

**Saariselän pohjoisboreaalisen metsänrajametsän kasvillisuusmuutokset 40
vuoden aikana sekä niiden yhteys paikallistason geodiversiteettiin**

Joonatan Lohi

Pro gradu –tutkielma 791619S

Maantieteen tutkinto-ohjelma

Oulun yliopisto

17.11.2022

Tutkinto-ohjelma Maantieteen tutkinto-ohjelma	Pääaine: Maantiede	
Tekijä (Sukunimi ja etunimet, myös entinen sukunimi): Lohi Selim Joonatan	Opiskelija-numero: Y48494971	Tutkielman sivumäärä: 73 s. + VII liit.
Tutkielman nimi (suomeksi; muun kielinen nimi ilmoitetaan vain jos se on tutkielman kieli): Saariselän pohjoisboreaalisen metsänrajametsän kasvillisuusmuutokset 40 vuoden aikana sekä niiden yhteys paikallistason geodiversiteettiin		
Asiasanat:	Boreaalinen metsä, aluskasvillisuus, ilmastonmuutos, geodiversiteetti, Conserving Nature's Stage -hypoteesi, ekologinen resilienssi, ajallinen beta-diversiteetti	
Tiivistelmä (kirjoitetaan vapaamuotoisesti, selväsanaisesti ja lyhyin lauserakentein, ks. ohje seuraavalla sivulla): <p>Ilmastonmuutosta voidaan pitää merkittävänä uhkana boreaalisen metsän aluskasvillisuudelle ja sen tarjoamille ekosysteemipalveluille. Aluskasvillisuuden pitkäaikaisista muutoksista sekä niiden alueellisen vaihtelun syistä on kuitenkin vähän tutkimuksia. Yksi mahdollinen tapa ilmastonmuutoksen uhkaaman luonnon suojelemiseksi on <i>Conserving Nature's Stage</i> (CNS) -strategia, joka pohjautuu ajatukseen, että geodiversiteetti puskuroid ilmastonmuutoksen ekologisia vaikutuksia vastaan. Tätä CNS-hypoteesia ei ole kuitenkaan testattu aiemmin.</p> <p>Tutkielmassa selvitettiin pohjoisboreaalisen metsänrajametsän aluskasvillisuuden muutoksia 40 vuoden aikana sekä niiden yhteyttä paikallistason geodiversiteettiin Saariselällä Suomen Lapissa. Vuosina 1981 ja 2022 kerätyt kasvillisuusaineistot sisältävät putkilokasvien, sammalten ja jäkälien laji- tai sukukohtaiset peittävyudet 82 tutkimusalalta. Geodiversiteetin mittarina käytettiin erilaisten geokohteiden lukumäärää, joka määritettiin visuaalisesti havainnoiden samoilta tutkimusaloilta. Kasviyhteisön koostumuksen muutosta visualisoitiin NMDS-menetelmällä (<i>non-metric multidimensional scaling</i>), ja ajallisen beta-diversiteetin indekseillä (<i>temporal beta diversity index</i>, TBI) tutkittiin kasviyhteisöjen kokonaisuutosta sekä niissä tapahtuneita poistumia (<i>losses</i>) ja ilmaantumisia (<i>gains</i>) koko kasviyhteisön sekä putkilokasvien, sammalien ja jäkälien osalta. Laji- tai sukukohtaiset peittävyysmuutokset selvitettiin parittaisilla t-testeillä. Kasvillisuusmuutosten yhteyttä geodiversiteettiin tutkittiin lineaarisilla regressiomalleilla käyttäen vasteina TBI-muuttujia. NMDS-analyysi osoittaa kasviyhteisön koostumuksessa tapahtuneen selkeää vaihduntaa, joka on samansuuntaista koko tutkimusalueella. TBI-muuttujien perusteella kasvillisuusmuutos johtuu putkilokasvien runsastumisesta ja jäkälien selvästä vähenemisestä, kun taas sammalissa ei ole keskimäärin tapahtunut muutosta. Lajikohtaisissa tarkasteluissa putkilokasveista mustikan (<i>Vaccinium myrtillus</i>), puolukan (<i>V. vitis-idaea</i>) ja variksenmarjan (<i>Empetrum nigrum</i>) peittävyys on kasvanut ja kanervan (<i>Calluna vulgaris</i>) laskenut. Jäkälistä poron- ja torvijäkälän (<i>Cladonia</i> sp.) sekä tinajäkälän (<i>Stereocaulon</i> sp.) peittävyys on romahtanut, luultavasti porojen (<i>Rangifer tarandus</i>) laidunnuksesta johtuen. Kasvillisuusmuutokset eivät olleet yhteydessä paikalliseen geodiversiteettiin, mikä ei tue CNS-strategian käyttöä tutkimusalueella. Tulokset osoittavat, että kasvillisuusmuutos voi olla voimakasta jopa karuissa ja yksipuolisissa elinympäristöissä, ja alleviivaavat, kuinka tärkeää on löytää empiirisiä todisteita CNS-hypoteesille ennen sen käytännön hyödyntämistä esimerkiksi suojelussa.</p>		
Muita tietoja:	Tutkielma on tehty osana iGEOBIO-projektia (Improved geodiversity information in assessing and conserving biodiversity)	
Päiväys:	15.11.2022	

Sisältö

1 Johdanto	5
1.1 Tutkielman tavoitteet ja hypoteesit	7
2 Kasvillisuus ja siihen vaikuttavat tekijät pohjoisborealisessa metsänrajametsässä	8
2.1 Kenttä- ja pohjakerroksen kasvillisuus	9
2.1.1 Putkilokasvit	10
2.1.2 Sammalet	12
2.1.3 Jäkälät	14
3 Ilmastonmuutoksen vaikutukset pohjoisborealisen metsänrajametsän kasvillisuuteen	15
4 Geodiversiteetti	20
4.1 Geodiversiteetin mittaaminen	22
4.2 Geodiversiteetin ja biodiversiteetin suhde	23
4.3 Conserving Nature's Stage -hypoteesi (CNS) ja ekologinen resilienssi	25
5 Tutkimusalue	27
5.1 Geologia ja geomorfologia	28
5.2 Ilmasto ja kasvillisuus	29
6 Aineisto	32
6.1 Kasvillisuusaineisto	32
6.2 Geodiversiteettimuuttuja	35
7 Menetelmät	36
7.1 Kasvillisuusmuutosten määrittäminen	36
7.1.1 NMDS-analyysi (non-metric multidimensional scaling)	36
7.1.2 Ajallinen beta-diversiteetti sekä lajikohtaiset muutokset	37
7.2 Geodiversiteettiyhteyden analysointi	38
8 Tulokset	39
8.1 Kasvillisuusmuutokset	39
8.1.1 NMDS-analyysi	40
8.1.2 Ajallinen beta-diversiteetti sekä lajikohtaiset muutokset	42
8.2 Kasvillisuusmuutosten yhteys geodiversiteettiin	44
9 Tulosten tarkastelu ja pohdinta	46
9.1 Saariselän metsäkasvillisuuden muutokset 40 vuoden aikana	46
9.2 Kasvillisuusmuutokset ja niiden merkitys tulevaisuudessa	50
9.3 Paikallisen geodiversiteetin yhteys kasvillisuusmuutoksiin	53

9.4 CNS-strategian hyödynnettävyys suojelussa	55
9.5 Virhelähteet	57
10 Yhteenveto ja johtopäätökset	59
Kirjallisuus	61
Liitteet	74

1 Johdanto

Viimeaikainen ilmastonmuutos on merkittävä uhka globaalille biodiversiteetille eli elollisen luonnon monimuotoisuudelle (Knudson ym. 2018: 678). Ilmaston lämpeneminen vaikuttaa eri tavoilla eri eliölajien fysiologiaan, tuottavuuteen ja levinneisyyteen, mikä ilmenee ekosysteemien levinneisyyksien ja lajiston muutoksina (Walther 2003: 169). Nämä ovat selkeimmin havaittavissa kasvillisuuden muutoksina, kuten puurajojen siirtymisinä (Crawford 2008: 175). Biologisen ympäristön muutokset heijastuvat ekosysteemitoihimintoihin, jotka ylläpitävät ekosysteemipalveluja eli kaikkia ihmisten ekosysteemeistä saamia hyötyjä (Schneiders & Müller 2017: 35). Siksi biodiversiteetin väheneminen on yksi nyky-yhteiskuntamme suurimmista uhista. Ilmastonmuutoksen biologiset vaikutukset koskettavat erityisesti pohjoisia leveyksiä, jossa lämpenemisen ennustetaan olevan maailmanlaajuisesti kaikkein voimakkainta (IPCC 2021: 16). Useat tutkimukset ovatkin havainneet muutoksia kasvillisuudessa viime vuosikymmenten aikana niin tundralla (Lang ym. 2012) ja metsänrajalla (Virtanen ym. 2010; Hedenäs ym. 2011; Vuorinen ym. 2017) kuin borealisessa metsässä (Jonsson ym. 2021).

Boreaalinen metsä eli taiga on pohjoisilla leveyksillä sijaitseva sirkumpolaarinen metsävyöhyke (Hart & Chen 2006: 382). Alhaisesta kasvilajidiversiteetistään huolimatta se tarjoaa monenlaisia ekosysteemipalveluja, kuten hiilinielun, eroosion ehkäisyä, puumateriaalia teollisuuteen sekä virkistysmahdollisuuksia (Hart & Chen 2006: 382; Luque ym. 2017: 324). Ilmastonmuutoksen aikaansaamia kasvillisuusmuutoksia voidaan pitää uhkana boreaalisen metsän ekosysteemipalvelujen tarjontaan, sillä kasvillisuuden monimuotoisuus on pohjana koko eliöyhteisön monimuotoisuudelle (Stein ym. 2014: 875) ja suurempi diversiteetti lisää metsästä saatavien ekosysteemipalvelujen monimuotoisuutta, kuten Gamfeldt ym. (2013) ovat havainneet. Erityisessä muutospaineessa ja siksi mahdollisesti suojelun tarpeessa on pohjoisboreaalinen metsänraja, jonka kasvillisuus on herkkä pienillekin ympäristönmuutoksille (Franke ym. 2015: 2).

Boreaalisen metsän sekä erityisesti metsänrajametsän kasvillisuuden reagoinnista ilmastonmuutokseen onkin tehty useita tutkimuksia (esim. Ögren 1996; Alekseev & Soroka 2002; Dalen & Hofgaard 2005; Kreyling ym. 2012a; Franke ym. 2015; Jonsson ym. 2021; Maliniemi & Virtanen 2021), mutta huomattavana puutteena on aluskasvillisuuden vähälle jäänyt huomio. Kenttä- ja pohjakerroksen putkilokasveilla, sammalilla ja jäkälillä on erittäin suuri merkitys paitsi boreaalisen metsän biomassalle ja diversiteetille, myös koko ekosysteemin toiminnalle, kuten ravinteiden kierrolle ja tuottavuudelle (Nilsson & Wardle 2005; Hart & Chen

2006; Turetsky ym. 2012). Lisäksi suurin osa tutkimuksista on keskittynyt hyvin lyhytaikaisiin muutoksiin. Pitkäaikaistutkimusten puute on ongelma, sillä kasvillisuuden reagoinnissa ilmastonmuutokseen voi esiintyä vuosikymmenienkin viivettä (Jonsson ym. 2021: 11). Kasvillisuuden muutosnopeus myös vaihtelee eri kasviryhmien välillä (Hart & Chen 2006: 393). Boreaalisen metsän suojelun kannalta olisi siis ensiarvoisen tärkeää lisätä ymmärrystä ilmastonmuutoksen pitkän aikavälin vaikutuksista erityisesti kenttä- ja pohjakerroksen kasvillisuuteen.

Toisena merkittävänä ongelmana ilmastonmuutoksen uhkaaman luonnon suojelussa on sen vaikutusten ajallinen ja alueellinen vaihtelu, jonka syitä ei vielä tarkkaan tunneta. Tämä asettaa haasteita esimerkiksi suojelualueiden optimaalista sijaintia suunniteltaessa (Knudson ym. 2018: 678), etenkin, kun lajien levinneisyysaineistoa ei ole kaikkialta saatavilla kattavasti suojelutarpeen arvioimiseksi (Beier ym. 2015a: 669). Yhtenä ratkaisuna suojelun spatiaalisessa optimoinnissa on käyttää biodiversiteetin karkeana mittarina geodiversiteettiä, joka voisi osaltaan selittää ilmastonmuutoksen vaikutusten vaihtelua (Beier ym. 2015b). Laajassa merkityksessä geodiversiteetti käsittää koko abioottisen diversiteetin eli esimerkiksi geologisen, geomorfologisen, hydrologisen ja maaperän monimuotoisuuden (Serrano & Flano 2007: 141; Hjort & Luoto 2010; Gray 2013). Useat tutkimukset ovat havainneet geodiversiteetin olevan yhteydessä biodiversiteettiin (esim. Hjort ym. 2012; Tukiainen ym. 2019), ja lisäksi Andersonin ja Ferreen (2010) tutkimus antaa viitteitä, että se edistäisi lajistollisen monimuotoisuuden ajallista säilymistä. Geodiversiteetti voisi siis mahdollisesti puskuroida ilmastonmuutoksen ekologisia vaikutuksia vastaan.

Ajatusta, että geodiversiteettiä voi käyttää hyväksi ilmastonmuutoksen uhkaaman biodiversiteetin suojelussa, kutsutaan nimellä *Conserving Nature's Stage* (CNS; Beier ym. 2015b: 613). Sitä voidaan käyttää biodiversiteetin suojelun strategiana, jonka tarkoituksena on tunnistaa geodiversiteetin perusteella alueita, missä on potentiaalisesti korkea biodiversiteetti tai ekologinen resilienssi (Knudson ym. 2018: 680). Resilienssillä eli eliöyhteisön kyvyllä palautua häiriöistä (Gunderson 2000: 426) on olennainen merkitys ilmastonmuutokselle alttiiden ekosysteemien suojelussa (Knudson ym. 2018: 678). CNS-strategian ongelmana on kuitenkin, ettei sitä ole testattu lainkaan käytännössä. Tutkimukset keskittyvät sen sijaan geodiversiteetin ja nykyisen biodiversiteetin suhteeseen, eikä geodiversiteetin yhteyttä eliöyhteisöjen pitkän aikavälin muutoksiin ole tutkittu (Alahuhta ym. 2020: 2). Lisäksi tutkimukset geo- ja biodiversiteetin yhteydestä on tehty usein laajassa mittakaavassa (esim. Anderson & Ferree 2010), mikä ei huomioi pienialaisten geokohteiden merkitystä paikalliselle biodiversiteetille (Hjort ym. 2015: 632).

1.1 Tutkielman tavoitteet ja hypoteesit

Tässä tutkielmassa pyrin löytämään vastauksia edellä mainittuihin ympäristönsuojelua koskeviin ongelmiin, eli toisaalta lisäämään ymmärrystä ilmastonmuutoksen pitkäaikaisista vaikutuksista kasviyhteisöihin borealisessa metsänrajametsässä sekä edistämään geo- ja biodiversiteetin suhdetta käsittelevää tutkimusta ajallisesta näkökulmasta. Tavoitteena on selvittää pohjoisborealisessa metsänrajametsässä viimeisten 40 vuoden aikana (1981–2022) tapahtuneita aluskasvillisuuden muutoksia Saariselällä Suomen Lapissa ja tutkia, millainen yhteys havaituilla muutoksilla on paikallistason geodiversiteettiin. Tutkielman yhtenä tarkoituksena on siis testata *Conserving Nature's Stage* -hypoteesia paikallisesti.

Tutkimuskysymyksinä ovat:

1. Minkälaisia muutoksia tutkimusalueen kasvillisuudessa on tapahtunut viimeisten 40 vuoden aikana?
2. Millainen yhteys kasvillisuusmuutoksilla on paikallistason geodiversiteettiin?

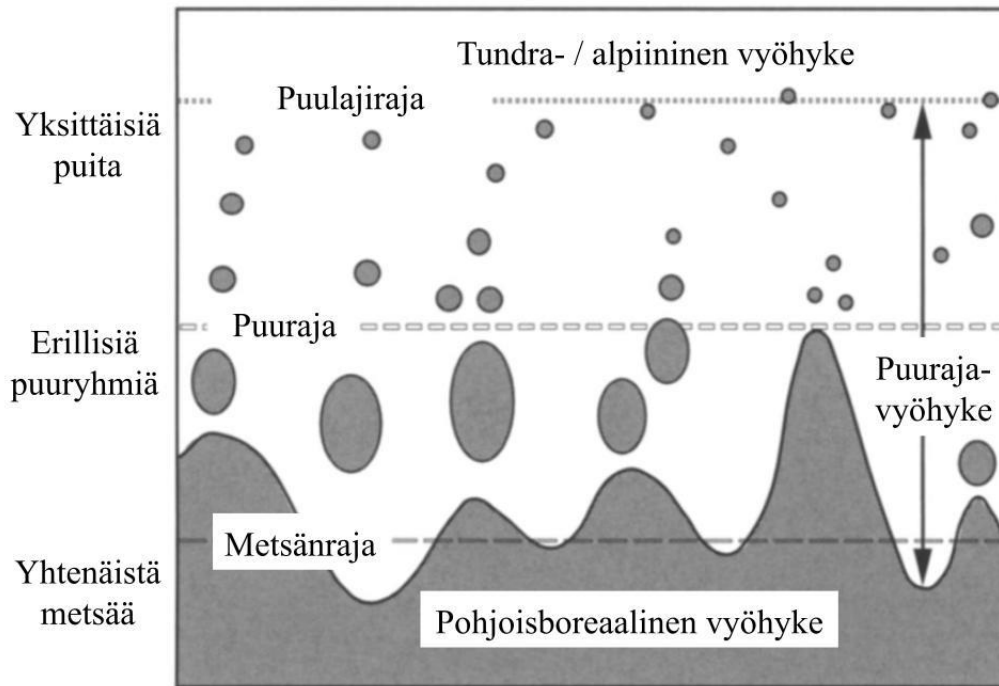
Ensimmäisen tutkimuskysymyksen hypoteesina on, että putkilokasvit ovat runsastuneet sammalten ja jäkälien kustannuksella (ks. Molau & Alatalo 1998; Virtanen ym. 2010; Hedenås ym. 2011; Lang ym. 2012; Alatalo ym. 2017; Vuorinen ym. 2017; Jonsson ym. 2021; Maliniemi & Virtanen 2021). Toisaalta alueen metsätyypin kuivuus ja vähäravinteisuus voivat lieventää näitä muutoksia, kuten Virtanen ym. (2010: 817) sekä Maliniemi ym. (2019) ovat havainneet. Aikaisempien tutkimusten hyvin vaihtelevien tulosten perusteella tarkempaa hypoteesia kasvillisuusmuutoksista tutkimusalueella on kuitenkin vaikea muodostaa, sillä muutokset riippuvat voimakkaasti paikallisista olosuhteista.

Toisen tutkimuskysymyksen hypoteesina on CNS-hypoteesin mukaisesti, että kasvillisuusmuutos on sitä pienempi, mitä korkeampi paikallinen geodiversiteetti on, sillä jotkin aikaisemmat tutkimukset (esim. Anderson & Ferree 2010) antavat viitteitä siitä, että korkean geodiversiteetin alueiden eliöyhteisöt ovat muita alueita ajallisesti vakaampia. Paikallisella mittakaavalla suhde on kuitenkin oletettavasti heikko johtuen monista bioottisista tekijöistä, jotka voivat peittää alleen geodiversiteetin vaikutuksen (Virtanen ym. 2010: 816; Lawler ym. 2015: 623).

2 Kasvillisuus ja siihen vaikuttavat tekijät pohjoisborealisessa metsänrajametsässä

Boreaalinen metsä eli taiga on maapallon suurin ja samalla pohjoisin metsäbiomi, joka koostuu pääosin havumetsistä ja kiertää pohjoisnavan jopa yli tuhat kilometriä leveänä vyöhykkeenä (Sjörs 2004: 93; Hart & Chen 2006: 382). Eteläreunalla se vaihtuu vähitellen lauhkeaksi lehtimetsäksi ja pohjoisrajalla puuttomaksi tundraksi (Ahti ym. 1968; Crawford 2008: 163). Muihin metsäbiomeihin verrattuna sen lajistollinen monimuotoisuus on varsinkin puuston osalta erityisen alhainen (Hart & Chen 2006: 382): esimerkiksi Fennoskandian boreaalisen metsän puukerros koostuu lähes yksinomaan kahdesta lajista, kuusesta (*Picea abies*) ja männystä (*Pinus sylvestris*) (Jonsell 2004). Lisäksi kasvilajien usein väljistä habitaattivaatimuksista johtuen lajiston alueellinen vaihdunta on Hartin ja Chenin (2006: 382) mukaan laajassakin mittakaavassa suhteellisen vähäistä. Vähälajisuudestaan huolimatta boreaaliset metsät ovat sopeutuneet hyvin luonnollisiin häiriöihin ja niistä palautumiseen (Turetsky ym. 2012: 50; Harper ym. 2015: 560), ja Jonsson ja Esseen (1990) ovat havainneet pienimuotoisten, luonnollisten häiriöiden myös ylläpitävän kasviyhteisöjen monimuotoisuutta. Toisaalta paikoin intensiivinen metsätalous ja sen aiheuttamat voimakkaat ympäristömuutokset ovat uhka boreaalisen metsän monimuotoisuudelle (Harper ym. 2015: 560; Tonteri ym. 2016).

Boreaalisen metsän kasvillisuutta määrittää lisäksi sijainti pohjois-eteläakselilla: pohjoisemmaksi edetessä ilmaston viileneminen laskee sekä metsän tuottavuutta ja kasvua että lajiston monimuotoisuutta (Kalliola 1973: 122; Hart & Chen 2006: 388; Crawford 2008: 191). Yhtenäisen metsän levinneisyys ulottuu leveysasteen suhteen pohjoisborealiselle metsänrajalle, josta metsä vaihtuu tundraksi puurajaan mennessä eli kun puiden pystyä kasvumuotoa ei enää esiinny (kuva 1; Kalliola 1973: 118; Haapasaari 1988: 135). Metsän- ja puurajoja on myös suhteessa korkeuteen merenpinnasta, jolloin puhutaan ylemmistä puu- ja metsänrajoista (Körner & Paulsen 2004). Puurajan indikaattorina toimii maaperän keskilämpötila kasvukauden aikana, joka on pohjoisborealisessa vyöhykkeessä noin +6–7 celsiusastetta (Körner & Paulsen 2004: 726). Ilmaston lisäksi puu- ja metsänrajojen sijaintia määrittävät monet paikalliset tekijät, kuten topografia, lumikertymä, kasvillisuus, alttius tuulelle, hyönteis- ja myrskytuhot, laidunnus sekä metsänhakkuut (Haapasaari 1988: 136–141; Dalen & Hofgaard 2005: 291–292; Vuorinen ym. 2017: 3803).



Kuva 1. Pohjoisboreaalisen puurajavyöhykkeen rakenne (Körner & Paulsen 2004: kuva 1 muokkauksin).

2.1 Kenttä- ja pohjakerroksen kasvillisuus

Boreaalisen metsän kasvillisuus voidaan jakaa korkeuden mukaan neljään kerrokseen, puu-, pensas-, kenttä- ja pohjakerrokseen (Kalliola 1973: 23). Suurin osa boreaalisen metsän kasvilajiston monimuotoisuudesta keskittyy kenttä- ja pohjakerrokseen (Hart & Chen 2006: 382), joista käytetään myös yhteisnimitystä aluskasvillisuus (Kalliola 1973: 23). Pohjoisboreaalissa metsässä aluskasvillisuutta hallitsevat varvut, sammalet ja jäkälät (Nilsson & Wardle 2005: 421), kun taas ruohovartisten putkilokasvien osuus on vähäinen (Hart & Chen 2006: 388). Aluskasvillisuudella on merkittävä rooli koko ekosysteemin toiminnan kannalta: se esimerkiksi säätelee hiilen ja ravinteiden kiertoa (Lindo ym. 2013), muokkaa kasvualustan lämpötila- ja kosteusolosuhteita (Turetsky ym. 2010: 1247), vaikuttaa puuston uusiutumiseen ja sukkessioon (Hart & Chen 2006: 381; Lett ym. 2020) sekä ohjaa maaperän ravinteikkuutta ja kasvien kasvua (Nilsson & Wardle 2005: 426). Nämä aluskasvillisuuden ominaisuudet ovat tärkeitä ekosysteemin vakauden ja resilienssin kannalta (Turetsky ym. 2012: 60).

Aluskasvillisuuden ekologista roolia säätelevät kuitenkin monet ympäristötekijät, jotka määrittävät paikallisen kasviyhteisön biomassaa ja lajikoostumusta johtuen kasvilajien erilaisista habitaattivaatimuksista sekä fysiologisista ominaisuuksista (Molau & Alatalo 1998: 322; Pykälä 2017: 525). Esimerkiksi Grime (2001: 8) erottaa kaksi kasvien kasvua rajoittavaa

päätekijää, stressin eli resurssipulan sekä häiriön, joiden perusteella kasvilajit voidaan jakaa selviytymisstrategian mukaan kolmeen luokkaan: kilpailijoihin (*competitors*), kolonisoijiin (*ruderals*) ja stressin sietäjiin (*stress-tolerators*). Kyseisessä niin sanotussa CSR-mallissa kilpailijat menestyvät vakaassa ja tuottavassa ympäristössä, kolonisoijat häiriöherkässä ympäristössä ja stressin sietäjät resurssiniukkuudessa. Todellisuudessa lajin menestys ja esiintyminen riippuvat kuitenkin paljon monimutkaisemmasta ympäristötekijöiden ja bioottisten vuorovaikutusten kokonaisuudesta, josta määrittyy lajin ekologinen lokero (Miller 2010: 491). Näitä ympäristötekijöitä ovat esimerkiksi valo, ravinteiden määrä, lämpötila, happamuus ja kosteusolosuhteet (Hart & Chen 2006; Pykälä 2017: 525).

Metsänraja on aluskasvillisuuden kannalta merkittävä ekotoni eli vaihtumisvyöhyke, sillä latvuston katoaminen muuttaa olennaisesti paikallisia ympäristöolosuhteita, kuten lämpötilaa, valo- ja tuuliolosuhteita, evapotranspiraatiota ja lumen syvyyttä (Hart & Chen 2006: 383; Crawford 2008: 309; Rasmus ym. 2011), mikä puolestaan heijastuu voimakkaasti aluskasvillisuuden lajikoostumukseen (ks. Harper ym. 2015; Tonteri ym. 2016). Esimerkiksi valo-olosuhteiden muutos voi näkyä valo- ja varjokasvien suhteellisten osuuksien muutoksena (Tonteri ym. 2016) ja lumipeitteen alueellinen vaihtelu vaikuttaa lumipeitteestä riippuvaisten lajien, kuten mustikan, esiintymiseen (Kreyling ym. 2012a: 580). Mikroilmastollinen heterogeenisuus metsänrajan molemmin puolin tekee kasvillisuuden alueellisesta vaihtelusta kuitenkin monimutkaisemman (Pykälä 2017: 525; Niittynen ym. 2020: 1146). Lisäksi metsän sukkessio muokkaa kasviyhteisöä esimerkiksi latvuston peittävyuden kasvun, maaperän happamoitumisen ja ravinteiden vähenemisen kautta (Hart & Chen 2006: 383; Wardle ym. 2020: 562)

2.1.1 Putkilokasvit

Boreaalisen metsän kenttäkerros on putkilokasvien hallitsemaa; sammalet ja jäkälät jäävät pohjakerroksen tasolle (Agestam & Hultgård 2004: 199, 210). Putkilokasveilla (*Tracheophyta*) on sammalista poiketen muun muassa juuret, itsenäinen sporofyytti eli itiöitä muodostava elinvaihe sekä johtosolukko, joka kuljettaa vettä ja ravinteita kasvin osien välillä (Simpson 2006: 69). Lisääntymisen perusteella putkilokasvit voidaan jakaa itiöillä lisääntyviin sanikkaisiin sekä siemenkasveihin (Ursing & Wanntorp 2005: 9). Kasvillisuusmuutostutkimuksissa on etenkin pohjoisissa ympäristöissä kuitenkin käytetty jakoa toiminnallisiin ryhmiin: ainavihantiin ja kesävihantiin varpuihin sekä heinämäisiin kasveihin (*graminoid*) ja muihin ruohovartisiin (*forb*) (esim. Jägerbrand ym. 2012; Vuorinen ym. 2017).

Putkilokasvit ovat yleensä hyviä kilpailijoita sammaliin ja jäkäliin verrattuna (Thomas & Packham 2007: 147), mikä johtuu esimerkiksi niiden koosta ja sen aiheuttamasta varjostuksesta sekä ravinteiden ja tilan tehokkaammasta hyödyntämisestä (Molau & Alatalo 1998: 329). Kilpailuetu korostuu puurajan yläpuolella kuivassa ympäristössä, jossa pohjakerroksen lajit ovat sopeutuneet voimakkaaseen valoon ja kuivuuteen (Jägerbrand ym. 2012: 204). Putkilokasvien, etenkin ruohovartisten, kilpailukyky ilmenee nopeana kasvuna ja suhteessa herkempänä reagoimisena lämpötilan kasvuun ja ravinteiden lisääntymiseen (Eskelinen & Oksanen 2006: 251; Crawford 2008: 101, 106; Maliniemi ym. 2019: 13260).

Pohjoisboreaalisen metsän lajimäärältään yleensä vaatimattomassa putkilokasviyhteisössä (Turetsky ym. 2012: 50) varvut, kuten mustikka (*Vaccinium myrtillus*), puolukka (*V. vitis-idaea*) ja variksenmarja (*Empetrum nigrum*), ovat vallitsevia (Nilsson & Wardle 2005: 421; kuva 2). Ruohovartisten vähyys (Hart & Chen 2006: 388) selittyy osin havumetsien maaperän luontaisella vähäravinteisuudella ja happamuudella (Thomas & Packham 2007: 47), ja paikallisesti ne suosivatkin Maliniemen ym. (2019: 13260) mukaan ravinteikkaita habitaatteja. Vuorinen ym. (2017) ovat havainneet putkilokasviyhteisön muuttuvan metsästä puurajalle siirryttäessä, mikä voi liittyä muun muassa valo- ja kosteusolosuhteiden sekä ravinteikkuuden muutoksiin (Hart & Chen 2006: 383; Tonteri ym. 2016), joihin esimerkiksi boreaalisen metsän dominantit putkilokasvilajit reagoivat eri tavoin. Mustikka suosii kesävihantana varjoisia, kosteahkoja ja ravinteikkaita habitaatteja sekä paksua lumipeitettä (Kreyling ym. 2012a: 580; Tonteri ym. 2016: 122; Wardle ym. 2020: 562), kun taas ainavihannat puolukka, variksenmarja ja kanerva (*Calluna vulgaris*) ovat valokasveja, jotka Tonterin ym. (2016: 122) mukaan menestyvät kuivemmassakin ympäristössä. Variksenmarja on lisäksi erityisen kilpailukykyinen karuissa ja myöhäisen sukkessiovaiheen metsissä (Nilsson & Wardle 2005: 422; Wardle ym. 2020: 562), joten sitä voidaan pitää Grimen (2001: 8) CSR-mallin mukaisesti stressin sietäjänä.



Kuva 2. Variksenmarja (*Empetrum nigrum*), mustikka (*Vaccinium myrtillus*) ja puolukka (*Vaccinium vitis-idaea*) ovat yleisimpiä pohjoisboreaalisen metsän kenttäkerroksen putkilokasveja Fennoskandiassa (Nilsson & Wardle 2005: 421; kuva: Joonatan Lohi 12.8.2022).

