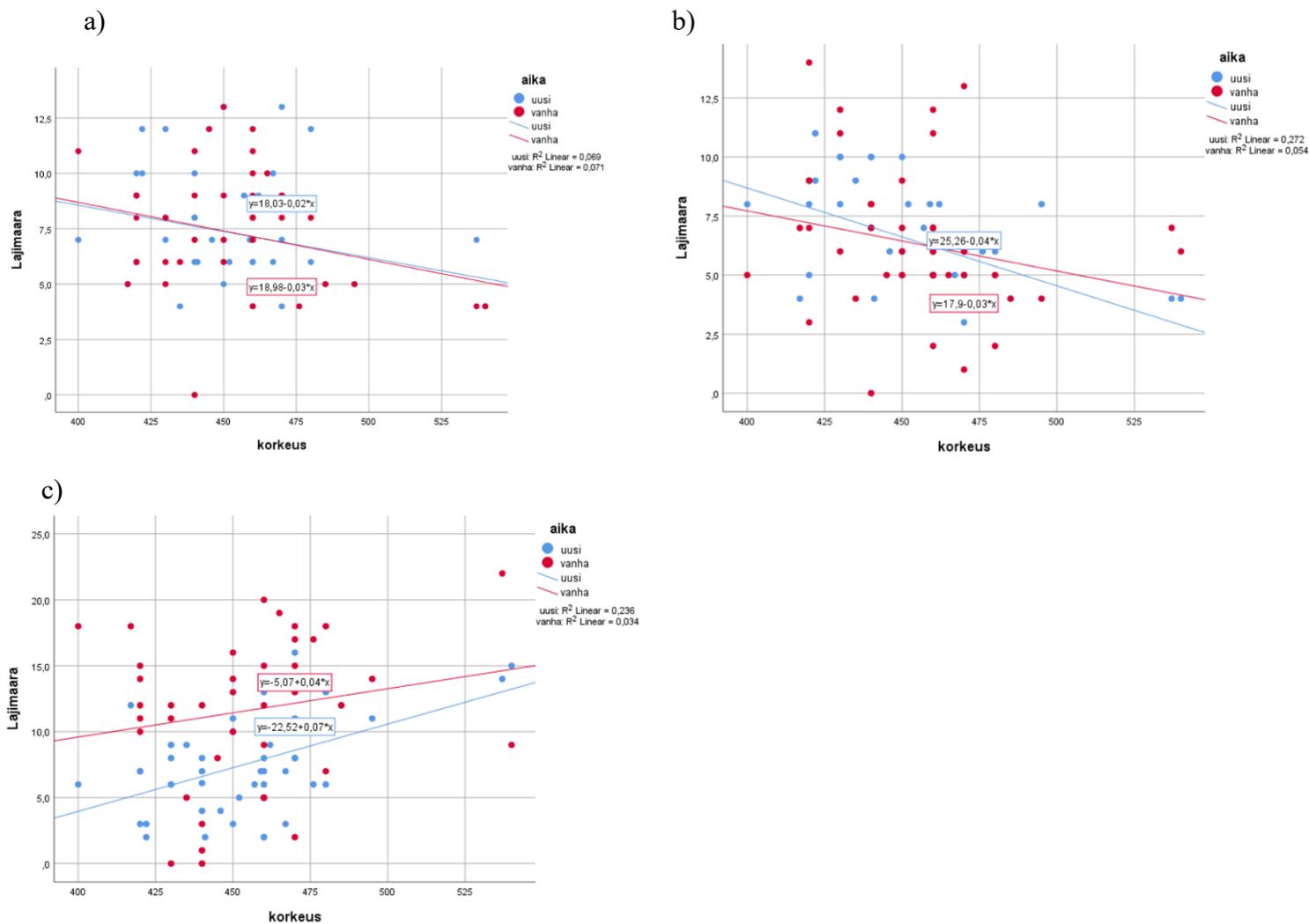
Taulukko 5. Mallien tulokset eliöryhmittäin koko alueelta.

Selitettävä muuttuja	aika		korkeus		aika*korkeus	
	F	P	F	P	F	P
Putkilokasvit koko alueella	0,8	0,3738	16,9	<0,0001	0,2	0,6428
Sammalet koko alueella	1,7	0,1972	11,6	0,0008	1,4	0,5249
Jäkälät koko alueella	11,7	7e - 04	11,6	8e - 04	20,8	<0,0001

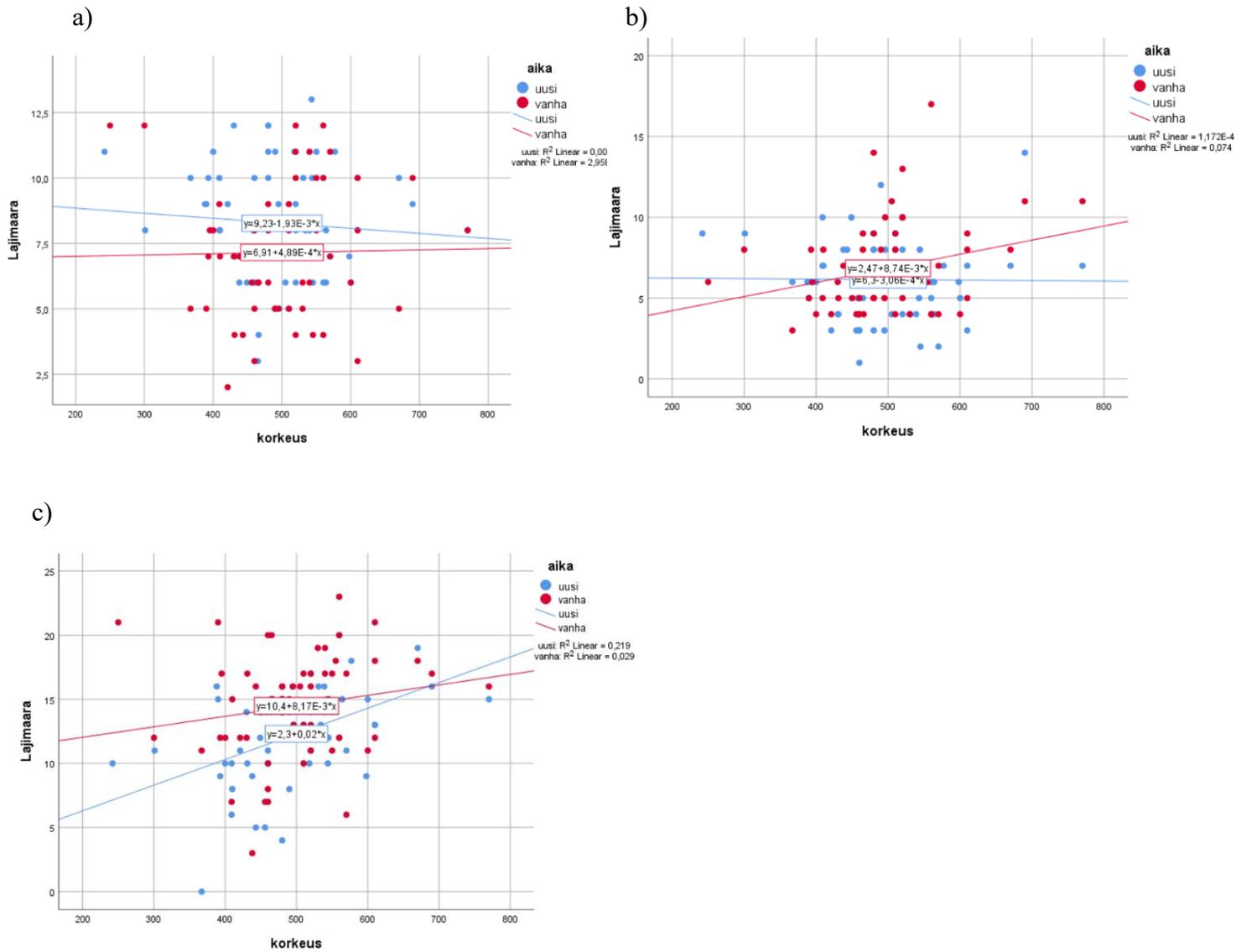
6.2 Maantieteellisten osa-alueiden ja eliöryhmien väliset eroavaisuudet

Eliöryhmien lajirunsaudet ja niissä tapahtuneet muutokset eroavat hajontakuvioiden mukaan maantieteellisten osa-alueiden välillä. Hajontakuvioita ei ole tilastollisesti testattu. Eteläisellä osa-alueella putkilokasvien lajirunsaus on pysynyt ajan saatossa saman suuntaisena. Sammalten lajirunsaus on kasvanut alarinteillä ja vähentynyt ylärinteillä. Jäkäläiden lajirunsaus on vähentynyt ajan

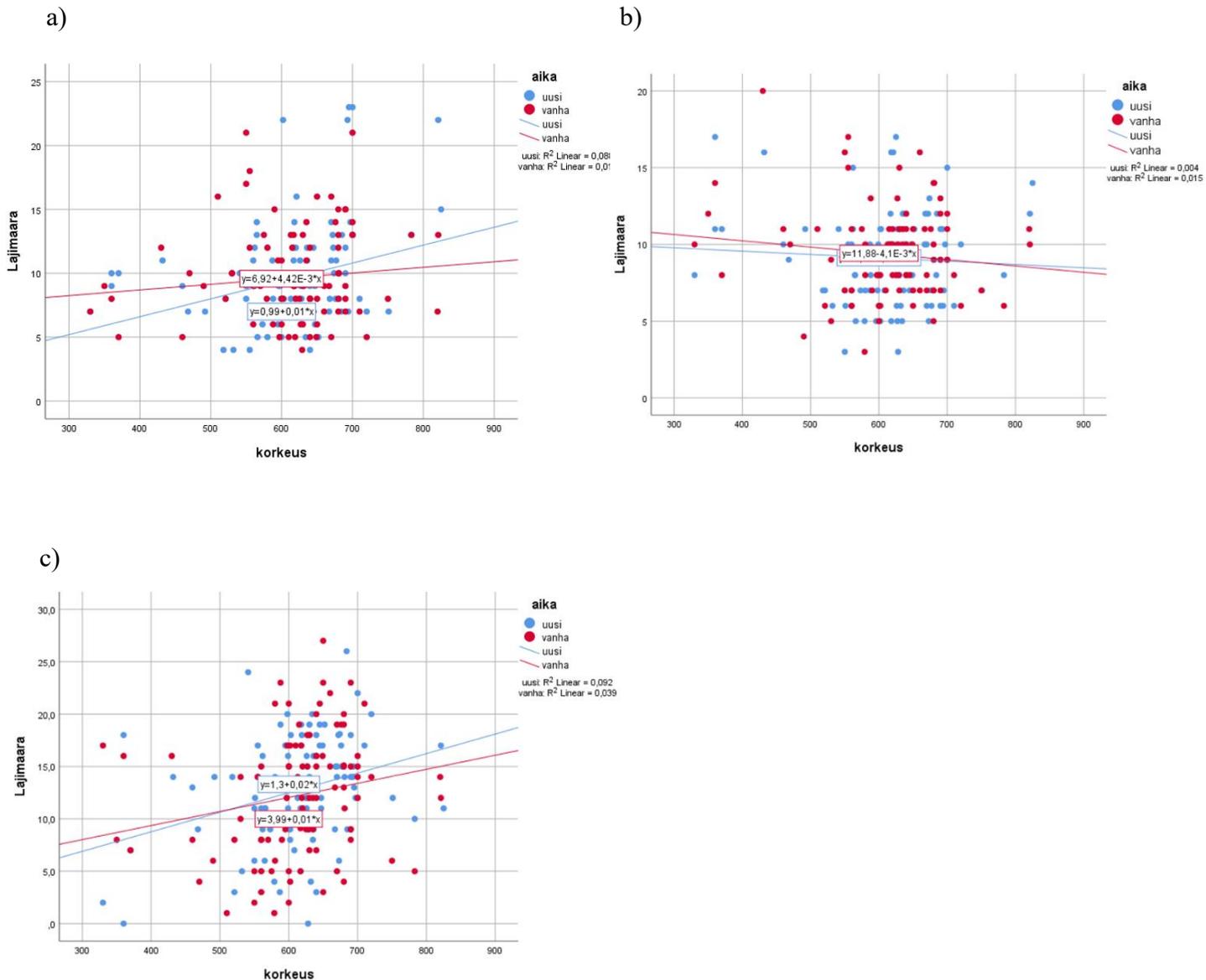
kuluessa koko korkeusgradientilla, mutta eniten alaosissa gradienttia (kuva 8). Aika selittää kokonaislajirunsauden muutosta merkitsevästi, mutta korkeus ja korkeus-aika-yhdistelmä eivät (liite 3a). Mikään kolmesta muuttujasta ei selitä tilastollisesti merkitsevästi lajimäärää keskisellä osa-alueella (liite 3b). Putkilokasvien lajirunsaus on kasvanut koko korkeusgradientilla, mutta eniten tuntureiden alaosassa. Sammalten lajirunsaus on kasvanut hivenen tuntureiden alaosissa ja vähentynyt selvästi yläosissa. Jäkälien lajirunsaus on vähentynyt selkeästi korkeusgradientin alaosissa ja kasvanut hivenen yläosissa (kuva 9). Käsivarren osa-alueella korkeus yksin selittää lajimäärää tilastollisesti merkitsevästi (liite 3c). Putkilokasvien lajirunsaus on vähentynyt alarinteillä ja kasvanut ylärinteillä ajan kuluessa. Sammalten lajirunsaus on pysynyt saman suuntaisena ajallisesti tarkasteltuna. Jäkälien lajirunsaus on vähentynyt hivenen alarinteillä ja kasvanut ylärinteillä (kuva 10).



Kuva 8. Eteläisen osa-alueiden lajimäärät, joissa kaikilla n=90 a) putkilokasvit, b) sammalet ja c) jäkälät.



Kuva 9. Keskisen osa-alueiden kokonaislajimäärät eliöryhmittäin, kaikilla n=124 a) putkilokasvit b) sammalet ja c) jäkälät.



