



Pro gradu -tutkielma  
Maantiede  
Luonnonmaantiede

Makroravinteiden, hydrologian ja geomorfologian vaikutus  
kasvilajirunsauteen ja biomassaan  
subarktisessa ympäristössä

Johanna Vuollet

2012

Ohjaaja:  
Miska Luoto

HELSINGIN YLIOPISTO  
GEOTIETEIDEN JA MAANTIETEEN LAITOS  
MAANTIETEEN OSASTO

PL 64 (Gustaf Hällströmin katu 2)  
00014 Helsingin yliopisto

Tiedekunta/Osasto – Fakultet/Sektion ) Faculty <b>Matemaattis-luonnontieteellinen</b>		Laitos – Institution ) Department <b>Geotieteiden ja maantieteen laitos</b>	
Tekijä – Författare ) Author <b>Johanna Vuollet</b>			
Työn nimi – Arbetets title ) Title <b>Makroravinteiden, hydrologian ja geomorfologian vaikutus kasvilajirunsauteen ja biomassaan subarktisisessa ympäristössä</b>			
Oppiaine – Läroämne ) Subject <b>Luonnonmaantiede</b>			
Työn laji – Arbetets art ) Level <b>Pro Gradu</b>		Aika – Datum – Month and Year <b>Toukokuu 2012</b>	Sivumäärä – Sidoantal – Number of Pages <b>81 + liitteet</b>
Tiivistelmä – Referat ) Abstract  <p>Tutkimuksen motivaationa toimi halu tietää lisää kasvilajien levinneisyyteen vaikuttavista tekijöistä subarktisisissa ja alpiinisissa elinympäristöissä. Nykytietämyksen mukaan ilmaston lämpeneminen uhkaa erityisesti arktisia, subarktisia ja alpiinisia alueita muuttaen kasvilajikompositiota ja vaikuttaen biomassamääriin. Tämän tutkimuksen tarkoituksena on selvittää kuuden ravinteiden (Ca, Na, Mg, Fe, K ja P), kasvukauden alun hydrologisten olosuhteiden ja geomorfologian vaikutusta kasvilajirunsauteen ja biomassaan Suomen Lapissa, Kilpisjärvellä. Tutkimusalueella vallitsevat subarktiset ja alpiiniset olosuhteet. Subarktis-alpiinisella alueella topografian makro- ja mikrotason vaihtelut johtavat siihen, että jo pienellä alueella on monenlaisia elinympäristöjä, joissa viihtyy toisistaan poikkeavia kasviyhteisöjä.</p> <p>Aineistona tutkimuksessa on käytetty maastohavaintoja kasvilajeista ja biomassasta sekä geomorfologisista prosesseista ja hydrologisista olosuhteista; maaperänäytteiden kemiallisen analyysin tuloksia; ja digitaalisesta korkeusmallista johdettuja topografiamuuttujia. Tutkimuskysymyksiin on pyritty vastaamaan käyttäen apuna yleistettyjä lineaarisia malleja ja hajonnan ositusta, jotka molemmat ovat ekologisessa ja geomorfologisessa tutkimuksessa yhä useammin käytettyjä menetelmiä.</p> <p>Tulokset osoittavat, että merkittävin subarktis-alpiinisessa ympäristössä kasvien lajirikkauteen ja biomassaan vaikuttava tekijä on geomorfologia. Se on merkittävin selittäjä kokonais-, putkilokasvi-, sammal- ja jäkäläbiomassojen määrissä sekä kokonais-, sammal- ja jäkälälajirunsaudessa, selittävyysasteen vaihdellessa 9 - 41 % välillä. Putkilokasvien lajirunsauden suurimmaksi selittäjäksi todettiin hydrologiset olosuhteet (14 %).</p> <p>Tutkimuksessa mukana olleet muuttujat selittävät yli 50 % vaihtelusta kaikissa lajirunsausryhmissä. Putkilokasvi-, sammal- ja jäkälä biomassoista voitiin tutkimuksessa mukana olleilla muuttujilla selittää ainoastaan noin 20 - 47 % vaihtelusta, mutta kokonaisbiomassan määrästä tutkimuksen muuttujat selittävät jopa 77 %. Ylipäättään geomorfologia, hydrologia ja ravinteet selittävät paremmin lajirunsautea kuin biomassan määrää. Nämä tulokset tukevat samasta aihepiiristä tehtyjä aikaisempia tutkimuksia.</p>			
Avainsanat – Nyckelord ) Keywords <b>alpiininen, biodiversiteetti, biomassa, hajonnan ositus, subarkkinen, yleistetyt lineaariset mallit</b>			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited <b>Kumpulan tiedekirjasto</b>			
Muita tietoja ) Övriga uppgifter ) Additional information			

Tiedekunta/Osasto – Fakultet/Sektion ) Faculty <b>Faculty of Science</b>		Laitos – Institution ) Department <b>Department of Geosciences and Geography</b>	
Tekijä – Författare ) Author <b>Johanna Vuollet</b>			
Työn nimi – Arbetets titel ) Title <b>The effect of macronutrients, hydrology and geomorphology on plant species richness and biomass in the subarctic region</b>			
Oppiaine – Läroämne ) Subject <b>Physical Geography</b>			
Työn laji – Arbetets art ) Level <b>Master's Thesis</b>		Aika – Datum – Month and Year <b>May 2012</b>	Sivumäärä – Sidoantal – Number of Pages <b>81 + appendixes</b>
Tiivistelmä – Referat ) Abstract  <p>This thesis is motivated by the need for more knowledge about the factors which influence the plant species richness and biomass in subarctic and alpine environments. It is known that the effects of climate warming will be most severe in arctic, subarctic and alpine regions. A warmer climate will change the vegetation composition and biomass production in these environments. In this thesis I investigate the effects of six nutrients (Ca, Na, Mg, Fe, K and P), hydrological conditions early in the growing season and geomorphology on plant species richness and biomass in the northernmost part of Finland, Kilpisjärvi. The conditions in the study site are subarctic-alpine. In subarctic and alpine regions the varying topography in macro and micro scales leads to a wide variety of habitats even within small spatial dimensions.</p> <p>Materials in this study include field observations about the plant species richness and biomass, geomorphological processes and hydrological conditions; chemical analysis of soil samples; and topography variables derived from a digital elevation model. Methods used are generalized linear models and variation partitioning, which are both more and more used in ecological and geomorphological studies.</p> <p>The results suggest that the most influential of the environmental variables on the plant species richness and biomass is geomorphology. It is the most influential explanatory variable on total, vascular plant, bryophyte and lichen species richness as well as on total, bryophyte and lichen biomass. The amount geomorphology explains varies between 9 - 41 %. The variation in vascular plant species richness is best explained by hydrological conditions (14 %).</p> <p>The variables chosen for this study are able to explain over 50% of the species richness response variables. For total, bryophyte and lichen biomass the amount explained is about 20 - 47 %, and even 77 % of total biomass is explained by the variables. Geomorphology, hydrology and nutrients are able to explain better the variation in biomass than in species richness. These findings support earlier studies in the same field.</p>			
Avainsanat – Nyckelord ) Keywords <b>alpine, biodiversity, biomass, generalized linear models, subarctic, variation partitioning</b>			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited <b>Kumpulan tiedekirjasto</b>			
Muita tietoja ) Övriga uppgifter ) Additional information			