2.1.2 Sammalet

Pohjoisissa ekosysteemeissä merkittävä osuus koko aluskasvillisuuden biomassasta ja tuottavuudesta koostuu sammalista (Molau & Alatalo 1998: 322; Turetsky ym. 2010: 1247). Sammalet ovat fylogeneettisesti epäyhtenäinen ryhmä, johon lasketaan maksa-, sarvi- ja lehtisammalet, joista lehtisammalet ovat kaikkein monimuotoisin ryhmä (Simpson 2006: 59, 63). Putkilokasveista poiketen sekovartisilla sammalilla ei ole aineiden kuljetukseen erikoistunutta solukkoa eikä juuria (Rikkinen 2008: 12–13), mikä tekee niistä poikilohydrisiä eli riippuvaisia ulkopuolisesta kosteudesta (Lang ym. 2012: 1097). Sammalilla on Turetskyn ym. (2012: 50) mukaan kuitenkin monia sopeumia kylmään ilmastoon, kuten fenotyypistä plastisuutta eli ilmasun joustavuutta, hyvä hiilidioksidin sitomiskyky myös valon ja lämpötilan puutteessa sekä kyky siirtyä nopeasti lepotilaan ja takaisin aktiiviseksi, mikä mahdollistaa selviytymisen esimerkiksi kuivan jakson yli. Kyseinen äärimmäisen resurssipulan sietokyky on ominaista Grimen (2001: 8) CSR-mallin stressin sietäjille. Toisaalta stressin sieto laskee sammalten kasvupotentiaalia ja heikentää kilpailuasemaa suhteessa putkilokasveihin resurssitarjonnan ollessa runsas, kuten Jägerbrand ym. (2012) ovat havainneet.

Borealisessa metsässä sammalilla on olennainen toiminnallinen merkitys: niiden kyky sitoa ilmakehän tyypeä syanobakteerisymbiontin kautta (Lindo ym. 2013: 2025) sekä lisätä maaperän happamuutta kelaation avulla (Crawford 2008: 103) edistää ravinteiden saatavuutta. Lisäksi sammalpeite säilyttää kosteutta, eristää maaperää, kasaa turvetta ja luo mikrotopografiaa, muokaten ja monimuotoistaen näin mikroilmastoa ja -habitaatteja (Turetsky ym. 2010: 1247; 2012: 51). Runsaimpina borealisessa metsässä kasvaa *Hypnales*-lahkon sammalet, kuten valoa suosiva seinäsammal (*Pleurozium schreberi*; kuva 3) ja varjoisten metsien kerrossammal (*Hylocomium splendens*), sekä soihin erikoistuneet rahkasammalet (*Sphagnum* sp.) (Nilsson & Wardle 2005: 421; Lindo ym. 2013: 2024; Tonteri ym. 2016: 121). Koska useimmilla sammallajeilla on tarkat habitaattivaatimukset (Rikkinen 2008: 19), pienialaisetkin häiriöt, kuten puiden kaatumiset, kasvattavat paikallisesti lajistollista monimuotoisuutta (Jonsson & Esseen 1990: 927). Harper ym. (2015: 559) ovat kuitenkin havainneet suurempialaisen häiriön vaikuttavan negatiivisesti sammalten peittävyYTEEN, mikä voi heidän mukaansa johtua epäedullisesta mikroilmastosta, kuten kuivuudesta sekä alttiudesta tuulelle ja voimakkaalle säteilylle. Tämä ei kuitenkaan näy metsänrajalla, jossa sammalet menestyvät yhtä lailla metsässä kuin avoimessa maastossa (Vuorinen ym. 2017: 3800).



Kuva 3. Seinäsammal (*Pleurozium schreberi*) ja kynsisammalet (*Dicranum* sp.) ovat vallitsevia sammalia pohjoisboreaalisen vyöhykkeen kuivissa kangasmetsissä (kuva: Joonatan Lohi 12.8.2022).

2.1.3 Jäkälät

Sammalten tavoin jäkälät ovat olennainen osa pohjoisten ekosysteemien aluskasvillisuutta (Molau & Alatalo 1998: 322). Jäkälät ovat symbioottisia eliöitä, jotka koostuvat sieni- ja yhteyttävästä osakkaasta. Sieniosakas, usein kotelosieni (*Ascomycota*), muodostaa jäkälän morfologian ja yhteyttävä osakas, viherlevä tai syanobakteeri, tuottaa ravinnon (Büdel & Scheidegger 2008: 40; Nash 2008: 1, 4, 7). Jäkälät lisääntyvät sekä suvullisesti itiöillä että suvuttomasti jäkälänmuruilla, soraaleilla ja isidioilla (Seaward 2008: 275–276). Jäkäläien yhtäläisyyksiä sammaliin nähden ovat esimerkiksi aineiden kuljetukseen erikoistuneen solukon puuttuminen, poikilohydrisyys sekä hyvä stressin sieto (Palmqvist 2000: 11; Beckett ym. 2008: 151; Nash 2008: 5). Lisäksi jäkälät kykenevät kolonisoimaan erinomaisesti monenlaisia kasvualustoja (Seaward 2008: 278). Sen sijaan niiden kilpailukykyä rajoittaa riippuvuus kosteudesta ja valosta, mikä hidastaa kasvua yhdessä stressin siedosta aiheutuvien kustannusten kanssa (Palmqvist 2000: 11; Beckett ym. 2008: 151). Jäkälät ovat myös herkkiä häiriöille (Seaward 2008: 282) ja ilmansaasteille, kuten rikki- ja typpilaskeumille (Nash 2008: 7).

Pohjoisboreaalisisessa metsässä jäkälät ovat suhteessa yleisiä ja menestyvät erityisesti kuivissa, valoisissa ja vähäravinteisissa metsissä (Kalliola 1973: 216; Jonsell 2004: 73). Niillä on sammalien ohella suuri merkitys metsän ravinnekierron ja ravinteiden saatavuuden kannalta esimerkiksi syanobakteeriosakkaan typensidonnan ansiosta (den Herder ym. 2003: 11; Nash 2008: 8). Yleisimpiä ovat *Cladonia*-suvun torvi- ja poronjäkälät (kuva 4), joista etenkin poronjäkälät suosivat ravinneköyhää ympäristöä (Nilsson & Wardle 2005: 422). Den Herder ym. (2003: 8) ovatkin havainneet poronjäkäläien lisääntyvän torvi- ja tinajäkäläien (*Stereocaulon* sp.) kustannuksella sukkession myötä, kun ravinteiden saatavuus laskee (Wardle ym. 2020: 562). Jäkäläyhteisössä on havaittu muutosta myös metsänrajan ympäristögradientilla: esimerkiksi Vuorinen ym. (2017: 3802) ovat havainneet, että jäkäläien osuus koko aluskasvillisuuden peittävydestä kasvaa metsästä puurajalle. Lajikoostumuksen muutokset riippuvat lämpötilamuutoksen lisäksi paikallisista kosteusolosuhteista sekä lajien tuulialttiuden eroista (den Herder ym. 2003: 8).



Kuva 4. Torvi- ja poronjäkälät (*Cladonia* sp.) ovat pohjoisessa Fennoskandiassa yleisiä mutta erityisen alttiita porojen laidunnukselle ja tallomiselle (den Herder ym. 2003: 3; kuva: Joonatan Lohi 13.8.2022).

Kuitenkin yksi suurimmista jäkälien kasvua rajoittavista tekijöistä on porojen (*Rangifer tarandus*) laidunnus, jolla on voimakas negatiivinen vaikutus jäkälien peittävyydelle, biomassalle ja lajimäärälle (Eskelinen & Oksanen 2006; Olofsson ym. 2009: 2690; Bernes ym. 2015: 22). Tämä näkyy erityisesti pohjoisessa Fennoskandiassa, jossa poronhoito on perinteinen elinkeino ja jossa porojen määrä on viime vuosikymmeninä kasvanut merkittävästi (Bernes ym. 2015: 2). Porot suosivat erityisesti poronjäkälää, mikä voi paikoin hyödyttää kilpailullisesti muita jäkälälajeja sekä sammalia ja varpuja (den Herder ym. 2003: 10).

3 Ilmastonmuutoksen vaikutukset pohjoisboreaalisen metsänrajametsän kasvillisuuteen

Maapallon ilmasto on parhaillaan voimakkaassa muutoksessa ihmistoiminnan vaikutuksesta. Maapallon keskilämpötilan ennustetaan nousevan jopa yli kaksi celsiusastetta nykyisen vuosisadan loppuun mennessä, muutoksen ollessa nopeinta pohjoisilla leveyksillä (IPCC 2021: 14). Pohjoisten ekosysteemien ilmasto on ollut aiemminkin jatkuvassa muutoksessa, mikä on heijastunut selvästi myös kasvillisuuteen (Borzenkova ym. 2015). Esimerkiksi ilmastollinen optimi noin 7000 vuotta sitten näkyi boreaalisessa metsässä lehtipuiden nykyistä suurempana määränä (Alho 1990: 13–14) sekä metsänrajan pohjoisempina sijaintina (Crawford 2008: 164). Myös nykyisen ilmastonmuutoksen ennustetaan vaikuttavan monella tapaa sekä kasvien

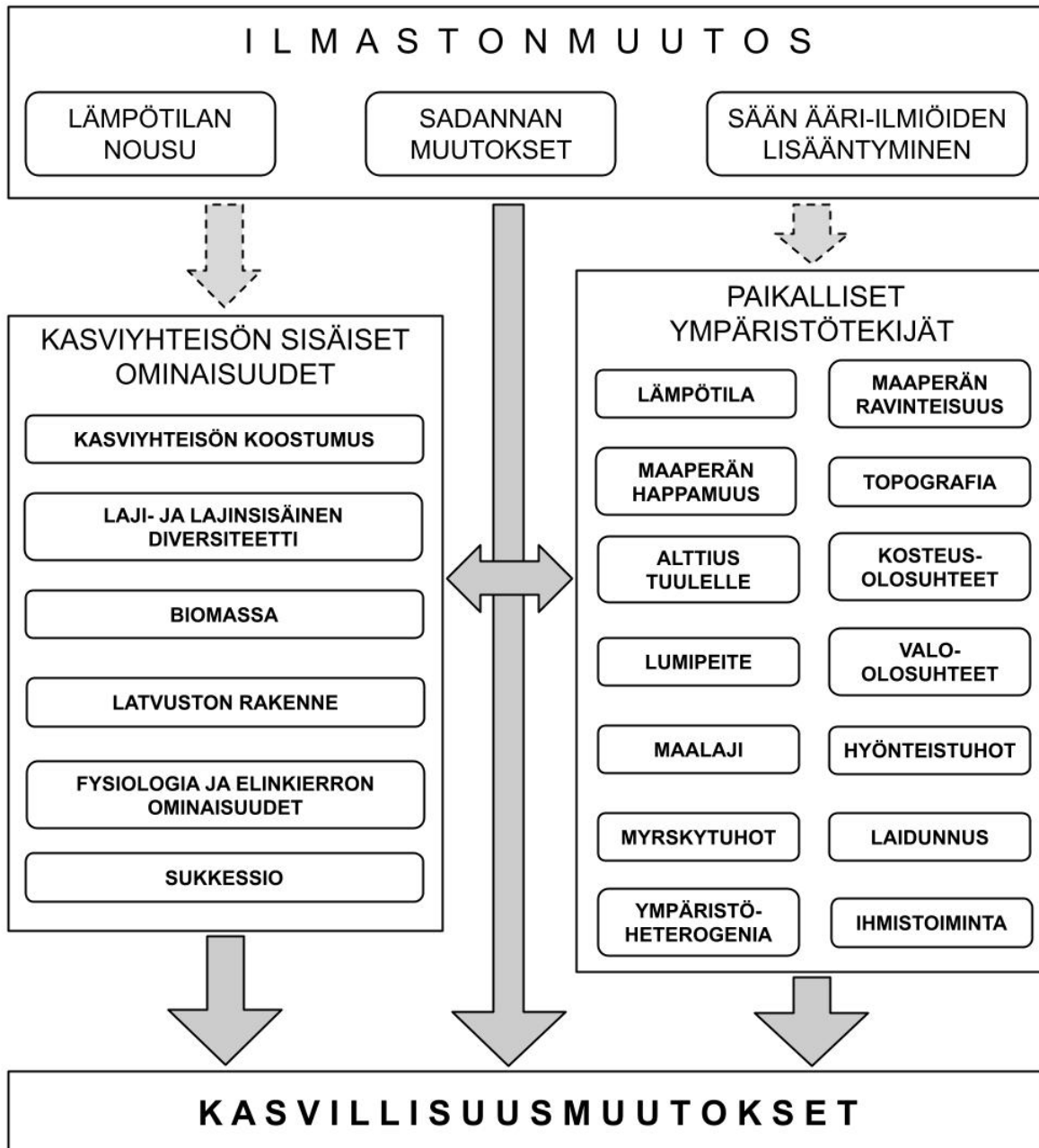
fysiologiaan ja fenologiaan että lajien ja ekosysteemien levinneisyyksiin (Walther 2003: 169–170). Metsänrajalla kasvukauden pidentyminen ja hiilidioksidipitoisuuden kasvu tulee nopeuttamaan puiden kasvua (Alekseev & Soroka 2002) ja parantamaan taimikon menestystä luoden näin edellytyksiä metsänrajan siirtymiselle pohjoisemmaksi (Franke ym. 2015: 14). Pohjoisissa ekosysteemeissä lämpenevä ilmasto näkyy myös niin kutsuttuna termofilisaationa eli lämpimämpään ilmastoon sopeutuneiden lajien lisääntymisenä kylmään ilmastoon sopeutuneiden kustannuksella (De Frenne ym. 2013: 18561). Fraser ym. (2014: 1157) ovat lisäksi havainneet arktisen alueen yleistä vihertymistä, mikä selittyy pensaiden ja varpujen peittävyuden kasvuna.

Pohjoisilla kasviyhteisöillä on ominaisuuksia, jotka tekevät niistä erityisen herkkiä ilmastollisille muutoksille. Kasvillisuus on sopeutunut kylmään ilmastoon muun muassa muuttamalla morfologiaa ja lisäämällä entsyymejä, mutta ilmaston lämpeneminen lisää erikoistuneen aineenvaihdunnan kustannuksia (Crawford 2008: 69, 73). Samalla ravinteiden saatavuuden ennustetaan kasvavan muun muassa lisääntyvän nitrifikaation kautta (Crawford 2008: 99), mikä heikentää kylmään ja niukkuuteen sopeutuneiden lajien kilpailuasemaa suhteessa eteläisiin lajeihin, jotka pystyvät hyödyntämään tehokkaammin kasvavia resurssimääriä (esim. Crawford 2008: 86; Jägerbrand ym. 2012: 204). Metsänrajalla eteläisten lajien kolonisaatiota edistää myös metsän herkkyys häiriöille (Franke ym. 2015: 2): Sään ääri-ilmiöiden yleistyminen (Easterling ym. 2000) ja sitä mahdollisesti seuraava häiriöiden lisääntyminen (Dale ym. 2000) mahdollistaa tulokaslajien tehokkaamman invaasion avoimen, kilpailusta vapaan maa-alan lisääntyessä (Crawford 2008: 131) Häiriöt voivat kolonisaatioiden myötä myös kasvattaa paikallista lajimäärää, kuten Virtasen ym. (2010: 817) tutkimuksesta käy ilmi. Lembrechts ym. (2018a: 905–906) ovat lisäksi havainneet aluskasvillisuutta vahingoittavien häiriöiden tekevän mikroilmastosta lämpimämmän puurajan yläpuolella, mikä edistää tulokaslajien leviämistä ja selviytymistä uhaten samalla alkuperäislajistoa.

Toisaalta pohjoisten ekosysteemien herkkyyttä lisäävät piirteet voivat toimia myös ilmastomuutoksen vaikutuksia vastaan. Vaikka metsänrajan ympäristöä luonnehtiva mikrohabitaattien heterogeenisuus saattaakin lisätä lajien invaasioita (Lembrechts ym. 2018a: 905), se myös edistää lajinsisäistä monimuotoisuutta, joka voi merkittävästi parantaa kasvilajien ääri-ilmiöiden sietoa sekä sopeutumiskykyä ilmastollisiin muutoksiin (Crawford 2008: 31, 58). Lisäksi mikroilmastojen ajalliset muutokset ovat usein makroilmaston muutoksia heikompia, mistä johtuen ne voivat puskuroida ilmastomuutoksen vaikutuksia kasvillisuuteen (Pykälä 2017: 525–526). Häiriöherkkyydestä voi olla myös hyötyä, sillä se voi siirtää paikallisesti metsänrajaa etelämmäksi ja ehkäistä näin sen etenemistä (Franke ym. 2015: 2).

Sitä vaikeuttaa lisäksi puuston huono uusiutuminen, joka johtuu kylmän ilmaston lisäksi uuden taimikon huonosta menestyksestä avoimen maan ankarissa olosuhteissa (Haapasaari 1988: 135; Crawford 2008: 179). Myös porojen laidunnus voi ehkäistä tehokkaasti pensaiden ja taimien kasvua (Olofsson ym. 2009: 2689). Häiriöiden negatiivista vaikutusta lieventää Pykälän (2017: 526) mukaan pohjoisten ekosysteemien suhteessa vähäinen ihmisvaikutus, jonka vuoksi lajien invaasiot eivät ole yhtä suuri ongelma kuin etelämmässä. Ilmastonmuutoksen vaikutukset pohjoisiin kasviyhteisöihin ovat siis alueellisesti hyvin vaihtelevia riippuen paikallisista ympäristöolosuhteista, ilmastonmuutoksen paikallisesta ilmenemisestä sekä ihmisvaikutuksesta (Walther 2003: 177; Crawford 2008: 194). Kuvassa 5 on esiteltyinä yksinkertaistettuna kasvillisuusmuutoksiin vaikuttavia tekijöitä.

Ilmastonmuutoksen vaikutuksia määrittävät myös monet yhteisön sisäiset tekijät (esim. Virtanen ym. 2010; kuva 5). Esimerkiksi kasvilajien fenotyypin plastisuuden määrä vaikuttaa siihen, miten yhteisö pystyy sopeutumaan muuttuvaan ilmastoon (Crawford 2008: 70). Kasvien luonnolliset elinkierron ominaisuudet, kuten leviäminen (Stewart ym. 2016: 437), kasvullinen lisääntyminen ja hidas seneskenssi eli ikääntyminen etenkin puilla (Crawford 2008: 153, 187) aiheuttavat viivettä kasvillisuuden reagoinnissa ilmastollisiin muutoksiin. Lisäksi monet tutkimukset ovat havainneet metsän latvuston peittävyuden toimivan puskurina aluskasvillisuuden muutoksia vastaan (esim. De Frenne ym. 2013: 18564; Harrison ym. 2015: 1021; Barbé ym. 2020: 10; Hedwall ym. 2021: 1775), mikä voi De Frennen ym. (2013: 18564) mukaan johtua sen viilentävästä ja kosteuttavasta vaikutuksesta mikrohabitaatteihin. Myös lajistollinen monimuotoisuus voi ehkäistä ilmastonmuutoksen vaikutuksia kasvillisuuteen, sillä Houlahan ym. (2018) ovat havainneet sillä olevan keskimäärin positiivinen vaikutus yhteisön vakauteen. McCannin (2000: 232) mukaan kyseinen diversiteetin ja stabiliteetin suhde johtuisi monimuotoisen yhteisön sisältämisestä eri lajeista ja toiminnallisista ryhmistä, jotka reagoivat eri tavoilla ympäristönmuutoksiin.



Kuva 5. Pohjoisten ekosysteemien kasvillisuusmuutoksiin vaikuttavia tekijöitä ilmastonmuutoksen kontekstissa. Kuvan luomiseen käytettyä apuna seuraavia lähteitä: Haapasaari 1988: 136–141; Easterling ym. 2000; Nilsson & Wardle 2005: 426; Hart & Chen 2006: 381, 383; Crawford 2008: 153, 187, 319; Turetsky ym. 2010: 1247; De Frenne ym. 2013: 18564; Stewart ym. 2016: 437; IPCC 2021: 16–17.

Koska eri kasvilajien ja -ryhmien reaktiot ilmastollisiin muutoksiin ovat erilaisia (Walther 2003: 177), yhteisön lajikoostumus on olennainen kasvillisuusmuutoksia määrittävä tekijä (ks. Virtanen ym. 2010: 816). Boreaalisen metsänrajametsän putkilokasvien, sammalten ja jäkälien fysiologiset erot tekevät paikallisista kasvillisuusmuutoksista alueellisesti vaihtelevia (taulukko 1). Hyvinä kilpailijoina putkilokasvit, etenkin ruohovartiset, voivat hyödyntää ilmastonmuutoksen myötä kasvavaa lämpötilaa ja ravinteiden saatavuutta paremmin kasvuun

ja siten kasvattaa kilpailuetua suhteessa sammaliin ja jäkäliin (Molau & Alatalo 1998: 329; Crawford 2008: 106; Jägerbrand ym. 2012: 204; Alatalo ym. 2017: 161). Tällöin sammalten ja jäkälien, mutta myös osin varpujen stressin siedosta on haittaa kilpailussa, sillä se heikentää resurssien hyödyntämistehokkuutta (Virtanen ym. 2010: 817). Sammalten kasvu voi jopa hidastua ilmastonmuutoksen myötä (Bjerke ym. 2011: 1484; Lang ym. 2012: 1097). Lisäksi monien jäkälien valon tarve sekä voimakas laidunnuspaine poronhoitoalueella heikentävät kilpailuasemaa entisestään (Palmqvist 2000: 11; Eskelinen & Oksanen 2006: 251).

Kyseistä kilpailuasetelmaa voi kuitenkin lieventää putkilokasvien ja sammalten tarkka fenologia eli vuodenaikaisrytmi (Crawford 2008: 116), josta voi olla haittaa talvien lämmitessä, sillä lepotilan poistuminen keskellä talvea altistaa kasvin solukot pakkaselle (Bjerke ym. 2011: 1485). Ögren (1996: 724) on esimerkiksi havainnut talven leudon sään käynnistävän mustikalla soluhengityksen, joka kuluttaa loppuun sen pakkaselta suojaavat sokerit, aiheuttaen pakkaskuolemia. Myös mahdollinen lumipeitteen oheneminen heikentää varpujen ja joidenkin sammalten selviämistä (Kreyling ym. 2012a: 580). Toisaalta Bjerke (2011: 407) on osoittanut myös jäkälien kärsivän talven lämpöheilahteluista tilanteessa, jossa maanpinnalle syntyy jääkerros.

Taulukko 1. Aluskasvillisuuden eri kasviryhmien ominaisuuksia, joista voi olla joko hyötyä tai haittaa lajin menestykselle tai kilpailukyvyille ilmastonmuutoksen myötä pohjoisilla ekosysteemeillä (Ögren 1996: 724; Molau & Alatalo 1998: 329; Thomas & Packham 2007: 147; Beckett ym. 2008: 151; Seaward 2008: 278, 282; Virtanen ym. 2010: 817; Bjerke ym. 2011: 1485; Jägerbrand ym. 2012; Kreyling ym. 2012a: 580; Lang ym. 2012: 1097; Stewart ym. 2016: 436).

Kasviryhmä	Hyödyllisiä ominaisuuksia	Haitallisia ominaisuuksia
Putkilokasvit	- tehokas resurssien hyödyntäminen, nopea kasvu (etenkin ruohovartiset) - suuri koko (menestys valokilpailussa)	- hidas kasvu (varvut) - alttius pakkaselle talvien lämmitessä ja lumen vähetessä
Sammalet	- kuivuuden sieto (jos ilmastonmuutos lisää kuivuutta) - joillakin hyvä kolonisointikyky	- stressin siedon kustannukset -> hidas kasvu - alttius pakkaselle talvien lämmitessä - alhainen lämpötilaoptimi
Jäkälat	- hyvä leviämis- ja kolonisointikyky - tarkan fenologian puute	- stressin siedon kustannukset - herkkyys häiriöille

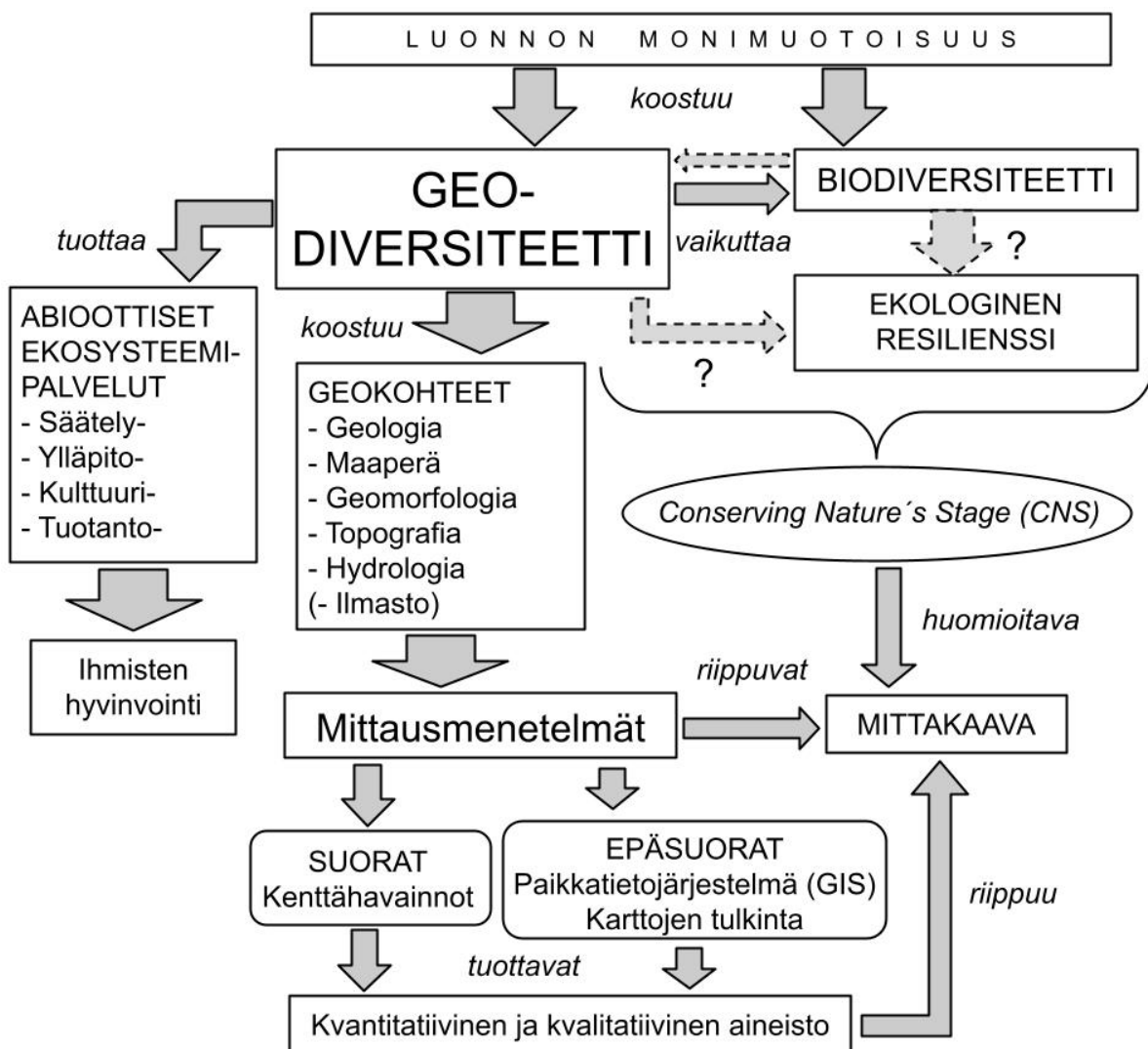
Kasviryhmiä eroista johtuen pohjoisborealisen metsänrajametsän kasviyhteisön koostumus tulee muuttumaan ilmastonmuutoksen myötä. Useat tutkimukset ovatkin jo havainneet merkkejä termofilisaatiosta eli eteläisten lajien etenemisestä (esim. Vuorinen ym. 2017: 3803; Maliniemi & Virtanen 2021: 9) sekä putkilokasvien runsastumisesta jäkälien kustannuksella (esim. Vanneste ym. 2017: 587; Maliniemi ym. 2018; Maliniemi & Virtanen 2021: 9). Sammalyhteisöissä on taas havaittu sekä positiivisia että negatiivisia muutoksia riippuen muun muassa habitaatista ja sademäärän muutoksesta (esim. Jägerbrand ym. 2012: 204; Lang ym. 2012: 1105; Vanneste ym. 2017: 588). Vuorisen ym. (2017) Fennoskandiassa tekemä tutkimus osoittaa, että kokonaisuudessaan puurajalla on käynnissä siirtymä jäkälävaltaisuudesta sammal- ja varpuvaltaisuuteen. Sen sijaan alueella ei ole merkkejä puurajan voimakkaasta etenemisestä (Dalen & Hofgaard 2005: 291–292; Vuorinen ym. 2017: 3803), vaikkakin latvuston tihentymistä metsänrajalla on havaittu (Hedenäs ym. 2011: 678; Maliniemi & Virtanen 2021: 8).

Ilmastonmuutoksen vaikutukset kasvillisuuteen vaihtelevat kuitenkin selvästi eri habitaateilla, esimerkiksi suhteessa ravinteiden määrään (kuva 5). Monien tutkimusten perusteella (esim. Virtanen ym. 2010: 817; Harrison ym. 2015; Maliniemi ym. 2019) ilmastonmuutos muuttaa kasviyhteisöjä nopeammin ravinteikkailla habitaateilla, mikä selittyy Maliniemen ym. (2019: 13260) mukaan muun muassa kasviyhteisön eroilla: ravinteikkaiden habitaattien yhteisöissä vallitsevat nopeasti kasvavat kilpailijat, kuten ruohovartistet, kun taas karuilla habitaateilla hitaasti reagoivat stressin sietäjät ovat vahvoilla. Myös metsän ja paljakan kasvillisuusmuutokset voivat olla erilaisia riippuen muun muassa siitä, miten latvuston peittävyys vaikuttaa mikroilmaston muutoksiin ja lisääkö ilmastonmuutos veden puutetta paljakalla (esim. De Frenne ym. 2013: 18564; Harrison ym. 2015: 1021).

4 Geodiversiteetti

Luonnon monimuotoisuus voidaan jakaa biologiseen monimuotoisuuteen eli biodiversiteettiin sekä elottoman luonnon monimuotoisuuteen eli geodiversiteettiin (Hjort & Luoto 2010: 109; kuva 6). Biodiversiteetin merkitys ihmistoiminnalle ja siihen kohdistuva uhka on ollut pitkään esillä sekä tieteessä että kansainvälisessä politiikassa (Global biodiversity... 2014), mutta geodiversiteetti ja sen merkitys ekosysteemipalveluille ovat sen sijaan jääneet vähälle huomiolle (Gray 2018: 15). Laajassa merkityksessä geodiversiteetti käsittää geologisen, geomorfologisen, topografisen, hydrologisen, maaperän sekä kaikkien näihin kuuluvien materiaalien, rakenteiden ja prosessien monimuotoisuuden (Serrano & Flano 2007: 141; Gray

2013). Se toimii pohjana kaikelle elämälle maapallolla ja ylläpitää ihmistoiminnalle elintärkeitä prosesseja, kuten veden ja muiden aineiden kiertokulkua sekä maaperän muodostumista, jotka ovat välttämättömiä ruoantuotannolle ja muulle luonnonvarojen hyödyntämiselle (Gray 2013; Hjort ym. 2015: 631). Taloudellisten ja fyysiseen hyvinvointiin liittyvien arvojen lisäksi geodiversiteetillä on kulttuurista, esteettistä ja tieteellistä arvoa, joka näkyy muun muassa matkailussa, uskomuksissa ja alueellisessa identiteetissä (Brilha 2018: 70). Biodiversiteetin tavoin geodiversiteetikin siis luo ja ylläpitää monipuolisesti eri ekosysteemipalveluja sääteley- ja ylläpitopalveluista tuotanto- ja kulttuuripalveluihin (Gray 2013; kuva 6).