Kuva 10. Käsivarren osa-alueiden kokonaislajimäärät eliöryhmittäin, kaikilla n=200 a) putkilokasvit b) sammalet ja c) jäkälät.

6.3 Lajien väliset eroavaisuudet

Yksittäisten lajien väliset eroavaisuudet ovat taulukossa 6. Siihen on sisällytetty ne lajit, joilla keskikorkeuden muutos on ollut t-testin p-arvon puolesta tilastollisesti merkitsevää. Liitteenä 5 on lajilista niistä lajeista, joilla keskikorkeudessa on tapahtunut muutosta, mutta tarkastelussa t-testin p-arvo on $>0,05$, mikä tarkoittaa, että tapahtunut muutos ei ole tilastollisesti merkitsevää. Lajien esiintyvyyksissä tapahtuneet muutokset, mukaan lukien tilastollisesti merkitsevät muutokset, on esitetty liitteessä 5.

Yksittäisistä lajeista jäkälillä on ollut eniten tilastollisesti merkitsevää muutosta suhteessa korkeuteen. Kaikkien jäkälälajien eli *Cladonia amaurocraea*, *Cladonia pleurota* (Suppilotorvijäkälä), *Hypogymnia physodes*, *Stereocaulon sp.* ja crustaceous lichens keskikorkeus on siirtynyt ylöspäin tunturilla. Samaten kaikilla jäkälillä esiintyvyys on pienentynyt. Sammalten eli *Pohlia nutans* (nuokkuvarstasammal) ja *Cephaloziella sp.* kohdalla muutos on samanlaista kuin jäkälillä eli levinneisyyden keskikorkeus on kasvanut ajan myötä. Kummankin sammalen esiintyvyys on pienentynyt noin puoleen entisestä. Putkilokasveilla *Festuca ovinalla* (lampaannata) levinneisyyden keskikorkeus on siirtynyt korkeammalle. Sen esiintyvyys ei ole juurikaan muuttunut. *Saussurea alpina* (lääte) esiintyvyys on pieni sekä vanhassa että uudessa aineistossa, joten sen tulkitseminen ei ole luotettavaa.

Taulukko 6. Yksittäisten lajien tarkastelu.

	vanha frekvenssi	uusi frekvenssi	vanha keskikork.	uusi keskikork.	t-testi <i>p</i>	X ² -testi <i>p</i>
Crustaceous lichens	135	109	545±105	573±101	0,04	0,01
Stereocaulon sp.	111	108	558±104	588±96	0,03	0,77
Hypogymnia physodes	10	5	514±86	669±20	0,0004	0,189
Cladonia pleurota	128	105	528±100	566±93	0,003	0,024
Cladonia amaurocraea	56	37	571±93	617±76	0,01	0,026
Cephaloziella sp.	25	12	540±106	611±88	0,047	0,025
Pohlia nutans	101	56	544±105	590±103	0,01	<0,001
Festuca ovina	43	42	567±104	627±93	0,007	0,9
Saussurea alpina	5	2	585±100	802±19	0,01	n/a

T-testin p-arvo on kaikilla lajeilla <0,05 eli muutokset suhteessa korkeuteen ovat tilastollisesti merkitseviä. Näiden yksittäisten lajien optimikorkeus on siirtynyt ylöspäin merkittävästi. Khiin neliö -testin p-arvot ovat <0,05 crustaceous lichensin, *Cladonia amaurocraean*, *Cladonia pleurotan*, *Cephaloziella sp.* ja *Pohlia nutansin* kohdilla. *Saussurea alpina* pienen esiintyvyyden vuoksi sille ei voitu laskea khiin neliö -testiä.

7. Tulosten tarkastelu

Tutkielmassa selitettävänä muuttujana on lajimäärä ja selittävinä muuttujina ovat aika, korkeus ja ajan ja korkeuden yhteisvaikutus. Mallinnuksen tulosteiden perusteella voidaan sanoa, että kokonaislajimäärä on vähentynyt ajan kuluessa tuntureiden korkeusgradientin alaosissa. Kokonaislajimäärän voidaan todeta kasvaneen hiukan korkeusgradientin yläosissa ajallisesti tarkasteltuna. Tämän suuntainen tulos tukee osittain teoriaa (esim. Lenoir ym. 2008 ja Steinbauer ym. 2018), jonka mukaan kasvilajirunsaus on kasvanut vuosikymmenten tarkastelun aikana tuntureiden ja vuorten huipuilla, joilla erityisesti putkilokasvilajien optimikorkeus on siirtynyt ylöspäin suhteessa korkeuteen. Yleisellä tasolla vastauksena ensimmäiseen tutkimuskysymykseen voidaan todeta, että tutkimusalueella lajirunsaus on muuttunut suhteessa korkeusgradienttiin. Lajirunsauden muutos on hieman erilaista maantieteellisten osa-alueiden välillä. Muutoksia eliöryhmien välisissä lajirunsauksissa löytyy, mutta kokonaislajirunsauden muutosta tarkasteltaessa erot eivät tule esiin.

Hajontakuvioiden ja mallien mukaan kokonaislajimäärä eteläisellä osa-alueella on lisääntynyt (aika selittää muutosta merkitsevästi), mutta lisääntyminen ajan saatossa on samanlaista suhteessa korkeusgradienttiin. Eteläisen alueen lajirunsauden muutokseen on vaikuttanut jäkälien lajirunsauden vähentyminen (kuva 8c). Jäkälien vähentymiseen on voinut vaikuttaa porojen laidunnus alueella, minkä tiedetään olevan merkittävä jäkäläyhteisöjen menestymistä rajoittava tekijä (Pegau 1970). Muita jäkälien esiintyvyyttä pienentäviä tekijöitä on voinut olla ilmaston lämpeneminen ja sen vaikutuksesta lisääntynyt metsäkasvillisuus (Cornelissen ym. 2004). Yhdessä ilmaston lämpenemisen ja porojen laidunnuksen vaikutuksesta jäkälien on tutkittu vähenevän ala-alpiinisilla habitaateilla (Cornelissen ym. 2004 ja Alatalo ym. 2017).

Keskisellä alueella kokonaislajirunsaudessa ei tapahtunut muutosta, koska muuttujista mikään ei selitä tilastollisesti merkitsevästi tulosta (taulukko 4). Putkilokasvien kohdalla lajimäärä on kasvanut koko korkeusgradientilla, mutta erityisesti alaosissa tuntureita. Putkilokasvien lajirunsauden ja peittävyuden odotetaan kasvavan ja lajien siirtyvän ylöspäin ilmastonlämpenemisen myötä arktisilla ja alpiinisilla alueilla (esim. Crawford 2008 ja Steinbauer ym. 2018). Sammalten lajirunsaus on kasvanut alaosissa tuntureita, mutta vähentynyt yläosissa. Sammalten vähentymiseen on voinut vaikuttaa tutkimusalueen lämpösumman nousu, minkä takia yhteyttämisteho on laskenut. Etenkin lämpötilojen nousu yhdessä vähäisten sateiden ja kausittaisten kuivuuksien takia voi heikentää joidenkin sammalten menestymistä (Hobbie & Chapin 1998 ja Lang ym. 2012). Sammalista poikkeuksena on kuitenkin rahkasammalet (*Sphagnum*), jotka näyttävät sietävän lämpötilan nousua paremmin kuin muut sammalet. Ne jopa näyttävät hyötyvän lämpötilan noususta silloin, kun kosteutta

on riittävästi tarjolla. Voikin olla, että rahkasammalet ovat joustavampia ilmastonmuutokselle ja hyötyvät muiden sammallajimäärien vähentymisestä (Hobbie & Chapin 1998; Lang ym. 2012). Tämän suuntaisia tuloksia sammalten esiintyvyyksien muutokselle ilmeni tässäkin tutkimuksessa (liite 5). Nämä sammalten tulokset esiintyvyyden vähenemisestä tukevat Cornelissenin (2004), Grabherrin ym. (2010), Vannesten ym. (2017) ja Vuorisen ym. (2017) tuloksia, joiden mukaan sammalten ja jäkälien peittävyudet ovat vähentyneet putkilokasvien peittävyysien kasvun seurauksena. Samoin kuin jäkälien kohdalla, myös sammalten lajirunsauden väheneminen linkittyy keskisellä alueella putkilokasvien lajirunsauden kasvuun (kuva 9b).

Käsivarren alueella kokonaislajirunsaus on vähentynyt alarinteillä ja kasvanut ylärinteillä suhteessa korkeuteen vuosikymmenten aikana. Putkilokasvien lajirunsaus on vähentynyt alaosissa tuntureita ja kasvanut yläosissa. Sammalten kohdalla muutos on hyvin vähäistä. Korkeusgradientin alaosissa on tapahtunut hivenen lajirunsauden vähentymistä. Jäkäliden kohdalla lajirunsaus on vähentynyt tuntureiden alaosissa hivenen ja kasvanut yläosissa (kuva 10). Putkilokasvien runsastuminen liittyy pensastumiseen, jonka on raportoitu edistyneen arktisissa ja alpiinisissa ympäristöissä (Myers–Smith ym. 2011, Naito & Cairns 2011, Frost & Epstein 2013). Myös porojen laidunnus on voinut edistää putkilokasvien esiintymistä, koska tiedetään, että laidunnuksen vaikutuksesta vähentynyt jäkäläkerros tarjoaa tilaa muille lajeille, esimerkiksi putkilokasveille (Tømmervik ym. 2008). Toisaalta Käsivarren alueen korkeusgradientin alaosissa putkilokasvien lajimäärän väheneminen voi johtua korkeasta laidunnuspaineesta (taulukko 2) ja muutoksista lajikoostumuksessa. Teorian mukaan ruohovartisten kasvien määrä lisääntyy alpiinisilla habitaateilla ja tämä johtaa lajiston samankaltaistumiseen ja siten biodiversiteetin alenemiseen (Wilson & Nilsson 2009). Tuloksissa on nähtävissä tämän suuntaista tulosta *Carex vaginatan* ja *Juncus trifiduksen* osalta (liite 5).

Tulokset kokonaislajimäärän ajallisesta muutoksesta suhteessa korkeusgradienttiin tukee teoriaa (Lenoir ym. 2008; Steinbaueria ym. 2018) siinä suhteessa, että kokonaislajimäärä on lisääntynyt tuntureiden huipuilla koko tutkimusalueella ja Käsivarren osa-alueella. Kokonaislajimäärä on puolestaan vähentynyt kaikilla osa-alueilla korkeusgradientin alaosissa (kuva 6). Lajien levinneisyyden alarajalla on tapahtunut muutosta, mikä voi olla yleisellä tasolla yhteydessä paikallisten sukupuuttojen syntyyn. Muutokset koko levinneisyysalueen sekä ala- että ylärajalla on syytä huomioida levinneisyyden muutoksia tarkasteltaessa. Yhden ääripään tarkastelussa jää kokonaiskuva ja vaikutusten arviointi vajaaksi (Felde, Kapfer & Grytnes 2012).

Toiseen tutkimuskysymykseen eliöryhmien välisestä lajirunsausmuutoksesta koko tutkimusalueella voidaan todeta, että putkilokasvien ja sammalten lajirunsausmuutos on vähäistä. Jäkäliden lajirunsausmuutos on eliöryhmistä selkein. Jäkäliden lajirunsaus on vähentynyt alarinteillä ja

kasvanut ylärinteillä ajan kuluessa koko tutkimusalueella (kuva 7c). Tämän suuntainen tulos jäkälien kohdalla tukee osittain Cornelissen ym. (2004) ja Vanneste ym. (2017) saamia tuloksia, joissa jäkälien lajirunsaus on vähentynyt. Heidän mukaansa jäkälien vähentyminen on seurausta putkilokasvien runsastumisesta. Tuloksissa koko tutkimusalueen kohdalla on havaittavissa hyvin vähäistä putkilokasvien lajirunsauden kasvua korkeusgradientin yläosissa (kuva 7a). Teorian perusteella ilmastonmuutos vaikuttaa eri tavalla lajiryhmiin, esim. Woodin ja Marquissin (1997) ja Louise ym. (2012) mukaan, joten tulokset ovat siinä suhteessa samassa linjassa teorian kanssa. Teorian mukaan putkilokasvien peittävyys kasvu johtaa yleisellä tasolla jäkälien ja sammalten peittävyys väheneeseen (Jägerbrand ym. 2012; Alatalo ym. 2017). Jäkälien lajirunsauden vähäistä kasvua korkeusgradientilla voidaan selittää osittain sillä, että ne ovat osoittaneet joustavuutta ilmastonmuutosta vastaan. Ilman hiilidioksidipitoisuuden kasvu voi edistää jäkälien typen sitomiskykyä ja edistää niiden tuottavuutta (Wood & Marquiss, 1997). Teorian mukaan (Cornelissen ym. 2004; Alatalo ym. 2017) jäkälät voivat vähentyä ilmaston lämpenemisen ja porojen intensiivisen laidunnuksen seurauksena ala-alpiinisilla habitaateilla, jos putkilokasvien määrä tai peittävyys kasvaa. Osa-alueita tarkasteltaessa jäkälien lajirunsaus onkin vähentynyt eteläisellä ja keskisellä alueella ja siellä nimenomaan alaosissa tuntureita (kuvat 8c ja 9c). Tämän suuntainen tulos tukee aikaisempaa teoriaa jäkälien vähentymiseen liittyen sekä porojen laidunnuksen että ilmastonlämpenemisen vaikutuksesta (Pegau 1970; Tømmervik ym. 2008; Alatalo ym. 2017). Keskisellä osa-alueella myös putkilokasvien lajirunsauden kasvu korkeusgradientin alaosassa vaikuttaa jäkälien vähentymiseen kyseisellä osa-alueella (kuva 9a). Tämä tukee teoriaa (mm. Cornelissen ym. 2004 & Vanneste ym. 2017).