## Sisältö

<b>1 Johdanto</b> .....	6
<b>2 Kasvit subarktisessa ympäristössä</b> .....	7
2.1 Kasvien sopeutuminen.....	9
2.2 Kasvidiversiteetti ja -biomassa.....	10
2.3 Pinnanmuotojen vaikutus kasvillisuuteen .....	12
2.3.1 Topografia .....	12
2.3.2 Geomorfologiset prosessit.....	13
2.4 Maaperän ravinteiden merkitys kasvillisuudelle.....	16
2.5 Hydrologisten tekijöiden vaikutus kasvillisuuteen.....	20
2.5.1 Maaperän kosteus .....	20
2.5.2 Lumi .....	20
2.6 Eliöt kasvillisuutta kontrolloivana tekijänä.....	22
2.7 Muuttuvat ilmasto-olosuhteet ja subarktis-alpiininen luonto .....	25
<b>3 Tutkimusalue</b> .....	28
3.1 Sijainti.....	28
3.2 Geologia .....	28
3.3 Geomorfologia.....	29
3.4 Ilmasto .....	30
3.5 Kasvillisuus .....	31
<b>4 Aineistot ja menetelmät</b> .....	34
4.1 Havaintoaineisto .....	34
4.1.1 Kosteusmittaukset.....	36
4.1.2 Lumi- ja puroaineisto .....	37
4.1.3 Maaperänäytteet.....	37
4.2 Laboratorioanalyysit.....	37
4.2.1 Laboratorioanalyysien tulosten luotettavuus .....	39
4.3 Tilastolliset menetelmät.....	41
4.3.1 Yleistetyt lineaariset mallit.....	41
4.3.2 Hajonnan ositus .....	43
<b>5 Tulokset</b> .....	45
5.1. Kemiallisten analyysien sekä hydrologia-aineiston tulokset.....	45
5.2 Biomassaan vaikuttavat tekijät .....	46
5.2.1 Geomorfologia.....	48
5.2.2 Makroravinteet.....	50
5.2.3 Hydrologia.....	51
5.2.4 Yleistetyt lineaariset mallit.....	52

5.2.5 Hajonnan ositus .....	54
5.3. Lajirunsauteen vaikuttavat tekijät.....	57
5.3.1 Geomorfologia.....	58
5.3.2 Makroravinteet.....	60
5.3.3 Hydrologia.....	61
5.3.4 Yleistetyt lineaariset mallit.....	62
5.3.5 Hajonnan ositus .....	63
<b>6 Tulosten tarkastelu.....</b>	<b>66</b>
6.1 Tulosten luotettavuuden tarkastelua .....	72
<b>7 Yhteenveto.....</b>	<b>75</b>
<b>8 Kiitokset.....</b>	<b>77</b>
<b>9 Kirjallisuus.....</b>	<b>78</b>
<b>Liitteet.....</b>	<b>85</b>

## 1 Johdanto

Ilmastonmuutos ja elinalueiden fragmentoituminen ovat pohjoista ympäristöä koettelevia ilmiöitä (Haapanen 2005: 416). Jotta osattaisiin paremmin suojella biodiversiteettiä, ja ymmärrettäisiin kasvillisuuden esiintymiseen vaikuttavat lainalaisuudet, on tärkeää tutkia tekijöitä, jotka vaikuttavat kasvien esiintymiseen; lajirunsauteen ja biomassaan (Austin 2007; Litaor et al. 2008). Jo vuosisatoja on tiedostettu kasvidiversiteetissä ja biomassan määrässä olevan suurta alueellista vaihtelua. Suuri osa vaihtelusta selittyy ilmastolla, mutta myös muilla tekijöillä on merkitystä. Mitä nämä tekijät ovat ja kuinka suurta osaa vaihtelusta ne voivat selittää, on tutkittu paljon, mutta täyttä ymmärrystä asiasta ei vielä ole (Clarke 2007: 227). Alpiininen ekosysteemi tarjoaa monipuolisen ympäristön bioottisen ja abiottisen tekijöiden välisten vuorovaikutussuhteiden tutkimiseen, sillä vaihteleva meso- ja mikrotopografia luovat jo verrattain pienellä alueella toisistaan suuresti poikkeavia elinympäristöjä (Bowman & Seastedt 2001). Subarktis-alpiininen ympäristö on mielenkiintoinen lähtökohta kasvillisuustutkimukselle myös siksi, että siellä ekosysteemin yksinkertaisuus helpottaa ilmiöiden tunnistamista ja erottelua (Williams 1988; Post et al. 2009).

Tässä tutkimuksessa on tarkoitus selvittää, kuinka suuren osan biomassan ja lajirunsauden vaihtelusta subarktisessa ympäristössä selittävät maaperän makroravinteet, hydrologiset olosuhteet ja geomorfologiset tekijät. Toisin sanoen kuinka suuri merkitys näillä muuttujaryhmillä on biomassaan ja lajirunsauteen. Ongelmaa lähestytään empiirisesti kerätyn aineiston, kemiallisten analyysien ja digitaalisesta korkeusmallista laskettujen muuttujien avulla, mallinnuksen keinoin.

Tutkimuskysymykset ovat:

- 1) Millaiset ovat maaperän Ca, Na, Mg, Fe, K ja P pitoisuudet sekä kosteusolosuhteet Kilpisjärvellä?
- 2) Miten makroravinteet, maaperän kosteus ja geomorfologiset prosessit vaikuttavat kasvibiomassaan Kilpisjärvellä?
- 3) Miten makroravinteet, maaperän kosteus ja geomorfologiset prosessit vaikuttavat kasvilajirunsauteen Kilpisjärvellä?