Kuva 6. Geodiversiteettiin ja sen mittaamiseen liittyviä keskeisiä käsitteitä. Kuvan luomiseen käytetty apuna seuraavia lähteitä: McCann 2000; Serrano & Flano 2007: 141, 143; Hjort & Luoto 2010: 109; Hjort ym. 2012: 3488; Gray 2013; Beier ym. 2015b: 613; Knudson ym. 2018: 681; Zwolinski ym. 2018: 32; Tukiainen 2019: kuva 1.

Nykyinen ihmistoiminta on kuitenkin uhkaamassa geodiversiteettiä ja sen tarjoamia palveluita, mikä lisää tarvetta sen suojelulle (Hjort ym. 2015: 637). Gray (2013) mainitsee geodiversiteetin uhkiksi muun muassa luonnonvarojen hyödyntämisen, maankäytön muutokset, rakentamisen ja matkailun. Tukiainen ym. (2017a: 1061) ovatkin havainneet sen heikkenevän maankäytön intensiteetin kasvaessa. Lisäksi ilmastonmuutos voi uhata osaa geodiversiteetistä lisäämällä eroosiota, muuttamalla maaperäprosesseja sekä erityisesti muokkaamalla nopeita geomorfologisia syklejä, kuten kulutuksen ja kasautumisen vuorottelua rannikolla (Brazier ym. 2012: 212, 222–223). Eroosiota nopeuttaa myös jäätiköiden sulaminen, sademäärän kasvu ja merenpinnan nousu (Gray 2013). Monista uhista huolimatta geodiversiteetin suojelu on jäänyt selvästi biodiversiteetin suojelun varjoon, vaikka kehitystäkin on viime vuosikymmeninä tapahtunut (Tukiainen 2019: 41). Esimerkkinä konkreettisesta suojelusta on UNESCO:n maailmanlaajuinen geopuistojen verkosto (UNESCO... 2017).

4.1 Geodiversiteetin mittaaminen

Geodiversiteetin suojelun keskeisimpiä ongelmia on käsitteen epämääräisyys sekä objektiivisen ja globaalisti vertailukelpoisen mittaustavan puute (Zwolinski ym. 2018: 28; Alahuhta ym. 2020: 2). Monenlaisista määritelmistään sekä yleisten mittaustandardien puutteesta johtuen sitä on mitattu hyvin erilaisilla tavoilla. Yleisenä virheenä Alahuhta ym. (2020: 2) pitävät ympäristön heterogeenisuuden, kuten topografisen tai habitaattien vaihtelun, pitämistä geodiversiteetin synonyyminä, mikä näkyy monessa sitä koskevassa tutkimuksessa (esim. Anderson & Ferree 2010; Anderson ym. 2015). Tukiaisen ym. (2017b: 365) mukaan geodiversiteetin tulisi perustua erilaisten geokohteiden, kuten kallio- ja maaperätyyppien, geomorfologisten muodostumien sekä hydrologisten kohteiden monimuotoisuuteen, joka on erillään esimerkiksi topografisesta heterogeenisuudesta. Geokohteisiin perustuvaa arviointimenetelmää onkin käytetty useissa tutkimuksissa (esim. Serrano ym. 2009; Hjort & Luoto 2010; Räsänen ym. 2016; Tukiainen ym. 2019).

Zwolinski ym. (2018: 32) jakavat geodiversiteetin mittaustavat aineistolähteen mukaan suoriin ja epäsuoriin menetelmiin (kuva 6). Suorat menetelmät perustuvat kenttähavaintoihin, joita tarvitaan esimerkiksi pienialaisten geokohteiden tunnistamisessa ja niiden ominaisuuksien mittaamisessa (esim. Hjort & Luoto 2010; Bétard 2013). Epäsuorilla menetelmillä geodiversiteetti määritetään paikkatietojärjestelmän (*geographic information system*, GIS) avulla käyttäen hyväksi muun muassa kaukokartoitusaineistoja ja niistä johdettuja malleja, kuten korkeusmallinnusta (*digital elevation model*, DEM; Zwolinski ym. 2018: 32).

Kaukokartoituksella pystytään arvioimaan laajojen alueiden geodiversiteettiä kustannustehokkaasti sekä yhdistämään saatuja aineistoja muihin kaukokartoitusaineistoihin (Zarnetske ym. 2019: 550), joten sen hyödyntäminen geodiversiteetin kartoituksessa on hyvin yleistä (esim. Anderson & Ferree 2010; Tukiainen ym. 2019). Myös kallio-, maaperä- ja topografiset kartat ovat tavallisia aineistolähteitä (esim. Hjort & Luoto 2010).

Geodiversiteetin mittaamenetelmät tuottavat Zwolinskin ym. (2018: 32) mukaan joko kvantitatiivista tai kvalitatiivista aineistoa tai molempia. Kvantitatiivinen mittaus tuottaa lukumääriä, malleja ja indeksejä, kuten erilaisten geokohteiden lukumäärän tietyllä alalla (esim. Hjort & Luoto 2010). Esimerkkinä monimutkaisemmista mittareista on Serranon ym. (2009: 174) viisiarvoinen geodiversiteetti-indeksi, joka suhteuttaa geokohteiden lukumäärän ja topografisen karkeuden tutkimusalan kokoon. Kvalitatiivinen mittaus taas perustuu arvoihin ja asiantuntijakokemuksiin (Zwolinski ym. 2018: 32), mikä lisää menetelmän subjektiivisuutta. Toisaalta geodiversiteetin arviointia perustuen sen tarjoamiin palveluihin (Gray 2013) tai resursseihin (Parks & Mulligan 2010) voi pitää suojelun kannalta käytännöllisenä. Koska geodiversiteetti on ilmiönä laaja ja moniulotteinen, sen mittaamisessa on Zwolinskin ym. (2018: 28–30) mukaan kuitenkin syytä hyödyntää monipuolisesti eri menetelmiä ja valita sopivimmat menetelmät sen mukaan, mikä on tutkimuksen tarkoitus. Myös tarkastelumittakaava vaikuttaa merkittävästi mittaamenetelmien valintaan sekä siihen, minkälaisia tuloksia saadaan ja miten niitä tulkitaan (Serrano & Flano 2007: 143).

4.2 Geodiversiteetin ja biodiversiteetin suhde

Geodiversiteetin mittauksen tavoitteena ei ole vain sen itsensä suojelu, vaan usein mielenkiinnon kohteena on myös sen vaikutus luonnon monimuotoisuuden toiseen osatekijään, biodiversiteettiin (esim. Parks & Mulligan 2010). Biodiversiteetin voidaan ajatella olevan täysin riippuvaista geodiversiteetistä, joka luo perusedellytykset ylipäättään elämälle maapallolla (Gray 2013). Abioottinen ympäristö ja sen monimuotoisuus ylläpitää elämää esimerkiksi tarjoamalla sille välttämättömät alkuaineet ja mineraalit (Serrano & Flano 2007: 143), ylläpitämällä aineiden kiertokulkua (Hjort ym. 2015: 632) sekä säätelemällä eliöiden tarvitsemia resursseja, kuten energiaa, vettä, tilaa ja ravinteita (Parks & Mulligan 2010: 2754).

Geodiversiteetti vaikuttaa biodiversiteettiin myös suoraan luomalla elinympäristöjen ja ekolokeroiden kirjon, joka mahdollistaa eri ympäristövaatimukset omaavien lajien elämisen samalla alueella (Zarnetske ym. 2019: 550; kuva 7). Esimerkiksi suuri topografinen vaihtelu lisää mikroilmastojen heterogeenisuutta ja samalla biologista monimuotoisuutta (Lembrechts

ym. 2018b: 1268). Laajemmassa mittakaavassa se voi myös aiheuttaa isolaatiota, estää geenivirtaa ja edistää siten lajiutumista (Schnitzler ym. 2011: 354). Myös geomorfologisten prosessien vaihtelevuus ajassa ja tilassa ylläpitää biodiversiteettiä aiheuttamalla erilaisia häiriöitä ja muokkaamalla elinympäristöjä luoden jatkuvasti uusia mikrohabitaatteja (Hjort ym. 2015: 631). Geodiversiteetin merkitys biodiversiteetille kuitenkin vaihtelee eri eliöryhmien välillä: koska kasvit ovat suuresti riippuvaisia paikallisista abioottisista olosuhteista, niiden esiintymistä on helpompi ennustaa abioottisten tekijöiden avulla kuin esimerkiksi eläinten (Beier ym. 2015a: 675). Kasvit myös luovat itse omia mikrohabitaattejaan (Stein ym. 2014: 875), joten geodiversiteetin vaikutus habitaattien monimuotoisuuteen ilmenee myös välillisesti kasvillisuuden monimuotoisuuden kautta.



Kuva 7. Esimerkki geokohteiden monimuotoisuuden vaikutuksesta kasviyhteisön monimuotoisuuteen metsänrajametsässä Saariselällä. Kuvan geokohteita ovat muun muassa virtavesi, sen kulutusmuodot sekä moreeni (tulkinta perustuu Hjortin ym. (2022) geokohteiden määrittelyyn). Esimerkiksi virtavesi lisää ruohovartisten putkilokasvien paikallista lajimäärää (kuva: Joonatan Lohi 8.8.2022).

Monet tutkimukset ovatkin havainneet positiivisen suhteen ympäristön heterogeenisuuden ja lajimäärän välillä (esim. Pausas ym. 2003; Stein ym. 2014), mutta se ei välttämättä kerro geodiversiteetin suorasta yhteydestä biodiversiteettiin. Alahuhdan ym. (2020: 2) mukaan todellisesta geo- ja biodiversiteetin suhteesta tehtyjä empiirisiä tutkimuksia onkin hyvin vähän.

Suurin osa näistä tutkimuksista tukee teoriaa geo- ja biodiversiteetin positiivisesta yhteydestä. Anderson ja Ferree (2010) sekä Parks ja Mulligan (2010) ovat esimerkiksi havainneet laajan mittakaavan geodiversiteetin edistävän alueellista biodiversiteettiä. Samanlaisia tuloksia on saatu myös paikallisemmalla mittakaavalla: Tukiaisen ym. (2019) tutkimus osoittaa yksittäisten geomorfologisten muodostumien, kuten rantamuodostumien, uomien ja soiden, ylläpitävän paikallista lajikirjoa, ja Bétard (2013) on havainnut samanlaisen vaikutuksen myös paikallisella geomorfologisten prosessien monimuotoisuudella.

Geo- ja biodiversiteetin välisen suhteen tutkimisessa mittakaavalla on olennainen merkitys, sillä se paitsi vaikuttaa siihen, mitä diversiteetin mittareita voidaan käyttää (Serrano & Flano 2007: 143), myös määrittää, millainen suhde geo- ja biodiversiteetin välillä havaitaan. Lawler ym. (2015: 623) olettavat, että geodiversiteetin vaikutus biodiversiteettiin näkyisi selkeimmin keskisuurilla mittakaavoilla eli alueellisella ja maisematasolla. Baileyn ym. (2017: 767) tutkimus osoittaaakin, että laajassa mittakaavassa kasvilajimäärää määrittävät enemmänkin ilmastolliset muuttujat, kun taas geodiversiteetti on parempi selittäjä paikallisemmalla tasolla. Toisaalta liian suppeassa mittakaavassa geodiversiteetin vaikutus biodiversiteettiin voi peittyä muihin paikallisiin tekijöihin, kuten bioottisiin vuorovaikutuksiin ja häiriöihin (Lawler ym. 2015: 623). Kaikkiaan tutkimukset ovat keskittyneet laajoihin mittakaavoihin, mikä ei huomioi lainkaan pienialaisia geokohteita, joilla voi olla merkittävä paikallinen vaikutus lajistoon (Hjort ym. 2015: 632). Laaja mittakaava voi olla myös yksi syy sille, miksi biodiversiteetin mallinnuksissa geodiversiteetin selitysvoima jää usein alhaiseksi (esim. Räsänen ym. 2016: 65). Tarkastelumittakaavan valintaa rajoittaa kuitenkin biodiversiteettiaineiston laatu: lajien esiintymistä kuvaavia aineistoja ei välttämättä löydy halutussa mittakaavassa tai kattavuudessa (Zarnetske ym. 2019: 552).

4.3 Conserving Nature's Stage -hypoteesi (CNS) ja ekologinen resilienssi

Geo- ja biodiversiteetin suhteen ymmärtäminen on tärkeää biodiversiteetin suojelun kannalta, erityisesti nykyisen ilmastonmuutoksen aikana, jolloin suojelun tarve on suurempi kuin koskaan. Ilmastonmuutoksen vaikea ennustettavuus ajassa ja tilassa aiheuttaa haasteita esimerkiksi suojelualueiden optimaalisen sijainnin suunnittelussa (Knudson ym. 2018: 678). Lisäksi ekosysteemien luonnollinen dynamiikka voi muokata eliöyhteisöjä ajallisesti niin, että kiinteän suojelualueen biologinen arvo katoaa tai siirtyy sen rajojen ulkopuolelle (Crawford 2008: 431). Geo- ja biodiversiteetin yhteys voisikin osaltaan lisätä ymmärrystä biodiversiteettimuutosten ajallisen ja alueellisen vaihtelun syistä sekä toimia yhtenä ratkaisuna

suojelun spatiaalisessa optimoinnissa (Beier ym. 2015a: 669). Ajatusta, että geodiversiteettiä voi käyttää biodiversiteetin karkeana mittarina ja että sen avulla pystytään suojelemaan ilmastonmuutoksen uhkaamia eliöyhteisöjä, kutsutaan nimellä *Conserving Nature's Stage* (CNS; Beier ym. 2015b: 613).

CNS-hypoteesiin liittyy oletus, että suuren geodiversiteetin alueilla on todennäköisesti myös suuri biodiversiteetti (Beier ym. 2015a: 669; kuva 6). Hjort ym. (2012: 3503) ovatkin osoittaneet, että geodiversiteettiä kuvaavilla muuttujilla pystytään ennustamaan biodiversiteettiä, etenkin alueilla, joissa topografia- ja ilmastoaineisto on puutteellista. Myös lajien levinneisyysdatan puute on tavallinen ongelma syrjäisillä alueilla (Beier ym. 2015a: 669), joten geodiversiteetti tarjoaa yksinkertaisemman ja nopeamman tavan tunnistaa potentiaalisesti suojelun arvoisia alueita (Tukiainen ym. 2019: 1707). CNS ei kuitenkaan sovellu yksittäisten lajien suojeluun, vaan kyseessä on enemmänkin karkean tason suojelustrategia, jossa arvioidaan koko eliöyhteisön suojelun tarve (Knudson ym. 2018: 680). Toisaalta geodiversiteetti näyttää Andersonin ja Ferreen (2010: 5) mukaan hyödyttävän erityisesti harvinaisia lajeja, joilla on tavallisesti tarkat ympäristövaatimukset. Lisäksi Bailey ym. (2017: 771) ovat havainneet, että geodiversiteetti ennustaa paremmin alkuperäislajistoa kuin tulokas- ja vieraslajeja. Voimakkaan ihmisvaikutuksen alueille strategia ei kuitenkaan näytä soveltuvan (Tukiainen ym. 2017a: 1061).

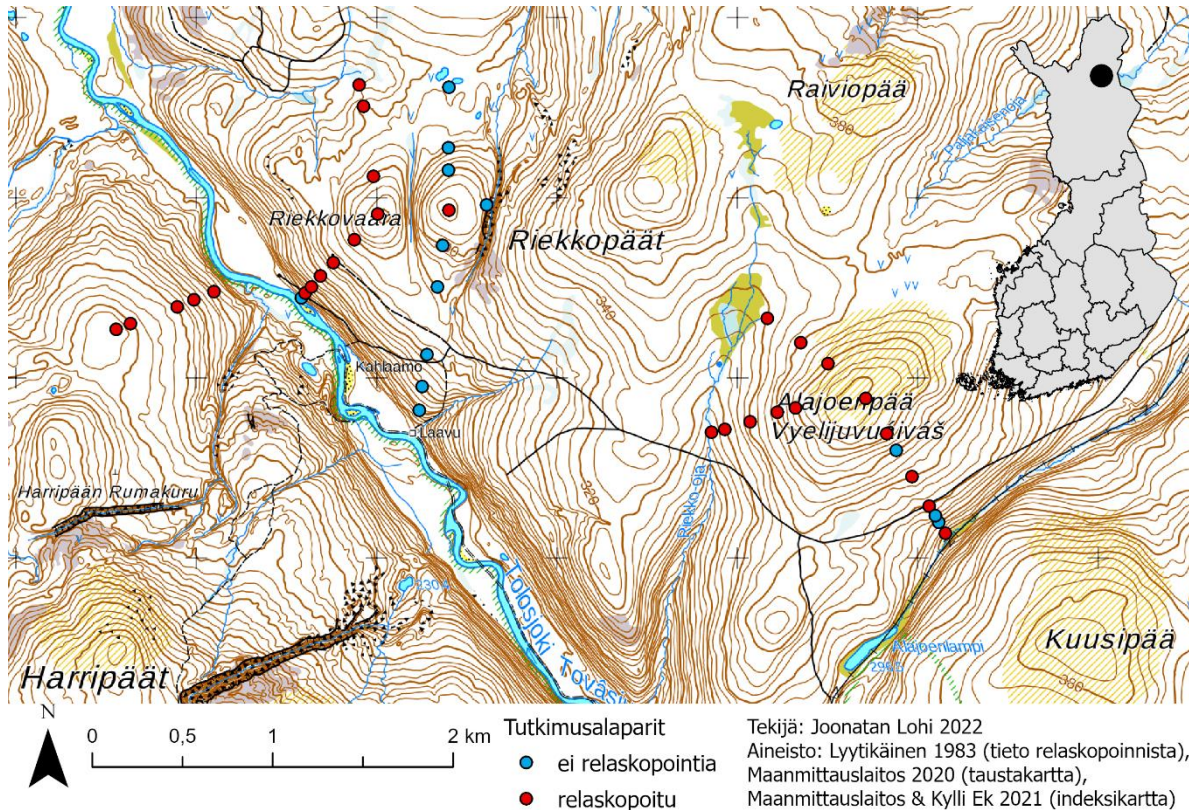
Toisena CNS-hypoteesin perusoletuksena on, että geodiversiteetti lisää eliöyhteisöjen ajallista vakautta eli toimisi puskurina ilmastonmuutoksen ekologisia vaikutuksia vastaan (Knudson ym. 2018: 680). Usein vakauden mittarina toimii ekologinen resilienssi, joka kuvaa eliöyhteisön kykyä palautua häiriöistä (Gunderson 2000: 426). Sitä voidaan mitata muun muassa yhteisön palautumisnopeutena häiriön jälkeen, resistanssina eli yhteisön kykynä vastustaa muutosta tai määrittämällä, kuinka paljon yhteisö voi muuttua ilman, että se menettää palautumiskykynsä (Gunderson 2000: 426; Walker ym. 2004). Ekologisella resilienssillä on Timpane-Padghamin ym. (2017: 1) mukaan olennainen merkitys ympäristönsuojelussa, sillä se ehkäisee ilmastonmuutoksen aiheuttamia muutoksia ekosysteemeissä. CNS-strategian yhtenä tavoitteena onkin identifioida geodiversiteetin avulla alueita, joilla on korkea ekologinen resilienssi eli jotka pystyvät sopeutumaan hyvin muun muassa ilmastollisiin muutoksiin (Knudson ym. 2018: 681). Tämä voikin toimia yhtenä vaihtoehtona monimutkaisille, lajikohtaisille ilmastomalleille (Beier ym. 2015b: 613). Viitteitä geodiversiteetin vaikutuksesta biodiversiteetin säilyvyyteen on esimerkiksi Andersonin ja Ferreen (2010: 5) tutkimuksessa.

Geodiversiteetti voi vaikuttaa eliöyhteisöjen vakauteen monella tavalla. Jos hypoteesi diversiteetin ja stabiliteetin positiivisesta yhteydestä pitää paikkansa (McCann 2000), geodiversiteetin positiivinen vaikutus biodiversiteettiin näkyisi myös suurempana vakautena. Ennen kaikkea geodiversiteetin suhdetta vakauteen voisi perustella sen vaikutuksella habitaattien heterogeenisuuteen: elinympäristöjen monimuotoisuus auttaa eliöyhteisön sopeutumisessa ilmastollisiin muutoksiin muun muassa kasvattamalla lajinsisäistä monimuotoisuutta (Crawford 2008: 31) sekä tarjoamalla refugioita, joissa lajit voivat selvitä epäedullisen ajanjakson yli (Lawler ym. 2015: 622). Parksien ja Mulliganin (2010: 2764) mukaan geodiversiteetti merkitsee myös resurssien monimuotoisuutta, joka vähentää lajien kilpailullista syrjäyttämistä ja ehkäisee stokastisia tekijöitä, joilla voi olla biodiversiteettiä heikentävä vaikutus.

Geodiversiteetin mahdollinen kyky lisätä eliöyhteisön resilienssiä tekisi sen suojelusta entistä tärkeämpää. Ilmastonmuutos ja ihmistoiminta eivät uhkaa biodiversiteettiä vain suoraan, vaan myös geodiversiteetin mahdollisen heikkenemisen kautta (Brazier ym. 2012). CNS-strategia toisi biodiversiteetin suojeluun uudenlaisia keinoja, joista olisi hyötyä etenkin pohjoisilla leveysillä, joiden ekosysteemeille ilmastonmuutos on erityinen uhka. Kuitenkin CNS-hypoteesin merkittävänä heikkoutena on, että vahvasta teoreettisesta tuestaan huolimatta sen paikkansapitävyydestä ei ole suoria empiirisiä todisteita.

5 Tutkimusalue

Tutkimusalue sijaitsee Saariselän tunturivyöhykkeellä, Inarin kunnassa Suomen Lapissa (kuva 8). Aineisto on kerätty neljältä vaaralta, Harripäihin kuuluvalla nimettömältä vaaralta, kahdelta Riekkovaaralta sekä Alajoenpäältä, jotka sijaitsevat muutaman kilometrin säteellä toisistaan ja noin viisi kilometriä Saariselän matkailukeskuksesta luoteeseen. Suora ihmisvaikutus on tutkimusalueella vähäistä ja rajoittuu pääosin muutamaan ajotiehen ja polkuun. Alue on myös metsätalouden ulkopuolella. Välillisiä ympäristövaikutuksia aiheutuu kuitenkin poronhoidosta. Alueen paliskunnan poromäärä kasvoi merkittävästi 1970- ja 80-luvuilla: porotiheys jopa nelinkertaistui 1970-luvun alun noin 0,5 porosta 1990-luvun alun yli kahteen poroon neliökilometrillä, minkä jälkeen se on pysynyt suhteellisen vakaana (Paliskuntien poromäärät 2022; liite 1). Alue on luonnonsuojelualueiden ulkopuolella lukuun ottamatta Harripäitä, joka kuuluu Hammastunturin erämaa-alueeseen.



Kuva 8. Tutkimusalueen ja tutkimusalojen sijainti. Punaisella merkityissä tutkimusalalappareissa on mitattu puuston pohjapinta-ala relaskopoimalla jommassakummassa tutkimusalalapparin aloista vuonna 1981 (Lyytikäinen 1983). Tausta- ja indeksikartan aineisto: Maanmittauslaitos 2020; Maanmittauslaitos & Ek 2021.

5.1 Geologia ja geomorfologia

Tutkimusalue on osa vanhaa, prekambrista Fennoskandian kilpialuetta, joka on paljastunut nuorempien sedimenttikerrosten alta (Korsman & Koistinen 1998: 94–95). Alueen kallioperä kuuluu Lapin granuliittivyöhykkeeseen ja koostuu kauttaaltaan granuliittista, joka on korkean paineen ja lämpötilan metamorfoosissa syntynyt gneissiytynyt kivilaji (Silvennoinen 1998: 160). Kallioperän poimuttuminen tapahtui noin 1900 miljoonaa vuotta sitten koillisesta lounaaseen suuntautuneessa ylityöntöliikunnossa (Silvennoinen 1998: 161), jonka jälkeen alue erodoitui vähitellen penepilaaniksi (Väisänen 1994). Saariselän tunturivyöhyke syntyi 30–50 miljoonaa vuotta sitten Skandien nuoremman orogeenian yhteydessä, kun lohkoliikunnot synnyttivät alueelle horsteja ja repeämälaaksoja (Johansson 1995: 7). Lopulliset, pyöristyneet muotonsa tunturit ja vaarat saivat jääkausien myötä viimeisten kahden miljoonan vuoden aikana (Väisänen 1994).

Lohkoliikuntojen sekä mannerjäätiköiden kulutuksen seurauksena alueen topografia on suuripiirteistä. Sitä luonnehtivat isot, loivapiirteiset vaarat ja tunturit, joita reunustavat

pienialaiset soistumat, purot sekä jäätikön sulamisvesien muodostamat uomat ja kurut (Peruskartta... 1989). Alueen halkaisee jokilaakso, jossa virtaava Tolosjoki on toiminut useamman jääjärven lasku-uomana (Väisänen 1994). Tutkimusalueen kohdalla joki virtaa noin 200 metriä merenpinnan yläpuolella, ja korkein tutkimusalueen vaaroista, Alajoenpää, ulottuu noin 400 metrin korkeuteen (Peruskartta... 1989). Maaperä on pääosin ohutta, mannerjäätikön kasaamaa pohjamoreenia, joka myötäilee kallioperää eikä vaikuta merkittävästi pinnanmuotoihin. Ohuinta maaperä on vaarojen lakialueilla, joissa voi esiintyä kalliopaljastumia, rakkakivikoita ja jäätikön liikkeen suuntaisia vakoumia. Sen sijaan glasiifluviaalisia eli jäätikön sulamisvesien muodostamia kerrostumia tutkimusalueen vaaroilla on hyvin vähän (Väisänen 1994).

5.2 Ilmasto ja kasvillisuus

Tutkimusalue kuuluu Köppenin-Geigerin ilmastoluokituksen mukaan kosteaan ja kylmätalviseen lumi- ja metsäilmastoon, jolle tyypillistä ovat alhaiset lämpötilat, lyhyt kesä ja sateiden esiintyminen ympäri vuoden (Peel ym. 2007: 1636, 1641). Alueen ilmasto on kuitenkin leveyspiiriin suhteutettuna erityisen lämmin, mikä johtuu Pohjois-Atlantin lämpimästä Golfvirrasta sekä länsituulista (Kalliola 1973: 56). Lisäksi Atlantin läheisyys tasoittaa vuodenaikaisia lämpötilaeroja ja tuo liikkuvien matalapaineiden mukana sateita, mutta itäisen mannerilmaston läheisyys ilmenee välillä pitkäkköinä kuivina jaksoina. Myös Skandien vuoristo alueen länsipuolella vaikuttaa ilmastoon kuivattamalla ja lämmittämällä läntisiä ilmavirtauksia (Autio & Heikkinen 1999: 116).

Tutkimusalueen vuoden keskilämpötila uusimmalla vertailukaudella (1991–2020) on $-0,7$ celsiusastetta Saariselän matkailukeskuksen mittausasemalta mitattuna. Vuodenaikainen lämpötilavaihtelu on kuitenkin suhteellisen suurta: lämpimimmän kuukauden, heinäkuun, keskilämpötila on noin $+13$ astetta ja kylmimmän kuukauden, tammikuun, vastaava lukema on noin -12 (Jokinen ym. 2021: 82). Paikallisiin lämpötiloihin vaikuttaa suurilmaston ohella myös tutkimusalueen vaihteleva topografia: vaarojen laella lämpötila on keskimäärin alhaisempi kuin niiden juurella. Kuitenkin tyyninä kesäisinä ja kovilla pakkasilla lämpötila voi nousta vaaran rinnettä ylöspäin johtuen voimakkaasta ulossäteilystä alarinteellä (Autio & Heikkinen 1999: 116–117). Lisäksi vaarojen pohjoisrinteet saavat vähemmän auringon säteilyä ja ovat siksi keskimäärin kylmempiä kuin etelään suuntautuneet (Lembrechts ym. 2018a: 904).

Vuoden keskisademäärä tutkimusalueella on noin 600 millimetriä, mikä on Suomen mittakaavassa tavanomainen mutta selvästi suurempi kuin viereisellä Inarin järivialangolla

(Jokinen ym. 2021: 83, 135). Syynä voi olla muun muassa Saariselän tunturivyöhykkeen ilmassa nostava vaikutus (Autio & Heikkinen 1999: 116). Sateita tulee eniten kesällä ja vähiten kevättalvella. Talvisin sateet tulevat pääosin lumena. Lumipeite viipty alueella tavallisesti loka-marraskuusta toukokuuhun ja saavuttaa vuosittain keskimäärin yli 70 senttimetrin paksuuden (Jokinen ym. 2021: 83). Puurajan yläpuolella lumipeite jää kuitenkin ohueksi johtuen ankarista tuuliolosuhteista (Autio & Heikkinen 1999: 117).

Viime vuosikymmeninä alueen ilmasto on muuttunut lämpimämmäksi ja sateisemmaksi: Viimeisten 30 vuoden aikana (vertailukaudesta 1961–1990 uusimpaan kauteen) vuoden keskilämpötila on noussut yli yhden celsiusasteen ja sademäärä noin 90 millimetriä Ivalon lentoasemalta mitattuna. Lisäksi lumipeitteen vuosittainen maksimipaksuus on hieman laskenut (Tilastoja... 1991: 124–125; Jokinen ym. 2021: 82–83).

Tutkimusalue sijaitsee Ahdin ym. (1968: 188) mukaan pohjoisborealisessa kasvillisuusvyöhykkeessä, joka on pohjoisin yhtenäisen metsän vyöhyke Fennoskandiassa ennen oroarktista vyöhykettä. Suomen perinteisessä kasvimaantieteellisessä aluejaossa Saariselkä kuuluu Metsä-Lappiin, jonka puukerrosta luonnehtii mäntyvaltaisuus ja kuusen miltei täydellinen puuttuminen (Kalliola 1973: 181, 215). Puurajan muodostaa kuitenkin useimmiten tunturikoivu (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*) (Ahti ym. 1968: 200). Tutkimusalue on lähes kokonaan Metsä-Lapille tyypillistä kuivaa ja harvaa mäntymetsää (kuva 9 A); vain Alajoenpäällä metsä vaihettuu tunturikoivikoksi (kuva 9 D) ja edelleen tunturipaljakaksi (kuva 9 B), kun taas saman vaaran kaakkoisella alarinteellä on myös lehtipuuvaltaista tuoretta kangasta (kuva 9 C). Alueen aluskasvillisuus on pääosin hyvin homogeenista ja vähälajista, vain muutaman sammal-, jäkälä- ja varpulajin hallitsemaa (Lyytikäinen 1983).