Yksittäisten lajien tarkastelun mukaan osan lajien esiintyvyydet ovat pienentyneet ja osan kasvaneet (liite 5). Muutaman lajin osalta keskikorkeudet ovat kasvaneet, mutta suurimmalla osalla ei ole tapahtunut muutosta. Kaikilla tilastollisesti merkitsevästi muuttuneilla lajeilla keskikorkeus on siirtynyt ylöspäin (taulukko 6). Tämä tukee Steinbauer ym. (2018) saamia tuloksia. Lajit ovat siirtyneet korkeusgradientilla ylöspäin, mikä voi vaikuttaa tuntureilla lajirunsauden kasvuun suhteessa korkeusgradienttiin. Kolmanteen tutkimuskysymykseen ”Mitkä lajit ovat ajallisen tarkastelun perusteella lisääntyneet ja mitkä lajit vähentyneet koko korkeusgradientilla?” voidaan sanoa, että jäkälillä ja sammalilla muutos on ollut yksittäisiä lajeja tarkasteltaessa merkittäväntä (taulukot 5 ja 6).

Sammalet ja jäkälät muodostavat pohjoisten alueiden biodiversiteetistä suuren osan. Joillakin alueilla ne muodostavat suuremman osan biomassasta kuin putkilokasvit (Lang ym. 2012). Jäkälien yksittäistarkastelussa (liite 5) selviää, että useiden lajien esiintyvyys on vähentynyt ja keskikorkeus kasvanut. Jäkälien esiintyvyyden pienentymiseen voi vaikuttaa yleisellä tasolla putkilokasvien

runsastuminen ja niiden peittävyiden kasvu (Jägerbrand ym. 2012; Louise ym. 2012; Alatalo ym. 2017). Tässä tutkimuksessa putkilokasvien lajirunsauden kasvua näyttäisi tapahtuneen keskisen osa-alueen korkeusgradientin alaosissa ja Käsivarren alueen tuntureiden yläosissa, joista keskisellä alueella jäkäliden esiintyvyydessä havaittiin vähentymistä (kuva 10c). Liitteen 5 lajilistan jäkälälajeista *Cladonia pyxidatan* (ruskotorvijäkälä), *Cladonia chlorophaean* (jauhetorvijäkälä), *Cladonia rangiferinan* (harmaaporonjäkälä) ja *Cladonia uncialisin* (okatorvijäkälä) esiintyvyydet ovat kasvaneet ajan myötä. Näistä erityisesti harmaaporonjäkälän esiintyvyyden muutos on ollut suurta. Joidenkin jäkälälajien ilmastonlämpenemisen sietokyky on parempi kuin toisten, esimerkiksi typen ja hiilen sidontaan ja sitä kautta tuottavuuden lisääntymiseen liittyen (Wood & Marquiss 1997). Teorian mukaan torvijäkälät (*Cladonia spp.*) ovat pioneerilajeja, mikä on voinut edistää niiden esiintyvyyden kasvua keskisen ja Käsivarren alueen tuntureiden yläosissa noin 700–900 metrin korkeudessa. Useat torvijäkälät ovat sellaisia, jotka levittäytyvät ensimmäisten lajien joukossa avaralle ja muokatulle alueelle, mutta voivat hävitä, kun ympäristö kasvaa umpeen muiden lajien toimesta (Norokorpi ym. 2008; Laaka-Lindberg, Anttila & Syrjänen 2009). Myös laidunnuspaine on voimakasta näillä korkeuksilla (taulukko 2). Porojen laidunnus ja tallaus muokkaa ympäristöä sellaiseksi, jossa menestyy avaralla ja paljaalla kivennäismaalla viihtyvät jäkälät (Rikkinen 2014). Muiden 13 jäkälälajin esiintyvyydet vähenivät ja keskikorkeudet kasvoivat. Poikkeuksena tunturikorvajäkälä (*Nephroma expallidum*), jonka keskikorkeus väheni (liite 5). Taulukon 6 jäkälälajien esiintyvyydet vähenivät ja keskikorkeudet kasvoivat. Tämän suuntainen tulos tukee hajontakuvioita tutkimusalueen eri osista (kuvat 7c, 8c ja 9c). Tulos tukee myös teoriaa, jonka mukaan jäkäliden esiintyvyys ja peittävyys vähenee joko suoraan ilmastonlämpenemisen tai sen epäsuorien vaikutusten kuten putkilokasvien esiintyvyyden lisääntymisen takia (Lang ym. 2012; Vuorinen ym. 2017). Lisäksi lisääntynyt vuotuinen lämpösumma ja sademäärä tutkimusalueella on voinut vaikuttaa jäkäliden esiintyvyyteen negatiivisesti (esim. Lang ym. 2012 mukaan). Suurinta näiden ilmastotekijöiden muutos on ollut eteläisellä osa-alueella (Maliniemi ym. 2018), jossa myös jäkäliden lajimäärän vähentyminen on ollut suurinta.

Kahden sammallajin yksittäistarkastelussa kummankin esiintyvyys on pienentynyt ja keskikorkeus kasvanut ajan kuluessa (taulukko 6). Hajontakuvioiden perusteella sammalten lajirunsaus on eteläisellä ja keskisellä alueella kasvanut alarinteillä ja vähentynyt ylärinteillä ja Käsivarren alueella hivenen vähentynyt alarinteillä. Sammalten esiintyvyyden vähentymisestä on raportoitu lämpenemisen myötä (esim. Lang ym. 2012). Nuokkuvarstasammalen (*Pohlia nutans*) esiintyvyyden ja keskikorkeuden kasvua voi selittää se, että se on rahkasammalten ohella monipuolisilla kasvupaikoilla, myös metsissä, pärjäävä laji, joka on hyötynyt ilmastonlämpenemisestä muiden sammallajien kustannuksella. Myös maksasammalet ovat niitä,

jotka voivat hyötyä ilmastonlämpenemisestä (Hobbie & Chapin 1998; Lang ym. 2012). Yksittäistarkastelun tulokset tukevat osittain aikaisempaa tutkimustietoa, jonka mukaan sammalten lajirunsaus kasvaa suhteessa korkeuteen (Bruun ym. 2006). Sammallajien pioneeriominaisuudet ja joidenkin sammallajien, esimerkiksi rahkasammalten, joustavuus ilmastonlämpenemistä kohtaan voivat vaikuttaa tähän. Muutoin lajilistan (liite 5) perusteella sammalten muutokset vaihtelevat. Osalla lajeista esiintyvyys ja keskikorkeus on kasvanut ja osalla pienentynyt.

Sammalten osalta liitteen 5 tuloksista löytyy niin sanottuja metsälajeja, joiden esiintyvyydet ovat kasvaneet ajallisesti tarkasteltuna. Tällaisia lajeja ovat *Pleurozium schreberin* (seinäsammal), *Dicranum bergerii* (rämekynsisammal), *Dicranum scoparium* (kivikynsisammal), *Polytrichum juniperinum* (kangaskarhunsammal). Myös *Barbilophozia floerkei* (pohjanpykäsammal), *Barbilophozia kunzeana* (aapapykäsammal), *Barbilophozia lycopodioidesin* (vaarapykäsammal) esiintyvyydet ovat kasvaneet, vaikka niiden kasvupaikkoja eivät ole pelkästään metsät. Tämän suuntainen metsälajien esiintyvyyden kasvun lisääntyminen tukee mm. Lang ym. (2012) tutkimustuloksia. Lang (2009) ja Lang ym. (2012) mukaan lämpötilojen nousun ja sademäärän kasvun odotetaan vaikuttavan sammalten menestymiseen. Onkin raportoitu, että useiden sammalten yhteyttämisteho on laskussa lämpötilojen nousun takia (Lang ym. 2012). Tutkimusalueen lämpösumman ja sademäärän kasvu on voinut vaikuttaa eteläisellä ja keskisellä alueella sammalten lajimäärän vähenemiseen. Toisaalta rahkasammalten (*Sphagnum*) on raportoitu sietävän lämpötilan nousua paremmin kuin muiden sammalien. Yhdessä kosteuden lisääntymisen kanssa ne jopa hyötyvät ilmastonlämpenemisestä (Hobbie & Chapin 1998; Lang ym. 2012).

Sammalten lajimäärän kasvaminen tuntureiden alaosissa eteläisellä ja keskisellä alueella voi olla yhteydessä paikallisten sukupuuttojen syntyyn, koska Felden, Kapferin & Grytnesin (2012) mukaan alarajan levinneisyyden muutos korkeammalle voi johtaa lajien paikalliseen sukupuuttoon tuntureilla. Alarajan levinneisyyttä selitetään kilpailun sietokyvyllä (Crawford 2008), joten sammalten lajimäärän lasku voi johtua putkilokasvien lajimäärän kasvusta, mitä on tapahtunut erityisesti keskisellä alueella (kuva 9). Toisaalta Klanderundin (2005) ja Bruun ym. (2006) mukaan kilpailu ei ole yhtä tärkeä tekijä kasvilajiyhteisöjen muokkaajana tundra-alueilla kuin korkean tuottavuuden alueilla. Kuvan 2 mukaan sukupuuttoviivettä lisää mikroilmastotaskut ja demografinen hitaus. Woodin ja Marquissin (1997) mukaan sammalet selviytyvät pieninä populaatioina ympäristöstä poikkeavilla mikrohabitaateilla ja osa sammalista on hitaita hajoamaan. Nämä tekijät hidastavat sukupuuton syntyä alpiinisilla alueilla. Sammalten lajimäärän kasvamiseen alarinteilla on voinut vaikuttaa lyhyt sukupolvenväli, korkea hedelmällisyys ja levittäytymiskyky ja eläinvektorit. Ne ovat levittäytymisviivettä heikentäviä tekijöitä (kuva 2).

Putkilokasvien eli *Festuca ovinan* (lampaannata) ja *Saussurea alpinan* (lääte) kohdalla niin ikään esiintyvyyden keskikorkeus on kasvanut, mutta havaintojen määrä ei. Lätteen esiintyvyys on ollut koko aineistossa todella pieni, joten pelkästään sen lajin muutoksista ei voi tehdä yleistyksiä. Näiden kahden putkilokasvin yksittäistarkastelun tulokset tukevat sitä teoriaa, jonka mukaan heinä- ja ruoholajit yleistyvät korkeilla habitaateilla ilmastonmuutoksen seurauksena (Wilson & Nilsson 2009; Hudson & Henry 2009; Venn ym. 2014). Käsivarren alueella heinä- ja ruohokasvien siirtyminen ylöspäin voi johtua porojen laidunnusvaikutuksesta. Kun porot tallovat maastoa ja syövät kasvillisuutta, niin generalistilajit eli heinät ja ruohot valtaavat tällaiset kasvuympäristöt ensimmäisenä (Sirotnak & Huntly 2000; Olofsson 2006). Tämä johtuu pitkän aikavälin vaikutuksesta, jossa kasvinsyöjät vähentävät ravinteiden saatavuutta maaperässä. Ne edistävät tahattomasti ei-toivottujen lajien, esimerkiksi heinien, kasvua, joiden tuottama karike on heikompilaatuista kuin varpujen. Se voi johtaa lopulta ravinteiden vähentymiseen maaperässä.

Putkilokasveista *Arctostaphylos alpinan* (riekonmarja), *Juniperus communisin* (kataja), *Carex vaginatan* (tuppisara), *Juncus trifiduksen* (tunturivihvilä), *Calluna vulgariksen* (kanerva), *Pinus sylvestriksen* (mänty) ja *Vaccinium myrtilluksen* (mustikka) esiintyvyydet ovat lisääntyneet ajan myötä (liite 5). Lajien keskikorkeus on pysynyt melko samana poikkeuksena tuppisara, jolla se on kasvanut hieman. Näistä lajeista riekonmarja, kataja, kanerva, mänty ja mustikka ovat sellaisia, joiden esiintyvyyksien lisääntyminen johtaa myös selvästi peittävyiden kasvuun, mikä voi johtaa muiden eliöryhmien, sammalten ja jäkälien, peittävyksien vähentymiseen. Keskisellä alueella ja Käsivarren alueen ylätuntureilla tapahtunut putkilokasvien lajimäärän lisääntyminen liittyy näiden lajien esiintyvyyksien lisääntymiseen.

Teorian mukaan (Cornelissen ym. 2004) ja Fraser ym. 2014) juuri putkilokasvien lajirunsauden noustessa jäkälien määrä vähenee. Saman suuntaista tulosta sammalille on saanut Jägerbrand ym. (2012), joiden mukaan putkilokasvien peittävyksien kasvu vaikuttaa negatiivisesti sammalten peittävyysiin. Tuloksissa (liite 5) joidenkin sammal- ja jäkälälajien esiintyvyydet ovat kyllä pienentyneet ajallista muutosta tarkasteltaessa, mikä voi johtua peittävien putkilokasvien (riekonmarja, kataja, mustikka, kanerva, mänty) esiintyvyyksien kasvusta. Muiden putkilokasvien eli *Calamagrostis lapponican* (lapinkastikka), *Lycopodium annotinum* (riidenlieko), *Pedicularis lapponican* (lapinkuusio) ja *Solidago virgaurean* (kultapiisku) esiintyvyydet ovat vähentyneet ajan myötä. Keskikorkeudet ovat pysyneet samana. Käsivarren alueen alatuntureiden putkilokasvilajirunsauden vähenemiseen on voinut vaikuttaa lisäksi porojen tallaus ja laidunnus, minkä tiedetään vaikuttavan jäkälien esiintyvyyden lisäksi myös sammaliin ja putkilokasveihin (Mattila & Helle 1978). Suuren nisäkkäät muokkaavat tundrakasvillisuutta heinämäisempään ja aromaisempaan suuntaan samalla hilliten pensastumista, mikä vaikuttaa joidenkin putkilokasvien

esiintyvyyteen negatiivisesti (Zimov ym. 1995; Olofsson ym. 2004). Myös aikaisemmin mainittujen peittävien putkilokasvien lisääntyminen on voinut heikentää lapinkastikan, riidenlieon, lapinkuusion ja kultapiiskun esiintymistä. Teoria tukee jossain määrin näitä saatuja tuloksia putkilokasvien esiintyvyyden muutoksesta, sillä tiedetään, että putkilokasvien lajirunsaus (Clavel 2010) ja peittävyys (Cornelissen 2004, Grabherr ym. 2010, Vanneste ym. 2017) on kasvanut ilmastonlämpenemisen myötä pohjoisilla habitaateilla.