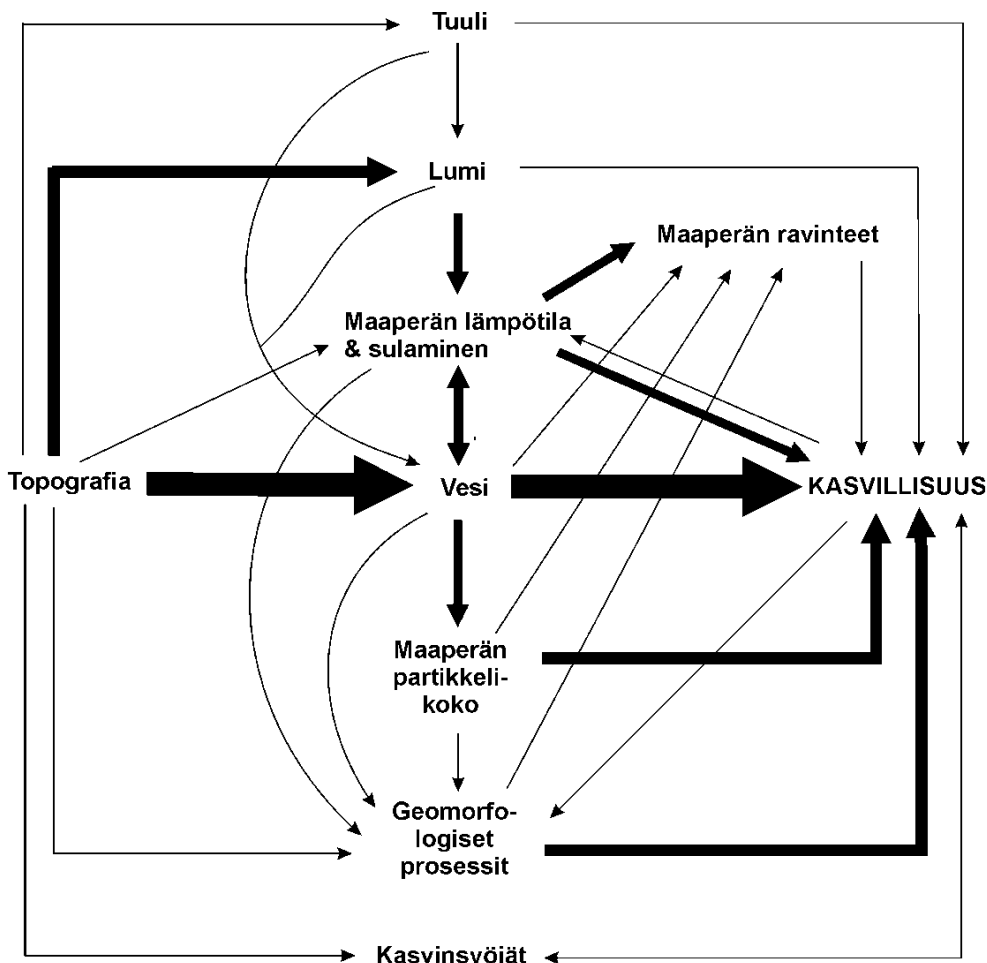
## 2 Kasvit subarktisessa ympäristössä

Subarktisessa ympäristössä kasvit elävät sietokykynsä äärirajoilla johtuen kylmistä ilmasto-olosuhteista ja lyhyestä kasvukaudesta. Tässä ympäristössä esiintyy samoja kasveja kuin arktisilla ja alpiinisilla alueilla, vaikka alpiiniset ilmasto-olosuhteet voivat olla subarktisia ja arktisia paljon ankarampia johtuen voimakkaista tuulista ja suurista säteilymääristä (Bliss 1956). Sanalla *alpiininen* tarkoitetaan jotain vuoristoon liittyvää. Ekologisessa tutkimuksessa *alpiinisella kasvillisuudella* tai *alpiinisella alueella* yleensä viitataan erityisesti puurajan yläpuoliseen ympäristöön (Körner 1999: 9). Alpiinisia ympäristöjä löytyy kaikilta mantereilta sieltä, missä korkeus merenpinnasta on riittävän suuri. Alpiinisten alueiden raja kulkee subarktisella vyöhykkeellä matalimmillaan noin 300 m mpy, mutta lähellä päiväntasaajaa sen raja voi olla jopa 4000 metrissä meren pinnan yläpuolella. Skandinaviassa se on noin 800 m mpy (Körner 1999: 9; Nangy & Grabherr 2009: 8). Usein puhutaan samassa yhteydessä niin alpiinisesta kuin arktisestakin kasvillisuudesta eli *arktis-alpiinisesta kasvillisuudesta*, sillä niillä on runsaasti yhteisiä piirteitä liittyen kasvien ulkomuotoon ja lyhyen kasvukauden mukanaan tuomiin haasteisiin. (Bowman & Seastedt 2001: 5). Subarktisen vuoristoalueen kasvillisuuden kuvailuun voidaan käyttää termiä *subarktis-alpiininen kasvillisuus* (Molau & Alatalo 1998). Sana tunturikasvi puolestaan viittaa Suomen ”vuoristojen” rinteillä, huipuilla ja juurilla esiintyviin kasveihin (Partanen 2009).

Subarktinen ilmastovyöhyke määritellään klassisessa Köppen-Greiger ilmasto-luokituksessa alueeksi, joka on ilmastoltaan kostea- ja kylmätalvinen. Sadetta saadaan ympäri vuoden ja kesä on lyhyt ja viileä. Kesäkuukausien keskilämpötilat ovat kaikki  $< 10\text{ }^{\circ}\text{C}$  ja kylmimpien kuukausien keskilämpötilat ovat alle  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Subarktinen ilmasto vallitsee pohjoisen havumetsävyöhykkeen kylmillä alueilla ja kattaa myös sen pohjoispuolella sijaitsevan koivuvyöhykkeen. Subarktisella alueella puurajan yläpuoliset elinympäristöt muistuttavat tundraa. Alueella vallitsee periglasiaaliset olosuhteet. Subarktisen ilmaston haasteena ovat siis kylmät talvet ja lyhyt kasvukausi (Peel et al. 2007). Kylmät lämpötilat ovatkin ensimmäinen ilmastollinen stressitekijä, johon alpiinisissa ja subarktisissa olosuhteissa esiintyvän kasvin on sopeuduttava. Kosteus on harvoin kasvua rajoittava tekijä, sillä sateisuus on vuoristoalueella useimmiten suurta ja lumensulamisedet kastelevat maaperää (Körner 1999). Evoluution myötä alpiinisille kasveille on kehittynyt monenlaisia adaptaatioita, jotka mahdollistavat niiden esiintymisen karuissa olosuhteissa (Sonesson & Callaghan 1991). Periglasiaalinen ympäristö tarkoittaa olosuhteita, prosesseja ja pinnanmuotoja, joita tavataan kylmissä

ympäristöissä, joissa lämpötila pysyy nollan alapuolella riittävän suuren osan vuodesta. Periglasiainen ei tarkoita ainoastaan jäätiköiden välittömässä läheisyydessä sijaitsevia alueita (Seppälä 1997).