A



B



C



D



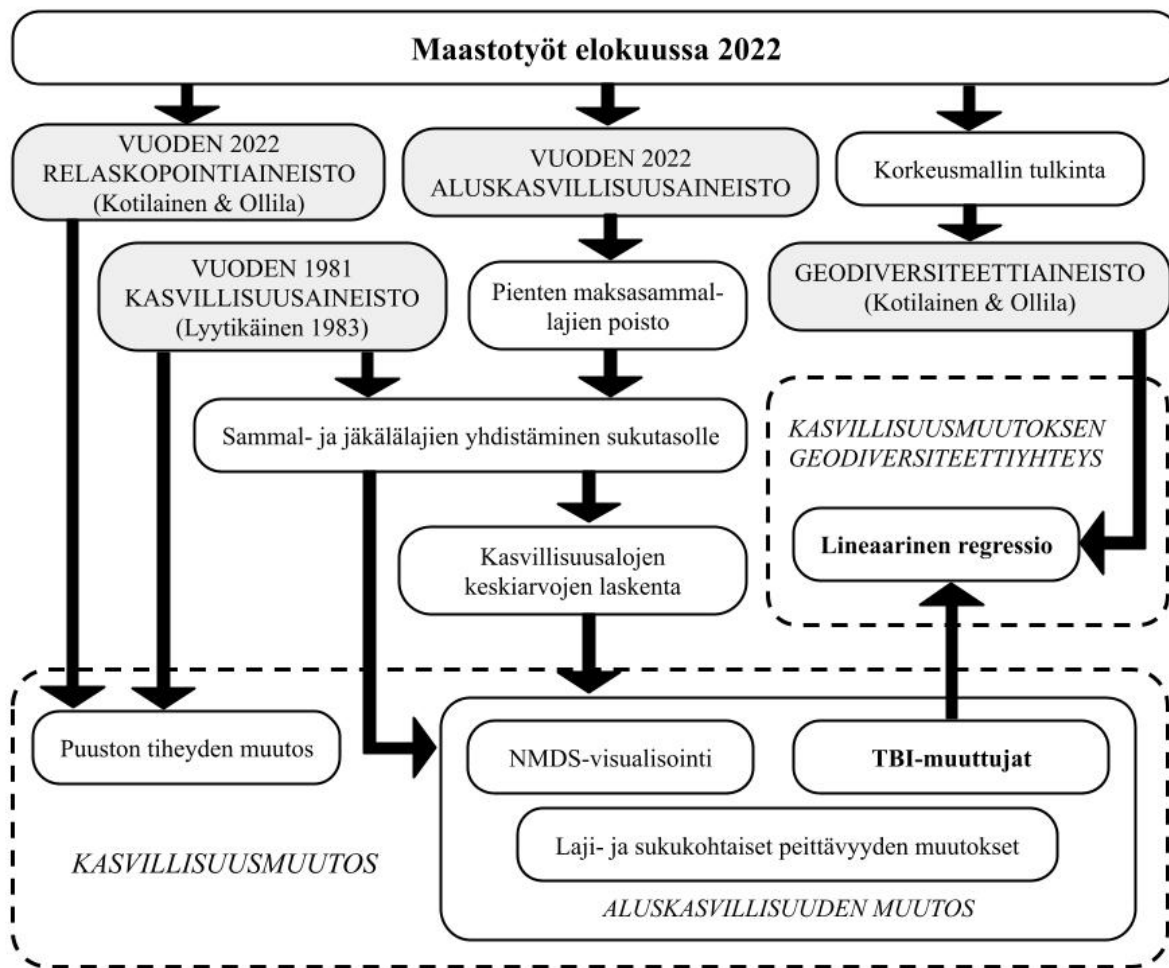
Kuva 9. Kasvillisuuden vaihtelu tutkimusalueella. A: Tutkimusalue on suurimmaksi osaksi kuvan tyyppistä kuivaa ja avointa mäntykangasta. Kuva on isomman Riekkovaaran laelta. B: Tunturipaljakkaa Alajoenpään laella. C: Tuoretta kangasta Alajoenpään alarinteellä. D: Tunturikoivikkoa metsänrajalla Alajoenpäällä (Kuvat: Joonatan Lohi 2022).

6 Aineisto

6.1 Kasvillisuusaineisto

Tutkielmassa käytettyjen aineistojen koostaminen sekä tilastolliset menetelmät on esitetty yksinkertaistettuna kuvassa 10. Kasvillisuuden muutoksen tarkastelu perustuu Lyytikäisen (1983) vuonna 1981 tekemään kasvillisuuskartoitukseen sekä samoilla menetelmillä elokuussa 2022 tehtyyn uudelleenkartoitukseen. Tutkimusaineisto on kerätty yhteensä 82 alalta, jotka on sijoitettu tutkimusalueen vaaroille korkeusgradienttia pitkin, 190–400 metriin merenpinnan yläpuolelle. Tutkimusalat sijaitsevat Lyytikäisen (1983) kasvillisuusaineiston mukaisesti pareittain (41 paikkaa, joissa jokaisessa kaksi alaa; kuva 8) yhteensä yhdeksällä suoralla linjalla, jotka on vedetty vaarojen laelta rinteiden juurelle mahdollisimman kohtisuoraan korkeuskäyriä vastaan. Linjoja on pyritty vetämään vaarojen huipuilta edustavasti kaikkiin ilmansuuntiin, jotta eri suuntaisten rinteiden erilainen mikroilmasto ja siten mahdollisesti erilainen kasvillisuus tulee huomioitua (Lembrechts ym. 2018a: 904).

Alkuperäisistä aloista ei ole tarkkoja koordinaatteja, mutta ne on pyritty määrittämään mahdollisimman tarkasti perustuen Lyytikäisen tutkielman (1983) karttaesitykseen sekä tutkimusalaakohtaisiin tietoihin korkeudesta, kaltevuudesta ja rinteiden suunnasta. Kyseessä on siis niin sanottuja “*quasi-permanent*”-aloja, joita ei ole merkitty maastoon ja joiden sijainti on uudelleenkartoitusta varten jouduttu arvioimaan uudelleen (Kapfer ym. 2017: 166). Tästä aiheutuukin väistämättä paikannusvirhettä, mutta tämän aineiston osalta virhe jäänee hyvin pieneksi, sillä linjat ovat suhteellisen tarkasti paikannettavissa. Lisäksi alueen kasvillisuuden vähälajisuus ja homogeenisuus vähentää paikannuksesta johtuvaa virhettä ajallisissa vertailuissa. Kopecký ja Macek (2015) ovatkin havainneet kasvillisuuden uudelleenkartoituksen olevan robusti paikannusvirheelle.

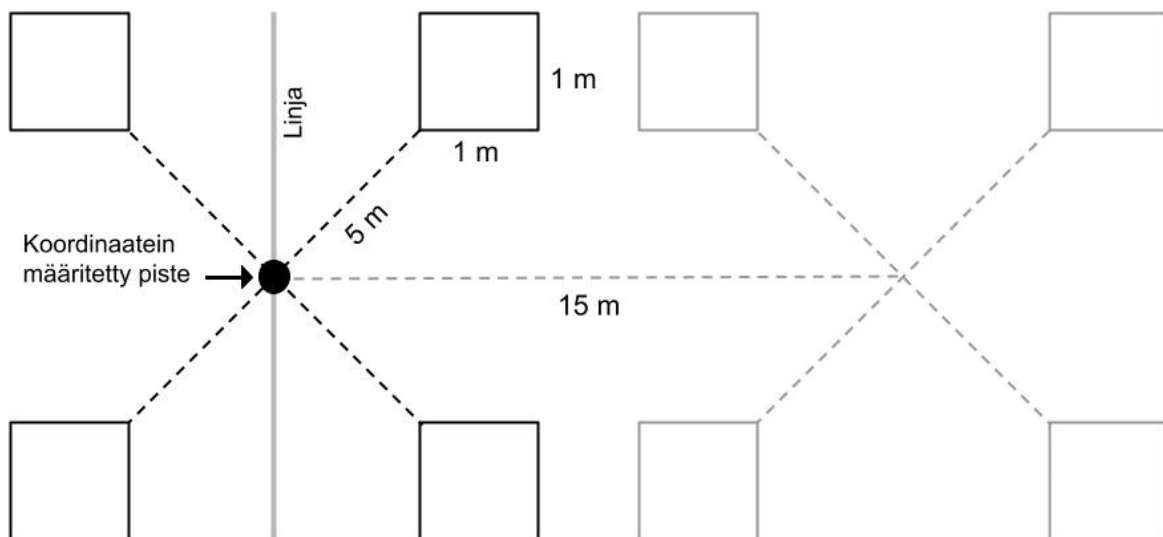


Kuva 10. Tutkielmassa käytettyjen aineistojen koostamisen ja tilastollisen analyysin vaiheet yksinkertaistettuna. Käytetyt aineistot on korostettu harmaalla ja tilastolliset analyysit ympäröity katkoviivalla (NMDS = *non-metric multidimensional scaling*; TBI = *temporal beta diversity index*).

Tutkimusalat paikannettiin maastossa GPS (*Global Positioning System*) -paikannuksen avulla, ja niille määritetyt koordinaatit vastaavat alan keskipistettä. Jokainen ala sisältää neljä 1 x 1 metrin kasvillisuusruutua, jotka on sijoitettu viiden metrin päähän tutkimusalan keskipisteestä ja 45 asteen kulmassa aloja yhdistävän linjan suhteen kuvan 11 mukaisesti. Jos ruudun kohdalle on osunut este, kuten puu tai iso kivi, ruutua on siirretty myötapäivään. Jokaiselta ruudulta määritettiin kaikki putkilokasvi-, sammal- ja jäkälälajit sekä niiden peittävydet käyttäen prosenttipeittävyysasteikkoa: + (alle 1 %), 1, 2, 3, 4, 5, 7, 10, 15, 20, 30, 40, ... 90, 95, 100. Suoraan kivien ja puunrunkojen pinnassa kasvavia sammalia ja jäkälää ei huomioitu kummassakaan kartoituksessa. Lisäksi vuoden 2022 aineistonkeruussa osa sammal- ja jäkälälajeista määritettiin ainoastaan sukutasolle lajinmäärityksen haastavuuden vuoksi ja jotta välttyttäisiin virheellisiltä määrittäyksiltä (liite 2). Aineiston analyysissä yhden tutkimusalan lajien peittävyysprosentteina käytetään näiden neljän kasvillisuusruudun keskiarvoa. Näin

vähennetään ennestään paikannuksesta johtuvaa virhettä sekä satunnaisvirhettä (Kapfer ym. 2017: 168).

Viimeisenä tutkimusaloilta arvioitiin puuston pohjapinta-ala relaskopimalla käyttäen standardimittaista relaskooppia (varsi 1 m, hahlo 2 cm). Alkuperäisessä aineistossa tämä oli laskettu vain 28 tutkimusalalta (kuva 8). Vuoden 2022 relaskopointiaineiston ovat keränneet ja koostaneet Johanna Kotilainen ja Johanna Ollila (kuva 10). Aineiston avulla voidaan arvioida, onko tutkimusalueen puuston tiheydessä tapahtunut muutosta, mikä voisi osaltaan selittää aluskasvillisuuden muutoksia. Jokaisen koordinaatein määritetyn alan viereen, ylärinteeseen katsottuna oikealle puolelle, perustettiin toinen tutkimusala, jolta kasvillisuus määritettiin samalla tavoin. Tutkimusalaparit sijoitettiin samalle korkeudelle 15 metrin päähän toisistaan (kuva 11).



Kuva 11. Yhden kasvillisuusalaparin rakenne.

Ennen kasvillisuusaineiston analysointia vuoden 2022 aineisto muutettiin vastaamaan Lyytikäisen (1983) vuoden 1981 aineistoa. Ensin aineistosta poistettiin pienet maksasammallajit, joita ei Lyytikäisen aineistossa ollut kartoitettu (liite 2). Sen jälkeen kasvillisuusruutujen alle 1 % peittävyudet (merkintä “+”) muutettiin arvoksi 0,25, jolloin voitiin laskea kunkin kasvillisuusalan neljän ruudun keskiarvot jokaiselle lajille. Keskiarvot pyöristettiin alkuperäisen aineiston mukaisesti prosenttien tarkkuudelle, paitsi alle 1 % arvoissa 0,25:een tai 0,5:een. Lisäksi molemmissa aineistoissa sammalten ja jäkälien peittävyudet muutettiin lajitasolta sukutasolle lukuun ottamatta muutamia *Cladonia*-suvun torvi- ja poronjäkälää (liite 2). Näin vältetään mahdollisten lajinmäärityksen virheiden sekä muuttuneen taksonomian vaikutuksia tuloksiin. Vuoden 1981 aineistossa lajien yhdistämiset suoritettiin

laskemalla yhteen lajien peittävyksien pyöristetyt keskiarvot, sillä alkuperäisiä yksittäisten kasvillisuusruutujen tietoja ei ollut saatavilla. Vuoden 2022 aineistossa lajit yhdistettiin ennen keskiarvojen laskentaa laskemalla yhteen lajien ruutukohtaiset peittävyudet (kuva 10), jotta peittävyysarvot pysyisivät mahdollisimman tarkkoina.

6.2 Geodiversiteettimuuttuja

Paikallinen geodiversiteetti mitattiin samoilta tutkimusaloilta ja samaan aikaan kuin uudelleenkartoitettu kasvillisuus, elokuussa 2022, ja aineiston ovat keränneet ja koostaneet Johanna Kotilainen ja Johanna Ollila (kuva 10). Geodiversiteettiä ei ollut alueelta aiemmin määritetty, mutta oletuksena on, ettei siinä ole tapahtunut merkittävää muutosta alkuperäisen kasvillisuusaineiston keräämisestä lähtien. Paikallistason geodiversiteetin mittaaminen perustuu Hjortin ym. (2022) kehittämään menetelmään, jolla mitataan paikallisten geokohteiden monimuotoisuutta kenttähavainnoin. Hjort ym. (2015: 631) määrittelevät geokohteen alle neliökilometrin kokoiseksi geologiseksi piirteeksi, joka luo edellytykset tietynlaiselle eliöstölle. Tällaisten geodiversiteetin “elementtien” mittaaminen on käytännöllinen tapa arvioida geodiversiteettiä usealla eri mittakaavalla (Serrano & Flano 2007: 143). Hjortin ym. (2022) menetelmän etuna on, että se on yksinkertaisuudessaan helppo ja nopea omaksua eikä se vaadi suurta asiantuntemusta.

Geokohteiden havainnointi suoritettiin 10 metrin säteeltä tutkimusalan keskipisteestä. Tarkastelusäteen pituutta valitessa huomioitiin kasvillisuusalan koko (kuva 11): Tarkoituksena oli valita mahdollisimman tarkoituksenmukainen pituus kasvillisuuden ja geodiversiteetin välisen suhteen tarkasteluun. Liian suuri tarkastelusäde olisi huomionnut geokohteita, jotka ovat liian etäällä vaikuttaakseen kasvillisuusruutujen kasveihin, ja liian pieni säde olisi jättänyt kasvillisuusaineistoon mahdollisesti vaikuttavia geokohteita huomiotta.

Erilaisia geokohteita on Hjortin ym. (2022) tutkimuksen mukaisesti määritelty yhteensä 34, ja ne on jaoteltu geologisiin ($n = 6$), geomorfologisiin ($n = 22$) ja hydrologisiin kohteisiin ($n = 6$). Niiden tunnistamiseen maastossa käytettiin visuaalista havainnointia perustuen Hjortin ym. (2022) tutkimuksen ohjeistukseen, joka on esitetty yksinkertaistettuna liitteessä 3. Maalajien määrittämisessä käytettiin apuna maaperäkairaa. Jokaisen yksittäisen geokohdetyypin osalta merkittiin, esiintyykö kyseinen geokohde alalla, jolloin geodiversiteetin sama arvo kertoo, kuinka monta erilaista geokohdetta tarkastelualalla esiintyy. Suurikokoisten geokohteiden havaitsemisessa käytettiin maastotöiden lisäksi apuna Maanmittauslaitoksen (2021) 2 m x 2 m –korkeusmallia (kuva 10).

7 Menetelmät

7.1 Kasvillisuusmuutosten määrittäminen

Kaikki tilastolliset analyysit suoritettiin R 4.2.1 -ohjelmistolla. Aluskasvillisuuden ajallisen muutoksen tarkastelussa käytettiin kasvien laji- ja sukukohtaisia peittävyksiä, jotka ovat tutkimusalueen kaltaisessa vähälajisessa kasviyhteisössä lajimäärää informatiivisempi ja luotettavampi tapa arvioida yhteisön muutosta: koska alueen aluskasvillisuuden peittävyys on vain muutaman kasvilajin hallitsemaa ja suurin osa havaituista lajeista on hyvin vähälukuisia, sattumalla on liian suuri merkitys sille, kuinka paljon yksittäisen tutkimusalan lajimäärä on muuttunut tarkasteluajakohtien välillä.

Ensin arvioitiin puuston pohjapinta-alan muutosta testaamalla, eroavatko tutkimusajankohtien relaskopointiaineistot ($n = 28$) tilastollisesti merkitsevästi toisistaan. Testinä käytettiin parittaista t-testiä, joka vertaa eri ajankohtien arvoja tutkimusaloittain ja testaa, eroavatko ajankohdat keskimäärin toisistaan (Quinn & Keough 2002: 38). Merkitsevyyden raja-arvona käytettiin p-arvoa 0,05. Pohjapinta-alan muutoksen kautta arvioitiin, onko tutkimusalueen puukerros tihentynyt.

7.1.1 NMDS-analyysi (*non-metric multidimensional scaling*)

Kasviyhteisön koostumuksen muutosta visualisoitiin NMDS-menetelmällä (*non-metric multidimensional scaling*), jolla pystytään esittämään graafisesti tutkimusalojen välisiä samankaltaisuuksia moniulotteisessa tilassa (Quinn & Keough 2002: 473). Eri ajankohtien yhteisön koostumuksen keskihajonnat esitettiin omina ellipseinä, joiden koko kuvaa, kuinka paljon kasviyhteisön koostumus eroaa keskimäärin tutkimusalojen välillä eli kuinka vaihteleva kasviyhteisö on koko alueen mittakaavassa. Visualisoinnin avulla pyrittiin myös havaitsemaan mahdollisia vaarojen välisiä eroja kasvillisuusmuutoksissa esittämällä eri vaarojen tutkimusalat omina ryhminään NMDS-kuvassa. Siten esimerkiksi vaarojen erilaisten ympäristöolosuhteiden vaikutus tuloksiin tulee huomioitua. Analyysin onnistumista mitattiin Kruskalin stressikertoimella, joka kertoo, kuinka hyvin NMDS-kuvaaja kuvaa havaintoyksiköiden todellisia etäisyyksiä eli kuinka onnistunut kuva on (Kruskal 1964: 115). Quinnin ja Keoughin (2002: 478) mukaan stressikertoimen tulisi olla alle 0,2, jotta kuvaaja voisi luotettavasti tulkita. NMDS-analyysi suoritettiin R-paketin *vegan* komennolla *metaMDS* (Oksanen ym. 2022: 120).

Tarkasteluvuosien välisen eron tilastollista merkitsevyyttä testattiin PERMANOVA-analyysillä (*permutational multivariate analysis of variance*; Anderson 2001) käyttäen R-paketin *vegan* komentoa *adonis* (Oksanen ym. 2022: 11). Analyysi suoritettiin 9999 permutaatiolla ja merkitsevyyden raja-arvona käytettiin $p \leq 0,05$. Permutaatioita ei hyväksytty saman tutkimusalan eri tarkasteluvuosien välillä.

NMDS-kuvaajaan sovitettiin korrelaatiovektorit neljästä muuttujasta, jotka mahdollisesti selittävät kasviyhteisön muutosta: putkilokasvien, sammalten ja jäkälien kokonaispeittävydestä sekä paikallisesta geodiversiteetistä. Vektoreiden sovittuneisuutta arvioitiin käyttäen 9999 permutaatiota, ja sen tunnuslukuna käytettiin korrelaatiokertoimen neliötä (r^2) ja merkitsevyyden raja-arvona $p \leq 0,05$. Vektorit muodostettiin R-paketin *vegan* komennolla *envfit* (Oksanen ym. 2022: 89).

7.1.2 Ajallinen beta-diversiteetti sekä lajikohtaiset muutokset

Kasvillisuusmuutosten tarkemmassa tilastollisessa tarkastelussa käytettiin ajallisen beta-diversiteetin indeksejä (*temporal beta diversity index*, TBI; Legendre 2019). TBI:n avulla voidaan tutkia eliöyhteisössä tapahtunutta muutosta, kuten lajiston, peittävyksien tai frekvenssien muutosta kahden ajankohdan välillä (Legendre 2019: 3501). Kasvillisuuden muutosta kuvaava prosentuaalinen dissimilariteetti on laskettu kaavalla (Legendre 2019: 3503):

$$D_{\%diff} = \frac{\sum B_i + \sum C_i}{2 \sum A_i + \sum B_i + \sum C_i} = B + C, \quad (1)$$

jossa

A_i = osuus lajin i peittävydestä, joka on yhteinen ajankohtien 1 ja 2 välillä

B_i = osuus lajin i peittävydestä, joka on suurempi ajankohtana 1 kuin 2

C_i = osuus lajin i peittävydestä, joka on suurempi ajankohtana 2 kuin 1.

TBI:n etuna on, että sen avulla voidaan selvittää sekä yhteisön muutoksen voimakkuus että rakenne, eli johtuuko muutos enemmän lajistossa tapahtuneista poistumisista (*losses*) vai ilmaantumisista (*gains*). Kaavan 1 dissimilariteetti (D) kertoo vain yhteisön kokonaisuutoksen voimakkuuden, ja sen arvo vaihtelee arvojen 0 ja 1 välillä (0 = ei muutosta, 1 = täydellinen muutos). Lisäksi indeksi jaettiin kaavan 1 mukaisesti kahteen osamuuttujaan, lajien poistumiin (B) ja ilmaantumisiin (C), jotta voidaan selvittää, minkä kaltainen muutos on saadun TBI:n arvon taustalla. Erotus C-B kertoo, johtuuko kasviyhteisön muutos enemmän

lajiston diversiteetin vähenemisestä eli poistumista vai diversiteetin kasvamisesta eli ilmaantumista tutkimusalalla, positiivisen arvon viitatessa ilmaantumisten suurempaan osuuteen (Legendre 2019: 3506). Ilmaantumisten ja poistumien välisen eron (C-B) tilastollista merkitsevyyttä testattiin parittaisella t-testillä käyttäen 9999 permutaatiota, merkitsevyyden raja-arvon ollessa $p \leq 0,05$. Analyysit suoritettiin R-paketin *adespatial* komennolla TBI (Dray ym. 2022: 98, 115). Tuloksia havainnollistettiin B-C-kuviolla, jotka esittävät hajontakuvioiden tutkimusaloittaiset poistumat (B) suhteessa ilmaantumisiin (C) (Legendre 2019: 3506).

Koska erityisen mielenkiinnon kohteena tässä tutkielmassa on aluskasvillisuuden eri kasviryhmissä, putkilokasveissa, sammalissa ja jäkälissä tapahtuneet muutokset, TBI ja sen osatekijät (B ja C) sekä B-C-kuviot laskettiin koko kasvillisuuden lisäksi erikseen kyseisille kasviryhmille. Näin saadaan tarkempaa tietoa siitä, minkälaiset muutokset ovat mahdollisten kasvillisuusmuutosten taustalla ja selittyvätkö ne esimerkiksi vain tietyssä kasviryhmässä tapahtuneella muutoksella.

Lopuksi jokaisen kasvilajin tai -suvun peittävyden muutoksen tilastollinen merkitsevyys testattiin parittaisilla t-testeillä käyttäen 9999 permutaatiota, merkitsevyyden raja-arvon ollessa $p \leq 0,05$. Permutaatioilla pyrittiin estämään sattumalta tilastollisesti merkitsevät tulokset tilanteessa, jossa tilastollisten testien määrä on suuri. Kaikille lajeille ja suvuille, joiden kohdalla p-arvo oli alle 1, laskettiin keskimääräinen peittävyys molempina tarkasteluvuosina sekä peittävyden absoluuttinen ja suhteellinen muutos. Siten voidaan havaita, selittyvätkö mahdolliset kasvillisuusmuutokset yksittäisten lajien tai sukujen muutoksilla.

7.2 Geodiversiteettiyhteyden analysointi

Kasvillisuusmuutosten ja paikallistason geodiversiteetin välistä yhteyttä tarkasteltiin koko kasvuyhteisön lisäksi erikseen putkilokasvien, sammalien ja jäkäliden osalta, ja vastemuuttujina käytettiin niille laskettuja TBI-muuttujia: kasvillisuuden kokonaisuudesta (D) sekä sen osatekijöitä, poistumia (B) ja ilmaantumisia (C). Selittäjänä käytettiin erilaisten geokohteiden lukumäärää tutkimusalalla. Muuttujien välisen yhteyden analysointiin käytettiin lineaarista regressiomallia (Walford 2011: 307):

$$\mu = \alpha + \beta X, \quad (2)$$

jossa

μ = vasteen Y (TBI-muuttujan) odotusarvo

X = selittävä muuttuja (geodiversiteetti)

α = vakiotermi

β = regressiosuoran kulmakerroin

Kerroin β kertoo, kuinka paljon vasteen odotusarvo kasvaa tai vähenee geodiversiteetin arvon kasvaessa yhdellä yksiköllä (Walford 2011: 305). Kasvillisuusmuutoksen ja geodiversiteetin suhdetta havainnollistettiin hajontakuvioilla, joihin sovitettiin regressiosuora. Koska lineaarinen regressiomalli havaitsee vain lineaarisen suhteen, hajontakuvioita käytettiin myös havaitsemaan mahdolliset epälineaariset suhteet. Suhteen tilastollista merkitsevyyttä testattiin t-testillä, jonka nollahypoteesin mukaan $\beta = 0$ (Rogerson 2010: 213). Merkitsevyyden raja-arvona käytettiin $p \leq 0,05$.

Lineaarisen regression yhtenä oletuksena on, että havaintoyksiköiden residuaalit eli vasteen havaittujen ja ennustettujen arvojen erotukset ovat riippumattomia toisistaan (Quinn & Keough 2002: 93). Toisena oletuksena on, että residuaalien varianssi pysyy samana kaikilla selittäjän arvoilla (Rogerson 2010: 211). Varianssien yhtäsuuruutta eli homoskedastisuutta arvioitiin hajontakuvioilla, joissa residuaalit esitetään suhteessa mallien ennustamiin arvoihin (Quinn & Keough 2002: 97). Mallin kolmas oletus on, että residuaalit ovat normaalijakautuneita kaikilla selittäjän arvoilla (Rogerson 2010: 212). Tämän toteutumista arvioitiin QQ-kuvioilla, jotka esittävät standardinormaalijakauman $N(0,1)$ odotettujen kvantiilien ja standardoitujen residuaalien välistä suhdetta. Näiden kahden diagnostiikkakuvion perusteella arvioitiin mallien onnistumista, ja heikkoja malleja pyrittiin parantamaan vasteen logaritmi- tai neliöjuurimuunnoksella ($\ln(Y + 1)$; \sqrt{Y}).

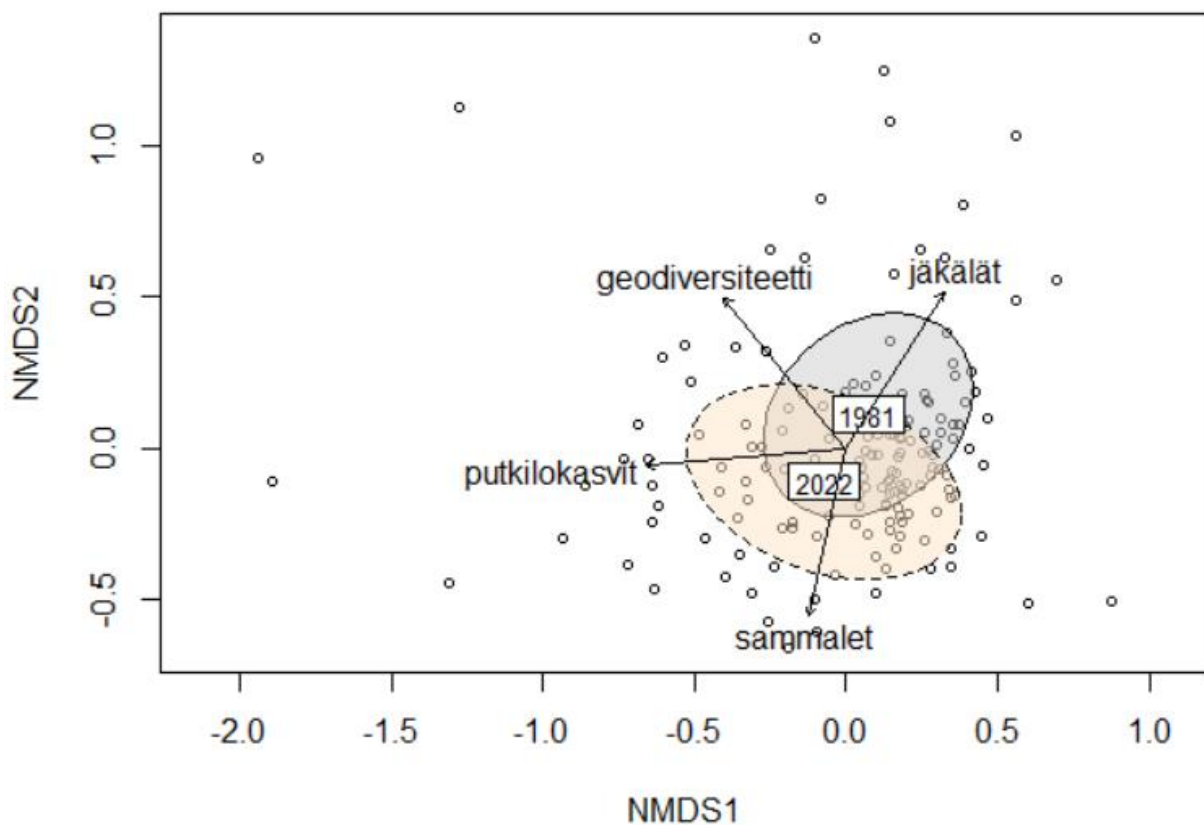
8 Tulokset

8.1 Kasvillisuusmuutokset

Analyyseihin mukaan otetut lajit ja suvut suomennoksineen sekä niiden yleisyys tutkimusalueella molempina tutkimusajankohtina on lueteltu liitteessä 4. Vuosien 1981 ja 2022 relaskopointiaineistot eivät t-testin perusteella poikkea tilastollisesti merkitsevästi toisistaan (p -arvo = 0,43; liite 5), eli puuston tiheydessä ei ole tapahtunut muutosta.