Putkilokasvien yksittäistarkastelussa on nähtävissä generalistilajien eli heinien, sarojen ja ruohojen esiintyvyyden lisääntymistä. Tällaiset lajit pärjäävät vaihtelevissa ympäristöissä ja muuttuvissa olosuhteissa paremmin kuin specialistilajit, jotka vaativat ympäristössä tietynlaiset olosuhteet eivätkä sopeudu muuttuviin oloihin yhtä nopeasti. Generalistilajien menestymisestä specialistilajien kustannuksella on raportoinut esim. Britton ym. (2009) ja Clavel (2010). Tämän suuntainen kehitys voi johtaa lajiston samankaltaistumiseen. Louise ym. (2012) mukaan erityisesti alpiiniset ja boreaaliset kangasyhteisöt ovat lajiston samankaltaistumisen kohteena. Lajiston samankaltaistuminen, putkilokasvien peittävyuden lisääntyminen ja pensastuminen liittyvät toisiinsa. Putkilokasvien esiintyvyyden ja peittävyuden lisääntyminen johtaa pensastumiseen arktis-alpiinisilla alueilla, mikä puolestaan johtaa lajiston samankaltaistumiseen ja täten vaikuttaa negatiivisesti lajirunsauteen (Myers–Smith ym. 2011; Kitagawa ym. 2019; Wallace and Baltzer 2020). Katajan ja männyn esiintyvyyden lisääntyminen viittaavat pensastumiseen.

Teorian mukaan (Crawford & Jeffree 2007 ja Crawford 2008) pensasmainen kasvillisuus voi hyötyä talven lämpötilojen noususta ja olosuhteiden muuttumisesta mereisemmäksi. Pensastumisesta arktisilla ja alpiinisilla alueilla on raportoitu mm. Myers–Smith ym. (2011), Naito & Cairns (2011), Frost & Epstein (2013) osalta. Tuloksissa pensastumiseen liittyviä eliöryhmäkohtaisia muutoksia on putkilokasvien lajirunsauden kasvu keskisen alueen tuntureiden alaosissa ja Käsivarren alueella lajirunsauden kasvu yläosissa tuntureita. Putkilokasvien lajirunsauden kasvu ei ole eliöryhmän sisällä tasaista, vaan osa putkilokasveista hyötyy ilmastonlämpenemisestä ja runsastuu, minkä johdosta toisten lajien runsaus vähenee. Putkilokasvien peittävyuden kasvua voidaan selittää pensastumisella, koska pensaas peittävät tehokkaasti maan pinnan (Myers–Smith ym. 2011; Naito & Cairns 2011). Tuloksissa *Pinus sylvestriksen* (mänty) ja *Juniperus communisin* (kataja) esiintyvyyksien lisääntyminen liittyy tähän. Putkilokasvilajirunsauden kasvulla ja pensastumisella (Wallace and Baltzer 2020) on yleisellä tasolla negatiivinen vaikutus pohjoisten ekosysteemien biodiversiteettiin, koska suuri osa tällaisten alueiden monimuotoisuudesta johtuu sammalten ja jäkälien runsaudesta (Lang ym. 2012). Kanervakasvien (kanerva, mustikka, riekonmarja) dominointi ala- ja keskikorkeuksilla korkeusgradienttia näyttää vähentävän muiden putkilokasvien esiintymistä näillä alueilla. Niiden väheneminen yläkorkeuksilla antaa tilaa muille putkilokasveille (Bruun ym. 2006).

Tuloksissa (liite 5) esiintyvyyden osalta lisääntyneet lajit *Carex vaginata* (tuppisara) ja *Juncus trifidus* (tunturivihvilä) ovat sellaisia generalistilajeja, jotka hyötyvät pensasmaisten varpujen vähennyttyä (Rooney ym. 2004 & Britton ym. 2009). Teorian mukaan varpujen ja alhaisempien korkeuksien kasvilajien määrä tulee kasvamaan lämpenemisen myötä (Wilson & Nilsson 2009; Felde ym. 2012), johon tässä tutkielmassa kanervakasvien esiintyvyyksien lisääntyminen viittaa.

Ilmastonlämpenemisen epäsuorat vaikutukset on syytä huomioida muutoksien tarkastelussa. Kasvinsyöjät ja tuholaiset voivat siirtyä ilmastonlämpenemisen seurauksena pohjoisemmas ja korkeammalle tuntureilla, jolloin ne voivat muuttaa alpiinisten tundra-alueiden kasvillisuutta herkemmin kuin muilla alueilla, koska niitä esiintyy siellä lähtökohtaisesti vähemmän kuin muualla. Kasvinsyöjien ja tuholaisien vaikutukset voivat olla kohtalokkaita kasviyhteisölle, koska ne eivät ole sopeutuneet näihin tekijöihin hyvin. Vaikka ilmaston lämpeneminen näyttää yleisellä tasolla aiheuttavan lajien siirtymistä pohjoisemmas ja ylöspäin habitaateilla sekä lajirunsauden kasvua (Walther, Beissner & Burga 2005; Holzinger ym. 2008), niin paikallisella tasolla huonosti tuholaisiin tai kasvinsyöjiin sopeutuneet lajit voivat kuolla sukupuuttoon (Pellissier ym. 2012; Rasmann ym. 2014; Alexander ym. 2017). Epäsuorat ilmastonmuutoksen vaikutukset lajien välisiin suhteisiin voi olla paikallisten sukupuuttojen kannalta ratkaisevampaa kuin suorat ilmastovaikutukset.

Muita epäsuoria ilmastonlämpenemisen vaikutuksia on sademäärän lisääntyminen, lumi- ja jääpeitteen pienentyminen ja sen keston lyhentymisen ja lisääntynyt hiilidioksidin määrä ilmakehässä. Nämä kaikki yhdessä ilman lämpötilojen nousun kanssa muuttavat elinympäristön olosuhteita (Crawford 2008 ja Shaver ym. 2011). Tutkimusalueella ilmasto-olot (lämpötila ja sademäärä) ovat muuttuneet. Eniten muutosta on lämpösumman ja sademäärän kasvussa on ollut eteläisellä alueella, toiseksi eniten keskisellä alueella ja vähiten Käsivarressa (Maliniemi ym. 2018). Tämän suuntainen kehitys voi muuttaa tutkimusalueen sisäisiä olosuhteita äärevämmiksi, minkä seurauksena osa lajeista hyötyy ilmastonlämpenemisestä ja sen seurauksista ja osa ei. Talven lämpötilojen nousu muuttaa tulevaisuudessa mantereisia olosuhteita mereisempään suuntaan, minkä odotetaan vaikuttavan esimerkiksi männyn, mustikan ja kanervan esiintymisalueisiin. Niiden odotetaan vetäytyvän mereisiltä habitaateilta (Crawford 2008). Liitteessä 5 näiden lajien osalta merkittävin muutos esiintyvyyden kasvussa on männyllä. Toiseksi huomattavin esiintyvyyden muutos on kanervalla. Mustikan esiintyvyyksikin on kasvanut. Keskikorkeudessa ei ole merkittävää muutosta millään näistä lajeista. Wilsonin & Nilssonin (2009) ja Felden ym. (2012) mukaan varpujen määrä tulee lisääntymään lämpenemisen myötä ja tuloksista löytyy yhteneväisyyttä tähän teoriaan. Männyn esiintyvyyden kasvu voi johtua puurajan mahdollisesta etenemisestä. Käsivarren alueella putkilokasvien lajirunsaus on kasvanut suhteessa korkeuteen tuntureiden yläosissa (kuva 10a) ja puurajan etenemisen tiedetään korreloivan ilman lämpötilan nousun kanssa (Lloyd ym. 2002; Truong

ym. 2006; Crawford 2008; Harsch ym. 2009 ja Zhang 2013), joten on mahdollista, että tutkimusalueella männyn esiintyvyyden kasvu liittyy puurajan etenemiseen, koska tiedetään, että tutkimusalueen lämpösumma on noussut ajan saatossa.

Työn mahdolliset virhelähteet tulevat jo aiemmin käsitellystä uudelleenkartoitusmenetelmästä, vaikkakin menetelmä on pienistä virheistä huolimatta tähän työhön kaikista paras. Muut mahdolliset virheitä aiheuttavat tekijät liittyvät valittuihin tilastollisiin menetelmiin ja niiden soveltamiseen. Tässä tutkimuksessa virhettä pienentää tutkimusaineiston suuri havaintomäärä (n=412), tunturikangaskasvillisuuden yleinen homogeenisuus tutkimusalueella ja se, että paikantamiseen liittyvä virhe jää pieneksi, koska suoria parittaisia vertauksia ei tehdä vanhan ja uuden aineiston välillä, vaan vanhan ja uuden aineiston lajimäärää tarkastellaan erikseen molempina aikoina.

8. Yhteenveto ja johtopäätökset

Tämän tutkimuksen tavoitteena on ollut selvittää ja tarkastella miten kasvilajirunsaus on muuttunut Pohjois-Fennoskandiassa tuntureiden korkeusgradientilla vuosikymmenten aikana. Tätä ajallista muutosta on tutkittu putkilokasvien, sammalten ja jäkälien osalta sekä niistä koostuvan kokonaislajirunsauden osalta vuosina 1964–1986 kartoitettujen kasvillisuusruutujen ja niiden 2010-luvulla uudelleenkartoitettujen vastineiden avulla. Tutkimusalue sijaitsee Pohjois-Fennoskandiassa ja se on jaoteltu kolmeen osa-alueeseen. Aineiston tarkastelussa on käytetty tunnuslukuja, hajontakuvioita, ja tilastollisina menetelminä sekamalleja ja parittaisia vertailuja.

Ensimmäisenä tutkimuskysymyksenä on ”Miten lajirunsaus on muuttunut pitkällä aikavälillä suhteessa korkeusgradienttiin Fennoskandian tuntureilla ja miten muutos eroaa eri maantieteellisten osa-alueiden (eteläinen, keskinen ja Käsivarren alue) välillä?”, johon voidaan vastata, että kokonaislajirunsaus on vähentynyt suhteessa korkeusgradienttiin koko tutkimusalueella tuntureiden alaosissa. Yläosissa korkeusgradienttia kokonaislajimäärä on kasvanut hieman. Jälkimmäinen tulos tukee aikaisempia tutkimustuloksia tunturikasvilajirunsauden muutoksesta ilmaston lämpenemiseen liittyen. Tämän suuntaista tulosta on odotettavissa tulevaisuudessa ilmastonlämpenemisen seurauksena, erityisesti putkilokasvien osalta. Puurajan siirtymisestä ylöspäin korkeusgradientilla ja leveysasteilla on raportoitu useissa tutkimuksissa (Lloyd ym. 2002; Truong ym. 2006; Harsch ym. 2009; Zhang 2013) ja puurajan tiedetään korreloivan ilman lämpötilan kanssa. Tuloksissa on mukana vain mänty Fennoskandian puulajeista, joten pelkästään sen perusteella ei voi sanoa puurajan

edenneen tutkimusalueella. Lämpötilojen nousun myötä on tulevaisuudessa odotettavissa, että puuraja tulee etenemään tutkimusalueella.

Lajimäärämuutokset vaihtelevat osa-alueiden ja eliöryhmien välillä. Kokonaislajimäärä eteläisellä alueella on vähentynyt koko korkeusgradientilla. Keskisellä ja Käsivarren alueella lajimäärissä ei tapahtunut muutosta. Toiseen tutkimuskysymykseen ”Miten lajirunsaus ja siinä tapahtuneet muutokset eroavat putkilokasvien, sammalten ja jäkälien välillä?” voidaan vastata, että koko tutkimusalueen osalta putkilokasvien ja sammalten lajimäärissä ei ollut merkitseviä muutoksia, mutta jäkälien lajimäärät vähenivät huomattavasti tuntureiden alaosissa ja kasvoivat yläosissa. Putkilokasvien lajirunsaus kasvoi keskisellä alueella ja Käsivarren yläosissa. Putkilokasvien lajimäärät vähenivät Käsivarren alaosissa. Sammalten lajimäärät vähenivät kaikilla osa-alueilla. Tulosten mukaan lajirunsaudet voivat kasvaa tulevaisuudessa. On odotettavissa, että arktis-alpiinisilla alueilla putkilokasvien optimikorkeus siirtyy ylöspäin korkeusgradientilla. Myös lajirunsaus kasvaa todennäköisesti tuntureiden yläosissa. Sammalten ja jäkälien esiintyvyydet vähenevät putkilokasvien esiintyvyyksien lisääntymisen vaikutuksesta, mikä vaikuttaa arktis-alpiinisilla alueilla biodiversiteettiin negatiivisesti.

Kolmanteen tutkimuskysymykseen ”Mitkä lajit ovat ajallisen tarkastelun perusteella lisääntyneet ja mitkä lajit vähentyneet korkeusgradientin eri osilla?” voidaan vastata, että kaikista eliöryhmistä löytyi lajeja, jotka ovat sekä lisääntyneet että vähentyneet. Jäkälillä ilmeni torvijäkäläsuvun lajien (*Cladonia spp.*) esiintyvyyden kasvua. Moni tämän suvun lajeista on tunturialueilla pioneerilaji. Toisaalta torvijäkäläien osalta on myös lajeja, joiden esiintyvyys on pienentynyt. Sammalten osalta joidenkin metsälajien esiintyvyys kasvoi ajan myötä. Tulevaisuudessa sammalten osalta odotetaan vaihtelevia muutoksia lämpenemiseen liittyen. Joidenkin lajien yhteyttämisteho kärsii lämpenemisestä, kun osa lajeista sietää lämpötilan nousua ja sademäärän kasvua paremmin. Putkilokasvien kohdalla on havaittavissa generalistilajien (tuppisaran ja tunturivihvilän), kanervakasvien, männyn ja katajan esiintyvyyden kasvua, mikä tukee aikaisempaa teoriaa. Niin ikään osa putkilokasvien esiintyvyyksistä (lapinkastikka, riidenlieko, lapinkuusio ja kultapiisku) väheni ajan myötä. Peittävien pensasmaisten putkilokasvien esiintyvyyden kasvu on voinut vaikuttaa tähän. Korkeusgradientti on Bruun ym. (2006) tutkimuksen mukaan tärkeä lajirunsauden selittäjänä. Samansuuntaista tulosta on nähtävissä myös eliöryhmien kohdalla, kun kaikkien kolmen ryhmän lajimäärän muutosta merkitsevästi selittää korkeus- muuttuja. Jäkäläien kohdalla muutkin muuttujat ovat merkitseviä.