Kasvien esiintymiseen vaikuttavat monet tekijät yksin ja yhdessä. Luonnonympäristössä vaikutusmekanismit ovat toisin sanoen moninaiset. Kokonaisuuden ymmärtämiseksi ei voida erottaa toisistaan puhtaasti ekologisia tai geomorfologisia tekijöitä, vaan on otettava biogeomorfolginen näkökulma, jossa kasvien levinneisyyden selittäjiksi vaaditaan abioottisen ja bioottisen luonnon yhteisvaikutusten ymmärtämistä (Viles 1988: 1). Kasvialustan olosuhteet vaikuttavat kasveihin, mutta myös kasvit itse voivat vaikuttaa kasvialustan ominaisuuksiin. Suhteet eivät ole aina lineaarisia, mikä johtaa ilmiöiden kompleksisuuteen (Stallins 2006). Kuvassa 1 on kaavio, joka esittää näitä vuorovaikutussuhteita alpiinisessä ympäristössä. Tässä tutkimuksessa syvennytään osaan näiden ympäristötekijöiden merkityksistä.



Kuva 1. Kasvien esiintymiseen vaikuttavat tekijät ovat moninaiset. Kaaviossa nuolten paksuus kuvaa vuorovaikutussuhteen voimakkuutta (Nagy & Grabherr 2009, tekijän)



## 2.1 Kasvien sopeutuminen

Alpiinisilla ja subarktisilla alueilla kasveilla on haasteenaan lyhyt kasvukausi, kylmyys, routa, kasvinsyöjät, karu kasvuympäristö ja tuuli, joka poistaa suojaa tuovaa lunta ja kariketta. Myös liika lämpö voi olla stressitekijä, erityisesti tietyissä mikroilmasto-olosuhteissa. Näille kasveille on kehittynyt runsaasti adaptaatioita, joiden avulla ne selviävät (Sonesson & Callaghan 1991; Körner 1999). Ei kuitenkaan ole olemassa yhtä ja samaa ominaisuutta, joka löytyisi kaikilta tunturikasveilta, vaan lajien on täytynyt kehittää omat selviytymisstrategiansa (Nagy & Grabherr 2009: 214; Laine 2004).

Tunturikasvit ovat usein lyhytvartisia ja mätästäviä; niiden lehdet ovat pieniä, pyöreitä, karvaisia ja vahapintaisia ja niiden massa on pieni. Karuissa olosuhteissa ei selviä kuin muutama yksivuotinen kasvilaji (noin 2 % kokonaislajimäärästä). Subarktisisissa ja arktisissa olosuhteissa kasvien ei ole kannattavaa olla yksivuotisia, niinpä huomattavan suuri osa tällaisissa olosuhteissa esiintyvistä kasveista on monivuotisia, lisääntyä kasvullisesti ja elää pitkään. Yksi selviytymisstrategia on myös investoida energiaa suvulliseen lisääntymiseen ja näin ollen ylläpitää suurta geenipoolia, jolloin muuttuvat olosuhteet eivät välttämättä muodostu kohtalokkaaksi (Körner 1999). Tunturikasveissa on havaittu myös fysiologisia sopeutumia alpiinisiin olosuhteisiin. Joidenkin on todettu tuottavan jäätyminenestoaineita, kykenevän fotosynteesiin jo matalissa lämpötiloissa (joskus jopa alle 0 °C) sekä soluhengityksen tiedetään olevan hitaampaa verrattuna muiden ilmasto-olojen kasveihin (Körner 1999; Nagy & Grabherr 2009: 214). Kukkasilmuten ja lehtien puhkeaminen on usein nopeaa, jotta lyhyestä kasvukaudesta saadaan kaikki hyöty irti. Monet tunturikasvit sietävät hyvin kuivuutta, mikä on tärkeä ominaisuus talvesta selviytymisen kannalta (Laine 2004: 87).

Subarktisisilla alueilla kasvit esiintyvät vuodesta – jopa vuosisadoista – toisiin täsmälleen samoilla paikoilla (Nagy & Grabherr 2009: 215). Kun kasvi on löytänyt itselleen sopivan ekologeron, jossa sille on tarjolla riittävästä ravinteista, suoja ja vettä, viihtyy se paikoillaan pitkiä aikoja. Monet lajit muodostavat mättäitä, joissa uudet kasvit versovat edellisvuotisten, jo kuolleiden kasvien päällä (Partanen & Väre 2009). Kuvassa 2 uuvanat (*Diapensia lapponica*) kasvat edellisvuotisten ja harmaantuneiden kasvien päällä.



Kuva 2. Uuvanat kasvavat ylivuotisten, saman lajin yksilöiden päällä mätästäen. Kuva on Jehkats -tunturin länsirinteeltä, noin 840 m mpy (kuva tekijän).

## 2.2 Kasvidiversiteetti ja -biomassa

Alpiinista kasvillisuutta esiintyy kaikilla maailman vuoristoalueilla. Lähes 3 % maapallon maapinta-alasta on alpiinisten kasvien valloittamaa ja noin 4 % (10 000 lajia) maailman kasvilajeista on alpiinisia. Maailmanlaajuisesti heimoja on edustettuna noin 100 ja sukuja noin 2000. Yleisimmät alpiiniset kasviheimot ovat asterikasvit (*Asteraceae*) ja heinäkasvit (*Poaceae*) sekä ristikukkaiskasvit (*Brassicaceae*), kohokkikasvit (*Caryophyllaceae*), sarakasvit (*Cyperaceae*), ruusukasvit (*Rosaceae*) ja leinikkikasvit (*Ranunculaceae*). Maapallon vuoristoalueet ovat kasvillisuuden keskittymiä, niin kutsuttuja *hot spotteja*, joissa on runsaasti endeemisiä lajeja (Körner 1999). Maantieteellinen isolaatio, tektoniset liikkeet, ilmastojen muutokset, jäätiköitymissyklit, erilaiset mikrohabitaatit ja migraatiot yhdessä evoluution kanssa ovat mahdollistaneet suuren taksonomisen vaihtelun vuoristoalueiden kasvillisuuteen (Cox & Moore 2010). Alueellisesti useat tekijät vaikuttavat kasvien levinneisyyteen, biomassaan, kasvumuotoihin ja kasvillisuustyyppeihin. Subarktisella ja alpiinisella alueella tärkeimmät näistä tekijöistä ovat topografia, korkeus merenpinnasta, geomorfologiset prosessit, veden saatavuus, ravinteet, kasvukauden pituus, kasvinsyöjät sekä talven aikana tapahtuvat tuulen ja lumen aikaansaamat kasa- ja kulutustoiminta (Miller 1982; Körner 1999; Bowman & Seastedt 2001; Nagy & Grabherr 2009), joista lisää kappaleissa 2.3 – 2.7. Kasvillisuus itse puolestaan vaikuttaa merkittävästi maaperän eroosioherkkyyteen sekä herbivorien esiintymiseen (Nagy & Grabherr 2009).