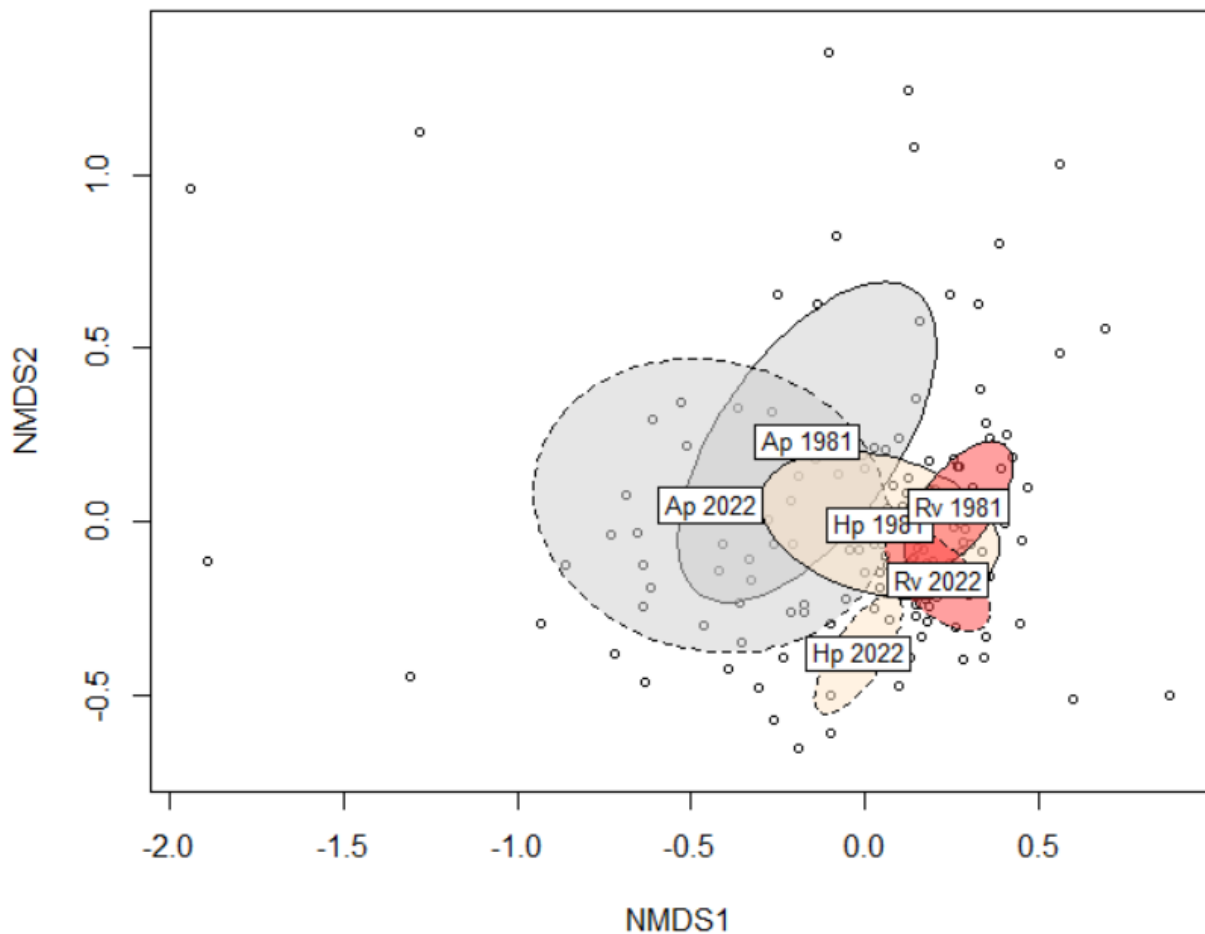
8.1.1 NMDS-analyysi

NMDS-malli on stressikertoimen arvon (0,160) perusteella riittävän onnistunut käytettäessä kahta ulottuvuutta ($k = 2$). Kuvan 12 NMDS-kuvaaja osoittaa koko kasviyhteisön koostumuksessa tapahtuneen pientä muutosta. PERMANOVA-analyysin mukaan muutos on tilastollisesti erittäin merkitsevä (F-testisuure = 12,06, $r^2 = 0,069$, p-arvo = 0,0001). Tutkimusalojen välinen vaihtelu ei kuitenkaan ole ajankohtien keskihajontojen perusteella merkittävästi kasvanut tai vähentynyt. Putkilokasvien, sammalten ja jäkälien peittävyksiä kuvaavat vektorit sovitettiin NMDS-malliin tilastollisesti merkitsevästi. Jäkälän korrelaatiovektorin suunta on kasviyhteisön muutoksen suhteen vastakkainen, putkilokasvien ja sammalten vektorit osoittavat enemmän muutoksen suuntaan (kuva 12). Geodiversiteetin korrelaatiovektori on kasvillisuusmuutoksen suuntaan nähden lähes kohtisuora.



Kuva 12. Tutkimusalueen kasviyhteisön koostumuksen muutos vuosien 1981 ja 2022 välillä NMDS (*non-metric multidimensional scaling*) -menetelmällä kuvattuna. Tutkimusalojen (valkoiset ympyrät) väliset etäisyydet kuvaavat eroa kasviyhteisön koostumuksessa. Ellipsit kuvaavat tutkimusalaryhmien keskihajontaa. NMDS1 ja NMDS2 ovat ulottuvuusmuuttujia. Korrelaatiovektori sovitettiin ordinaatiomalliin tilastollisesti merkitsevästi putkilokasvien ($r^2 = 0,19$, p-arvo = 0,0001), sammalten ($r^2 = 0,18$, p = 0,0001) ja jäkälän ($r^2 = 0,46$, p = 0,0001) peittävyysosalta. Lisäksi geodiversiteetin sovitteisuus on tilastollisesti lähes merkitsevää ($r^2 = 0,03$, p = 0,063). Vektorit kuvaavat korrelaation suuntaa.

Kuvan 13 mukaan yhteisön koostumuksen muutos on samansuuntaista kaikilla tutkimusalueen vaaroilla. Eri vaarojen kasviyhteisöjen koostumukset ovat myös hieman erkaantuneet toisistaan. Tutkimusalojen välinen vaihtelu kasviyhteisön koostumuksessa on suurinta Alajoenpäällä, jossa vaihtelu on myös kasvanut entisestään. Harripään kasviyhteisön koostumus on muuttunut suhteessa eniten ja lisäksi sen sisäinen vaihtelu on huomattavasti vähentynyt. Riekkovaaroilla koostumuksen muutos on kaikkein vähäisintä.



Kuva 13. Tutkimusalueen kasviyhteisön koostumuksen muutos vaaroittain vuosien 1981 ja 2022 välillä NMDS (*non-metric multidimensional scaling*) -menetelmällä kuvattuna. Tutkimusalojen (valkoiset ympyrät) väliset etäisyydet kuvaavat eroa kasviyhteisön koostumuksessa. Ellipsit kuvaavat tutkimusalaryhmien keskihajontaa. NMDS1 ja NMDS2 ovat ulottuvuusmuuttujia. Ap = Alajoenpää, Rv = Riekkovaarat (samankaltaiset iso ja pieni Riekkovaara on yhdistetty kuvan selkeyttämiseksi), Hp = Harripää.

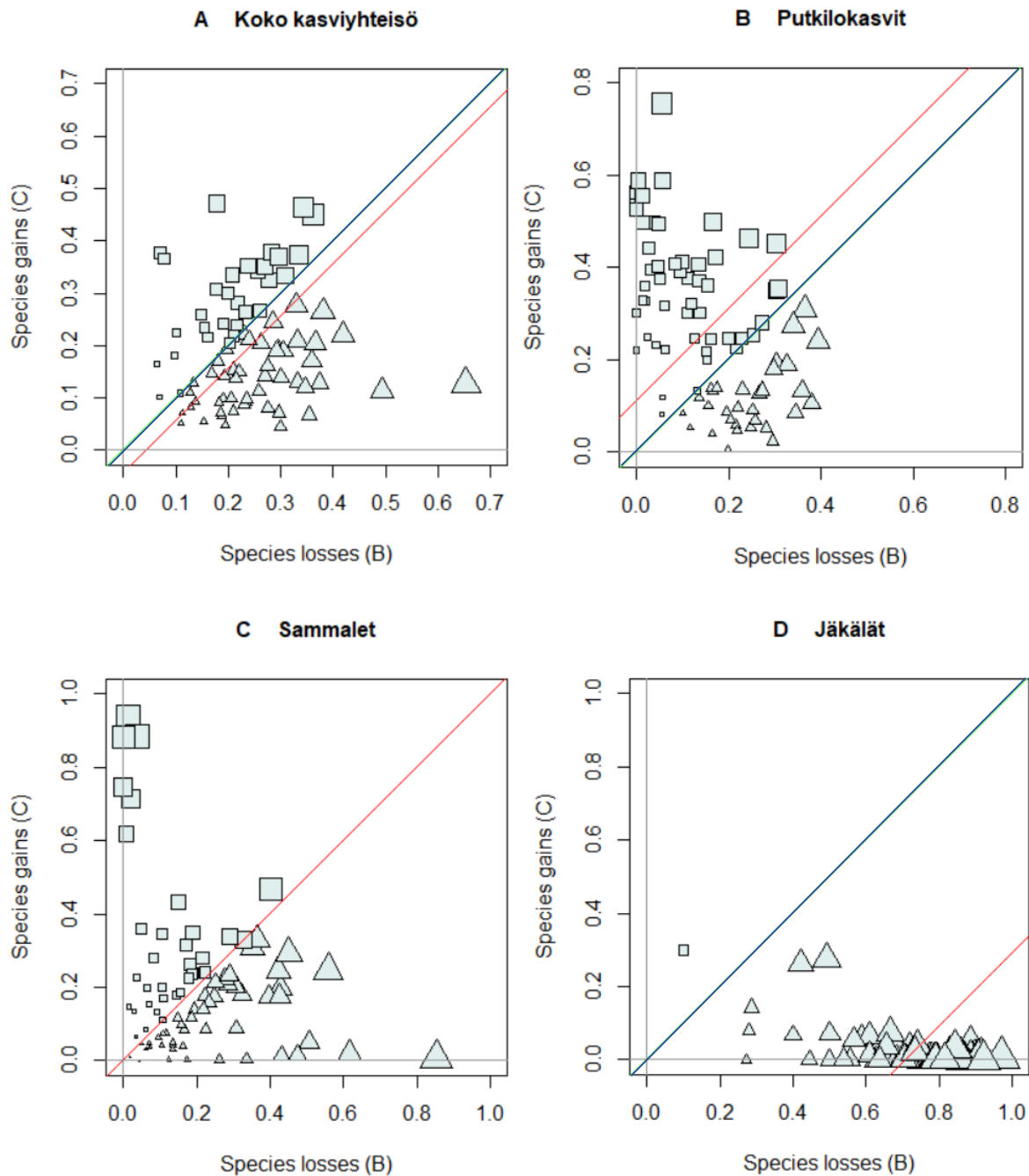
8.1.2 Ajallinen beta-diversiteetti sekä lajikohtaiset muutokset

TBI-muuttujien keskiarvojen perusteella koko kasviyhteisön kasvilajien ja –sukujen diversiteetissä on tapahtunut selvä muutos ($D = 0,4325$), ja lajistossa tapahtuneet poistumat ovat vaikuttaneet muutokseen tilastollisesti merkitsevästi enemmän kuin ilmaantumiset (taulukko 2; kuva 14 A). Sen sijaan eri kasviryhmistä putkilokasvien muutosta selittää enemmän ilmaantumiset kuin poistumat (taulukko 2; kuva 14 B) ja sammalten ilmaantumisia on ollut keskimäärin yhtä paljon kuin poistumia (taulukko 2; kuva 14 C). Koko kasviyhteisön negatiivinen muutos selittyy jäkäliden huomattavana poistumana (taulukko 2): lajistossa tapahtuneita ilmaantumisia on erittäin vähän ja vain yhdellä tutkimusalalla niitä on enemmän kuin poistumia (kuva 14 D).

Taulukko 2. TBI-muuttujien (*temporal beta diversity index*) keskiarvot koko kasviyhteisössä ja eri kasviryhmissä sekä lajiston poistumien ja ilmaantumisten välisen eron merkitsevyyden testaus käyttäen 9999 permutaatiota. B:n, C:n ja D:n arvot vaihtelevat välillä 0-1. $D =$ ajankohtien välinen dissimilariteetti eli kokonaismuutos kasvilajiston diversiteetissä, $B =$ lajiston poistumat, $C =$ lajiston ilmaantumiset, $C - B =$ ilmaantumisten ja poistumien erotus, Stat = t-testisuureen arvo, p.perm = t-testin p-arvo (tähtimerkintä (*)) tarkoittaa tilastollisesti merkitsevää tulosta raja-arvolla $p \leq 0,05$.

	B	C	D (= B + C)	C - B	Stat	p.perm
Koko kasviyhteisö	0,2381	0,1943	0,4325	-0,0438	-2,861	0,0064*
Putkilokasvit	0,1575	0,2686	0,4261	0,1111	4,166	0,0001*
Sammalet	0,2019	0,2044	0,4064	0,0025	0,07965	0,9335
Jäkälät	0,7307	0,0221	0,7528	-0,7086	-29,99	0,0001*

11 kasvilajin tai –suvun peittävyys on muuttunut tilastollisesti merkitsevästi tarkasteluvuosien välillä (taulukko 3). Putkilokasvilajeista variksenmarjan (*Empetrum nigrum*), mustikan (*Vaccinium myrtillus*) ja puolukan (*V. vitis-idaea*) peittävyys on kasvanut ja kanervan (*Calluna vulgaris*) laskenut. Sammalista ainoa tilastollisesti merkitsevästi muuttunut suku on varstasammalet (*Pohlia* sp.), joiden peittävyys on moninkertaistunut. Jäkälistä kaikkien poron- ja torvijäkäliden (*Cladonia* sp.) sekä tinajäkäliden (*Stereocaulon* sp.) peittävyys on laskenut huomattavasti. Selkeää peittävyyslaskua on myös karhunsammalissa (*Polytrichum* sp.) ja hirvenjäkälissä (*Cetraria* sp.), joskin muutos ei ole tilastollisesti merkitsevää.



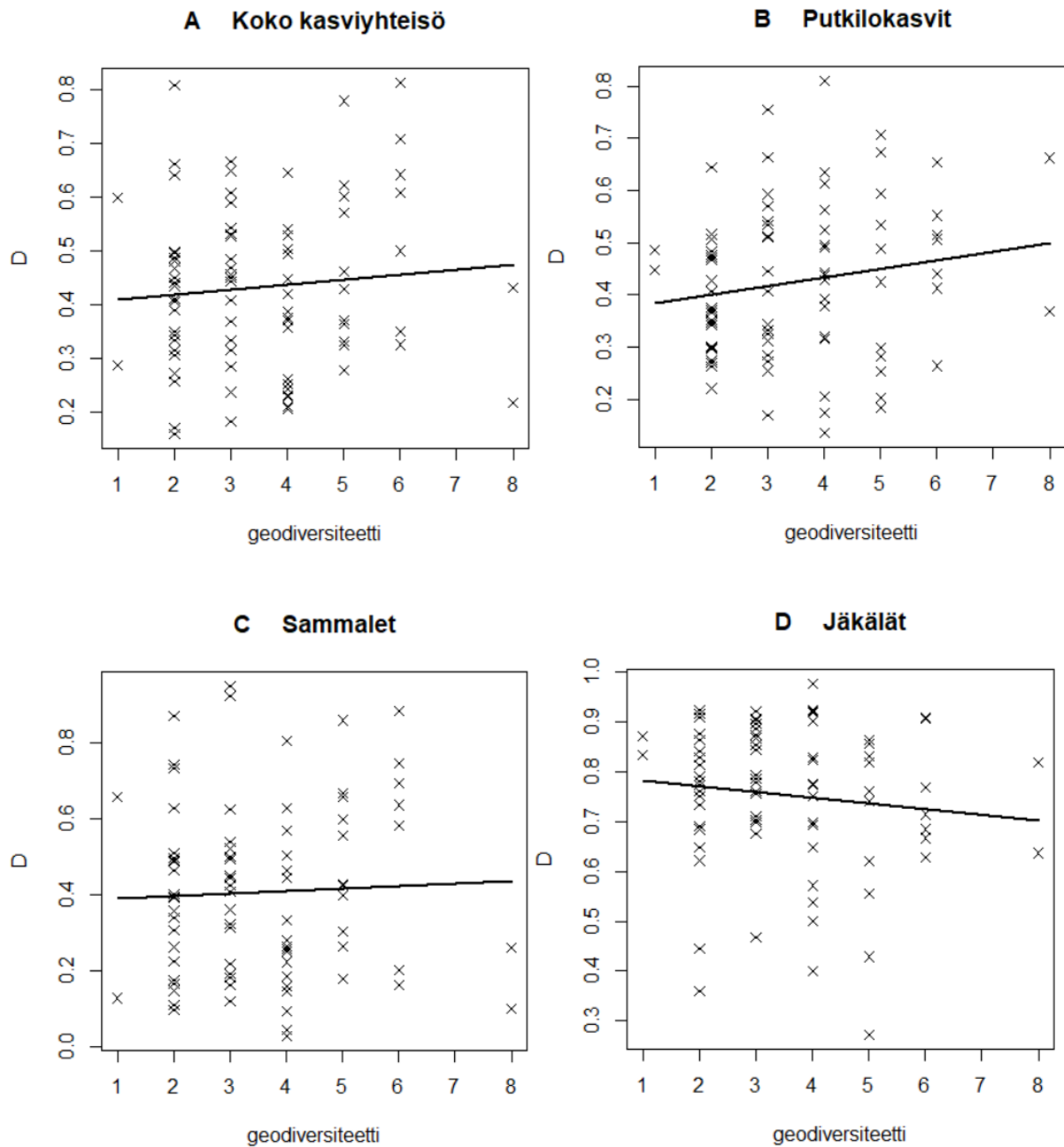
Kuva 14. Kasvillisuusmuutosta kuvaavat B-C-kuviot eli kasvilajistossa tapahtuneet poistumat (*Species losses* (B)) ja ilmaantumiset (*Species gains* (C)) A: koko kasviyhteisössä, B: putkilokasveissa, C: sammalissa ja D: jäkälissä. Symbolin muoto kuvaa, johtuuko tutkimusalan kasvillisuusmuutos enemmän lajistossa tapahtuneista poistumista (kolmio) vai ilmaantumisista (neliö), ja symbolin koko kuvaa muutoksen voimakkuutta. Sininen suora kuvaa tutkimusalojen teoreettista sijaintia, kun poistumia ja ilmaantumisia on yhtä paljon. Punainen suora on samansuuntainen sinisen suoran kanssa ja kulkee tutkimusalojen keskipisteen kautta. Punaisen suoran ollessa sinisen yläpuolella kasvillisuusmuutos johtuu enemmän ilmaantumisista kuin poistumista.

Taulukko 3. Kasvilajit ja –suvut, joiden peittävyys on olennaisesti muuttunut, niiden peittävyyden muutos vuosien 1981 ja 2022 välillä sekä p-arvot testattaessa muutosten tilastollista merkitsevyyttä t-testeillä käyttäen 9999 permutaatiota. Taulukkoon on listattu ne lajit ja suvut, joiden p-arvo on alle 1. Lihavoidut lajit ja arvot viittaavat tilastollisesti merkitsevään muutokseen raja-arvolla $p \leq 0,05$.

Laji/suku	Peittävyys 1981 (%)	Peittävyys 2022 (%)	Peittävyyden absoluuttinen (ja prosentuaalinen) muutos	p-arvo
<i>Arctous alpina</i>	0,22	0,03	-0,19 (-85,9)	0,1988
<i>Calluna vulgaris</i>	12,64	7,95	-4,68 (-37,1)	0,0450
<i>Empetrum nigrum</i>	10,02	15,29	+5,27 (+52,6)	0,0084
<i>Pinus sylvestris</i>	0,13	0,34	+0,21 (+154,5)	0,2520
<i>Vaccinium myrtillus</i>	6,07	9,40	+3,33 (+54,9)	0,0450
<i>Vaccinium uliginosum</i>	0,34	0,85	+0,51 (+152,7)	0,8073
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	4,93	8,12	+3,20 (+64,9)	0,0084
<i>Pohlia</i> sp.	0,04	0,20	+0,16 (+364,3)	0,0228
<i>Polytrichum</i> sp.	0,76	0,16	-0,59 (-78,6)	0,0730
<i>Cetraria</i> sp.	0,27	0,05	-0,21 (-79,3)	0,0792
<i>Cladonia arbuscula</i>	6,74	0,36	-6,38 (-94,6)	0,0084
<i>Cladonia rangiferina</i>	3,96	0,43	-3,53 (-89,2)	0,0084
<i>Cladonia</i> sp.	1,84	0,62	-1,22 (-66,3)	0,0084
<i>Cladonia stellaris</i>	2,31	0,13	-2,17 (-94,2)	0,0084
<i>Cladonia uncialis</i>	1,09	0,38	-0,70 (-64,6)	0,0084
<i>Stereocaulon</i> sp.	0,09	0,01	-0,08 (-89,3)	0,0084

8.2 Kasvillisuusmuutosten yhteys geodiversiteettiin

Tutkimusaloilta havaittiin yhteensä 20 erilaista geokohdetta (liite 6), ja yksittäisten tutkimusalojen geodiversiteetti vaihteli välillä 1–8. Geodiversiteetin ja TBI-muuttujien väliset hajontakuviot eivät antaneet viitteitä epälineaarista suhteesta (kuvat 15 A-D). Lineaariset regressiomallit eivät havainneet tilastollisesti merkitsevää yhteyttä geodiversiteetin ja kasvillisuuden kokonaismuutoksen (D) välillä koko kasviyhteisössä tai eri kasviryhmissä (taulukko 4). Yhteys näyttää olevan kuitenkin lievästi positiivinen koko kasviyhteisön sekä putkilokasvien osalta ja lievästi negatiivinen jäkälien osalta (kuvat 15 A, B ja D). Myöskään poistumat (B) tai ilmaantumiset (C) eivät ole tilastollisesti merkitsevästi yhteydessä geodiversiteettiin (taulukko 4). Putkilokasvien poistumien ja jäkälien ilmaantumisten positiiviset yhteydet geodiversiteettiin ovat kuitenkin lähes tilastollisesti merkitseviä (p-arvo alle 0,1).



Kuva 15. Hajontakuviot paikallistason geodiversiteetin suhteesta vuosien 1981 ja 2022 väliseen kasvillisuusmuutokseen A: koko kasviyhteisössä, B: putkilokasveissa, C: sammalissa ja D: jäkälissä. Kasvillisuusmuutoksen indeksinä toimii ajallinen beta-diversiteetti (D eli kokonaismuutosta kuvaava muuttuja). Hajontakuvioiden on sovitettu regressiosuorat kuvaamaan muuttujien välistä lineaarista suhdetta.

Taulukko 4. Kasvillisuusmuutosten ja geodiversiteetin välistä suhdetta kuvaavien lineaaristen regressiomallien tulokset. Mallit on luotu koko kasviyhteisön lisäksi erikseen putkilokasveille, sammalille ja jäkälille. Selittäjänä on geodiversiteetti ja vasteina TBI (*temporal beta diversity index*) -muuttujat (D = kasviyhteisön kokonaismuutos, B = poistumat (*losses*), C = ilmaantumiset (*gains*)). Geodiversiteettiyhteyden tilastollista merkitsevyyttä testattiin t-testillä, raja-arvon ollessa $p \leq 0,05$. Tuloksina on selittäjän kertoimen β estimaatti ja keskivirhe sekä t-testin testisuureen arvo ja p-arvo.

	Vastemuuttuja	Estimaatti	Keskivirhe	T-testisuure	p-arvo
Koko kasviyhteisö	D	0,0092	0,0113	0,815	0,417
	B	0,0049	0,0073	0,674	0,502
	C	0,0043	0,008	0,539	0,592
Putkilokasvit	D	0,0162	0,0108	1,503	0,137
	B	0,0135	0,0081	1,667	0,099
	C	0,0027	0,0124	0,221	0,826
Sammalet	D	0,0069	0,0169	0,409	0,683
	B	0,0021	0,0120	0,174	0,862
	C	0,0048	0,0151	0,321	0,749
Jäkälät	D	-0,0113	0,0107	-1,057	0,294
	B	-0,0188	0,0128	-1,474	0,144
	C	0,0075	0,0041	1,813	0,074

Diagnostiikkakuvien perusteella residuaalien homoskedastisuus- ja normaalijakautuneisuusoletukset ovat realistisia koko kasviyhteisön, putkilokasvien ja sammalien TBI-muuttujien osalta (liite 7 A-C). Sen sijaan jäkälän osalta etenkin normaalijakautuneisuusoletus ei täyty (liite 7 D), eikä malleja saatu parannettua logaritmi- tai neliöjuurimuunnoksella. Koska mikään regressiomalleista ei havainnut yhteyttä vasteen ja selittäjän välillä, residuaalien riippumattomuutta ei ollut tarpeen testata.

9 Tulosten tarkastelu ja pohdinta

9.1 Saariselän metsäkasvillisuuden muutokset 40 vuoden aikana

Tutkimusalueen puuston tiheys on relaskopointiaineistojen perusteella pysynyt vakaana tarkasteluvuosien välillä. Tulos on odotettu, sillä metsänrajan läheisyydessä puuston uusiutuminen on epävarmaa ja kasvu hidasta (Crawford 2008: 179, 191). Kasvua hidastaa myös alueen karu maaperä. Lisäksi porojen intensiivinen laidunnus alueella estää uusien taimien kasvua (Olofsson ym. 2009: 2689), samoin kuin sammalpeitteen paksuuntuminen luonnollisen sukkession myötä, mikä heikentää puuston uusiutumiskykyä (Nilsson & Wardle 2005: 422,

424; Lett ym. 2020: 5759). Alueella ei myöskään ollut merkkejä myrskytuhoista, metsäpaloista tai vastaavista laaja-alaisista häiriöistä, jotka laskisivat puuston tiheyttä. Aluskasvillisuuden muutoksia ei siis voi selittää latvuston peittävyuden keskimääräisellä muutoksella. Tosin relaskopoinnin tulokset ovat vain 28 alalta, mikä ei sulje pois paikallisempia puuston tiheyden muutoksia. Esimerkiksi Franke ym. (2015: 14) ovat havainneet yhdellä tutkimusalueen vaaroista, Alajoenpäällä, voimakasta mäntyjen lukumäärän vähenemistä johtuen muun muassa talvihomeen ja mäntypistiäisen lisäämästä kuolleisuudesta.

NMDS- ja PERMANOVA-analyysit osoittavat tutkimusalueen kasviyhteisön koostumuksen muuttuneen selvästi tarkasteluajankohtien välillä (kuva 12). Muutos ei kuitenkaan ole selitettävissä pelkästään tutkimusalojen välisen vaihtelun vähentymisellä tai lisääntymisellä, koska ajankohtien kasviyhteisöjen koostumuksien keskihajontaa kuvaavat ellipsit eivät ole sisäkkäisiä. Sen sijaan kasviyhteisössä on tapahtunut selkeää siirtymä lajikoostumuksessa. Kuvaajaan sovitettut korrelaatiovektorit osoittavat yhteisön jäkälävaltaisuuden vähentyneen ja putkilokasvi- ja sammalvaltaisuuden lisääntyneen, mikä on osittain ensimmäisen hypoteesin mukainen tulos. Samankaltaista kasviyhteisön muutosta jäkälävaltaisuudesta varpu- ja sammalvaltaisuuteen pohjoisilla ekosysteemeillä ovat havainneet muun muassa Lang ym. (2012), Vanneste ym. (2017: 587–588), Vuorinen ym. (2017: 3803) ja Maliniemi ym. (2018).

Havaittu kasviryhmien dominanssisuhteiden muutos ei selity vain tietyn vaaran muutoksilla, vaan kuvan 13 NMDS-kuvaajan mukaan samansuuntainen siirtymä ilmenee kaikilla tutkimusalueen vaaroilla. Yleisluonteisuudestaan päätellen muutos perustunee siis paikallisten ympäristömuutosten sijaan laajempialaisiin ympäristömuutoksiin, kuten ilmastonmuutokseen. Tutkimusalueella tämä on havaittavissa muun muassa keskilämpötilan ja sademäärän kasvuna, kun uusinta ilmastollista vertailukautta (Jokinen ym. 2021: 82–83) verrataan 30 vuoden takaiseen (Tilastoja... 1991: 124–125). NMDS-analyysin perusteella tutkimusalojen välinen vaihtelu kasviyhteisön koostumuksessa ei ole kuitenkaan lisääntynyt tai vähentynyt koko tutkimusalueen mittakaavassa. Kuitenkin eri vaarojen kasviyhteisöjen koostumukset ovat hieman erkaantuneet toisistaan, mikä viittaa vaarojen välisen monimuotoisuuden kasvuun. Tämä voi johtua vaarojen erilaisista ympäristöolosuhteista, jotka muuttuvat eri tavoin ilmaston lämmitessä (Walther 2003: 177). Ilmastonmuutos voi siis jopa kasvattaa alueiden välistä monimuotoisuutta metsänrajametsissä.

Vaikka tutkimusalueen vaarojen kasviyhteisöjen koostumuksessa on tapahtunut yleisellä tasolla samansuuntainen siirtymä, muutokset myös eroavat toisistaan jonkin verran (kuva 13). Riekkovaaroilla kasviyhteisön sisäinen vaihtelu oli vähäisintä. Tämän

yksipuolisuuden syynä on todennäköisesti muun muassa maaperän silminnähtävä kuivuus ja karuus (Hart & Chen 2006: 387), mutta erityisesti ympäristöolosuhteiden homogeenisuus (ks. Lembrechts ym. 2018b: 1268). Myös kasviyhteisön muutos tarkasteluajanjakson aikana on ollut Riekkovaaroilla suhteellisen pientä, mikä voi hypoteesin mukaisesti johtua ravinteiden puutteesta sekä vähäravinteisuutta suosivan lajiston hitaasta dynamiikasta (Virtanen ym. 2010: 817; Maliniemi ym. 2019). Ilmaston lämpenemisen positiivista vaikutusta kasvien kasvuun on voinut heikentää myös mikroilmaston kuivuminen, jota on saattanut edistää puu- ja kenttäkerroksen alhainen peittävyys kyseisillä vaaroilla (ks. De Frenne ym. 2013: 18564; Harrison ym. 2015: 1021).

Harripään kasvillisuusmuutos on sen sijaan ollut voimakkaampaa ja johtanut kasviyhteisön sisäisen vaihtelun vähenemiseen. Yksipuolistuminen johtuu todennäköisesti luonnollisesta sukkessiosta, joka vanhoissa metsissä laskee aluskasvillisuuden monimuotoisuutta (Hart & Chen 2006: 385). Aineiston perusteella yksipuolistumisen suurimpana syynä on seinäsammalen runsastuminen muiden sammallajien kustannuksella, mikä viittaa vahvasti sukkession etenemiseen: seinäsammal kykenee hyvänä kilpailijana syrjäyttämään muut sammallajit sukkession edetessä etenkin Harripään kaltaisessa kosteahkossa mutta valoisassa kasvuympäristössä (Vanha-Majamaa & Lähde 1991: 167). Lisäksi kyseisen lajin on havaittu hyötyvän kilpailullisesti lämpötilan kasvusta suhteessa muihin sammaliin (Lang ym. 2012: 1106).

Alajoenpäällä kasviyhteisön suuri sisäinen vaihtelu selittyyneen habitaattien monimuotoisuudella: vaaran alarinteen mäntykangas vaihettuu ylöspäin mentäessä tunturikoivikoksi ja edelleen paljakaksi, ja lisäksi kaakkoisella alarinteellä on tuoretta kangasta. Heterogeeniset ympäristöolosuhteet voivat selittää ainakin osittain myös vaihtelun määrän lisääntymistä Alajoenpään kasviyhteisössä, sillä kasviyhteisön reagointi ilmastonmuutokseen on erilaista kuivalla ja valoisalla paljakalla yhtenäiseen metsään verrattuna (esim. Vuorinen ym. 2017). Lisäksi läntisen rinteen alaosan soistuminen viittaa kosteuden lisääntymiseen ja kaakkoisen alarinteen ruohovartisten runsastuminen ravinteiden saatavuuden paranemiseen (Maliniemi ym. 2019: 13260), mikä voi selittää Alajoenpään kasviyhteisön muita vaaroja selvemman siirtymisen kohti putkilokasvivaltaisuutta (kuvat 12 ja 13).

Eri kasviryhmille lasketut TBI-muuttujat tukevat NMDS-analyysistä havaittavaa siirtymää kasviyhteisön koostumuksessa: putkilokasvit ovat runsastuneet ja jäkälien määrä on romahtanut (taulukko 2). Lajikohtaiset peittävyden muutokset osoittavat putkilokasvien runsastumisen selittyvän nimenomaan yleisimpien varpujen, mustikan, puolukan ja variksenmarjan peittävyden huomattavalla kasvulla, mikä todistaa, että muun muassa Fraserin

ym. (2014) havaitsema arktisen tundran vihertyminen ilmastonmuutoksen seurauksena ilmenee myös pohjoisborealisessa metsässä.