Nykyinen arktisen alueen lämpeneminen on muuhun ympäristöön nähden nopeampaa, joten vaikutuksia kasvillisuuteen on vaikeampi ennustaa. Se kuitenkin tiedetään, että arktis-alpiininen kasvillisuus ja sen levinneisyysalue tulee muuttumaan, ja merkkejä muutoksesta on jo nähtävissä.

Mahdollisia jatkotutkimusaiheita on yksittäisten lajien esiintyvyyden ja levinneisyyden tarkastelu vielä tarkemmin. Yksittäiset lajit voisi jaotella habitaattivaatimuksen perusteella ryhmiin (esimerkiksi selkeästi metsälajeihin ja tunturilajeihin) ja ryhmien välistä lajirunsausmuutosta voisi tarkastella tarkemmin suhteessa korkeusgradienttiin. Uudelleenkartoitus menetelmänä sopisi ajallisen muutoksen tarkasteluun. Aikaisemman tutkimuksen perusteella tiedetään, että pitkäkestoista lumipeitettä suosivat lajit ovat siirtyneet ylöspäin korkeusgradientilla. Lumen vaikutusta on tutkittu vähän tunturilajien kohdalla. Tiedetään, että ilmaston lämpeneminen vaikuttaa lumipeitteeseen, sekä sen paksuuteen että keston, voimakkaasti. Se olisikin yksi tärkeä tutkimuksen kohde tunturikasvilajirunsauden muutokseen liittyen.

9. Läheteet

- Aalto, J., A. Venäläinen, R. K. Heikkinen & M. Luoto (2014). Potential for extreme loss in high latitude Earth surface processes due to climate change. *Geophysical Research Letters*, 41, 3914-3924.
- Abbott, R. J. & C. Brochmann (2003). History and evolution of the arctic flora: in the footsteps of Eric Hulten. *Molecular ecology* 12, 299-313.
- Ahti, T., Hämet-Ahti, L. & Jalas, J. (1968). Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *Annales Botanica Fennici* 5, 169-211.
- Alatalo, J. M., C. J. Little, A. K. Jägerbrand, U. Molau. (2015). Vascular plant abundance and diversity in an alpine heath under observed and simulated global change. *Scientific reports*, 5 (10197). <https://doi.org/10.1038/srep10197>
- Alatalo, J. M., A. K. Jägerbrand, S. Chen and U. Molau. (2017). Responses of lichen communities to 18 years of natural and experimental warming. *Annals of Botany*, 120 (1), 159 – 170. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx053>
- Alexander, J. M., Chalmandrier, L., Lenoir, J., Burgess, T. I., Essl, F., Haider, S., Kueffer, C., McDougall, K., Milbau, A., Nuñez, M. A., Pauchard, A., Rabitsch, W., Rew, L. J., Sanders, N. J. and Pellissier, L. (2017). Lags in the response of mountain plant communities to climate change. *Global change biology*, 24 (2), 563-579. <https://doi.org/10.1111/gcb.13976>
- Alexandrova, V. D. (1980). The Arctic and Antarctic: their division into geobotanical areas. Cambridge University press, Cambridge.
- Allen, M. R., M. Babiker, Y. Chen, H. de Coninck, S. Connors, R. van Diemen, O. P. Dube, K. L. Ebi... K. Zickfeld. (2018). Global warming of 1,5 °C. Intergovernmental panel on climate change. Summary for policymakers. <https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/sites/2/2019/05/SR15_SPM_version_report_LR.pdf>
- Andrea J. Britton, Colin M. Beale, Willie Towers, Richard L. Hewison. (2009). Biodiversity gains and losses: Evidence for homogenisation of Scottish alpine vegetation. *Biological conservation* 142: 1728-1739.
- Anisimov, O. A., Vaughan, D. G., Callaghan, T. V., Furgal, C., Marchant, H., Prowse, T. D., Vihjálmsson, H. and Walsh, J. E. (2007). *Polar regions (Arctic and Antarctic)*, 653-685 in Parry, M. L., Canziani, O. F., Palutikof, J. P., Van de Linden, P. J. and Hanson, C. E, editors. Climate Change (2007). Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Araújo, M. B. and Rahbek, C. (2006). How does climate change affect biodiversity? *Science*, 313 (5792), 1396 – 1397.
- Arnesen, T. (1999). Vegetation dynamics following trampling in grassland and heathland in Sølendet Nature Reserve, a boreal upland area in Central Norway. *Nordic Journal of Botany*, 19 (1), 47 –

69. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1999.tb01902.x>

- Austrheim, G. (2002). Plant diversity patterns in semi-natural grasslands along an elevational gradient in southern Norway. *Plant ecology*, 161 (2), 193 – 205.
- Bakker, J. P., Olf, H., Willems, J. H. and Zobel, M. (1996). Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics?
- Beschel, R. E. (1969). The diversity of tundra vegetation. *Proceedings of the Conference on Productivity and Conservation in Northern Circumpolar Lands*, julkaisu nro 8. Edmonton, Alberta.
- Björk, R. G. and U. Molau (2007). Ecology of alpine snowbeds and the impact of global change. *Arctic, Antarctic, and alpine research*, 39 (1), 34 – 43.
- Bokhorst, S. F., J. W. Bjerke, H. Tømmervik, 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.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01554.x>
- Bruun, H. H., J. Moen, R. Virtanen, J. – A. Grytnes, L. Oksanen and 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 (1), 37 – 46.
<https://doi-org.pc124152.oulu.fi:9443/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02421.x>
- Callaghan, T. V., Collins, N. J. and Callaghan, C. H. (1978). Photosynthesis, Growth and Reproduction of *Hylocomium splendens* and *Polytrichum commune* in Swedish Lapland. Strategies of Growth and Population Dynamics of Tundra Plants 4. *Oikos*, 31 (1), 73-88.
- Cahill, A. E., Aiello-Lammens, M. E., Fisher-Reid, M. C., Hua, X., Karanewsky, C. J., Ryu, H. Y., ... Wiens, J. J. (2013). How does climate change cause extinction? *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280 (1750). <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.1890>
- Chapin, F. S. III. (1992). *Arctic ecosystems in a changing climate: an ecophysiological perspective*. Academic press, London.
- Chapin, F. S. and Körner, C. (1995). Arctic and alpine biodiversity: Patterns, causes and ecosystem consequences. *Ecological studies*, 113. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- Chapin, F. S. III, Shaver, G. R., Giblin, A. E., Nadelhoffer, K. J., & Laundre, J. A. (1995). Response of Arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology*, 76 (3), 694–711.
doi:10.2307/1939337
- Choler, P. (2001). Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, 82, (12), 3295 – 3308. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[3295:FACOGI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[3295:FACOGI]2.0.CO;2)
- Chytrý, M., Tichý, L., Hennekens, S. M. and Schaminée, J. H. J. (2014). Assessing vegetation change using vegetation-plot databases: a risky business. *Applied Vegetation Science*, 17 (1), 32-41.
<https://doi.org/10.1111/avsc.12050>

- Clavel, J., R. Julliard and V. Devictor. (2010). Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in ecology and the environment*, 9 (4), 222 – 228. <https://doi.org/10.1890/080216>
- Cook, J., N. Oreskes, P. T. Doran, W. R. L. Anderegg, B., Verheggen, E. W. Maibach, J. S. Carlton, S. Lewandowsky, A. G. Skuce, S. A. Green, D. Nuccitelli, P. Jacobs, M. Richardson, B. Winkler, R. Painting and K. Rice. (2016). Consensus on consensus: a synthesis of consensus estimates on human-caused global warming. *Environmental Research Letters*, 11 (4). <<https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/4/048002>>
- Craine, J. M., T. W. Ocheltree, J. B. Nippert, E. . Towne, A. M. Skibbe, S. W. Kembel and J. E. Fargione. (2013). Global diversity of drought tolerance and grassland climate-change resilience. *Nature climate change*, 3, 63 – 67.
- Crawford, R. M. M. and Jeffrey C. E. (2007). Northern climates and woody plant distribution. In: Ørbæk J.B., Kallenborn R., Tombre I., Hegseth E.N., Falk-Petersen S., Hoel A.H. *Arctic Alpine Ecosystems and People in a Changing Environment*, Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-48514-8_6
- Crawford, R. M. M. (2008). Plants at The margin: ecological limits and climate change.
- Grime, J. P., J. D. Fridley, A. P. Askew, K. Thompson, J. G. Hodgson and Bennett, C. R. (2008). Long-term resistance to simulated climate change in an infertile grassland. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 105, 10028 – 10032.
- Cornelissen, J. H. C., T. V. Callaghan, J. M. Alatalo, A. Michelsen, E. Graglia, A. E. Hartley, ... R. Aerts (2004). Global change and arctic ecosystems: is lichen decline a function of increases in vascular plant biomass? *Journal of Ecology*, 89 (6), 984 – 994. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2001.00625.x>
- Cornelissen, J. H. C., Callaghan, T. V., Alatalo, J. M., Michelsen, A., Graglia, E., Hartley, A. E., Hik, D. S., Hobbie, S. E., Press, M. C., Robinson, C. H., Henry, G. H. R., Shaver, G. R., Phoenix, G. K., Jones, D. G., Jonasson, S., Chapin, F. S., Molau, U., Neill, C., Lee, J. A., Melillo, J. M., Sveinbjornsson, B. & Aerts, R. (2001). Global change and arctic ecosystems: is lichen decline a function of increases in vascular plant biomass? *Journal of Ecology* 89, 984-994.
- Crimmins, S. M., (2011). Flowering range changes across an elevational gradient in response to warming summer temperatures. *Global Change Biology*, 15 (5), 1142-1152. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01831.x>
- Crimmins, S. M., Dobrowski, S. Z., Greenberg, J. A., Abatzoglou, J. T. and Mynsberge, A. R. (2011). Changes in Climatic Water Balance Drive Downhill Shifts in Plant Species' Optimum Elevations. *Science*, 331 (6015), 324-327.
- Demidenko, E. (2013). Mixed Models: Theory and Applications with R. *Wiley series in probability and statistics*, 893.
- Diaz H. F. and Bradley R. S. (1997). Temperature variations during the last century at high elevation sites. *Climatic Change at high elevation sites*, 36: 253–279.

- Dirnböck, T., Essl F. and Rabitsch, W. (2011). Disproportional risk for habitat loss of high-altitude endemic species under climate change. *Global change biology*, 17 (2), 990-996. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02266.x>
- Edwards, M. E. and W. S. Armbruster (1989). A Tundra-Steppe Transition on Kathul Mountain, Alaska, U.S.A. *Arctic and Alpine research*, 21 (3), 296 – 304.
- Elith, J. and J. R. Leathwick (2009). Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction Across Space and Time. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 40, 677 – 679. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Engler, R., Randin, C. F., Vittoz, P., Czaka, T., Beniston, M., Zimmermann, N. E. and Guisan. A. (2009). Predicting future distributions of mountain plants under climate change: does dispersal capacity matter? *Ecography*, 32 (1), 34-45. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.05789.x>
- Engler, R., Randin, C. F., Thuiller, W., Dullinger, S. Zimmermann, N. E., Araujo, M. B., ... Choler, P. (2011). 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. *Global change biology*, 17 (7), 2330-3241.
- Engler, R., W. Hordijk and A. Guisan. (2012). The MIGCLIM R package – seamless integration of dispersal constraints into projections of species distribution models. *Ecography*, 35 (19), 872–878. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07608.x>
- Elsen, P. R. and Tingley, M. W. (2015). Global mountain topography and the fate of montane species under climate change. *Nature Climate Changes*, 5, 772-776. <https://doi.org/10.1038/nclimate2656>
- Eurola, S. and Virtanen, R. (1989). Tunturikasvillisuusopas. Oulun yliopisto, kasvitieteen laitos.
- Eurola, S. and Virtanen, R. (1991). Key to the vegetation of the northern Fennoscandian fjelds. *Kilpisjärvi Biological Station*, notes 12.
- Eurola, S., Huttunen, S. ja Welling, P. (2004). Enontekiön suurtuntureiden paljakan kasvilajistoa. *Kilpisjärven Biologinen Asema, Kilpisjärvi notes 18*.
- Felde, V. A., Kapfer, J., Grytnes, J.-A. (2012). Upward shift in elevational plant species ranges in Sikkilsdalen, central Norway. *Ecogeography*, 35 (10), 922-932. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2011.07057.x>
- Field, R. B. A. Hawkins, H. V. Cornell, D. J. Currie, J. A. F. Diniz-Filho, J.-F. Guegan, 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 (1), 132 – 147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01963.x>
- Fraser, R. H., T. C. Lantz, I. Olthof, S. V. Kokelj, R. A. Sims. (2014). Warming-Induced Shrub Expansion and Lichen Decline in the Western Canadian Arctic. *Ecosystems*, 17 (7), 1151 – 1168.
- Frost, G. V. and Epstein, H. E. (2013) Tall shrub and tree expansion in Siberian tundra ecotones since the 1960s. *Global change biology*, 20 (4), 1264 – 1277. <https://doi.org/10.1111/gcb.12406>