Ympäristöt, joissa on riittävästi saatavilla vettä, valoa ja lämpöä, pystyvät tuottamaan suurempia kasvibiomassamääriä, kuin alueet, joissa on pulaa näistä tekijöistä. Tämä ei silti

suoraviivaisesti tarkoita, että tällaisilla alueilla myös lajimäärät olisivat suuria. Yleisesti ottaen voidaan kuitenkin todeta, että ilmastoltaan suotuisilla alueilla sekä biomass ja lajirunsaus ovat suuremmat. Yhteys biomassan ja lajirunsauden välillä on monimutkainen ja osittain näiden välillä vaikuttavat mekanismit ovat edelleen epäselviä. Molempiin vaikuttaa useat abioottisen ja bioottisen ympäristön tekijät ja näiden vuorovaikutussuhteet (Clarke 2004). Arktisessa ja alpiinisessa ympäristössä primaarituotanto on alhaista ja biomassan määrä vähäistä verrattuna maapallon muihin ekosysteemeihin. Alueelliset erot voivat kuitenkin olla huomattavia. Jo pienelläkin alueella erot biomassan määrissä voivat olla kymmenkertaiset verrattaessa karuja ja reheviä ympäristöjä (Bowman & Seastedt 2001). Tuottavuudella tarkoitetaan uuden biomassan muodostumisnopeutta. Biomassa sen sijaan tarkoittaa pidemmän ajan kuluessa, tavallisesti yhden kasvukauden aikana, muodostuvaa elävän kasvukudoksen määrää.

Alpiinisella alueella kasvukauden aikainen maanpäällinen biomass vaihtelee yleensä välillä  $100 - 400 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  keskiarvon ollessa noin  $200 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  (Körner 1999: 248–250). Maksimaalinen biomassan määrä saavutetaan noin 2–3 viikkoa ennen kasvukauden loppua, joten silloin kerätty biomass-aineisto vastaa hyvin koko vuoden tuottoa (Bowman & Seastedt 2001: 178). Maaperän kosteuden merkitys biomassaan on suuri. Coloradon Alpiinisella tundralla tehdyt tutkimukset osoittavat, että kuivilla tundraniityillä biomassan määrä on keskimäärin  $280 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ , kun taas todella kosteilla alueilla biomassan määrä on jopa  $600 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ . Kaikissa alpiinisessa ympäristöissä esiintyvissä kasviyhteisöissä maan alapuolinen biomass on suurempaa kuin maanpäällinen. Samoin tuottavuus on suurempaa maan alla (Fisk et al. 1998). Maan pinnan alapuolinen biomass voi paikoin olla yli kaksinkertainen verrattuna maanpäälliseen. Kaikkein suurimmat maan alapuoliset biomassat mitataan varpukankailla ja pienimmät arvot saadaan nivaatiopainanteista (Bowman & Seastedt 2001: 184). Maaperän fysikaalinen epätasapaino vaikuttaa kasvilajien esiintymiseen, koska maaperää muokkaavat prosessit muuttavat kasvien saatavilla olevien resurssien suhteita. Tämä voi johtaa biomassan vähenemiseen, mutta lajirunsauden kasvuun (Virtanen et al. 2010).

## 2.3 Pinnanmuotojen vaikutus kasvillisuuteen

### 2.3.1 Topografia

Vuoristoisilla alueilla kasvillisuuden esiintymiseen vaikuttavat monet tekijät. Reliefin merkitys on suuri, sillä se vaikuttaa tuuliin, lumen kasaantumiseen ja syvyyteen, maaperän stabiiliuteen ja maaperän lämpötilaan, kosteuteen sekä veden virtaukseen ja ravinteiden saatavuuteen. Veden saatavuuteen vaikuttaa myös lumipeite, maaperän huokoisuus sekä maaperän lämpötila ja sulamis-jäätymis-syklit. Nämä kaikki tekijät vaikuttavat lopulta siihen, minkälainen kasvillisuus tietyllä alueella menestyy (Fisk et al. 1998; Nagy & Grabherr 2009: 121).

Topografia määrittää alueen lämpö-, kosteus-, ja säteilyolosuhteita. Topografialla on yhteys mikroilmastojen muodostumiseen, joten se vaikuttaa myös kasvilajien esiintymiseen ja biomassan määrään tunturialueilla (Huggett 2007). Maaston pinnanmuodot, kuten erilaiset harjanteet, sekä lumenviipymät vaikuttavat vahvasti kasvilajien esiintymiseen pienellä alueella. Olosuhteet esimerkiksi matalankin harjanteen tuulen pieksemällä laella ovat erilaiset verrattuna harjanteen tuulensuojaiseen osaan. Tällaisten mikrohabitaattien tuottavuudessa voi olla jopa kaksinkertainen ero (Fisk et al. 1998). Korkeus merenpinnasta vaikuttaa kuitenkin edellä mainittuja tekijöitä vahvemmin. Siirryttäessä meren pinnan tasosta yhä korkeammille alueille vähenee kasvilajirunsaus samoin kuin biomassakin (Bruun et al. 2006; Nagy & Grabherr 2009: 21). Tämän aiheuttaa korkeampien alueiden haastavat ilmasto-olosuhteet, kuten esimerkiksi alhainen lämpötila ja routa. Korkeus yksin on kuitenkin huono biomassan tai kasvilajirunsauden selittäjä, sillä vuoristoisilla alueilla mikrotason topografian ja geomorfologian merkitys on suuri.

Putkilokasvien määrä vähenee ensimmäisenä korkeuden kasvaessa; sammalia ja jäkäliä esiintyy huomattavasti korkeammalla (Körner 1999: 31). Yleistäen voidaan todeta, että putkilokasvidiversiteetin ja korkeuden välinen suhde ei ole lineaarinen, vaan noudattaa unimodaalista (*"hump shaped"*) muotoa. Keskikorkeuksilla esiintyy näin ollen eniten lajeja. Skandien pohjoisosissa suurin lajirunsaus noin 500 metrin korkeudella meren pinnan yläpuolella. Matalimmilla alueilla kasviyksilöiden määrä on suurempi, mutta johtuen rajusta kilpailusta lajirunsaus jää siellä alhaisemmaksi kuin keskikorkeuksilla. Vuorten huipuilla kasvien esiintymistä rajoittaa ankarat olosuhteet (Bruun et al. 2006).

Lämpö on tärkeä kasvin kasvua rajoittava tekijä. Korkeuteen meren pinnasta liittyy vahvasti lämpötilan lasku siirryttäessä kauemmaksi meren pinnan tasosta. Lämpötila laskee jokaista 100 korkeusmetriä kohden noin 0,2–0,8 °C. Lämpötilan laskuun vaikuttaa lisäksi muut tekijät, kuten tuulisuus ja ekspositio. Tästä johtuen samankin vuoren eri rinteillä voi esiintyä hyvin erilaisia kasvivyhteisöjä. Korkealla vuoristossa myös ilmanpaineen lasku vaikuttaa kasveihin, mutta välillisesti, sillä matalan ilmanpaineen alueella viihtyy vähemmän kasvinsyöjiä. (Nagy & Grabherr 2009: 23–25).