Ilmaston lämpeneminen lienee merkittävin syy putkilokasvien runsastumiseen tutkimusalueella, sillä se lisää varpujen kasvupotentiaalia muun muassa ravinteiden lisääntymisen (Crawford 2008: 106; Möhl ym. 2019) ja maaperän lämpötilan nousun kautta (Anadon-Rosell ym. 2014: 5). Dawes ym. (2011: 810) ovat havainneet myös hiilidioksidipitoisuuden kasvun edistävän erityisesti mustikan kasvua. Lisäksi variksenmarjan runsastumista alueella on edistänyt luonnollinen sukkessio, joka on paikoin voinut laskea ravinteiden saatavuutta (Wardle ym. 2020: 562). Mustikan peittävyuden kasvu on ollut voimakkainta Harripäällä ja Alajoenpään kaakkoisrinteellä, mikä voi toisaalta johtua paksusta lumipeitteestä (Rasmus ym. 2011), toisaalta mustikan suosimasta ravinteikkuudesta ja kosteudesta (Tonteri ym. 2016: 122; Wardle ym. 2020: 562). Puolukan peittävyuden selvä kasvu myös Riekkovaaroilla kertoo lajin paremmasta kuivuuden ja vähäravinteisuuden siedosta verrattuna mustikkaan (esim. Tonteri ym. 2016: 122). Sen sijaan kanervan selvä vähentyminen koko tutkimusalueella on vaikeammin selitettävissä. Kreyling ym. (2012b: 29) ovat havainneet ilmastonmuutoksen aiheuttaman maaperän jäätymis- ja sulamissykliä muutoksen vahingoittavan kanervan juuristoa altistaen ne taudeille. Myös yksittäiset kuivat, vähälumiset ja kylmät talvet ovat voineet olla syynä kanervien vähentymiselle (Hancock 2008: 98). Tutkimusalueen rehevillä habitaateilla myös kilpailu muun muassa mustikan kanssa on voinut vaikeuttaa kanervan menestystä ilmaston lämmitessä (Crawford 2008: 106). Kanervan kilpailukyky on voinut heiketä etenkin siinä tapauksessa, jos maaperän kosteus on ilmastonmuutoksen myötä kasvanut, sillä kanerva on sopeutunut kuivuuteen muita varpuja paremmin (esim. Tonteri ym. 2016: 122).

Hypoteesin vastaisesti sammalet eivät TBI-arvojen perusteella keskimäärin vähentyneet tai runsastuneet, eikä muutosta ole tapahtunut myöskään runsaimpien lajien tai sukujen peittävyyksissä koko tutkimusalueen mittakaavassa. Paljaalla maalla kasvavien varstasammalten peittävyuden kasvu (taulukko 3) voi selittyä osin porojen laidunnuksen ja tallomisen aiheuttamilla pienialaisilla häiriöillä, mutta todennäköisemmin tilastollisesti merkitsevä tulos johtuu tarkemmasta havainnoinnista vuoden 2022 aineistonkeruussa verrattuna vuoteen 1981. Kuitenkin eri vaaroilla havaitut muutokset poikkeavat toisistaan: Riekkovaarojen sammalpeittävyuden laskua voi selittää mikroilmaston voimakas lämpeneminen ja kuivuminen johtuen puu- ja kenttäkerroksen vähäisestä varjostuksesta (Bjerke ym. 2011: 1484; Harrison ym. 2015: 1021) ja jäkäläiden vähenemisestä, joka pienentää maanpinnan albedoa (Fraser ym. 2014: 1159). Alajoenpään pohjois- ja länsirinteen sekä

Harripään sammalpeittävyiden kasvu johtuneen sen sijaan muun muassa edullisemmista kosteusolosuhteista, jotka lieventävät ilmaston lämpenemisen negatiivista vaikutusta sammalten kilpailukykyyn suhteessa putkilokasveihin (Jägerbrand ym. 2012: 204; Vanneste ym. 2017: 588). Olofssonin ym. (2009: 2690) mukaan myös sammalia syövien myyrien ja sopuleiden kannanvaihtelut voivat selittää sammalpeitteen muutoksia: esimerkiksi myyrien kannanvaihteluiden viimeaikaisen tasaantumisen on havaittu hyödyttävän isoja sammallajeja (Rydgren ym. 2007), mikä voi osaltaan selittää, miksi lämpötilan kasvu ei ole laskenut niiden peittävyttä (vrt. Jägerbrand ym. 2012: 204).

Jäkälien voimakkaan vähenemisen syynä voi pitää lähes yksinomaan porojen laidunnusta: porojen määrä kasvoi tutkimusalueen paliskunnassa huomattavasti ensimmäisen kasvillisuuskartoituksen aikoihin, jonka jälkeen se on pysynyt korkeana (Paliskuntien poromäärät 2022; liite 1). Oletusta tukevat visuaaliset havainnot paikan päältä: jäkäliden varret olivat usein pieniä ja rikkonaisia. Vaikka porot suosivatkin poronjäkäliä (den Herder ym. 2003: 10), joiden peittävyys onkin laskenut suhteessa eniten, voimakasta peittävyiden laskua on myös torvijäkälissä (analyyseissa *Cladonia uncialis* ja *Cladonia* sp.; ks. den Herder ym. 2003: 6) ja tinajäkälissä (taulukko 3). Tina- ja torvijäkäliden vähenemiseen on voinut vaikuttaa porojen ohella luonnollinen sukkessio (ks. den Herder ym. 2003: 8), joka Wardlen ym. (2020: 562) mukaan laskee ravinteiden saatavuutta. Jäkäliden palautumista ja kasvua on heikentänyt luultavasti myös varpujen peittävyiden kasvu ja sitä kautta menestys kilpailussa muun muassa valosta ja ravinteista (esim. Molau & Alatalo 1998: 329; Vanneste ym. 2017: 587). Porojen laidunnus on saattanut parantaa varpujen kilpailuasemaa entisestään pitämällä jäkäläpeittävyiden alhaisena. Myös sammat voivat hyötyä kilpailullisesti jäkäliden vähenemisestä (den Herder ym. 2003: 10), mikä on voinut kompensoida varpujen peittävyiden kasvun negatiivista vaikutusta sammaliin (Jägerbrand ym. 2012: 204). Toisin kuin Eskelisen ja Oksasen (2006: 251) tutkimuksessa, laidunnus ei ole kuitenkaan lisännyt heinien määrää, mikä johtuneen tutkimusalueen vähäravinteisuudesta ja heinien alun perinkin heikosta menestyksestä alueella.

9.2 Kasvillisuusmuutokset ja niiden merkitys tulevaisuudessa

IPCC:n uusimman raportin (2021: 16–17) mukaan keskilämpötila ja sademäärä tulevat jatkamaan kasvuaan pohjoisissa ekosysteemeissä, mikä ei enteile tutkimusalueen kasvillisuusmuutoksen pysähtymistä. Lisäksi viive kasvillisuuden reagoinnissa ilmastollisiin muutoksiin merkitsee muutoksen jatkumista edelleen, vaikka ilmastonmuutos pysähtyisikin

(ks. Stewart ym. 2016: 437). Odotettavissa onkin, että varpujen peittävyys kasvu tulee edelleen jatkumaan alueella ja näkymään selkeämmin myös kuivilla Riekkovaaroilla, kun ravinteiden saatavuus paranee (ks. Molau & Alatalo 1998: 326; Alatalo ym. 2017: 161). Peittävyys kasvu parantaa varpujen kilpailuasemaa entisestään (ks. Jägerbrand ym. 2012: 204). Toisaalta varpujen runsastuminen ei jatku loputtomiin, ja niiden peittävyys kehitys voi ilmastonmuutoksen edetessä kääntyä jopa laskuun, kuten Hedwall ym. (2021: kuva 6) ovat havainneet. Fraser ym. (2014: 1165) olettavat peittävyys kasvua rajoittavan muun muassa vapaan tilan loppuminen sekä liiallisen peittävyys negatiivinen vaikutus maanpinnan lämpötilaan (ks. De Frenne 2013: 18564). Lisäksi uhkana on talvilämpötilojen nousu: Voimistuvat lämpimät jaksot keskellä talvea heikentävät varpujen selviytymistä ja aiheuttavat vaikeuksia lisääntymisessä (Ögren 1996: 724; Bokhorst ym. 2008: 2608). Lisäksi alueen lumipeite on viime vuosikymmeninä ohentunut (Tilastoja... 1991: 125; Jokinen ym. 2021: 83), mikä voi olla haitallista erityisesti mustikalle (ks. Kreyling ym. 2012a: 580). Varpujen runsastumiskehityksen taittumista voi samalla seurata ruohovartisten lisääntyminen (ks. Hedwall ym. 2021: kuvat 2–4), jos niiden suosimat ravinteikkaat habitaatit lisääntyvät (Maliniemi ym. 2019: 13260).

Sammalyhteisön tulevaisuuden muutokset ovat vaikeammin ennakoitavissa, mistä kertovat aiempien tutkimusten hyvin vaihtelevat tulokset. Ilmaston lämmitessä, ravinteisuuden lisääntyessä ja putkilokasvien peittävyys yhä kasvaessa sammalten peittävyys voi pitkällä aikavälillä laskea (ks. Jägerbrand ym. 2012: 204). Toisaalta maaperän kosteuden lisääntyminen sademäärän kasvaessa voikin kasvattaa sammalpeittävyttä (ks. Vanneste ym. 2017: 588). Merkittävä tekijä sammalpeittävyys muutoksen kannalta onkin, missä määrin sademäärän kasvu kompensoi lisääntyvää haihduntaa. Ilmastonmuutos saattaa näkyä myös sammalyhteisön yksipuolistumisena: Harripäällä havaittu seinäsammalvaltaistuminen sukkession ja lämpötilan kasvun myötä voi tulevaisuudessa olla yleinen ilmiö koko tutkimusalueella (ks. Vanha-Majamaa & Lähde 1991: 167; Lang ym. 2012: 1106).

Porojen laidunnus tulee pitämään jäkäläpeittävyys alhaisena myös tulevaisuudessa, kiihdyttäen kasviyhteisön muutosta kohti putkilokasvi- ja sammalvaltaisuutta. Muuttuva kilpailuasetelma voi estää jäkälän runsastumisen siinäkin tapauksessa, jos porojen määrä vähenee huomattavasti tulevaisuudessa (den Herder ym. 2003: 10; Fraser ym. 2014: 1161). Tosin Bjerken ym. (2011: 1486) mukaan talvien lämpeneminen voi olla kilpailuetu muun muassa nahkajäkälille (*Peltigera* sp.), joiden määrä tutkimusalueella on kuitenkin vähäinen ja jotka ovat poronjäkälän tavoin hyvin alttiita laidunnukselle (Maliniemi ym. 2018: 476).

Tutkielmassa ei tarkasteltu termofilisaation etenemistä tutkimusalueella, mutta aineistoista ei ollut havaittavissa selviä uusien lajien invaasioita, vaan ilmastonmuutos ilmenee pikemminkin nykyisten lajien runsaussuhteiden muutoksina. Joitakin merkkejä termofilisaatiosta voi kuitenkin havaita. Esimerkki kylmään ilmastoon sopeutuneiden lajien vetäytymisestä on riekonmarjan (*Arctous alpina*) peittävyuden huomattava (joskin ei tilastollisesti merkitsevä) lasku (taulukko 3), ja lämpimämpään ilmastoon sopeutuneiden lajien kolonisaatiosta voi taas osittain olla kyse Alajoenpään tuoreen kangasmetsän ruohovartisten lajien runsastumisessa monimuotoistumisessa. Ilmastonmuutoksen edetessä tutkimusalueen kasviyhteisö onkin tulevaisuudessa yhä alttiimpi uusien lajien invaasioille, sillä alueen kylmään ilmastoon ja vähäravinteisuuteen sopeutuneen lajiston kilpailukyky voi heiketä suhteessa tulokaslajeihin lämpötilan noustessa ja ravinteisuuden lisääntyessä (Crawford 2008: 73, 131). Todennäköisesti termofilisaation eteneminen tulee olemaan tutkimusalueella kuitenkin hidasta johtuen muun muassa vähäravinteisuudesta, joka hidastaa kasviyhteisön muutosta (Virtanen ym. 2010: 817), sekä suoran ihmisvaikutuksen vähäisyydestä (Pykälä 2017: 526). Myös alueen voimakas laidunnuspaine estää termofilisaatiota, sillä Bernesin ym. (2015: 22) mukaan porot suosivat erityisesti nopeasti kasvavia ruohovartisia. Suuri porotiheys pitänee myös puuston tihentymisen ja puurajan etenemisen kurissa (ks. Olofsson ym. 2009: 2689). Puurajan siirtymistä voi ehkäistä myös alueella runsastuvan variksenmarjan erittämät yhdisteet, jotka haittaavat puiden taimien kasvua (Nilsson & Wardle 2005: 423), sekä mahdollinen sammalten runsastuminen (ks. Lett ym. 2020).

Tutkimusalueella jo havaitut sekä tulevaisuuden aluskasvillisuuden muutokset tulevat väistämättä näkymään koko ekosysteemin toiminnassa, kuten hiilen ja ravinteiden kierrossa, mikroilmastossa, puiden tuottavuudessa, sukkessiossa sekä ekosysteemin resilienssissä. Muutokset voivat myös aiheuttaa sekä positiivisia että negatiivisia palauttavia vaikutuksia paikalliseen ilmastoon: jäkälien peittävyuden lasku voi näkyä pienentyneenä albedona, mikä lämmittää maaperää, mutta varpujen varjostuksen lisääntyminen voi lieventää mikroilmaston muutosta. Ihmistoiminnan kannalta oleellinen kysymys on kuitenkin, millaisia pidempikestoisia tai laaja-alaisia vaikutuksia kasvillisuusmuutoksilla on ekosysteemipalveluihin. Ongelmalliseksi kysymyksen tekee se, ettei kaikkia ihmisen luonnosta saamia hyötyjä ole osattu tunnistaa tai mitata, eikä kaikkien yksittäisten lajien tai yhteisöjen merkitystä ekosysteemipalveluille vielä tunneta. Ainoa varma asia onkin, että ilmastonmuutos tulee muuttamaan kasviyhteisöjä hyvin nopeasti, mikä tavalla tai toisella heijastuu ekosysteemitöimintoihin ja –palveluihin. Siksi tutkimusalueen kasvillisuuden seuranta olisi syytä jatkaa edelleen ja laajentaa sitä myös erilaisten ekosysteemitöimintojen mittauksiin.

9.3 Paikallisen geodiversiteetin yhteys kasvillisuusmuutoksiin

Hypoteesin vastaisesti tutkimusalueen kasvillisuusmuutokset eivät tulosten perusteella ole yhteydessä geodiversiteettiin paikallisella tasolla. Yhteyttä ei havaittu sen enempää eri kasviryhmien osalta kuin lajistossa tapahtuneiden poistumien ja ilmaantumisten osalta. Myöskään NMDS-kuvaajaan sovitetun korrelaatiovektorin suunta ja heikko sovittuneisuus eivät tue ajatusta geodiversiteetin yhteydestä kasviyhteisön koostumuksen muutokseen (kuva 12). Vaikka jotkin tutkimukset antavat viitteitä geodiversiteetin positiivisesta vaikutuksesta eliöyhteisön vakauten laajassa mittakaavassa (esim. Anderson & Ferree 2010), kyseinen suhde ei välttämättä näy paikallisella mittakaavalla. Tutkimusalojen pieni koko voi korostaa esimerkiksi lajien välisen kilpailun merkitystä kasvillisuusmuutoksille (ks. Lawler ym. 2015: 623), kuten hypoteesissa oletettiin. Mittakaava voi siis olla liian suppea havaitsemaan geodiversiteetin suhdetta kasvillisuuteen, mitä vahvistaa se, että alue on ympäristökijöiltään ja kasvillisuudeltaan hyvin homogeeninen ja pinnanmuodoiltaan suuripiirteinen. Tosin vuoden 1981 kasvillisuusaineisto ei antanut mahdollisuutta laajemman mittakaavan tarkastelulle, sillä geodiversiteetin tarkasteluala oli sovitettava kasvillisuusalan kokoon ja sijaintiin.

Lisäksi tutkimusalueen karuus, vähälajisuus sekä valtalajien väljät elinympäristövaatimukset (Hart & Chen 2006: 382) voivat olla syynä siihen, miksi erilaiset geokohteet eivät vaikuta yhteisön koostumukseen tai sen vaihteluun ajassa. Tulokset eivät sen sijaan sulje pois mahdollisuutta, että yksittäiset, ympäristöstään poikkeavat geokohteet suosisivat alueen harvinaisia, tarkat elinympäristövaatimukset omaavia lajeja (ks. Anderson & Ferree 2010; Tukiainen ym. 2017b: 372, 2019: 1706). Tutkielmassa ei kuitenkaan tarkasteltu alueen lajimäärän muutosta, sillä lajiston yksipuolisuuden vuoksi paikannusvirhe ja sattuma saattavat vaikuttaa liikaa yksittäisen tutkimusalan lajimäärään ja sen muutokseen. Tutkimusaineisto soveltuu siten huonosti geodiversiteetin ja absoluuttisen lajimäärän muutoksen välisen yhteyden tutkimiseen.

Lajiston lisäksi tutkimusalueen geodiversiteetti on hyvin alhaista: yhdellä tutkimusalalla havaittiin keskimäärin neljä erilaista geokohdetta. Ehkä suurimpana syynä sille, ettei yhteyttä geodiversiteetin ja kasvillisuusmuutosten välillä havaittu, on lyhyeksi jäänyt geodiversiteetin gradientti (1–8), jonka pituus ei riitä havaitsemaan mahdollista yhteyttä. Tutkimusalat on sijoitettu pääosin paikoille, jotka ovat abioottiselta ympäristöltään hyvin homogeenisia, vaikkakin alueelta olisi löytynyt silmämääräisesti arvioiden monimuotoisempiakin paikkoja. Liite 6 osoittaa geokohteiden painottuvan eri maalajeihin sekä muun muassa jäätikkösyntyisiin kohteisiin, kun taas hydrologisten tai muiden kosteille

paikoille tyypillisten kohteiden lukumäärä on erittäin pieni. Tämä voi selittää erityisesti sitä, miksi putkilokasviyhteisön muutos ei riipu geodiversiteetistä: Tukiainen ym. (2019: 1706) ovat havainneet putkilokasvien lajimäärän ja diversiteetin kasvavan eniten nimenomaan vesivaikutteisissa geokohteissa. On siis oletettavaa, että hydrologisten ja muiden vesivaikutteisten geokohteiden suurempi määrä tutkimusaloilla olisi voimistanut geodiversiteetin yhteyttä putkilokasviyhteisön ja ehkä myös sammalyhteisön muutokseen.

Geokohteiden luonteesta johtuen geodiversiteetillä voikin olla jopa kasvillisuusmuutoksia lisäävä vaikutus tutkimusalueella, mistä on merkkejä erityisesti putkilokasvien osalta (kuva 15 B). Tällainen tilanne voi olla mahdollinen, jos geokohteet eivät toimisikaan refugioina ilmastonmuutoksen vaikutusta vastaan (vrt. Lawler ym. 2015: 622), vaan olosuhteiden vaihtelu ajassa olisi yksittäisillä geokohteilla voimakkaampaa kuin muualla. Monet alueen yleisistä geokohteista, kuten kivikko ja moreenimuodostuma, voivat olla esimerkiksi ympäröivää maaperää alttiimpia kuivumiselle, mikä voi osaltaan voimistaa kasvillisuuden muutosta (ks. Harrison ym. 2015: 1021). Toisaalta kasvillisuusmuutosta voi edistää myös jotkin alueen harvoista hydrologisista ja kosteikoiden geokohteista, kuten lähde tai turve, jos ne parantavat ravinteiden saatavuutta ja siten suosivat kilpailukykyistä ja nopeasti kasvavaa lajistoa (Maliniemi ym. 2019). Esimerkiksi lähteen positiivisesta vaikutuksesta kasvillisuuden muutokseen on viitteitä Alajoenpään kaakkoisella alarinteellä.

Jäkälien vaste geodiversiteettiin on kuitenkin lähempänä hypoteesin mukaista tulosta: lajiston kokonaismuutos ja poistumat näyttävät hieman laskevan, mutta ilmaantumiset kasvavan geodiversiteetin kasvaessa, vaikkakin ei-merkitsevästi. Tilastollinen merkitsevyys olisi mahdollisesti saavutettu hieman pidemmällä geodiversiteetin gradientilla tai isommalla aineistolla. Tulos on looginen, sillä tutkimusalueella havaitut geokohteet ovat luonteeltaan sellaisia, joiden voisi olettaa hyödyttävän enemmän jäkälää kuin putkilokasveja ja sammalia. Esimerkiksi ympäristöään kuivemmat moreeni- ja hiekkakasaumat voivat olla kilpailuetu kuivuutta sietäville jäkälille ilmaston lämmitessä (Beckett ym. 2008: 151). Lisäksi jäkälien putkilokasveja positiivisempaa reagointia geodiversiteettiin voi selittää alueen karu maaperä, jonka vuoksi ravinteet ovat putkilokasveille geodiversiteettiä rajoittavampi tekijä (Grime 2001: 8; Thomas & Packham 2007: 147). Erityisesti poronjäkälät sietävät kuitenkin hyvin vähäravinteisuutta (Nilsson & Wardle 2005: 422), jolloin geodiversiteetin merkitys korostuu niillä ravinteiden lisääntymistä enemmän ilmaston muuttuessa. Ilmastonmuutoksen vaikutusta tutkimusalueen jäkäläyhteisöön on kuitenkin miltei mahdotonta arvioida tuloksista johtuen poronhoidon aiheuttamasta voimakkaasta laidunnuspaineesta. Porojen laidunnus voi olla jopa pääsyy siihen, miksi geodiversiteetillä on lieventävä vaikutus jäkälien vähenemiseen, jos porot

välittelevät systemaattisesti korkean geodiversiteetin alueita. Tällainen tilanne on mahdollinen, jos geodiversiteetiltään monimuotoiset alueet ovat myös topografialtaan keskimääräistä heterogeenisempia ja siten vaikeakulkuisempia poroille.

Vaikka geodiversiteetillä ei olisikaan yhteyttä tutkimusalueen kasvillisuuden muutokseen, se voi kuitenkin vaikuttaa siihen, millainen kasviyhteisön koostumus on paikallisesti tiettyä ajanhetkenä. Tähän viittaa geodiversiteetin korrelaatiovektorin lähes tilastollisesti merkitsevä sovittuminen NMDS-kuvaajaan (kuva 12). Geo- ja biodiversiteetin välisen suhteen tutkimusta voisikin monipuolistaa selvittämällä, korreloiko geodiversiteetti yleisesti tietynlaisten yhteisöstruktuurien kanssa ja millaisia nämä yhteisöt ovat.

9.4 CNS-strategian hyödynnettävyys suojelussa

Tässä tutkielmassa *Conserving Nature's Stage* -hypoteesia eli geodiversiteetin ja eliöyhteisön vakauden välistä yhteyttä testattiin ensimmäistä kertaa käytännössä. Tulokset eivät kuitenkaan tue hypoteesia, joten CNS-strategian hyödynnettävyys pohjoisboreaalisen metsänrajametsän suojelussa paikallisella mittakaavalla jää epävarmaksi. Tutkielmassa ei kuitenkaan selvitetty nykyisen lajimäärän ja geodiversiteetin välistä yhteyttä, jolla olisi voinut perustella geodiversiteetin suojelua. Positiivinen geo- ja biodiversiteetin yhteys (ks. Hjort ym. 2012; Bétard 2013; Tukiainen ym. 2019) ei kuitenkaan välttämättä ilmene geodiversiteetin positiivisena vaikutuksena yhteisön vakauteen, ellei diversiteetti-stabiliteetti-hypoteesi pidä paikkansa (McCann 2000): tutkimusalueen yksipuolisesta lajistosta johtuen lajien välinen kilpailu on oletettavasti suhteessa vähäistä, mikä näkyy suhteessa vähäisinä lajien peittävyksien välisinä negatiivisina korrelaatioina, kun taas paikallisen lajimäärän kasvaessa yhteisön kokonaisuusmuutos voi kasvaa kilpailun kiristyessä ja negatiivisten korrelaatioiden kasvaessa (Houlahan ym. 2018: 2602). Siten geodiversiteetin lajimäärää lisäävä vaikutus voikin näkyä yhteisön koostumuksen muutoksen kasvamisena, eli CNS-hypoteesin vastaisesti geodiversiteetti heikentäisikin ekologista resilienssiä.

Tulokset osoittavat, että vaikka CNS-hypoteesi on teoreettisesti hyvin perusteltu (esim. Beier ym. 2015b; Knudson ym. 2018), sen käytännön ilmenemistä voi olla vaikea havaita eikä sen paikkansapitävyys ole itsestään selvää. Siksi hypoteesia on testattava edelleen erilaisissa ekosysteemeissä sekä eri menetelmillä ja mittakaavoilla. Kaukokartoitusta hyväksi käyttäen CNS-hypoteesin testaaminen onnistuu myös laajoissa mittakaavoissa (Zarnetske ym. 2019: 550), sillä sekä kasvillisuusmuutoksia että geodiversiteettiä on voitu määrittää globaalilla tasolla. Esimerkiksi Fraser ym. (2014) ovat käyttäneet kaukokartoitusaineistosta laskettua

NDVI:tä (*normalized difference vegetation index*) tutkiessaan arktisen alueen laaja-alaisia kasvillisuusmuutoksia. Anderson ja Ferree (2010) ovat puolestaan hyödyntäneet geologisia karttoja ja korkeusmalleja laajan mittakaavan geodiversiteetin määrittämiseksi.

Erityisesti paikallisen mittakaavan tutkimuksissa haasteena on kuitenkin riittävän pitkien ajanjaksojen puute eliöyhteisöjen muutosta kuvaavissa aineistoissa (Kapfer ym. 2017: 165). Tämänkään tutkielman 40 vuoden ajanjakso ei välttämättä riitä havaitsemaan muutosten geodiversiteettiyyhteyttä ilmastonmuutoksen kontekstissa kasvillisuuden reagoinnissa ilmenevien viiveiden vuoksi (ks. Stewart ym. 2016: 437). Lisäksi CNS-hypoteesin testauksessa geodiversiteettigradientin on hyvä olla riittävän pitkä, mutta vanhojen kasvillisuusaineistojen uudelleenkartoituksessa siihen ei juuri voi vaikuttaa, kuten tässäkin tutkielmassa. Siksi uusia kasvillisuusaloja perustettaessa on hyvä huomioida myös abioottisen ympäristön monimuotoisuus sekä yhden tutkimusalan sisällä että niiden välillä. Myös geokohteiden luonne on otettava huomioon, sillä tutkielman tulokset viittaavat siihen, että erilaiset geokohteet vaikuttavat eri tavoin eri kasviryhmissä. Tutkimusalueella CNS-hypoteesi voikin pitää paikkansa jäkälien, mutta ei välttämättä putkilokasvien ja sammalten osalta.

CNS-strategian yhtenä tavoitteena on arvioida alueiden ilmastollista resilienssiä geodiversiteetin avulla (Knudson ym. 2018: 681). Tässä tutkielmassa resilienssin mittarina toimi kasviyhteisön ajallinen beta-diversiteetti: mitä pienemmän arvon indeksi saa, sitä vähemmän kasviyhteisö on muuttunut ajassa eli sitä suurempi resilienssi yhteisöllä on (Walker ym. 2004; Legendre 2019: 3506). Ajallinen beta-diversiteetti kuvaa kuitenkin vain yhtä resilienssin osatekijää, resistanssia eli muutosherkkyyttä (Walker ym. 2004). Gundersonin (2000: 426) mukaan resilienssiin kuuluu myös ekosysteemin kyky palautua häiriöstä, mikä kuvaa eliöyhteisön pidemmän aikavälin pysyvyyttä. Ilmastonmuutos voi lisätä häiriöiden riskiä myös tutkimusalueella (Dale ym. 2000), mikä voi kiihdyttää termofilisaatiota ja muuta yhteisön muutosta (esim. Crawford 2008: 131; Lembrechts ym. 2018a: 905–906). Koska tutkimusalueella ei ollut tiedossa eikä näkyviä merkkejä voimakkaista, lyhytkestoisista häiriöistä, kuten metsäpaloista, kasviyhteisön palautumiskykyä häiriöistä muuttuvassa ilmastossa ei voida aineiston puitteissa arvioida. Toinen mahdollinen tapa arvioida kasviyhteisön vakautta olisi ollut tutkia kasviyhteisön muutosta diversiteetti- ja tasaisuusindekseillä, jotka kuvaavat tarkemmin kasvillisuuden paikallista monimuotoisuutta. Näillä muilla vakauden mittareilla voikin olla erilainen yhteys geodiversiteettiin kuin mitä TBI-muuttujien osalta havaittiin.

9.5 Virhelähteet

Vaikka tutkielman tulokset olivat selkeitä ja osin hypoteesien mukaisia, niihin sisältyy joitakin mahdollisia virhelähteitä, jotka liittyvät joko aineiston keruuseen ja muokkaukseen tai sen tilastolliseen analysointiin. Kartoitettaessa uudelleen kasvillisuusaloja, joita ei ole merkitty maastoon, syntyy väistämättä paikannusvirhettä koordinaattien määrittämisessä. Kuitenkin tämän tutkielman aineistossa virhe on todennäköisesti hyvin pieni, sillä karttaesityksen lisäksi uudelleenpaikannuksessa on pystytty hyödyntämään tutkimusaloilta tietoja korkeudesta ja rinteiden kaltevuudesta, ja kasvilajien peittävyysprosentit ovat neljän ruudun keskiarvoja (Lyytikäinen 1983). Lisäksi paikannusvirheen vaikutus havaittuun kasvillisuusmuutokseen jää koko aineiston mittakaavassa pieneksi, sillä tutkimusalue on kasvillisuudeltaan hyvin tasalaatuista, mikä Kapferin ym. (2017: 166) mukaan vähentää virhettä. Kuitenkin joissakin yksittäisissä tutkimusaloissa pienikin virhe joko määrittämisessä koordinaateissa tai GPS-paikannuksessa on voinut vaikuttaa merkittävästi kyseisen alan tuloksiin. Tällainen tilanne voi olla kyseessä esimerkiksi Alajoenpään länsirinteen juurella, jossa puolet tutkimusalan kasvillisuusruuduista sijaitsi kangasmaan sijaan puronvarsisuolla. Jos suo ei ole vuoden 1981 jälkeen laajentunut, kyseessä on selvä paikannusvirhe, sillä vuoden 1981 aineistossa ei ole merkkejä suokasvillisuudesta kyseisellä tutkimusalalla. Lisäksi Alajoenpään kaakkosrinteen juurella parinkin metrin paikannusvirhe on voinut vaikuttaa siihen, että pienialainen lähdepuro on osunut kasvillisuusruudun kohdalle.

Toinen mahdollinen virhelähde liittyy varsinaiseen aineistonkeruuseen. Kun kasvillisuuden kartoittaja on vaihtunut ajankohtien välillä, on aina riski systemaattiselle virheelle (Kapfer ym. 2017: 167). Kasvilajin peittävyys silmämääräinen arviointi on osin subjektiivista, esimerkiksi tarkkuus ja huolellisuus kasvillisuusruutujen läpikäynnissä vaihtelee kartoittajien välillä. Merkkinä tarkemmasta havainnoinnista vuonna 2022 on muun muassa pienten maksasammalten huomiointi (erityisesti *Lophozia* sp., joka on tavallinen vuoden 2022 aineistossa, mutta puuttuu vuoden 1981 aineistosta). Siksi kyseiset lajit onkin poistettu analyyseistä (liite 2). Tarkempi havainnointi on kuitenkin voinut vaikuttaa positiivisesti muun muassa pienikokoisten varsta- ja pykäsammalten (*Barbilophozia* sp.) peittävyysmuutoksiin. Myös jäkäliden peittävyysarviointiin liittyy subjektiivisuutta, sillä jäkälänvarret ovat usein toisistaan erillään ja hajanaisesti sijoittuneita, jolloin niiden kokonaispeittävyyttä on vaikea arvioida. Porojen laidunnus ja tallominen on vaikeuttanut jäkäliden kartoitusta entisestään. Tarkasteluvuodet eroavat kartoittajan lisäksi siinä, miten pitkälle kasvukausi on edennyt kartoitushetkellä. Tällä ei kuitenkaan ole juuri vaikutusta tuloksiin, sillä molemmat kartoitukset

on tehty suunnilleen samaan aikaan kesästä ja valtaosalla alueen lajeista peittävyys pysyy samana koko kesän. Tosin mustikan peittävyuden arviointi oli vuonna 2022 paikoin haastavaa, sillä jotkin harvat mustikanvarret olivat jo pudottaneet lehtensä. Suurin epävarmuus liittyy puuston tiheyden muutokseen, sillä relaskopointi on suoritettu vuonna 1981 vain 28 alalta. Siksi kyseistä aineistoa käytettiin vain koko tutkimusalueen mittakaavassa.