- Gellatly, A. F., W. B. Whalley, J. E. Gordon and R. I. Ferguson. 1986. An observation on trampling effects in North Norway: thresholds for damage. *Norsk Geografisk Tidsskrift – Norwegian Journal of Geography*, 40: 163 – 168. <https://doi.org/10.1080/00291958608621967>
- Gégout, F. J., J. C., Marquet, P. A., de Ruffray, P. and Brisse H. (2008). A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320 (5884), 1768-1771. <https://doi.org/10.1126/science.1156831>
- Gignac, L. D. (2001). Bryophytes as Indicators of Climate Change. *The Bryologist*, 104 (3) pp. 410-420. <https://www.jstor.org/stable/3244774>
- Glanville, H.C., P.W. Hill, L.D. Maccarone, P.N. Golyshin, D.V. Murphy and D.L. Jones (2012). Temperature and water controls on vegetation emergence, microbial dynamics, and soil carbon and nitrogen fluxes in the high Arctic tundra ecosystem. *Functional Ecology* 26: 1366-1380
- Grabherr, G., M., Gottfried, H. Pauli. (2010). Climate change impacts in alpine environments. *Royal geographical society*, 4 (8), 1133 – 1153. <https://doi.org/10.1111/j.1749-8198.2010.00356.x>
- Graae, B. J., Vandvik, V., Armbruster, W. S., Eiserhardt, W. L., Svenning, J.-S., Hylander, K., Ehrlén, J., ... and Lenoir, J. (2018). Stay or go – how topographic complexity influences alpine plant population and community responses to climate change. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 30, 41-50.
- Grime, J. P. (1977). Evidence for Existence of Three Primary Strategies in Plants and its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *American Naturalist*, 111, 1169-1194.
- Guisan, A. and N. Zimmermann (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135 (2 – 3), 147-186.
- Haapasaari, M. (1988). The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation. *Acta Botanica Fennica*, 135, 1-219.
- Halloy, S. (1990). A morphological classification of plants, with special reference to the New Zealand alpine flora. *Journal of vegetation science*, 1 (3), 291 – 304. <https://doi.org/10.2307/3235704>
- Hampe, A. and Jump, A. S. (2011). Climate relicts: Past, present, future. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 42, 313-333. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145015>
- Harrison, S., Damschen, E. I. and Grace, J. B. (2010). Ecological contingency in the effects of climate warming on forest herb communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107 (45), 19362- 19367. <https://doi.org/10.1073/pnas.1006823107>
- Harsch, M. A., P. E. Hulme, M. S. McGlone and R. P. Duncan. (2009). Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology letters*, 12 (10), 1040 – 1049. <https://doi-org.pc124152.oulu.fi:9443/10.1111/j.1461-0248.2009.01355.x>
- Hédl, R. (2004). Vegetation of beech forests in the Rychlebske Mountains, Czech Republic, re-inspected after 60 years with assessment of environmental changes. *Plant Ecology*, 170 (2), 243–265.

- Hédli, R., Kopecký, M. and Komárek, J. (2010). Half a century of succession in a temperate oakwood: from species-rich community to mesic forest. *Diversity and Distributions*, 16 (2), 267-276. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00637.x>
- Hédli, R., M. Bernhardt-Römermann, J.-A. Grytnes, G. Jurasinski, J. Ewald (2017). Resurvey of historical vegetation plots: a tool for understanding long-term dynamics of plant communities. *Applied vegetation science*, 20 (2), 161 – 163.
- Henry, G. H. R., & Molau, U. (1997). Tundra plants and climate change: The International Tundra Experiment. *Global Change Biology*, 3(S1), 1–9. doi:10.1111/j.13652486.1997.gcb132.x
- Hobbie, S. E, F. S. III Chapin. (1998). The response of tundra plant biomass, aboveground production, nitrogen, and CO₂ flux to experimental warming. *Ecology*, 79 (5), 1526 –1544. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[1526:TROTPB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[1526:TROTPB]2.0.CO;2)
- Holzinger, B., Hülber, K., Camenisch, M. and Grabherr, G. (2008). Changes in plant species richness over the last century in the eastern Swiss Alps: elevational gradient, bedrock effects and migration rates. *Plant Ecology*, 195 (2), 179-196. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9314-9>
- Hoover, D. L., A. K. Knapp, M. D. Smith. (2014). Resistance and resilience of a grassland ecosystem to climate extremes. *Ecology*, 95 (9), 2646 – 2656. <https://doi.org/10.1890/13-2186.1>
- Hudson, J. M. G., & Henry, G. H. R. (2009). Increased plant biomass in a High Arctic heath community from 1981 to 2008. *Ecology*, 90(10), 2657–2663. doi:10.1890/09-0102.1
- Ilmatieteenlaitos (2012). Tilastoja Suomen ilmastosta 1981-2010. Pirinen, P., H. Simola, J. Aalto, J.-P. Kaukoranta, P. Karlsson, R. Ruuhela. Raportteja (1). <http://hdl.handle.net/10138/35880>
- IPCC (2001). *Climate change 2001: Impacts, adaptation and vulnerability*. Houghton, J. T. (eds.) Cambridge: Cambridge University press.
- IPCC (2018). Summary for Policymakers—Global warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty. Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, ja T. Waterfield. <
https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/sites/2/2019/05/SR15_SPM_version_report_LR.pdf>
- Johannessen O. M., L. Bengtsson, M. W. Miles, S. I. Kuzmina, V. A. Semenov, G. V. Alekseev, A. P. Nagurnyi, V. F. Zakharov, L. P. Bobylev, L. H. Pettersson, K. Hasselmann, & H. P. Cattle. (2016). Arctic climate change: observed and modelled temperature and sea-ice variability. *Tellus A: Dynamic Meteorology and Oceanography*, 56 (4), 328 – 341. <https://doi.org/10.3402/tellusa.v56i4.14418>
- Jägerbrand A. K., G. Kudo, J. M. Alatalo, U. Molau. (2012). Effects of neighboring vascular plants

- on the abundance of bryophytes in different vegetation types. *Polar Science* 6 (2), 200–208.
<https://doi.org/10.1016/j.polar.2012.02.002>
- Kapfer, J., Hédl, R., Jurasinski, G., Kopecký, M., Schei, F. H. and Grytnes, J.-A. (2017). Resurveying historical vegetation data – opportunities and challenges. *Applied Vegetation Science*, 20, 164–171. <https://doi.org/10.1111/avsc.12269>
- Kelly, A. E. and Goulden, M. L. (2008). Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105 (33), 111823–22826. <https://doi.org/10.1073/pnas.0802891105>
- Kitagawa, R., S. Masumoto, K. Nishizawa, R. Kaneko, T. Osono, M. Hasegawa, M. Uchida, A. S. Mori. (2019). Positive interaction facilitates landscape homogenization by shrub expansion in the forest–tundra ecotone. *Journal of vegetation science*, 31 (2), 234 – 244.
<https://doi.org/10.1111/jvs.12818>
- Kjelvik, S. and L. Kärenlampi. (1975). Plant Biomass and Primary Production of Fennoscandian Subarctic and Subalpine Forests and of Alpine Willow and Heath Ecosystems. Wielgolaski F.E. (eds) Fennoscandian Tundra Ecosystems. Ecological Studies (Analysis and Synthesis), 16, 111 – 120. Springer, Berlin, Heidelberg
- Kopecký, M. and Macek, M. (2015). Vegetation resurvey is robust to plot location uncertainty. A *Journal of Conservation Biogeography: Diversity and Distributions*, 21 (3), 322–330.
<https://doi.org/10.1111/ddi.12299>
- Kummerow, J., McMaster, G. S. and Krause, D. A. (1980). Temperature Effect on Growth and Nutrient Contents in *Eriophorum Vaginatum* Under Controlled Environmental Conditions. *Arctic and Alpine Research*, 12 (3), 335–342. <https://doi.org/10.1080/00040851.1980.1200419>
- Kyllönen, H. (1988). Alpine and subalpine vegetation at Kilpisjärvi, Finnish Lapland: Distribution of biomass and net production and annual variations in biomass. *Acta Universitatis Ouluensis*, A 202.
- Körner, C. (1995). Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations. *Teoksessa* Chapin, F. S. ja Körner, C. Arctic and alpine biodiversity: Patterns, causes and ecosystem consequences. Springer- Verlag, Berlin Heidelberg, s. 45 – 62
- Körner, C. (2003). Alpine Plant Life. Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystem. Springer. Heidelberg. Toinen painos.
- Laaka-Lindberg, S., S. Anttila ja K. Syrjänen (toim.). (2009). Suomen uhanalaiset sammat. Suomen ympäristökeskus, Helsinki. Ympäristöopas. 347 s.
- Ladinig, U., J. Hacker, G. Neuner and J. Wagner (2013). How endangered is sexual reproduction of high-mountain plants by summer frosts? Frost resistance, frequency of frost events and risk assessment. *Oecologia* 171:743–760.
- Lang S. I., J. H. C. Cornelissen, A. Hölzer, J. F. C. ter Braak, M. Ahrens, T. V. Callaghan and R. Aerts. (2009). Determinants of cryptogam composition and diversity in Sphagnum-dominated peatlands: the importance of temporal, spatial and functional scales. *Journal of Ecology*, 97 (2),

299–310. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01472.x>

- Lang, S. I., Cornelissen, J. H. C., Shaver, G. R., Ahrens, M., Callaghan, T. V., Molau, U., Ter Braak, C. J. F., Hölzer, A. and Aerts, R. (2012). Arctic warming on two continents has consistent negative effects on lichen diversity and mixed effects on bryophyte diversity. *Global change biology*, 18, 1096 – 1107. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02570.x>
- Lawesson, J. E. (2000). *A concept for vegetation studies and monitoring in the Nordic countries*. Nordic council of ministers. Copenhagen, Denmark.
- Lenoir, J., Graae, B. J., Aarrestad, P. A., Alsos, I. G., Armbruster, W. S., Austrheim, G., Bergendorff, C., Birks, H. J. B., Brathen, K. A., Brunet, J., Bruun, H. H., Dahlberg, C. J., Decocq, G., Diekmann, M., Dynesius, M., Ejrnaes, R., Grytnes, J., Hylander, K., Klanderud, K., Luoto, M., Milbau, A., Moora, M., Nygaard, B., Odland, A., Ravolainen, V. T., Reinhardt, S., Sandvik, S. M., Schei, F. H., Speed, J. D. M., Tveraabak, L. U., Vandvik, V., Velle, L. G., Virtanen, R., Zobel, M. & Svenning, J. (2013). Local temperatures inferred from plant communities suggest strong spatial buffering of climate warming across Northern Europe. *Global Change Biology* 19: 1470-1481.
- le Roux, P. C., Aalto, J. & Luoto, M. (2013). Soil moisture's underestimated role in climate change impact modelling in low-energy systems. *Global Change Biology*, 19, 2965-75.
- Liddle, M. (1997). *Recreation ecology: the ecological impact of outdoor recreation and ecotourism*. Department of Environmental Sciences, Griffith University, Queensland, Australia. Chapman & Hall, London.
- Lindström, M. (1985). Northernmost Scandinavia in the Geological Perspective. *Ecological bulletins*, 38, 17 – 37.
- Lindsay, D.C. (1978). The Role of Lichens in Antarctic Ecosystems. *The Bryologist*, 81, (2) pp. 268-276. <https://doi.org/10.2307/3242188>
- Lloyd, A. H., T. S. Rupp, C. L. Fastie and A. M. Starfield. (2002). Patterns and dynamics of treeline advance on the Seward Peninsula, Alaska. *Journal of geophysical research*, 108 (D2), ALT 2-1-ALT 2-15. <https://doi.org/10.1029/2001JD000852>
- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I. and Callaway R. M. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos* 107: 433-438.
- Louise C. Ross, Sarah J. Woodin, Alison J. Hester, Des B.A. Thompson, H. John B. Birks. (2012). Biotic homogenization of upland vegetation: patterns and drivers at multiple spatial scales over five decades. *Journal of vegetation science*: 755- 770.
- Maliniemi, T. (2018). Decadal time-scale vegetation changes at high latitudes: responses to climatic and non-climatic drivers. *Acta universitatis Ouluensis A720*. <http://jultika.oulu.fi/files/isbn9789526220123.pdf>
- Maliniemi, T., Kapfer, J., Saccone, P., Skog, A., & Virtanen, R. (2018). Long-term vegetation changes of treeless heath communities in northern Fennoscandia: Links to climate change trends and reindeer grazing. *Journal of Vegetation Science*, 29(3), 469–479.