Maanpinnan vastaanottaman auringon säteilyn määrään vaikuttavat luonnollisesti sijainti suhteessa päiväntasaajaan, topografia, vuodenaika ja vuorokaudenaika. Subarktisella vyöhykkeellä auringon säteilymäärän vuotuinen keskiarvo on 106 - 81 W m<sup>-2</sup> (Robinson & Henderson-Sellers 1999: 29). Korkeuden kasvaessa lisääntyy myös pilvisuus, mikä vähentää auringonvalon pääsyä maanpinnalle (Nagy & Grabherr 2009). Korkeilla leveysasteilla säteilymäärässä on lisäksi suuria vuodenaikaisia eroja. Kesällä valoa riittää vuorokauden ympäri (Tikkanen 2005: 98). Eräät subarktisilla ja arktisilla alueilla esiintyvät lajit osaavat hyödyntää pohjoisen ”yötöntä yötä”. Kasvukauden lyhyttä korvaa valoisaat yöt, joten yhteyttäminen on mahdollista lähes ympäri vuorokauden. Lisäksi ympärivuorokautinen aurinkoisuus tasoittaa lämpötilaeroja, joten kasvukauden aikaiset yöpakkaset eivät ole tavallisia (Laine 2004).

Rinteen kaltevuuden merkitys kylmässä ilmastossa on toistaiseksi puutteellisesti ymmärretty, eikä rinteen muodon ja siinä tapahtuvien muutosten välinen yhteys ole vielä täysin selvillä. Rinteen jyrkkyys vaikuttaa siihen, minkä kokoista maa-ainesta millekin kohdalle on mahdollista kerääntyä. Raekooltaan suuret partikkelit lähtevät herkemmin vierimään rinnettä alaspäin pienempien partikkelien jäädessä helposti paikoilleen esimerkiksi painaumiin. Kasvien juurtuminen on vaikeaa, jos maaperä on ohutta ja jatkuvasti liikkeessä. Rinteen kaltevuus vaikuttaa myös massaliikuntojen nopeuteen ja laajuuteen. (French 2007)

### **2.3.2 Geomorfologiset prosessit**

Geomorfologia tieteenalana tutkii maanpinnan muotoihin vaikuttaneita prosesseja ja niiden seurauksena syntyneitä muodostumia. Geomorfologiset muodostumat ovat seurausta veden ja kiven kiertokulusta, rapautumisesta, eroosiosta, sedimentaatiosta, tektoniikasta sekä

ilmastosta tai useamman edellä mainitun yhteisvaikutuksesta. Geomorfologiset tekijät voidaan karkeasti jakaa fluviaalisiin-, glasiaalisiin-, glasifluviaalisiin-, eolisiin-, tektonisiin-, biologisiin- ja rinneprosesseihin. Näiden prosessien vaikutukset kasvillisuuteen liittyvät aineksen rapautumiseen, kulkeutumiseen ja kasaantumiseen (Huggett 2007). Geomorfologisilla prosesseilla on sekä negatiivisia että positiivisia vaikutuksia kasveihin. Geomorfologisella disturbanssilla, eli häiriötekijöillä, tarkoitetaan geomorfologisesta aktiivisuudesta johtuvia muutoksia maaperässä, joilla on suuri merkitys kasvilajirunsauteen ja -biomassaan alpiinisissa ympäristöissä (Huggett 2007; French 2007). Tässä tutkimuksessa keskitytään subarktisella alueella yleisesti esiintyviin geomorfologisiin ilmiöihin, joita ovat deflaatio, kaikenlaiset periglasiialiset prosessit, solifluktiio ja nivaatio.

Periglasiialisia ilmiöitä esiintyy jatkuvan ja epäjatkuvan ikiroudan vaikutusalueella. Periglasiialiset prosessit aiheutuvat routaisesta maasta ja siinä tapahtuvasta jäätymisestä ja sulamis-jäätymis-sykleistä, joiden myötä maa-aines kohoaa, lajittuu, halkeilee ja rapautuu. Niihin voidaan lukea kryoturbaatio ja solifluktiio useissa muodoissaan. Periglasiialiset prosessit ovat merkittäviä maiseman muokkaajia ja geomorfologisia häiriötekijöitä (Huggett 2007). Kryoturbaatio eli routakuuhunta voidaan käsittää kattamaan jäätymis-sulamis-syklien aikaansaamat muutokset maaperän aktiivisessa pintakerroksessa: kaikenlainen maa-aineksen lajittuminen ja kohoaminen kohti pintaa sekä pakkasrapautuminen (French 2007). Maaperän partikkeleiden kohoaminen jäätymis-sulamis-syklien (routanosto) johdosta nostaa maaperän pH-pitoisuutta mineraaliaineksen rapautumisprosessien seurauksena. Tämä johtaa siihen, että routakuuhunnan esiintymisalueilla on enemmän emäksistä maaperää suosivia kasvilajeja (basofiilejä). Myös ravinteiden kierto on tällaisilla alueilla tehokkaampaa, joten kasvilajirunsaus voi olla suurempaa siellä, missä routakuuhunta vaikuttaa kuin siellä, missä sitä ei ilmene (Jonasson 1986).

Solifluktiio on yleistermi kuvaamaan ilmiöitä, joissa maa-aines valuu kohti alavampia maita. Tämä voi johtua jäätymis-sulamis-sykleistä. Periglasiialisilla alueilla vastaavasta ilmiöstä käytetään termiä gelifluktiio. Siellä maaperän routakerros muodostaa liukualustan, jonka päällä jäätymis-sulamissykleissä vettynyt maa-aines valuu painovoiman vetämänä. Tällaiset massaliikunnot ovat hitaita ja ne tapahtuvat maaperän aktiivisessa kerroksessa (Matsuoka 2001; French 2007: 225). Subarktisella alueella Fennoskandiassa solifluktion nopeus on noin 20–60 mm/vuosi (Seppälä 2005: 358). Solifluktiio voi johtaa terassien muodostumiseen rinteille. Terassien alapuoliset alueet tarjoavat erinomaisia elinympäristöjä vaativille

kasveille. Terassin etupuolelle kertyy paksu, suojaava lumipeite, jonka ansiosta tällaisilla paikoille esiintyy muun muassa saniaisia (Seppälä 2004: 69). Solifluktio ja gelifluktio vaikeuttavat kasvien juurtumista, ja toisinaan nopeat ja rajut massaliikunnot voivat tukahduttaa kasvit suurelta alueelta. Toisaalta massaliikunnot avaavat uusia kasvupaikkoja ja kierrättävät maaperän ravinteita. Myös kemiallinen ja mekaaninen rapautuminen vapauttavat ravinteita maaperään (French 2007).