Kasvillisuusaineiston keruussa lajinmäärityksen virheet ovat tavallisia. Tutkimusalueen lajit on kuitenkin pääosin helposti tunnistettavissa, ja vaikeammin toisistaan erotettavat sammal- ja jäkälälajit on joko määritetty vain sukutasolle maastossa tai yhdistetty analyyseissa (liite 2), joten lajinmääritysvirheet eivät juuri vaikuta tuloksiin. Lajinmääritysvirheillä on silti voinut olla pieni vaikutus tuloksiin poronjäkälän osalta: valkoporonjäkälän (*Cladonia arbuscula*) erottaminen harmaaporonjäkälästä (*C. rangiferina*) tai erityisesti palleroporonjäkälästä (*C. stellaris*) on toisinaan vaikeaa, varsinkin vuoden 2022 kartoituksessa, kun porot olivat syöneet ja tallanneet monet jäkälänvarret tunnistamattomiksi.

Kasvillisuuden kartoituksen tavoin myös geodiversiteetin määrittämiseen liittyy subjektiivisuus. Visuaalisessa geokohteiden havainnoinnissa jotkin pienialaiset geokohteet ovat voineet jäädä huomaamatta: esimerkiksi routatoiminta tai kemiallinen rapautuminen voi rajoittua hyvinkin pienelle alueelle. Toisaalta myöskään suurikokoisia geomorfologisia kohteita, kuten moreenikumpuja, ei välttämättä ole helppo havaita ja erottaa pelkästä maalajista omaksi geokohteeksi. Joidenkin kohteiden erottaminen toisistaan vaatii subjektiivista tulkintaa, mikä tutkimusalueella pitää hyvin paikkansa erityisesti hiekan ja moreenin kohdalla. Tulkinnalliset seikat eivät ole kuitenkaan juuri vaikuttaneet geodiversiteetin arvoon, jossa huomioidaan vain geokohteiden lukumäärä. Lisäksi jokainen tutkimusala on kartoitettu systemaattisesti samalla tavalla, havainnointi on suoritettu huolellisesti ja epäselvissä tilanteissa on jälkikäteen turvauttu maaperän tarkistuskairauksiin sekä korkeusmallin tulkintaan.

Aineiston koostamisessa ja muokkauksessa yksittäiset näppäilyvirheet ovat mahdollisia, mutta varma virhelähde liittyy sammal- ja jäkälälajien yhdistämiseen sukutasolle: Vuoden 1981 aineistossa lajit yhdistettiin laskemalla yhteen neljästä kasvillisuusruudusta lasketut pyöristetyt keskiarvot, sillä yksittäisten ruutujen tietoja ei ollut saatavilla. Uudemmassa aineistossa lajien peittävyudet yhdistettiin jokaiselle kasvillisuusruudulle erikseen eli ennen keskiarvon laskentaa tarkemman arvon saamiseksi. Virhe peittävyysarvossa kasvaa suhteessa suureksi alle yhden prosentin peittävyysarvojen kohdalla, mikä koskee erityisesti torvijäkäläiä, jotka yhdistettiin analyyseja varten ryhmäksi "*Cladonia sp.*" (liite 2). Esimerkiksi jollain tutkimusalalla on voinut olla sekä uudessa että vanhassa aineistossa neljä eri torvijäkälälajia, joiden yhteenlaskettu peittävyys on vanhassa aineistossa 1 % ja uudessa 0,25 %, vaikka

todellinen, maastossa määritetty peittävyys olisi pysynyt täsmälleen samana. Vanhassa aineistossa tehdyt pyöristykset voivat siis yliarvioida torvijäkälien vuoden 1981 peittävyksiä, mikä näkyy analyyseissa peittävyden laskun yliarviona. Jäkälien kokonaismuutos on kuitenkin ollut niin voimakas, että aineiston muokkauksesta syntyvät virheet jäävät suhteessa hyvin pieniksi.

Tilastollisen analyysin tuomat virhelähteet liittyvät muuttujien ja mallien valintaan. Kasvilajien peittävyksien sekä niistä laskettujen ajallisen beta-diversiteetin indeksien käyttöä voidaan kuitenkin pitää tulosten luotettavuuden kannalta hyvänä valintana, sillä tällöin yksittäisen lajin merkitys TBI-muuttujan arvossa korostuu sitä enemmän, mitä suurempi sen peittävyys on. Siten yksittäiset vähälukuiset ja satunnaisesti esiintyvät lajit eivät aiheuta merkittävää satunnaisvirhettä tuloksissa. TBI-muuttujien valintaa tukee myös se, että niistä saadut tulokset ovat linjassa pelkkien peittävyksien erotusten antamien tulosten kanssa. Jäkälien TBI-muuttujien jakaumat ovat kuitenkin hyvin vinoja (liite 7 D), mikä on ongelmallista lineaarista regressiota käytettäessä, sillä se lisää tulosten epävarmuutta. Esimerkiksi yksittäisellä poikkeavalla havaintoyksiköllä voi olla erityisen suuri vaikutus regressiosuoran kulmakertoimeen, mikä lisää sattuman merkitystä tulokselle. Kaiken kaikkiaan on kuitenkin hyvin epätodennäköistä, että eri virhelähteillä olisi yhdessä ratkaiseva vaikutus tuloksiin. Jo yksistään aineiston riittävän suuri koko ($n = 82$) vähentää virheen suuruutta selvästi.

10 Yhteenveto ja johtopäätökset

Tämän tutkielman tarkoituksena oli selvittää Saariselän alueen pohjoisborealisessa metsänrajametsässä tapahtuneita aluskasvillisuuden muutoksia viimeisten 40 vuoden aikana sekä tutkia havaittujen muutosten yhteyttä paikallistason geodiversiteettiin. Kasvillisuusaineistoina toimivat vuosina 1981 ja 2022 samoilta tutkimusaloilta kasvillisuusruutujen avulla kerätyt aineistot, jotka sijoittuvat neljälle vaaralle ja sisältävät aluskasvillisuuden lajikohtaiset peittävydet. Geodiversiteettimuuttujana käytettiin erilaisten geokohteiden lukumäärää, joka määritettiin visuaalisella havainnoinnilla samoilta tutkimusaloilta vuonna 2022. Kasvillisuuden koostumuksen muutosta sekä sen eroja vaarojen välillä visualisoitiin NMDS-menetelmällä (*non-metric multidimensional scaling*), ja lajistossa tapahtuneiden poistumien (*losses*) ja ilmaantumisten (*gains*) suhdetta tutkittiin ajallisen beta-diversiteetin indeksien (*temporal beta diversity index*, TBI) avulla sekä koko kasviyhteisössä että erikseen putkilokasvien, sammalten ja jäkälien osalta. Lisäksi selvitettiin lajien tai sukujen

peittävyyksien muutokset parittaisilla t-testeillä. Kasvillisuusmuutosten ja geodiversiteetin välistä yhteyttä tutkittiin lineaarisilla regressiomalleilla käyttäen vastemuuttujina TBI-muuttujia.

NMDS-kuvaajien perusteella tutkimusalueen kasvillisuuden lajikoostumuksessa on tapahtunut selkeää vaihduntaa. Eri vaarojen samansuuntainen muutos kertoo yleisestä muutostrendistä, vaikkakin vaarojen välillä on eroja kasviyhteisön sisäisen vaihtelun muutoksessa. TBI-muuttujat osoittavat putkilokasvien runsastuneen ja jäkälkien vähentyneen rajusti. Sammalissa muutosten luonne vaihtelee voimakkaasti vaarojen välillä ja sisällä. Putkilokasvien runsastuminen selittyy pääosin yleisimpien varpujen, mustikan, puolukan ja variksenmarjan peittävyiden kasvulla. Ilmastonmuutoksen vaikutus tutkimusalueen kasvillisuuteen näkyy siis selkeimmin putkilokasvien runsastumisena, kun taas jäkälkien väheneminen selittyy lähes yksinomaan porojen laidunnuksella.

Havaituilla kasvillisuusmuutoksilla ei havaittu yhteyttä paikalliseen geodiversiteettiin, mistä päätellen *Conserving Nature's Stage* (CNS) -hypoteesi ei pidä paikkansa tutkimusalueen kaltaisissa karuissa ja yksipuolisissa metsänrajametsissä. Yhteyden suunta kuitenkin erosi hieman kasviryhmien välillä, kun se putkilokasvien kohdalla oli lievästi positiivinen ja jäkälillä lievästi negatiivinen. Tulokset alleviivaavat, kuinka tärkeää on löytää empiirisiä todisteita CNS-hypoteesille erilaisissa ekosysteemeissä ja eri mittakaavoilla, ennen kuin sen käytännön hyödyntämistä esimerkiksi suojelussa voi perustella. Toisaalta tulokset myös osoittavat, että hypoteesin paikkansapitävyys voi vaihdella eri kasviryhmien välillä riippuen muun muassa geokohteiden luonteesta.

Pohjoisten ekosysteemien vakauteen vaikuttavien tekijöiden selvittäminen on niiden suojelun kannalta ensiarvoisen tärkeää etenkin, kun nykyinen ilmastonmuutos on voimakkainta pohjoisilla leveyksillä (IPCC 2021: 14). Tutkielman tulokset todistavatkin, että pohjoisten ekosysteemien kasvillisuusmuutos voi olla hyvinkin voimakasta jopa karuissa ja yksipuolisissa elinympäristöissä. CNS-strategia ei kuitenkaan tulosten mukaan näytä edistävän suojelua tutkimusalueella: vaikka kasvillisuusmuutos on alueella voimakasta, sen alueellista vaihtelua selittävät enemmän muut paikalliset tekijät kuin geodiversiteetti. Pelkästään yksipuolisen lajiston perusteella alue ei edes vaikuta suojelun arvoiselta, mutta pohjoisille ekosysteemeille tyyppillisesti alueen kasviyhteisön monimuotoisuus voikin ilmetä voimakkaammin lajien sisäisenä monimuotoisuutena, joka parantaa lajien sopeutumiskykyä ilmastollisiin muutoksiin (Crawford 2008: 31, 58). Geodiversiteetin yhteyttä kasviyhteisön geneettiseen monimuotoisuuteen olisikin syytä tutkia.

Kirjallisuus

- Ageštam, M. & Hultgård, U.-M. (2004). Botanical terms. Teoksessa Jonsell, B. (toim.) *Flora Nordica, General volume*, 193–258. The Bergius Foundation, Stockholm.
- Ahti T., Hämet-Ahti L. & Jalas J. (1968). Vegetation zones and their sections in Northwestern Europe. *Annales Botanici Fennici* 5(3) 169–211. <https://www.jstor.org/stable/23724233>
- Alahuhta, J., Toivanen, M. & Hjort, J. (2020). Geodiversity–biodiversity relationship needs more empirical evidence. *Nature Ecology and Evolution* 4(1) 2–3. <https://doi.org/10.1038/s41559-019-1051-7>
- Alatalo, J. M., Jägerbrand, A. K., Chen, S. & Molau, U. (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>
- Alekseev, A. S. & Soroka, A. R. (2002). Scots pine growth trends in Northwestern Kola peninsula as an indicator of positive changes in the carbon cycle. *Climatic Change* 55(1–2) 183–196. <https://doi.org/10.1023/A:1020271629819>
- Alho, P. (1990). Suomen metsittyminen jääkauden jälkeen. *Silva Fennica* 24(1) 9–19. <https://doi.org/10.14214/sf.a15556>
- Anadon-Rosell, A., Rixen, C., Cherubini, P., Wipf, S., Hagedorn, F. & Dawes, M. A. (2014). Growth and phenology of three dwarf shrub species in a six-year soil warming experiment at the alpine treeline. *PLoS ONE* 9(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100577>
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26(1) 32–46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Anderson, M. G. & Ferree, C. E. (2010). Conserving the stage: Climate change and the geophysical underpinnings of species diversity. *PLoS ONE* 5(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011554>
- Anderson, M. G., Comer, P. J., Beier, P., Lawler, J. J., Schloss, C. A., Buttrick, S., ... & Faith, D. P. (2015). Case studies of conservation plans that incorporate geodiversity. *Conservation Biology* 29(3) 680–691. <https://doi.org/10.1111/cobi.12503>
- Autio, J. & Heikkinen, O. (1999). Pohjois-Suomen ilmasto. Teoksessa Westerholm, J. & Raento, P. (toim.) *Suomen kartasto, 6. laitos*, 116–117. Suomen Maantieteellinen Seura ja WSOY, Porvoo.

- Bailey, J. J., Boyd, D. S., Hjort, J., Lavers, C. P. & Field, R. (2017). Modelling native and alien vascular plant species richness: At which scales is geodiversity most relevant? *Global Ecology and Biogeography* 26, 763–776. <https://doi.org/10.1111/geb.12574>
- Barbé, M., Bouchard, M. & Fenton, N. J. (2020). Examining boreal forest resilience to temperature variability using bryophytes: Forest type matters. *Ecosphere* 11(8). <https://doi.org/10.1002/ecs2.3232>
- Beckett, R. P., Kranner, I. & Minibayeva F. V. (2008). Stress physiology and the symbiosis. Teoksessa Nash, T. H., III (toim.) *Lichen biology*. 2. p., 134–151. Cambridge University Press, Cambridge.
- Beier, P., Sutcliffe, P., Hjort, J., Faith, D. P., Pressey, R. L. & Albuquerque, F. (2015a). A review of selection-based tests of abiotic surrogates for species representation. *Conservation Biology* 29(3) 668–679. <https://doi.org/10.1111/cobi.12509>
- Beier, P., Hunter, M. L. & Anderson, M. (2015b). Special section: Conserving nature's stage. *Conservation Biology* 29(3) 613–617. <https://doi.org/10.1111/cobi.12511>
- Bernes, C., Bråthen, K. A., Forbes, B. C., Speed, J. D. M. & Moen, J. (2015). What are the impacts of reindeer/caribou (*Rangifer tarandus* L.) on arctic and alpine vegetation? A systematic review. *Environmental Evidence* 4(1). <https://doi.org/10.1186/s13750-014-0030-3>
- Bétard, F. (2013). Patch-scale relationships between geodiversity and biodiversity in hard rock quarries: Case study from a disused quartzite quarry in NW France. *Geoheritage* 5(2) 59–71. <https://doi.org/10.1007/s12371-013-0078-4>
- Bjerke, J. W., Bokhorst, S., Zielke, M., Callaghan, T. V., Bowles, F. W. & Phoenix, G. K. (2011). Contrasting sensitivity to extreme winter warming events of dominant sub-arctic heathland bryophyte and lichen species. *Journal of Ecology* 99(6) 1481–1488. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01859.x>
- Bjerke, J. W. (2011). Winter climate change: Ice encapsulation at mild subfreezing temperatures kills freeze-tolerant lichens. *Environmental and Experimental Botany* 72(3) 404–408. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.05.014>
- Bokhorst, S., Bjerke, J. W., Bowles, F. W., Melillo, J., Callaghan, T. V. & Phoenix, G. K. (2008). Impacts of extreme winter warming in the sub-Arctic: Growing season responses of dwarf shrub heathland. *Global Change Biology* 14(11) 2603–2612. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01689.x>
- Borzenkova I., Zorita, E., Borisova, O., Kalniņa, L., Kisieliene, D., Koff, T., ... & Subetto, D. (2015). Climate change during the Holocene (Past 12,000 Years). Teoksessa Bolle,

- H.-J., Menenti, M. & Rasool, S. I. (toim.) *Second assessment of climate change for the Baltic Sea basin*, 25–49. Regional Climate Studies. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-319-16006-1_2
- Brazier, V., Bruneau, P. M. C., Gordon, J. E. & Rennie, A. F. (2012). Making space for nature in a changing climate: The role of geodiversity in biodiversity conservation. *Scottish Geographical Journal* 128(3–4) 211–233. <https://doi.org/10.1080/14702541.2012.737015>
- Brilha, J. (2018). Geoheritage: Inventories and evaluation. Teoksessa Reynard, E. & Brilha, J. (toim.) *Geoheritage: Assessment, protection, and management*, 69–85. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809531-7.00004-6>
- Büdel, B. & Scheidegger, C. (2008). Thallus morphology and anatomy. Teoksessa Nash, T. H., III (toim.) *Lichen biology*. 2. p., 40–68. Cambridge University Press, Cambridge.
- Crawford, R. M. M. (2008). *Plants at the margin*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Dale, V. H., Joyce, L. A., McNulty, S. & Neilson, R. P. (2000). The interplay between climate change, forests, and disturbances. *Science of the Total Environment* 262(3) 201–204. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(00\)00522-2](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(00)00522-2)
- Dalen, L. & Hofgaard, A. (2005). Differential regional treeline dynamics in the Scandes mountains. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 37(3) 284–296. [https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2005\)037\[0284:DRTDIT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2005)037[0284:DRTDIT]2.0.CO;2)
- Dawes, M. A., Hagedorn, F., Zumbrunn, T., Handa, I. T., Hättenschwiler, S., Wipf, S. & Rixen, C. (2011). Growth and community responses of alpine dwarf shrubs to in situ CO₂ enrichment and soil warming. *New Phytologist* 191(3) 806–818. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03722.x>
- De Frenne, P., Rodríguez-Sánchez, F., Coomes, D. A., Baeten, L., Verstraeten, G., Vellen, M., ... & Verheyen, K. (2013). Microclimate moderates plant responses to macroclimate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110(46) 18561–18565. <https://doi.org/10.1073/pnas.1311190110>
- den Herder, M., Kytöviita, M. & Niemelä, P. (2003). Growth of reindeer lichens and effects of reindeer grazing on ground cover vegetation in a scots pine forest and a subarctic heathland in Finnish Lapland. *Ecography* 26(1) 3–12. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0587.2003.03211.x>
- Dray, S., Bauman, D., Blanchet, G., Borcard, D., Clappe, S., Guenard, G., ... & Wagner, H. H. (2022). Package ‘adespatial’: Multivariate multiscale spatial analysis. <https://cran.r-project.org/web/packages/adespatial/adespatial.pdf>

- Easterling, D. R., Meehl, G. A., Parmesan, C., Changnon, S. A., Karl, T. R. & Mearns, L. O. (2000). Climate extremes: Observations, modeling, and impacts. *Science* 289(5487) 2068–2074. <https://doi.org/10.1126/science.289.5487.2068>
- Eskelinen, A. & Oksanen, J. (2006). Changes in the abundance, composition and species richness of mountain vegetation in relation to summer grazing by reindeer. *Journal of Vegetation Science* 17(2) 245–254. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2006\)17\[245:CITACA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2006)17[245:CITACA]2.0.CO;2)
- Franke, A. K., Aatsinki, P., Hallikainen, V., Huhta, E., Hyppönen, M., Juntunen, V., ... & Rautio, P. (2015). Quantifying changes of the coniferous forest line in Finnish Lapland during 1983–2009. *Silva Fennica* 49(4). <https://doi.org/10.14214/sf.1408>
- Fraser, R. H., Lantz, T. C., Olthof, I., Kokelj, S. V. & Sims, R. A. (2014). Warming-induced shrub expansion and lichen decline in the Western Canadian Arctic. *Ecosystems* 17(7) 1151–1168. <https://doi.org/10.1007/s10021-014-9783-3>
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, L., Kjellander, P., ... & Bengtsson, J. (2013). Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications* 4. <https://doi.org/10.1038/ncomms2328>
- Global Biodiversity Outlook 4* (2014). Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montréal. <https://www.cbd.int/gbo/gbo4/publication/gbo4-en-hr.pdf>
- Gray, M. (2013). *Geodiversity: Valuing and conserving abiotic nature*. 2 p. eBook. Wiley-Blackwell, Chichester.
- Gray, M. (2018). Geodiversity: The backbone of geoheritage and geoconservation. Teoksessa Reynard, E. & Brilha, J. (toim.) *Geoheritage: Assessment, protection, and management*, 13–25. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809531-7.00001-0>
- Grime, J. P. (2001). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. 2. p. Wiley, Chichester.
- Gunderson, L. H. (2000). Ecological resilience - in theory and application. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31(1) 425–439. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.31.1.425>
- Haapasaari, M. (1988). *The oligotrophic heath vegetation of Northern Fennoscandia and its zonation*. Doctoral thesis. Acta Botanica Fennica 135.
- Hancock, M. H. (2008). An exceptional *Calluna vulgaris* winter die-back event, Abernethy Forest, Scottish Highlands. *Plant Ecology and Diversity* 1(1) 89–103. <https://doi.org/10.1080/17550870802260772>

- Harper, K. A., Macdonald, S. E., Mayerhofer, M. S., Biswas, S. R., Esseen, P., Hylander, K., ... & Bergeron, Y. (2015). Edge influence on vegetation at natural and anthropogenic edges of boreal forests in Canada and Fennoscandia. *Journal of Ecology* 103(3) 550–562. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12398>
- Harrison, S., Damschen, E., Fernandez-Going, B., Eskelinen, A. & Copeland, S. (2015). Plant communities on infertile soils are less sensitive to climate change. *Annals of Botany* 116(6) 1017–1022. <https://doi.org/10.1093/aob/mcu230>
- Hart, S. A. & Chen, H. Y. H. (2006). Understorey vegetation dynamics of North American boreal forests. *Critical Reviews in Plant Sciences* 25(4) 381–397. <https://doi.org/10.1080/07352680600819286>
- Hedenås, H., Olsson, H., Jonasson, C., Bergstedt, J., Dahlberg, U. & Callaghan, T. V. (2011). Changes in tree growth, biomass and vegetation over a 13-year period in the Swedish sub-arctic. *Ambio* 40(6) 672–682. <https://doi.org/10.1007/s13280-011-0173-1>
- Hedwall, P., Uria-Diez, J., Brunet, J., Gustafsson, L., Axelsson, A. & Strengbom, J. (2021). Interactions between local and global drivers determine long-term trends in boreal forest understorey vegetation. *Global Ecology and Biogeography* 30(9) 1765–1780. <https://doi.org/10.1111/geb.13324>
- Hjort, J. & Luoto, M. (2010). Geodiversity of high-latitude landscapes in Northern Finland. *Geomorphology* 115(1–2) 109–116. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2009.09.039>
- Hjort, J., Heikkinen, R. K. & Luoto, M. (2012). Inclusion of explicit measures of geodiversity improve biodiversity models in a boreal landscape. *Biodiversity and Conservation* 21(13) 3487–3506. <https://doi.org/10.1007/s10531-012-0376-1>
- Hjort, J., Gordon, J. E., Gray, M. & Hunter, M. L. (2015). Why geodiversity matters in valuing nature's stage. *Conservation Biology* 29(3) 630–639. <https://doi.org/10.1111/cobi.12510>
- Hjort, J., Tukiainen, H., Salminen, H., Kemppinen, J., Kiilunen, P., Snåre, H., ... & Maliniemi, T. (2022). A methodological guide to observe local-scale geodiversity for biodiversity research and management. *Journal of Applied Ecology*, Early View. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14183>
- Houlahan, J. E., Currie, D. J., Cottenie, K., Cumming, G. S., Findlay, C. S., Fuhlendorf, S. D., ... & Wondzell, S. M. (2018). Negative relationships between species richness and temporal variability are common but weak in natural systems. *Ecology* 99(11) 2592–2604. <https://doi.org/10.1002/ecy.2514>

- IPCC (2021). Summary for Policymakers. Teoksessa Masson-Delmotte, V., Zhai, P., Pirani, A., Connors, S. L., Péan, C., Berger, S., ... & Zhou, B. (toim.) *Climate change 2021: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, 1–31. Cambridge University Press.
- Johansson, P. (1995). *The deglaciation in the eastern part of the Weichselian ice divide in Finnish Lapland*. Geological Survey of Finland, Bulletin 383. https://tupa.gtk.fi/julkaisu/bulletin/bt_383.pdf
- Jokinen, P., Pirinen, P., Kaukoranta, J.-P., Kangas, A., Alenius, P., Eriksson, P., ... & Wilkman, S. (2021). *Tilastoja Suomen ilmastosta ja merestä 1991–2020*. Ilmatieteen laitos, Raportteja 2021:8. <https://helda.helsinki.fi/handle/10138/336063>
- Jonsell, B. (2004). Forests. Teoksessa Jonsell, B. (toim.) *Flora Nordica, general volume*, 68–74. The Bergius Foundation, Stockholm.
- Jonsson, B. G. & Esseen, P. (1990). Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. *Journal of Ecology* 78(4) 924–936. <https://doi.org/10.2307/2260943>
- Jonsson, B. G., Dahlgren, J., Ekström, M., Esseen, P., Grafström, A., Ståhl, G., & Westerlund, B. (2021). Rapid changes in ground vegetation of mature boreal forests—an analysis of Swedish National Forest Inventory data. *Forests* 12(4). <https://doi.org/10.3390/f12040475>
- Jägerbrand, A. K., Kudo, G., Alatalo, J. M. & Molau, U. (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>
- Kalliola, R. (1973). *Suomen kasvimaantiede*. Werner Söderström Osakeyhtiö, Porvoo.
- Kapfer, J., Hedl, R., Jurasinski, G., Kopecký, M., Schei, F. H. & Grytnes, J.-A. (2017). Resurveying historical vegetation data – opportunities and challenges. *Applied Vegetation Science* 20, 164–171. <https://doi.org/10.1111/avsc.12269>
- Knudson, C., Kay, K. & Fisher, S. (2018). Appraising geodiversity and cultural diversity approaches to building resilience through conservation. *Nature Climate Change* 8(8) 678–685. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0188-8>
- Kopecký, M. & Macek, M. (2015). Vegetation resurvey is robust to plot location uncertainty. *Diversity and Distributions* 21, 322–330. <https://doi.org/10.1111/ddi.12299>

- Korsman, K. & Koistinen, T. (1998). Suomen kalliooperän yleispiirteet. Teoksessa Lehtinen, M., Nurmi, P. & Rämö, T. (toim.) *Suomen kalliooperä: 3000 vuosimiljoonaa*, 93–104. Suomen Geologinen Seura ry, Helsinki.
- Kreyling, J., Haei, M. & Laudon, H. (2012a). Absence of snow cover reduces understory plant cover and alters plant community composition in boreal forest. *Oecologia* 168(2) 577–587. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2092-z>
- Kreyling, J., Peršoh, D., Werner, S., Benzenberg, M. & Wöllecke, J. (2012b). Short-term impacts of soil freeze-thaw cycles on roots and root-associated fungi of *Holcus lanatus* and *Calluna vulgaris*. *Plant and Soil* 353(1–2) 19–31. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0970-0>
- Kruskal, J. B. (1964). Nonmetric multidimensional scaling: A numerical method. *Psychometrika* 29(2) 115–129. <https://doi.org/10.1007/BF02289694>
- Körner, C. & Paulsen, J. (2004). A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography* 31(5) 713–732. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2003.01043.x>
- Lang, S. I., Cornelissen, J. H. C., Shaver, G. R., Ahrens, M., Callaghan, T. V., Molau, U., ... & 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(3) 1096–1107. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02570.x>
- Lawler, J. J., Ackerly, D. D., Albano, C. M., Anderson, M. G., Dobrowski, S. Z., Gill, J. L., ... & Weiss, S. B. (2015). The theory behind, and the challenges of, conserving nature's stage in a time of rapid change. *Conservation Biology* 29(3) 618–629. <https://doi.org/10.1111/cobi.12505>
- Legendre, P. (2019). A temporal beta-diversity index to identify sites that have changed in exceptional ways in space–time surveys. *Ecology and Evolution* 9(6) 3500–3514. <https://doi.org/10.1002/ece3.4984>
- Lembrechts, J. J., Lenoir, J., Nuñez, M. A., Pauchard, A., Geron, C., Bussé, G., ... & Nijs, I. (2018a). Microclimate variability in alpine ecosystems as stepping stones for non-native plant establishment above their current elevational limit. *Ecography* 41, 900–909. <https://doi.org/10.1111/ecog.03263>
- Lembrechts, J. J., Nijs, I. & Lenoir, J. (2018b). Incorporating microclimate into species distribution models. *Ecography* 42(7) 1–13. <https://doi.org/10.1111/ecog.03947>
- Lett, S., Teuber, L. M., Krab, E. J., Michelsen, A., Olofsson, J., Nilsson, M., ... & Dorrepaal, E. (2020). Mosses modify effects of warmer and wetter conditions on tree seedlings at

- the alpine treeline. *Global Change Biology* 26(10) 5754–5766.
<https://doi.org/10.1111/gcb.15256>
- Lindo, Z., Nilsson, M. & Gundale, M. J. (2013). Bryophyte-cyanobacteria associations as regulators of the northern latitude carbon balance in response to global change. *Global Change Biology* 19(7) 2022–2035. <https://doi.org/10.1111/gcb.12175>
- Luque, S., Gonzalez-Redin, J. & Fürst, C. (2017). Mapping forest ecosystem services. Teoksessa Burkhard, B. & Maes, J. (toim.) *Mapping ecosystem services*, 322–328. Pensoft Publishing, Sofia.
- Lyytikäinen, J. (1983). Eräiden vaarojen metsätyypeistä ja niiden ekologiasta Saariselällä. Pro gradu –tutkielma. Helsingin yliopisto, Kasvitieteen laitos.
- Maanmittauslaitos (2020). *Maastokarttarasteri 2020, 1:50 000*. CSC – Tieteen tietotekniikan keskus Oy. <http://urn.fi/urn:nbn:fi:att:61bdc714-d16f-4dc4-8d5e-1d3080c80525>
- Maanmittauslaitos & Ek, K. (2021). *Hallintorajat, teemakartoille, ei merialueita 2021–2022, 1:1 000 000*. CSC - Tieteen tietotekniikan keskus Oy. <http://urn.fi/urn:nbn:fi:att:71d82774-fc2e-419e-99e9-663e2d6a1cfa>
- Maanmittauslaitos (2021). *Korkeusmalli 2008–2020, 2 m x 2 m*. CSC – Tieteen tietotekniikan keskus Oy. <http://urn.fi/urn:nbn:fi:csc-kata000010000000000000187>
- 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>
- Maliniemi, T., Happonen, K. & Virtanen, R. (2019). Site fertility drives temporal turnover of vegetation at high latitudes. *Ecology and Evolution* 9(23) 13255–13266. <https://doi.org/10.1002/ece3.5778>
- Maliniemi, T. & Virtanen, R. (2021). Anthropogenic disturbance modifies long-term changes of boreal mountain vegetation under contemporary climate warming. *Applied Vegetation Science* 24(2). <https://doi.org/10.1111/avsc.12587>
- McCann, K. S. (2000). The diversity-stability debate. *Nature* 405(6783) 228–233. <https://doi.org/10.1038/35012234>
- Miller, J. (2010). Species distribution modeling. *Geography Compass* 4(6) 490–509. <https://doi.org/10.1111/j.1749-8198.2010.00351.x>
- Molau, U. & Alatalo, J. M. (1998). Responses of subarctic-alpine plant communities to simulated environmental change: Biodiversity of bryophytes, lichens, and vascular plants. *Ambio* 27(4) 322–329. <https://www.jstor.org/stable/4314742>

- Möhl, P., Mörsdorf, M. A., Dawes, M. A., Hagedorn, F., Bebi, P., Viglietti, D., ... & Rixen, C. (2019). Twelve years of low nutrient input stimulates growth of trees and dwarf shrubs in the treeline ecotone. *Journal of Ecology* 107(2) 768–780. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13073>
- Nash, T. H., III (2008; toim.). *Lichen biology*. 2. p. Cambridge University Press, Cambridge.
- Niittynen, P., Heikkinen, R. K., Aalto, J., Guisan, A., Kemppinen, J. & Luoto, M. (2020). Fine-scale tundra vegetation patterns are strongly related to winter thermal conditions. *Nature Climate Change* 10(12) 1143–1148. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-00916-4>
- Nilsson, M. & Wardle, D. A. (2005). Understory vegetation as a forest ecosystem driver: Evidence from the Northern Swedish boreal forest. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3(8) 421–428. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0421:UVAAFE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0421:UVAAFE]2.0.CO;2)
- Oksanen, J., Simpson, G. L., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., ... & Weedon, J. (2022). Package ‘vegan’: Community ecology package. <https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>
- Olofsson, J., Oksanen, L., Callaghan, T., Hulme, P. E., Oksanen, T. & Suominen, O. (2009). Herbivores inhibit climate-driven shrub expansion on the tundra. *Global Change Biology* 15(11) 2681–2693. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01935.x>
- Paliskuntien poromäärät (2022). Paliskuntain yhdistys. Elinympäristön tietopalvelu Liiteri. 20.9.2022. <https://liiteri.ymparisto.fi>
- Palmqvist, K. (2000). Carbon economy in lichens. *New Phytologist* 148(1) 11–36. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2000.00732.x>
- Parks, K. E. & Mulligan, M. (2010). On the relationship between a resource based measure of geodiversity and broad scale biodiversity patterns. *Biodiversity and Conservation* 19(9) 2751–2766. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9876-z>
- Pausas, J. G., Carreras, J., Ferré, A. & Font, X. (2003). Coarse-plant species richness in relation to environmental heterogeneity. *Journal of Vegetation Science* 14(5) 661–668. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02198.x>
- Peel, M. C., Finlayson, B. L. & McMahon, T. A. (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11(5) 1633–1644. <https://doi.org/10.5194/hess-11-1633-2007>
- Peruskartta 1:20 000*, lehti 3831 05 Kaunispää. Maanmittaushallitus, Helsinki 1989.