<https://doi.org/10.1111/jvs.12630>

- Mattila, E. & T. Helle (1978). Keskipöytäalueen talvilaidunten inventointi. *Folia forestalia*, 358, 1 - 31.
- McCulloch, C. E., S. R. Searle, J. M. Neuhaus. (2008) Generalized, linear, and mixed models. *Wiley series in probability and statistics*.
- Metsähallitus. (2014). Mallan luonnonpuiston hoito- ja käyttösuunnitelma. https://www.metsa.fi/documents/10739/1110148/malla_hks_vahvistettavaksi.pdf/a13697aa-4c52-4be2-8220-4ec9c2fa6842
- Moen, J., D. M. Cairns and C. W. Lafon. (2008). Factors structuring the treeline ecotone in Fennoscandia. *Plant Ecology & Diversity*, 1 (1), 77–87. <https://doi.org/10.1080/17550870802246664>
- Monz, C. A., C. M. Pickering and W. L. Hadwen. (2013). Recent advances in recreation ecology and the implications of different relationships between recreation use and ecological impacts. *Encyclopedia of Water*, 11 (8), 441 – 446. <https://doi.org/10.1890/120358>
- Mucina, L., H. Bültmann, K. Dierßen, J-P. Theurillat, T. Raus, A. Carni, K. Sumberova, W. Willner, J. Dengler, R. G. Garcia, M. Chytrý, ..., S. M. Hennekens and L. Tichý. (2016). Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied vegetation science*, 19 (S1), 3 – 264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>
- Myers-Smith, I. H., Forbes, B. C., Wilking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., . . . Hik, D. S. (2011). Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*, 6 (4), 045509. doi:10.1088/17489326/6/4/045509
- Naito, A. T. and Cairns, D. M. (2011). Patterns and processes of global shrub expansion. *Progress in physical geography: earth & environment*, 35 (4), 423 – 442. <https://doi.org/10.1177/0309133311403538>
- Nironen, M. (2017). Guide to the geological map of Finland – bedrock 1: 100 000. *Geological Survey of Finland*, Special Paper 60, 41-76.
- Norokorpi, Y., H. Eeronheimo, S. Euro, R. Heikkinen, P. Johansson, J. Kumpula, K. Mäkelä, S. Neuvonen, J. Sihvo, S. Tynys ja R. Virtanen. (2008). Suomen luontotyyppien uhanalaisuus – Osa 2: Luontotyyppien kuvaukset: tunturit. Suomen ympäristökeskus, Suomen ympäristö 8/2008. <http://hdl.handle.net/10138/37932>
- Oksanen, L. & Virtanen, R. (1995). Geographical ecology of northernmost Fennoscandia. *Acta Botanica Fennica*, 153.
- Olofsson, J. and L. Oksanen (2002). Role of litter decomposition for the increased primary production in areas heavily grazed by reindeer, a litterbag experiment. *Oikos* 96 (3), 507– 515. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.960312.x>
- Olofsson, J., Stark, S. and L. Oksanen (2004). Reindeer influence on ecosystem processes in the tundra. *Oikos*, 105 (2), 386 – 396. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13048.x>

- Olofsson, J. (2006). Short- and long-term effects of changes in reindeer grazing pressure on tundra heath vegetation. *Journal of ecology*, 92 (4), 431 – 440.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01100.x>
- Olofsson, J., H. Kitti, P. Rautiainen, S. Stark, L. Oksanen (2009). Effects of summer grazing by reindeer on composition of vegetation, productivity and nitrogen cycling. *Ecography*, 24 (1), 13– 24. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2001.240103.x>
- Oreskes, N. (2004). The scientific consensus on climate change. *Science*, 306 (5702), 1686.
<https://doi.org/10.1126/science.1103618>
- Pauli, H., Gottfried, M. and Grabherr, G. (1999). Vascular plant distribution patterns at the low-temperature limits of plant life—the alpine-nival ecotone of Mount Schrankogel (Tyrol, Austria). *Phytocoenologia*, 29 (3): 297–325.
- Peet, R. K. (1974). The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 285–307.
- Pegau, R. E. (1970). Effect of Reindeer Trampling and Grazing on Lichens. *Journal of Range Management*, 23 (2), 95 -97.
- Pellissier, L., Fiedler, K., Ndribe, C., Dubuis, A., Pradervand, J.-N., Guisan, A. and Rasmann, S. (2012). Shifts in species richness, herbivore specialization, and plant resistance along elevation gradients. *Ecology and evolution*, 2, 1818-1825. <https://doi.org/10.1002/ece3.296>
- Pepin, N., Bradley, R., Diaz, H. ym. (2015). Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change* 5, 424–430. <https://doi.org/10.1038/nclimate2563>
- Potter, K. A., Woods, H. A. & Pincebourde, S. (2013). Microclimatic challenges in global change biology. *Global Change Biology* 19: 2932-2939
- Pöyry, J. ja K. Aapala (2020). Lajit ja luontotyypit muuttuvassa ilmastossa. Suomen ympäristökeskus, Suomen ympäristökeskuksen raportteja 2.
https://helda.helsinki.fi/bitstream/handle/10138/311227/SYKEra_2_2020.pdf
- Rangwala, I. ja Miller J. R. (2012). Climate change in mountains: a review of elevation-dependent warming and its possible causes. *Climatic Change*, 114:527–547.
<https://doi.org/10.1007/s10584-012-0419-3>
- Rasmann, S., Pellissier, L., Defosse, E., Jactel, H. and Kunstler, G. (2014). Climate-driven change in plant-insect interactions along elevation gradients. *Functional Ecology*, 28, 46-54. doi: 10.1111/1365-2435.12135
- Rikkinen, J. (2014). Suurtuntureiden jäkälät (Fjell lichens of Kilpisjärvi). In A. Järvinen, T. Heikkilä, ja T. Lahti (Eds.), *Tieteen ja taiteen tunturit* (pp. 193 - 204). Gaudeamus Helsinki University Press.
- Ross, L. C., Woodin, S. J., Hester, A., Thompson, D.B.A. & Birks, H.J.B. (2010). How important is plot relocation accuracy when interpreting re-visitation studies of vegetation change? *Plant Ecology & Diversity*, 3 (1), 1–8. <https://doi.org/10.1080/17550871003706233>

- Rooney, T. P., Wiegmann, S. M., Rogers, D. A. and Waller, D. M. (2004). Biotic Impoverishment and Homogenization in Unfragmented Forest Understory Communities. *Conservation Biology*, 18 (3), 787-798.
- Thomas P. Rooney, Shannon M. Wiegmann, David A. Rogers, D. M. Waller (2004). Biotic Impoverishment and Homogenization in Unfragmented Forest Understory Communities. *Conservation Biology* 18: 787-798.
- Saccone, P. & Virtanen, R. (2015). Extrapolating multi-decadal plant community changes based on medium-term experiments can be risky: evidence from high-latitude tundra. *Nordic Society Oikos* 125: 76-85.
- Sala, O. E., F. S. Chapin III, J. J. Armesto, E. Berlow, J., Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald ... and D. H. Wall (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287 (5459), 1770 – 1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Saviranta, M. (2020). Ihmistoiminnan vaikutus Pohjois-Suomen tunturikankaiden biodiversiteettiin. Oulun yliopisto. Pro gradu-työ. <http://jultika.oulu.fi/Record/nbnfioulu-202004091384>
- Scheiter, S., L. Langan, S. I. Higgins. (2013). Next-generation dynamic global vegetation models: learning from community ecology. *New phytologist*, 198, 957 – 969. <https://doi.org/10.1111/nph.12210>
- Shaver, G. R., Bret-Harte, S. M., Jones, M. H., Johnstone, J., Gough, L., Laundre, J. and Chapin, F. S. (2011). Species composition interacts with fertilizer to control long-term change in tundra productivity. *Ecology*, 82 (11), 3163-3181.
- Sinclair, S. J., M. D. White and G. R. Newell. (2010). How Useful Are Species Distribution Models for Managing Biodiversity under Future Climates? *Ecology and society*, 15 (1), 8.
- Sirotnak, J. M. and N. J. Huntly (2000). Direct and indirect effects of herbivores on nitrogen dynamics: voles in riparian areas, 81 (1), 78 – 87. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0078:DAIEOH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0078:DAIEOH]2.0.CO;2)
- Snell, R. S., A. Huth, J. E. M. S. Nabel, G. Bocedi, J. M. J. Travis, D. Gravel, H. Bugmann, A. G. Gutiérrez, T. Hickler, S. I. Higgins, B. Reineking, M. Scherstjanoi, N. Zurbriggen and H. Lischke. (2014). Using dynamic vegetation models to simulate plant range shifts. *Ecography*, 37, 1184 – 1197. <https://doi.org/10.1111/ecog.00580>
- Street, L. E., P. C. Stoy, M. Sommerkorn, B. J. Fletcher, V. L. Sloan, T. C. Hill and M. Williams. (2012). Seasonal bryophyte productivity in the sub-Arctic: a comparison with vascular plants. *Functional ecology*, 26, 365 – 378. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01954.x>
- Svenning, J.- C. and Sandel, B. (2013). Disequilibrium vegetation dynamics under future climate change. *American Journal of Botany*, 100, 1226-1286.
- Swann, A. L., I. Y. Funga, S. Levis, G. B. Bonan and S. C. Doney. (2009). Changes in Arctic vegetation amplify high- latitude warming through the greenhouse effect. *PNAS*, 107 (4), 1295 – 1300. <https://doi.org/10.1073/pnas.0913846107>

- Tape, K., Sturm, M. and Racine, C. (2006). The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Global Change Biology*, 12 (4), 686-702. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01128.x>
- Thuiller, W., T. Münkemüller, S. Lavergne, D. Mouillot, N. Mouquet, K. Schiffers, D. Gravel. (2013). A road map for integrating eco-evolutionary processes into biodiversity models. – *Ecology Letters*, 16 (1), 94–105. <https://doi.org/10.1111/ele.12104>
- Tolvanen, A. & K. Kangas. (2016). Tourism, biodiversity and protected areas – Review from northern Fennoscandia. *Journal of Environmental Management*. 169, 58 – 66. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2015.12.011>
- Trivedi, M. R., M. D. Morecroft, P. M. Berry, T. P. Dawson (2008). Potential effects of climate change on plant communities in three montane nature reserves in Scotland, UK. *Biological conservation* 141: 1665-1675.
- Truong, C., A. E. Palmé, F. Felber. (2006). Recent invasion of the mountain birch *Betula pubescens* ssp. *tortuosa* above the treeline due to climate change: genetic and ecological study in northern Sweden. *Journal of evolutionary biology*, 20 (1), 369 – 380. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01190.x>
- Törn, A., J. Rautio, Y. Norokorpi and A. Tolvanen. (2006). Revegetation after short-term trampling at subalpine heath vegetation. *Annales Botanici fennici*, 43 (2), 129 – 138.
- Törn, A., A. Tolvanen, Y. Norokorpi, R. Tervo, P. Siikamäki. (2009). Comparing the impacts of hiking, skiing and horse riding on trail and vegetation in different types of forest. *Journal of Environmental Management*, 90 (3), 1427 – 1434. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2008.08.014>
- Tømmervik, H. B. Johansen, S.R. Karlsen, B. Solberg, K.A. Høgda (2008). Above ground biomass changes in the mountain birch forests and mountainheaths of Finnmarksvidda, northern Norway, in the period 1957–2006. *Forest ecology and management*, 257 (1), 244 – 257. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.08.038>
- Vanneste, T., Michelsen, O., Graae, B. J., Kyrkjeide, M., Holien, H., Hassel, K., . . . De Frenne, P. (2017). Impact of climate change on alpine vegetation of mountain summits in Norway. *Ecological Research*, 32(4), 579–593. doi:10.1007/s11284-017-1472-1
- Van der Putten, W. H., M. Macel and M. E. Visser. (2010). Predicting species distribution and abundance responses to climate change: why it is essential to include biotic interactions across trophic levels. *Philosophical transactions of the royal society B-biological sciences*, 365 (1549), 2025 – 2034. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0037>
- Vaughan, I. P. and S. J. Ormerod. (2005). The continuing challenges of testing species distribution models. *Journal of Applied Ecology*, 42, 720 – 730. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01052.x>
- Verheyen, K., Bažány, M., Chečko, E., Chudomelová, M., Closset-Kopp, D., Czortek, P., Decocq, G., ... Baeten, L. (2018). Observer and relocation errors matter in resurveys of historical vegetation plots. *Journal of Vegetation Science*, 29 (5), 812-823. <https://doi.org/10.1111/jvs.12673>
- Virtanen, R. and S. Eurola (1996). Middle-northern (oro)arctic vegetation of northern Europe:

community types and vegetation gradients. in Virtanen Risto: Arctic and oroarctic vegetation patterns in northern Europe as a consequence of topography, climate, bedrock conditions and grazing. *Acta universitatis Ouluensis* 282. Oulu university press. Oulu.

- Virtanen, R., Luoto, M., Rämä, T., Mikkola, K., Hjort, J., Grytnes, J.-A. and Birks, H. J. B. (2010). Recent vegetation changes at the high-latitude tree line ecotone are controlled by geomorphological disturbance, productivity and diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19 (6), 810-821.
- Virtanen, R., Oksanen, L., Oksanen, T., Cohen, J., Forbes, B. C., Johansen, B., . . . Tømmervik, H. (2016). Where do the treeless tundra areas of northern highlands fit in the global biome system: Towards an ecologically natural subdivision of the tundra biome. *Ecology & Evolution*, 6(1), 143–158. doi:10.1002/ece3.1837
- Vittoz, P. and Guisan, A. (2007). How reliable is the monitoring of permanent vegetation plots? A test with multiple observers. *Journal of Vegetation Science*, 18 (3), 413-422. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2007.tb02553.x>
- Vuorinen, K. E. M., L. Oksanen, T. Oksanen, A. Pyykkönen, J. Olofsson, R. Virtanen (2017). Open tundra persist, but arctic features decline – Vegetation changes in the warming Fennoscandian tundra. *Global change biology*, 23 (9), 3794 – 3804.
- Vymazalová, M., Axmanová, I. and Tichý, L. (2012). Effect of intra-seasonal variability on vegetation data. *Journal of Vegetation Science*, 23 (5), 978-984. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01416.x>
- Väisänen, M. (2014). Ecosystem-level consequences of climate warming in tundra under differing grazing pressures by reindeer. *Acta universitatis ouluensis A* 645. <<http://jultika.oulu.fi/files/isbn9789526207001.pdf>>
- Väre, H. ja Partanen, R. (2009). *Suomen tunturikasvio*. Metsäkustannus Oy, Hämeenlinna.
- Venn, S., C. Pickering and K. Green. (2014). Spatial and temporal functional changes in alpine summit vegetation are driven by increases in shrubs and graminoids. *AoB PLANTS*, 6, plu008. <<https://doi.org/10.1093/aobpla/plu008>>
- Walker, D. A., D. Cate, J. Brown and C. Racine. (1987). Disturbance and Recovery of Arctic Alaskan Tundra Terrain. A Review of Recent Investigations. *Cold regions research and engineering lab Hanover NH*, 11.
- Walker, M. D. (1995). Patterns and causes of arctic plant community diversity. *Teoksessa* Chapin, F. S. and Körner, C. Arctic and alpine biodiversity: Patterns, causes and ecosystem consequences. Springer- Verlag, Berlin Heidelberg, 3 – 20.
- Wallace, C. A., & Baltzer, J. L. (2020). Tall shrubs mediate abiotic conditions and plant communities at the taiga-tundra ecotone. *Ecosystems*, 23, 828–841. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00435-0>
- Walther, G. R., Beissner, S., Burga, C. A. (2005). Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science*, 16 (5):541–548