Pakkausrapautumisen synnyttämät laajat rakkakivikot ovat todella karuja elinympäristöjä, samoin rinteille syntyvät talukset. Siksi kasvillisuus on tällaisilla alueilla laikuittaista ja sitä muovaa ravinteisuus samaan tapaan kuin kalliollakin. Putkilokasvit puuttuvat lähes kokonaan sammalien ja jäkälien muodostaessa suurimman osan kasvustoista (Partanen & Väre 2009). Erityisesti karttajäkälää (*Rhizocarpon*) esiintyy runsaasti rakkakivikoissa (Lommi 2011: 37). Routa ja sen aikaansaamat pienet muodostumat, kuten palsakummut, muokkaavat alueen mikrotopografiaa ja pienialaisia ilmasto-oloja luoden näin erilaisia habitaatteja kasveille (Zuidhoff & Kolstrup 2005). Nivaatiolla tarkoitetaan pidempiaikaisten lumilaikkujen aikaansaamia painanteita ja kallion paljastumia rinteillä. Ne muodostuvat roudan, kemiallisen ja mekaanisen rapautumisen, gelifluktio ja sulamisvesivirtojen yhteisvaikutuksesta (Thorn & Hall 2002). Nivaation ja lumilaikkujen merkitystä kasvillisuudelle käsitellään lisää kappaleessa 2.5.2 Lumi.

Tuulen merkitys geomorfologisena toimijana on moninainen. Se vaikuttaa irtaimen aineksen, kuten lumen ja maaperän partikkeleiden, kasautumiseen ja kulkeutumiseen sekä edellä mainitusta johtuvaan kulutukseen. Myös ravinteet voivat näin ollen levitä paikasta toiseen tuulen myötävaikutuksella. Lumen ja karikkeen paksuudella on suuri merkitys kasvibiomassan ja -lajikomposition kannalta. Tuuliolosuhteet vaikuttavat näin ollen merkittävästi alueen kasvillisuuteen (Seppälä 2004b). Deflaatio on tuulen aikaansaamaa maa-aineksen liikkumista, yhdenlaista tuulen aiheuttamaa eroosiota. Deflaatio vaikuttaa maaperän paksuuteen ja ominaisuuksiin, erityisesti silloin, jos kasvillisuus on syystä tai toisesta vähentynyt (Kullman 1997). Roudan vaikutus on suurempaa sellaisilla paikoilla, joilla on vähän biomassaa, koska tuulen vaikutus voi näin ollen olla voimakkaampaa (Seppälä 2004b; Seppälä 2004; Zuidhoff & Kolstrup 2005).

Fluviaalisten prosessien seurauksena ainesta rapautuu, kulkeutuu ja kasautuu uusille alueille (Huggett 2007). Fluviaalisten prosessien vaikutus (ja voimakkuus) subarktisessa ympäristössä

on sidoksissa vuodenaikaan. Keväällä lumen sulamisesta aiheutuva virtaushuippu voi käsittää jopa 75 % koko vuoden virtaaman määrästä ja se voi tapahtua muutamien päivien aikana (French 2007: 248–151). Lämpimimpien kesäkuukausien aikana tunturialueella lumensulamispurot voivat olla täysin kuivia (Seppälä 1997b). Purojen sijaintiin subarktisella alueella vaikuttaa erityisesti maaperän eroosioherkkyys, mutta myös reliefillä ja peruskallion geologialla on hieman merkitystä (Luoto 2007). Tunturipurojen läheisyydessä esiintyy omaleimasta kasvillisuutta, joka viihtyy kosteilla alueilla (Partanen & Väre 2009).

Geomorfologinen aktiivisuus vaikuttaa ravinteiden saatavuuteen ja kilpailuympäristöön. Sen seurauksena kasveille aukeaa uusia kasvupaikkoja, mutta liikkeessä oleva maa-aines vaikeuttaa kasvien juurtumista. Suuri määrä häiriötekijöitä ei ole suotuisaa alpiiniselle kasvidiversiteetille, mutta jos maaperässä ilmenee jonkin asteista disturbanssia, edesauttaa se kasvilajiston monimuotoisuuden säilymistä. Tutkimukset osoittavat, että voimakkuudeltaan keskitasoa oleva maaperän häiriö johtaa maksimaaliseen alpiinisten kasvien lajirunsauteen. Yksittäisen lajin yksilömääriin häiriötekijät voivat kuitenkin vaikuttaa negatiivisesti (Fox 1981). Geomorfologinen disturbanssi ja tuottavuus selittävät lajirunsauteen rakenteellisia muutoksia huomattavasti paremmin kuin esimerkiksi muutokset ilmastossa. Geomorfologinen aktiivisuus vaikuttaa lajirunsauteen jopa enemmän kuin se, mitä paikalla on alun perin kasvanut. Toisaalta maaperään vaikuttavat häiriötekijät edistävät ilmaston lämpenemisestä johtuvaa kasvillisuuden muutosta (Virtanen 2010).

## **2.4 Maaperän ravinteiden merkitys kasvillisuudelle**

Kasvi tarvitsee kasvaakseen paitsi tilaa, auringonvaloa, hiilidioksidia ja vettä, myös ravinteita. Ravinteet ja veden kasvi saa pääosin juuristonsa avulla maaperästä. Kasvien on todettu sisältävän noin 50 alkuainetta, joista 17 on sen elinkierrolle välttämättömiä (Campbell & Reece 2005:757). Tärkeimmät alkuaineet ovat happi ja hiili, jotka muodostavat kasvista noin 90 %. Ravinteet jaetaan mikro- ja makroravinteisiin sen mukaan kuinka runsaita määriä kasvi kutakin alkuainetta tarvitsee pysyäkseen hengissä, kasvaakseen ja tuottaakseen seuraavan sukupolven.

Makroravinteita ovat hiili, happi, vety, typpi, fosfori ja rikki, joista kasvi pääosin rakentuu, sekä kalium, kalsium ja magnesium. Mikroravinteisiin kuuluvat kloori, rauta, mangaani,



boori, sinkki, kupari, nikkeli ja molybdeeni. Ravinteet osallistuvat kasvien elämään toimimalla kofaktoreina ja entsyymireaktioiden avustajina, ja niiden puute voi aiheuttaa kasvin kuoleman (Campbell & Reece 2005:757). Taulukossa 1 on esitetty kasvien tarvitsemat ravinteet ja niiden merkitys. Korkealla elävillä kasveilla on kudoksissaan suurempia ravinnepitoisuuksia, etenkin typen pitoisuudet voivat olla huomattavasti suurempia, verrattuna lähempänä meren pinnan tasoa eläviin kasveihin (Körner 1999: 153). Erityisesti typen merkityksestä alpiinisiin kasveihin tiedetään paljon ja sitä pidetäänkin usein tärkeimpänä ravinteena alpiinisille ja arktisille kasveille. Se on myös merkittävin kasvien kasvua rajoittava tekijä (Körner 1999; Bowman & Seastedt 2001; van der Welle et al. 2003; Nagy & Gabherr 2009). Myös fosfori on tärkeä arktista ja alpiinista kasvillisuutta kontrolloiva tekijä (van der Welle et al. 2003).