- Pykälä, J. (2017). Relation between extinction and assisted colonization of plants in the arctic-alpine and boreal regions. *Conservation Biology* 31(3) 524–530. <https://doi.org/10.1111/cobi.12847>
- Quinn, G. P. & Keough, M. J. (2002). *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rasmus, S., Lundell, R. & Saarinen, T. (2011). Interactions between snow, canopy, and vegetation in a boreal coniferous forest. *Plant Ecology and Diversity* 4(1) 55–65. <https://doi.org/10.1080/17550874.2011.558126>
- Rikkinen, J. (2008). *Jäkälät ja sammalet Suomen luonnossa*. Otava, Helsinki.
- Rogerson, P. A. (2010). *Statistical methods for geography: A student's guide*. 3. p. SAGE, Los Angeles.
- Rydgren, K., Økland, R. H., Picó, F. X. & de Kroon, H. (2007). Moss species benefits from breakdown of cyclic rodent dynamics in boreal forests. *Ecology* 88(9) 2320–2329. <https://www.jstor.org/stable/27651370>
- Räsänen, A., Kuitunen, M., Hjort, J., Vaso, A., Kuitunen, T. & Lensu, A. (2016). The role of landscape, topography, and geodiversity in explaining vascular plant species richness in a fragmented landscape. *Boreal Environment Research* 21, 53–70. <http://hdl.handle.net/10138/225285>
- Schneiders, A. & Müller, F. (2017). A natural base for ecosystem services. Teoksessa Burkhard, B. & Maes, J. (toim.) *Mapping ecosystem services*, 35–40. Pensoft Publishing, Sofia.
- Schnitzler, J., Barraclough, T. G., Boatwright, J. S., Goldblatt, P., Manning, J. C., Powell, M. P., ... & Savolainen, V. (2011). Causes of plant diversification in the Cape biodiversity hotspot of South Africa. *Systematic Biology* 60(3) 343–357. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syr006>
- Seaward, M. R. D. (2008). Environmental role of lichens. Teoksessa Nash, T. H., III (toim.) *Lichen biology*. 2. p., 274–298. Cambridge University Press, Cambridge.
- Serrano, E. & Flano, P. R. (2007). Geodiversity. A theoretical and applied concept. *Geographica Helvetica* 62(3) 140–147. <https://doi.org/10.5194/gh-62-140-2007>
- Serrano, E., Ruiz-Flano, P. & Arroyo, P. (2009). Geodiversity assessment in a rural landscape: Tiermes-Caracena area (Soria, Spain). *Memorie Descrittive della Carta Geologica d'Italia* 87, 173–180. https://www.researchgate.net/publication/266021257_Geodiversity_assessment_in_a_rural_landscape_Tiermes-Caracena_area_Soria_Spain

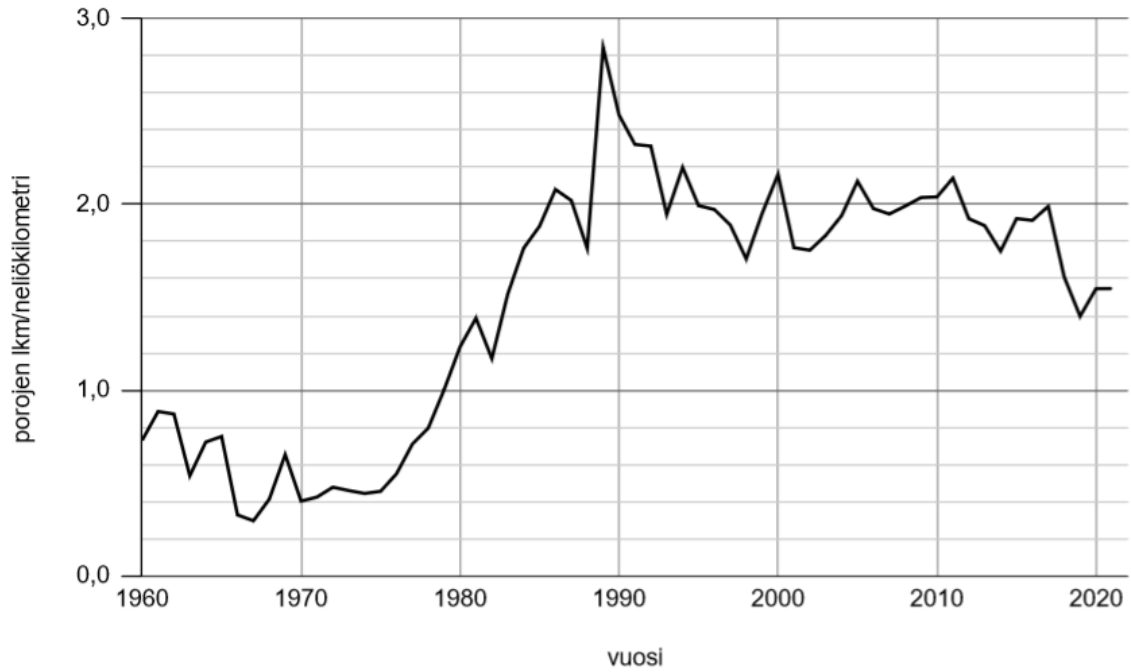
- Silvennoinen, A. (1998). Pohjois-Suomen liuskealueet, kerrosintruusioidet ja granuliittialue. Teoksessa Lehtinen, M., Nurmi, P. & Rämö, T. (toim.) *Suomen kallioperä: 3000 vuosimiljoonaa*, 141–163. Suomen Geologinen Seura ry, Helsinki.
- Simpson, M. G. (2006). *Plant systematics* 2. p. Elsevier/Academic Press.
- Sjörs, H. (2004). Regionality. Teoksessa Jonsell, B. (toim.) *Flora Nordica, General volume*, 87–100. The Bergius Foundation, Stockholm.
- Stein, A., Gerstner, K. & Kreft, H. (2014). Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17(7) 866–880. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>
- Stewart, L., Alsos, I. G., Bay, C., Breen, A. L., Brochmann, C., Boulanger-Lapointe, N., ... & Pellissier, L. (2016). The regional species richness and genetic diversity of arctic vegetation reflect both past glaciations and current climate. *Global Ecology and Biogeography* 25(4) 430–442. <https://doi.org/10.1111/geb.12424>
- Thomas, P. & Packham, J. R. (2007). *Ecology of woodlands and forests: Description, dynamics and diversity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tilastoja Suomen ilmastosta 1961–1990* (1991). Liite Suomen meteorologiseen vuosikirjaan, nide 90 osa 1, 1990. Ilmatieteenlaitos, Helsinki.
- Timpane-Padgham, B. L., Beechie, T. & Klinger, T. (2017). A systematic review of ecological attributes that confer resilience to climate change in environmental restoration. *PLoS ONE* 12(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0173812>
- Tonteri, T., Salemaa, M., Rautio, P., Hallikainen, V., Korpela, L. & Merilä, P. (2016). Forest management regulates temporal change in the cover of boreal plant species. *Forest Ecology and Management* 381, 115–124. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.09.015>
- Tukiainen, H., Alahuhta, J., Field, R., Ala-Hulkko, T., Lampinen, R. & Hjort, J. (2017a). Spatial relationship between biodiversity and geodiversity across a gradient of land-use intensity in high-latitude landscapes. *Landscape Ecology* 32(5) 1049–1063. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0508-9>
- Tukiainen, H., Bailey, J. J., Field, R., Kangas, K. & Hjort, J. (2017b). Combining geodiversity with climate and topography to account for threatened species richness. *Conservation Biology* 31(2) 364–375. <https://doi.org/10.1111/cobi.12799>
- Tukiainen, H., Kiuttu, M., Kalliola, R., Alahuhta, J. & Hjort, J. (2019). Landforms contribute to plant biodiversity at alpha, beta and gamma levels. *Journal of Biogeography* 46(8) 1699–1710. <https://doi.org/10.1111/jbi.13569>

- Tukiainen, H. (2019). *Multi-scale relationship between geodiversity and biodiversity across high-latitude environments: Implications for nature conservation*. Doctoral thesis. University of Oulu. Nordia Geographical Publications 48(1). <https://nordia.journal.fi/article/view/80477>
- Turetsky, M. R., Mack, M. C., Hollingsworth, T. N. & Harden, J. W. (2010). The role of mosses in ecosystem succession and function in Alaska's boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* 40(7) 1237–1264. <https://doi.org/10.1139/X10-072>
- Turetsky, M. R., Bond-Lamberty, B., Euskirchen, E., Talbot, J., Frohling, S., McGuire, A. D. & Tuittila, E. (2012). The resilience and functional role of moss in boreal and arctic ecosystems. *New Phytologist* 196(1) 49–67. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04254.x>
- UNESCO Global Geoparks contributing to the Sustainable Development Goals (2017). UNESCO Global Geoparks, Paris. 27.1.2022. <https://unesdoc.unesco.org/ark:/48223/pf0000247741>
- Ursing, B. & Wanntorp, H.-E. (2005). *Otavan väriskasvio* (suom. toim. A. Kuritto & L. Helynranta). Otava, Helsinki.
- Vanha-Majamaa, I. & Lähde, E. (1991). Vegetation changes in a burned area planted by *Pinus sylvestris* in Northern Finland. *Annales Botanici Fennici* 28(2) 161–170. <https://www.jstor.org/stable/23725405>
- Vanneste, T., Michelsen, O., Graae, B. J., Kyrkjeeide, M. O., 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. <https://doi.org/10.1007/s11284-017-1472-1>
- Virtanen, R., Luoto, M., Rämä, T., Mikkola, K., Hjort, J., Grytnes, J., & 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. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00570.x>
- Vuorinen, K. E. M., Oksanen, L., Oksanen, T., Pyykönen, A., Olofsson, J. & Virtanen, R. (2017). Open tundra persist, but arctic features decline—Vegetation changes in the warming Fennoscandian tundra. *Global Change Biology* 23(9) 3794–3807. <https://doi.org/10.1111/gcb.13710>
- Väisänen, U. (1994). *Maaperäkartan selitys, 3831 I Laanila*. https://tupa.gtk.fi/kartta/maaperakartta50/mps_38311.pdf

- Walford, N. (2011). *Practical statistics for geographers and earth scientists*. Wiley-Blackwell, Chichester.
- Walker, B., Holling, C. S., Carpenter, S. R. & Kinzig, A. (2004). Resilience, adaptability and transformability in social-ecological systems. *Ecology and Society* 9(2). <https://doi.org/10.5751/ES-00650-090205>
- Walther, G. (2003). Plants in a warmer world. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6(3) 169–185. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00076>
- Wardle, D. A., Gundale, M. J., Kardol, P., Nilsson, M. & Fanin, N. (2020). Impact of plant functional group and species removals on soil and plant nitrogen and phosphorus across a retrogressive chronosequence. *Journal of Ecology* 108(2) 561–573. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13283>
- Zarnetske, P. L., Read, Q. D., Record, S., Gaddis, K. D., Pau, S., Hobi, M. L., ... & Finley, A. O. (2019). Towards connecting biodiversity and geodiversity across scales with satellite remote sensing. *Global Ecology and Biogeography* 28(5) 548–556. <https://doi.org/10.1111/geb.12887>
- Zwolinski, Z., Najwer, A., & Giardino, M. (2018). Methods for Assessing Geodiversity. Teoksessa Reynard, E. & Brilha, J. (toim.) *Geoheritage: Assessment, protection, and management*, 27–52. Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-809531-7.00002-2>
- Ögren, E. (1996). Premature dehardening in *vaccinium myrtillus* during a mild winter: A cause for winter dieback? *Functional Ecology* 10(6) 724–732. <https://doi.org/10.2307/2390507>

Liitteet

Liite 1. Eloporojen lukumäärä neliökilometrillä Ivalon paliskunnassa vuodesta 1960 vuoteen 2021 Aineisto: Paliskuntien poromäärät 2022.



Liite 2. Kasvillisuusaineistoissa esiintyvät lajit, joita on yhdistetty aineiston analyysia varten joko maastotöissä 2022 tai aineiston muokkauksen yhteydessä, sekä analyyseistä poistetut maksasammallajit. Tähdellä (*) merkityistä lajeista ei ole havaintoja vuoden 1981 aineistossa, vaan ne ovat tulleet uutena vuoden 2022 aineistossa.

Yhdistetyt lajit	Aineiston analyysissa käytettävä nimi		Poistetut lajit
	Lajit yhdistetty vuoden 2022 maastotöissä	Lajit yhdistetty aineiston muokkauksen yhteydessä	
Barbilophozia hatcheri Barbilophozia lycopodioides	Barbilophozia sp.		Hepaticae * Lophozia sp. * Scapania sp. * Sphenolobus minutus *
Dicranum drummondii Dicranum fuscescens Dicranum majus Dicranum polysetum Dicranum scoparium Dicranum spurium Dicranum undulatum	Dicranum sp.		
Pohlia nutans Pohlia sp. *		Pohlia sp.	
Polytrichum commune Polytrichum juniperinum Polytrichum piliferum	Polytrichum sp.		
Cetraria ericetorum Cetraria islandica		Cetraria sp.	
Cladonia arbuscula Cladonia mitis	Cladonia arbuscula		
Cladonia bellidiflora Cladonia botrytes Cladonia carneola Cladonia chlorophaea Cladonia coccifera Cladonia cornuta Cladonia crispata Cladonia deformis Cladonia digitata * Cladonia gracilis Cladonia macrophylla Cladonia phyllophora Cladonia pleurota * Cladonia sp. Cladonia subulata * Cladonia turgida		Cladonia sp.	
Cladonia amaurocraea Cladonia uncialis		Cladonia uncialis	
Peltigera aphthosa Peltigera malacea * Peltigera scabrosa *		Peltigera sp.	
Stereocaulon paschale Stereocaulon sp. *		Stereocaulon sp.	

Liite 3. Geokohteiden määrittäminen maastossa Hjortin ym. (2022) mukaan.

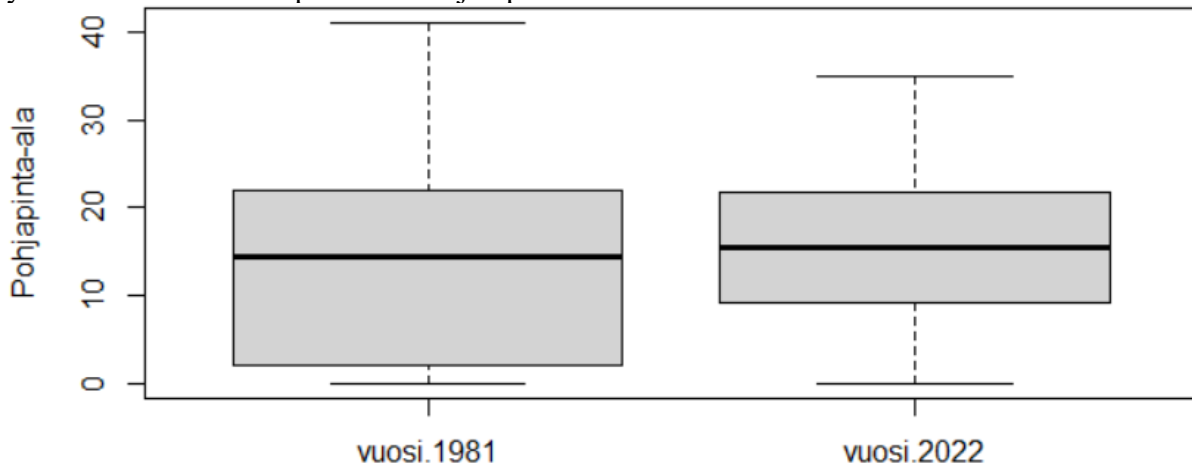
GEOKOHTEIDEN JAOTTELU			SELITYS
1. TASO	2. TASO	GEOKOHDE	
Geologia	Kallioperä	Paljastunut kallioperä	Kiinteä/ehjä kallio (ei merkittävästi rikkoutunut)
	Maaperä	Moreeni/ diamiktoni	Lajittumaton mineraalimaa, yli 10 cm paksu kerros
		Kivikko/ lohkariekkö	Raekoko yli 6 cm, jatkuva alue (yli 1 m ²)
		Hiekka/ sora	Raekoko 0,06 mm – 6 cm, yli 10 cm paksu kerros
		Siltti/ savi/ hieno sedimentti	Raekoko alle 0,06 mm, yli 10 cm paksu kerros
		Turve	Kuollut orgaanien aines, yli 10 cm paksu kerros
Geomorfologia	Endogeeniset muodostumat	Kallioperän jyrkänne	(Lähes) pystysuora, yli 50 cm korkea kalliopaljastuma
		Kallioperän rako	Yli 5 cm leveä halkeama kallioperässä
	Glasigeeniset muodostumat	Kulutus	Jäätikön pyöristämä kallioperä (esim. silokallio)
		Kasaus	Moreenimuodostuma, siirtolohkare (yli 1,5 m)
	Glasifluviaaliset muodostumat	Kulutus	Sulamisvesiuoma
		Kasaus	Sulamisvesien kasaama muodostuma (esim. harju, kame-muodostuma)
	Eoliset muodostumat	Kulutus	Merkkejä tuulieroosiosta (esim. deflaatiopainanne)
		Kasaus	Tuulen kasaama siltti/hiekka (esim. dyyni)
	Fluviaaliset muodostumat	Kulutus	Merkkejä virtaveden eroosiosta (esim. yli 20 cm syvä uoma, yli 10 cm korkea törmä, kivikkoinen uoman pohja)
		Kasaus	Virtaveden kasaama sedimentti
	Litoraaliset muodostumat	Kulutus	Yli 10 cm korkea rannan äyräs, yli 50 cm leveä rantakivikko
		Kasaus	Aallokon tai jään kasaama materiaali rannalla
	Biogeeniset muodostumat	Turvekerrostuma, pintoja tasaava	Topografista vaihtelua tasaava turvekerros
		Turvekerrostuma, kumpu/ mätäs	Yli 10 cm korkea turvekohouma
	Massaliikunnot	Nopea	Maanvieremän jättämä sedimenttikerrostuma
		Hidas (solifluktuio)	Merkkejä maan hitaasta etenemisestä (esim. terassit)
	Kryogeeniset prosessit	Kryoturbaatio	Roudan synnyttämä muodostuma (esim. kuviomaa, kumpu)
		Maajää	Merkkejä ikiroudasta (esim. palsa, jääkiila)
	Nivaaliset prosessit	Nivaatiopainanne	Lumenviipymän aiheuttama painauma
		Lumivyöry/ sohjuvirta	Lumivyöryn tai sohjuvirran kasaama sedimentti

	Rapautuminen	Fysikaalinen	Fysikaalisen rapautumisen synnyttämä kasauma/ muodostuma (esim. rakkakivikko [yli 1 m ²], talus)
		Kemiallinen	Merkkejä kemiallisesta rapautumisesta kivessä tai kallioperässä
Hydrologia	Virtaava vesi	Virtavesi	Jatkuva veden virtaus riippumatta koosta
		Kuiva uoma	Kausikuiva uoma (esim. sulamisvesikanava)
	Seisova vesi	Lampi/ allas	Yli 1 m ² kokoinen pysyvä vesiallas
		Kuiva lampi/ allas	Kausikuiva allas (esim. tulva-allas)
		Kosteikko	Veden kyllästämä maaperä, yli 1 m ² , alle 5 cm paksu eloperäinen kerros
	Pohjavesi	Lähde	Pohjaveden virtaus maan pinnalle

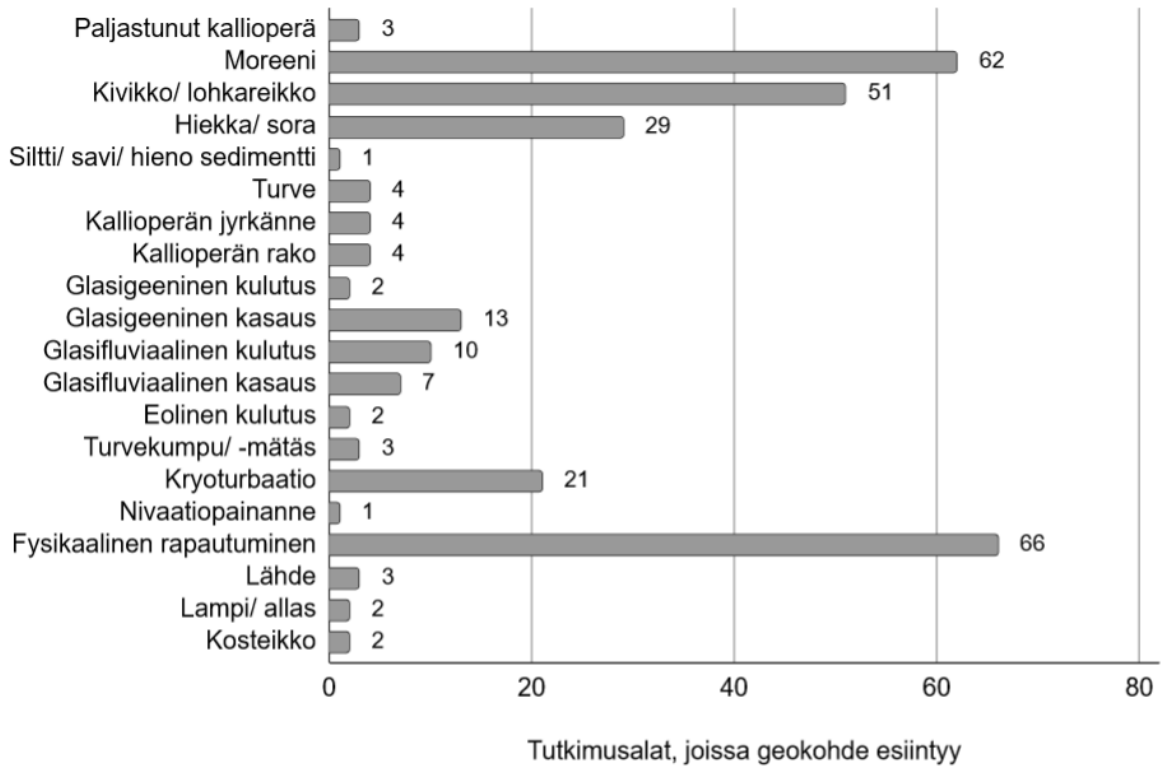
Liite 4. Analyyyseissa käytetyt kasvilajit ja –suvut suomennoksineen sekä niiden yleisyys tutkimusalueella. Suluissa olevat luvut kertovat niiden tutkimusalojen lukumäärän, jossa laji/suku on havaittu (vuonna 1981/ 2022), tutkimusaloja yhteensä 82.

Putkilokasvit			<i>Pyrola rotundifolia</i>	(0/1)	isotalvikki
<i>Andromeda polifolia</i>	(4/8)	suokukka	<i>Rhododendron</i>		
<i>Antennaria dioica</i>	(1/1)	kissankäpäle	<i>tomentosum</i>	(1/2)	suopursu
<i>Arctous alpina</i>	(14/8)	riekonmarja	<i>Rubus chamaemorus</i>	(0/2)	hilla
<i>Arctostaphylos</i>			<i>Salix phylicifolia</i>	(0/1)	kiiltopaju
<i>uva-ursi</i>	(19/15)	sianpuolukka	<i>Selaginella</i>		
<i>Avenella flexuosa</i>	(45/45)	metsälauha	<i>selaginoides</i>	(0/2)	mähkä
<i>Betula pubescens</i>			<i>Solidago virgaurea</i>	(5/3)	kultapiisku
<i>ssp. czerepanowii</i>	(8/5)	tunturikoivu	<i>Sorbus aucuparia</i>	(1/1)	pihlaja
<i>Betula nana</i>	(12/14)	vaivaisoivu	<i>Trientalis europaea</i>	(9/12)	metsätähti
<i>Bistorta vivipara</i>	(0/1)	nurmitatar	<i>Vaccinium myrtillus</i>	(80/80)	mustikka
<i>Calluna vulgaris</i>	(71/67)	kanerva	<i>Vaccinium oxycoccos</i>	(0/2)	isokarpalo
<i>Caltha palustris</i>	(0/1)	rentukka	<i>Vaccinium</i>		
<i>Campanula</i>			<i>uliginosum</i>	(24/24)	juolukka
<i>rotundifolia</i>	(0/1)	kissankello	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	(82/82)	puolukka
<i>Carex brunnescens</i>	(0/1)	polkusara	Sammalet		
<i>Carex nigra</i>	(0/1)	jokapaikansara	<i>Aulacomnium</i>		
<i>Carex pauciflora</i>	(0/2)	rahkasara	<i>palustre</i>	(0/2)	suonihuopasammal
<i>Carex paupercula</i>	(0/1)	riippasara	<i>Barbilophozia sp.</i>	(74/82)	pykäsammalet
<i>Carex rostrata</i>	(0/2)	pullosara	<i>Brachythecium sp.</i>	(0/3)	suikerosammalet
<i>Cornus suecica</i>	(0/3)	ruohokanukka	<i>Dicranella sp.</i>	(0/1)	nukkasammalet
<i>Diphasiastrum</i>			<i>Dicranum sp.</i>	(82/82)	kynsisammalet
<i>alpinum</i>	(2/3)	tunturilieko	<i>Dyacomium</i>		
<i>Diphasiastrum</i>			<i>splendens</i>	(28/29)	metsäkerrossammal
<i>complanatum</i>	(10/5)	keltalieko	<i>Paludella sp.</i>	(0/1)	rassisammalet
<i>Empetrum nigrum</i>	(82/82)	variksenmarja	<i>Philonotis sp.</i>	(0/1)	lähdesammalet
<i>Epilobium palustre</i>	(0/1)	suohorsma	<i>Pleurozium schreberi</i>	(77/82)	seinäsammal
<i>Equisetum sylvaticum</i>	(0/2)	metsäkorte	<i>Pohlia sp.</i>	(13/34)	varstasammalet
<i>Euphrasia sp.</i>	(0/1)	silmäruohot	<i>Polytrichum sp.</i>	(35/24)	karhunsammalet
<i>Festuca ovina</i>	(6/1)	lampaannata	<i>Ptilidium ciliare</i>	(31/38)	isokorallisammal
<i>Geranium sylvaticum</i>	(1/1)	metsäkurjenpolvi	<i>Ptilium crista-</i>		
<i>Hieracium spp.</i>	(4/1)	ukonkeltanot	<i>castrensis</i>	(0/1)	sulkasammal
<i>Huperzia selago</i>	(0/1)	ketunlieko	<i>Rhizomnium sp.</i>	(0/1)	lähdelehväsammalet
<i>Juncus filiformis</i>	(0/2)	jouhivihvilä	<i>Rhodobryum roseum</i>	(0/1)	lehtoruusukesammal
<i>Juniperus communis</i>	(14/13)	kataja	<i>Sphagnum</i>		
<i>Linnaea borealis</i>	(19/21)	vanamo	<i>capillifolium</i>	(1/2)	kangasrahkasammal
<i>Listera cordata</i>	(0/1)	herttakaksikko	<i>Straminergon sp.</i>	(0/1)	kalvaskuirisammalet
<i>Luzula pilosa</i>	(7/7)	kevätpiippo	<i>Tetraplodon sp.</i>	(0/2)	raatosammalet
<i>Lycopodium</i>			Jäkälät		
<i>annotinum</i>	(2/5)	riidenlieko	<i>Alectoria ochroleuca</i>	(1/0)	rakkaluppo
<i>Lycopodium</i>			<i>Cetraria sp.</i>	(23/18)	hirvenjäkälät
<i>clavatum</i>	(0/2)	katinlieko	<i>Cladonia arbuscula</i>	(81/74)	valkoporonjäkälä
<i>Melica nutans</i>	(2/1)	nuokkuhelmikkä	<i>Cladonia rangiferina</i>	(80/79)	harmaaporonjäkälä
<i>Melampyrum</i>			<i>Cladonia sp.</i>	(82/82)	torvijäkälät
<i>pratense</i>	(6/8)	kangasmaitikka	<i>Cladonia stellaris</i>	(70/43)	palleroporonjäkälä
<i>Nardus stricta</i>	(0/2)	jäkki	<i>Cladonia uncialis</i>	(66/64)	okatorvijäkälä
<i>Oreojuncus trifidus</i>	(3/1)	tunturivihvilä	<i>Flavocetraria nivalis</i>	(2/2)	lapalumijäkälä
<i>Orthilia secunda</i>	(2/0)	nuokkotalvikki	<i>Nephroma arcticum</i>	(9/3)	pohjankorvajäkälä
<i>Pedicularis</i>			<i>Peltigera sp.</i>	(9/8)	nahkajäkälät
<i>lapponica</i>	(1/0)	lapinkuusio	<i>Sphaerophorus</i>		
<i>Potentilla palustris</i>	(0/2)	kurjenjalka	<i>globosus</i>	(1/0)	isokorallijäkälä
<i>Phylodoce caerulea</i>	(2/7)	kurjenkanerva	<i>Stereocaulon sp.</i>	(20/3)	tinajäkälät
<i>Picea abies</i>	(1/2)	kuusi			
<i>Pinguicula vulgaris</i>	(0/1)	siniyökönlehti			
<i>Pinus sylvestris</i>	(31/43)	mänty			

Liite 5. Vuosien 1981 ja 2022 relaskopointitulosten (n = 28) jakaumat. Puuston pohjapinta-alan yksikkönä on relaskoopilla laskettujen puiden lukumäärä.



Liite 6. Tutkimusaloilta havaitut geokohteet ja niiden tutkimusalojen lukumäärä, joilta geokohde havaittiin (tutkimusaloja yhteensä 82).



Liite 7. Diagnostiikkakuviota kasvillisuusmuutosten ja geodiversiteetin välistä suhdetta kuvaavista lineaarisista regressiomalleista, joissa vasteena on ajallisen beta-diversiteetin indekseistä (TBI) kokonaisuutosta kuvaava muuttuja (D), A: koko kasviyhteisöstä, B: putkilokasveista, C: sammalista ja D: jäkälistä. Vasemmalla residuaalien suhde ennustettuihin arvoihin eli homoskedastisuuden tarkastelu, oikealla QQ-kuviot eli residuaalien normaalijakautuneisuuden tarkastelu (havaintoyksiköiden tulisi kulkea samalla suoralla).