- Walther, G.-R. (2010). Community and ecosystem responses to recent climate change. *Biological Sciences*, 365 (1549), 2019-2024. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0021>
- Ward, J. V. (1994). Ecology of alpine streams. *Freshwater Biology*, 32 (2), 277-294.
- Whittaker, R. H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21 (2 -3), 213 – 251. <https://doi.org/10.2307/1218190>
- Whittaker, R. J., K. J. Willis and R. Field. (2001). Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of biogeography*, 28 (4), 453 – 470. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00563.x>
- Wielgolaski, F.E., Kallio, P. and Rosswall, T. (1975). Fennoscandian Tundra Ecosystems: Part 1 Plants and Microorganisms. Volume 16.
- Wilson, S. D., and Nilsson, C. (2009). Arctic alpine vegetation change over 20 years. *Global Change Biology*, 15 (7), 1676-1684. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01896.x>
- Wielgolaski, F. E. (1998). Twentytwo years of plant recovery after severe trampling by man through five years in three vegetation types at Hardangervidda. *NTNU Vitenskapsmuseet Rapport Botanisk Serie*, 4, 26 – 29.
- Wisz, M. S., Pottier, J., Kissling, W. D., Pellissier, L., Lenoir, J., Damgaard, C. F., ... & Heikkinen, R. K. (2013). The role of biotic interactions in shaping distributions and realised assemblages of species: implications for species distribution modelling. *Biol Rev Camb Philos Soc.*, 88 (1), 15-30. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00235.x>
- Woodin, S. J. and M. Marquiss (1997). Ecology of Arctic Environments: 13th Special Symposium of the British Ecological Society.
- Zimov, S.A., V. I. Chuprynin, A. P. Oreshko, F. S. Chapin III, J. F. Reynolds, M. C. Chapin. (1995). Steppe-tundra transition: a herbivore-driven biome shift at the end of the Pleistocene. *American Naturalist*, 146 (5), 765–794.
- Zhang, W., P. A. Miller, B. Smith, R. Wania, T. Koenigk and R. Döscher. (2013). Tundra shrubification and tree-line advance amplify arctic climate warming: results from an individual-based dynamic vegetation model. *Environmental research letters*, 8 (3). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/3/034023>
- Kuvien lähteet:
- Korkala, S. (2018–2019). Tutkimusalueen kuvat.
- Tunturikankaat (4060). Suomen ympäristökeskus SYKE (2013). www.ymparisto.fi/Luontotyyppiraportit_2001–2006.

Liitteet

Liite 1. Aineiston tunnuslukuja

Tests of Normality

	Kolmogorov-Smirnov ^a			Shapiro-Wilk		
	Statistic	df	Sig.	Statistic	df	Sig.
Lajimaara	,062	412	,001	,989	412	,003

a. Lilliefors Significance Correction

Tests of Normality

	Kolmogorov-Smirnov ^a			Shapiro-Wilk		
	Statistic	df	Sig.	Statistic	df	Sig.
altitude	,105	412	,000	,980	412	,000

a. Lilliefors Significance Correction

Liite 2. Korrelaatioita (Spearman)

Koko aineisto

korrelaatio	korkeus ja lajimäärä	p-arvo
koko alue	0,447	<0,001
eteläinen	-0,117	0,271
keskinen	0,305	0,001
Käsivarsi	0,325	<0,001

Eteläinen osa-alue

korrelaatio	korkeus ja lajimäärä	p-arvo
putkilokasvit	-0,27	0,01
sammalet	-0,449	<0,001
jäkälät	0,269	0,01

Keskinen osa-alue

korrelaatio	korkeus ja lajimäärä	p-arvo
putkilokasvit	0,033	0,72
sammalet	0,08	0,383
jäkälät	0,355	<0,001

Käsivarren osa-alue

korrelaatio	korkeus ja lajimäärä	p-arvo
putkilokasvit	0,149	0,036
sammalet	0,036	0,611
jäkälät	0,292	<0,001

Liite 2. Sekamalli (LMM) korkeuden vaikutuksesta lajimäärään.

Estimates of Covariance Parameters^a

Parameter	Estimate	Std. Error
Residual	34,998322	3,448540
id Variance	11,559914	3,342455

Information Criteria^a

-2 Log Likelihood	2738,468
Akaike's Information Criterion (AIC)	2746,468
Hurvich and Tsai's Criterion (AICC)	2746,566
Bozdogan's Criterion (CAIC)	2766,552
Schwarz's Bayesian Criterion (BIC)	2762,552

Parameter	Estimate	Std. Error	df	t	Sig.	95% Confidence Interval	
						Lower Bound	Upper Bound
Intercept	11,713587	2,024717	207,977	5,785	,000	7,721988	15,705187
altitude	,030667	,003656	208,048	8,388	,000	,023459	,037874

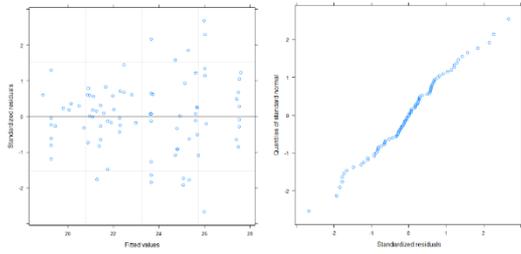
		Number of Levels	Covariance Structure	Number of Parameters
Fixed Effects	Intercept	1		1
	altitude	1		1
Random Effects	id ^b	206	Variance Components	1
Residual				1
Total		208		4

Lajimäärä koko alueella

```
> anova(model.ljm)
              numDF denDF  F-value p-value
(Intercept)      1   200 2249.6329 <.0001
time              1   200   6.4129  0.0121
altitude          1   200  33.5260 <.0001
time:altitude     1   200  10.0107  0.0018
```

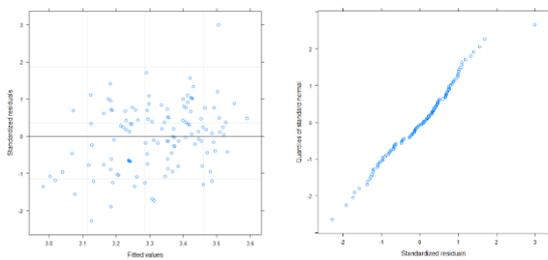
Liite 3. Maantieteellisten osa-alueiden väliset eroavaisuudet kokonaislajimäärän suhteen: a) eteläisellä osa-alueella, b) keskisellä osa-alueella ja c) Käsivarren osa-alueella

a)



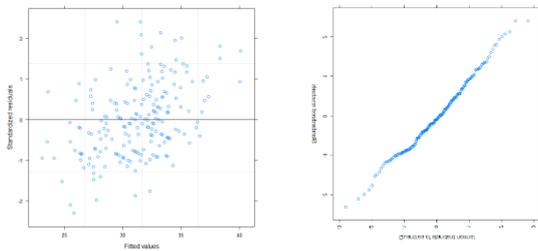
```
> anova(model.ljm)
              numDF denDF  F-value p-value
(Intercept)      1    42 758.8335 <.0001
time              1    42 16.6683 0.0002
altitude          1    42  0.0996 0.7539
time:altitude     1    42  0.2817 0.5984
```

b)



```
> anova(model.ljm)
              numDF denDF  F-value p-value
(Intercept)      1    59 6822.945 <.0001
time              1    59   3.888 0.0533
altitude          1    59   0.385 0.5372
time:altitude     1    59   0.071 0.7903
```

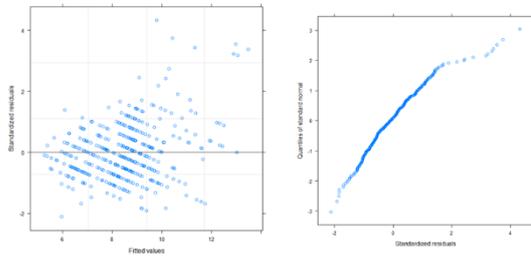
c)



```
> anova(model.ljm)
              numDF denDF  F-value p-value
(Intercept)      1    95 1563.1970 <.0001
time              1    95   0.0172 0.8959
altitude          1    95 11.9339 0.0008
time:altitude     1    95   2.2880 0.1337
```

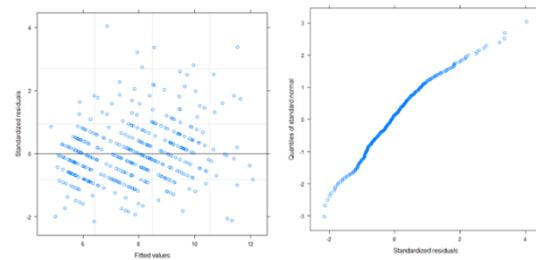
Liite 4. Eliöryhmien lajimäärät koko tutkimusalueella koko tutkimusalueella a) putkilokasveista b) sammalista c) jäkälistä.

a)



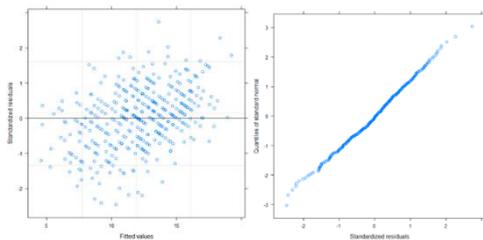
```
> anova(model.ljm)
              numDF denDF  F-value p-value
(Intercept)         1   202 872.9541 <.0001
time                 1   202  0.7945 0.3738
altitude             1   202 16.9426 0.0001
time:altitude        1   202  0.2157 0.6428
```

b)



```
> anova(model.ljm)
              numDF denDF  F-value p-value
(Intercept)         1   202 733.5805 <.0001
time                 1   202  1.6741 0.1972
altitude             1   202 11.5804 0.0008
time:altitude        1   202  0.4056 0.5249
```

c)



```
> anova(model.ljm)
              numDF denDF  F-value p-value
(Intercept)         1   202 828.6228 <.0001
time                 1   202 11.7414 7e-04
altitude             1   202 11.5773 8e-04
time:altitude        1   202 20.8293 <.0001
```

Liite 5. Yksittäisten lajien tarkastelu. Esiintyvyyden ja keskipöytäkorkeuden muutokset sekä molempien muutosten tilastollinen merkitsevyys.

	vanha frekvenssi	uusi frekvenssi	vanha keskipöytäkorkeus	uusi keskipöytäkorkeus	t-testi <i>p</i>	X ² -testi <i>p</i>
Juniperus communis	18	36	545 ± 87	550 ± 89	0,8	0,009
Arctostaphylos alpina	44	63	527 ± 113	526 ± 97	0,9	0,034
Calamagrostis lapponica	65	43	617 ± 84	623 ± 99	0,7	0,014
Calluna vulgaris	25	33	437 ± 27	444 ± 35	0,4	<0,001
Carex vaginata	5	15	559 ± 108	585 ± 103	0,7	0,022
Juncus trifidus	55	67	570 ± 111	580 ± 92	0,6	0,198
Lycopodium annotinum	33	19	565 ± 107	569 ± 93	0,9	0,038
Pedicularis lapponica	55	35	602 ± 91	610 ± 114	0,7	0,017
Pinus sylvestris	2	11	450 ± 10	460 ± 38	0,5	n/a
Solidago virgaurea	44	32	571 ± 91	569 ± 108	0,9	0,128
Vaccinium myrtillus	112	127	519 ± 90	521 ± 92	0,9	<0,001
Aulacomnium turgidum	14	7	620 ± 112	614 ± 108	0,9	0,117
Dicranum bergerii	9	17	512 ± 79	483 ± 66	0,4	0,105
Dicranum majus	24	9	551 ± 83	550 ± 91	0,98	0,007
Dicranum scoparium	76	95	545 ± 100	543 ± 106	0,9	0,06
Pleurozium schreberi	119	132	534 ± 98	523 ± 102	0,4	0,06
Polytrichum commune	107	80	550 ± 102	553 ± 104	0,8	0,008
Polytrichum juniperinum	57	84	560 ± 100	576 ± 101	0,4	0,005
Polytrichum strictum	58	27	548 ± 101	576 ± 80	0,2	<0,001
Sanionia uncinata	14	4	613 ± 62	624 ± 74	0,8	0,016
Anastrophyllum minutum	64	44	556 ± 115	551 ± 119	0,9	0,026
Barbilophozia floerkei	40	57	541 ± 102	547 ± 109	0,8	0,049
Barbilophozia hatcheri	96	78	552 ± 89	563 ± 110	0,5	0,075
Barbilophozia kunzeana	17	29	517 ± 98	553 ± 101	0,3	0,075
Barbilophozia lycopodioides	61	98	560 ± 88	549 ± 107	0,5	<0,001
Cephalozia sp.	20	3	604 ± 122	512 ± 58	0,1	<0,001
Gymnomitrium concinatum	17	9	589 ± 115	598 ± 148	0,9	0,105
Hepaticae	14	3	578 ± 92	570 ± 177	0,95	0,006
Tetralophozia setiformis	11	23	582 ± 75	562 ± 108	0,5	0,032
Cladonia rangiferina	116	163	538 ± 89	541 ± 101	0,8	<0,001
Cladonia uncialis	151	163	543 ± 102	553 ± 102	0,4	0,181
Cetraria aculeata	18	6	514 ± 140	617 ± 142	0,2	0,012
Cetraria ericetorum	135	99	534 ± 105	551 ± 98	0,2	<0,001
Cetrariella delisei	19	1	550 ± 117	700 ± 0	n/a	<0,001
Cladonia amaurocraea	56	37	571 ± 93	617 ± 76	0,1	0,026
Cladonia bellidiflora	135	100	544 ± 106	552 ± 98	0,5	0,001
Cladonia chlorophaea	25	44	546 ± 127	582 ± 108	0,3	0,012
Cladonia coccifera	138	109	534 ± 101	550 ± 94	0,2	0,004
Cladonia crispata	110	94	530 ± 100	546 ± 105	0,3	0,119
Cladonia gracilis	189	169	546 ± 101	556 ± 99	0,3	0,007
Cladonia macrophylla	54	36	551 ± 109	577 ± 98	0,3	0,032
Cladonia phyllophora	30	8	545 ± 83	571 ± 62	0,4	<0,001
Cladonia pleurota	128	105	528 ± 100	566 ± 93	0,003	0,024
Cladonia pyxidata	9	20	543 ± 133	616 ± 75	0,175	0,034