Maaperän ravinteet ovat peräisin mineraalimaasta, ilmakehän laskeumista ja orgaanisen aineksen mineralisoitumisesta, joka on riippuvainen erityisesti biologisesta aktiivisuudesta. Vuoristomaisissa olosuhteissa kaikki edellä mainitut lähteet vapauttavat ravinteita hitaasti johtuen alhaisesta lämpötilasta ja eristyneestä sijainnista (mm. antropogeeninen ravinnelisäys on hyvin vähäistä). Etenkin biologinen aktiivisuus on hidasta, joten sitä kautta vapautuu ravinteita vain heikosti kasvien käyttöön (Körner 1999: 155).

Ravinteet ovat maaperässä joko liuenneena kapillaariveteen, absorboituneina maaperäpartikkeleiden pintaan tai kemiallisesti sitoutuneina epäorgaanisiksi ja orgaanisiksi yhdisteiksi. Juurien avulla kapillaarivedestä otetaan joitakin ravinteita ( $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  ja  $\text{Mg}^{2+}$ ), mutta pääasiassa kasvit saavat maaperän ravinteet käyttöönsä juuristossa tapahtuvan ionivaihdon avulla. Kasvien ravinteiden saantiin vaikuttaa suuresti maan mineralisoituminen, mikro-organismien toiminta (erityisesti merkitystä typpibakteerien kanssa symbioosissa eläville kasvilajeille) ja maaperän pH-arvo (Campbell & Reece 2005). pH -arvon tiedetään olevan merkittävä lajirunsautta ja biomassaa kontrolloiva tekijä arktisella alueella. Lajirunsauden ja biomassan sekä pH-arvon väliset korrelaatiot ovat negatiivisia (van der Welle et al. 2003). Vesipotentiaalilla on myös merkitystä, sillä ravinteet liikkuvat aina suuremmasta pitoisuudesta pienempään. Eli kasvin vesipotentiaalilin on oltava pienempi kuin ympäröivän maaperän, jotta ravinteet voivat päästä kasvisoluihin (Campbell & Reece 2005).

Taulukko 1. Kasvien tarvitsemat ravinteet. Makroravinteet on merkitty vaaleanharmaalla ja mikroravinteet tummemmalla harmaalla (Körner 1999: 153; Campbell & Reece 2005: 758).

Alkuaine	yhdiste, josta kasvi saa sen	tyypillinen % - osuus kuivapainosta	Mihin tarvitaan
Hiili	CO <sub>2</sub>	45	kasvin orgaanisten yhdisteiden pääraakenneosa; energian varastointiin.
Happi	CO <sub>2</sub>	45	kasvin orgaanisten yhdisteiden pääraakenneosa; välttämätön soluhengityksessä
Vety	H <sub>2</sub> O	6	kasvin orgaanisten yhdisteiden pääraakenneosa; fotosynteesin liikkeellepanija
Typpi	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	1,5 – 2,5	osana nukleiinihappoja, proteiineja, hormoneja, klorofylliä ja koentsyymejä
Kalium	K <sup>+</sup>	1	Osallistuu kofaktorina proteiinisynteesiin ja veden ottamiseen; kontrolloi ilmarakojen toimintaa
Kalsium	Ca <sup>2+</sup>	0,5	Muodostaa soluseinää; ylläpitää solurakennetta ja sen läpäisykykyä; aktivoi joitakin entsyymejä; vastuussa solun ärsykkeisiin reagoinnista
Magnesium	Mg <sup>2+</sup>	0,2	klorofyllin rakenneosa; aktivoi entsyymien toimintaa
Fosfori	H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> <sup>-</sup> , H <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	0,2	nukleiinihappojen, fosfolibidien ja ATP:n ja joidenkin koentsyymien rakenneosa; tarpeen siementen muodostuksessa
Rikki	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	0,1	proteiinien ja koentsyymien rakenneosa
Kloori	Cl <sup>-</sup>	0,01	Tarvitaan fotosynteesissä veden pilkkomiseen; ylläpitää ionitasapainoa (vesitasapainoa)
Rauta	Fe <sup>3+</sup> , Fe <sup>2+</sup>	0,01	sytokromien rakenneosa, aktivoi joitakin entsyymejä
Mangaani	Mn <sup>2+</sup>	0,005	Muodostaa aminohappoja; aktivoi entsyymejä, tarvitaan fotosynteesissä veden pilkkomiseen
Boori	H <sub>2</sub> BO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	0,002	osallistuu soluseinän toimintaan; kofaktorina klorofyllin muodostuksessa; osallistuu hiilihydraattien kuljetukseen nukleiinihappojen muodostuksessa
Sinkki	Zn <sup>2+</sup>	0,002	osallistuu klorofyllin muodostamiseen; aktivoi joitakin entsyymejä; osallisena DNA:n transkriptiossa
Kupari	Cu <sup>+</sup> , Cu <sup>2+</sup>	<0,001	osallisena hapettumis -pelkistymis -reaktioissa, fotosynteesissä sekä ligniinin muodostumisessa
Nikkeli	Ni <sup>2+</sup>	<0,001	kofaktorina entsyymille, joka osallistuu typpiaineenvaihduntaan
Molybdeeni	MoO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	0	välttämätön typpibakteeri -symbioosissa; toimii kofaktorina typen pelkistämisessä

Arktinen ja subarktinen maaperä on pääsääntöisesti ravinneköyhää johtuen muun muassa kylmän ilmanalan aiheuttamasta hitaasta mineralisaatiosta. Lisäksi maaperä on jatkuvassa muutostilassa disturbanssitekijöiden vuoksi. Ravinteet eivät säily maaperässä, vaan niitä kierrätetään jatkuvasti kasvien versoissa ja muissa osissa (Sonesson & Callaghan 1991). Ravinteiden saatavuus vaihtelee vuodenajan mukaan. Esimerkiksi typpeä on saatavilla kaikista eniten juuri lumipeitteen sulettua. Kasvit eivät kuitenkaan voi täysin hyödyntää tätä ”typpiikkiä”, sillä se tapahtuu aikaisin kasvukauden alussa (Nagy & Grabherr 2009: 152). Typpen saatavuus on suurin vuoristokasvillisuuden kasvua rajoittava ravinnetekijä, erityisesti siksi, että sen saatavuus riippuu pääosin biologisesta aktiivisuudesta, eikä kasvualustan rapautumisesta (Sjögersten & Wookey 2005) Typpen saannista eniten riippuvaisia

kasviheimoja ovat kanervakasvit (*Ericaceae*) ja sarakasvit (*Cyperaceae*) (Körner 1999). Arktisella alueella typen saatavuus on usein kasvua rajoittava tekijä, mutta myös fosforin ja kaliumin saatavuus voivat olla rajoittavia tekijöitä (van der Welle et al. 2003). Fosforin vaikutusta alpiinisiin kasveihin on tutkittu vähemmän kuin typen. On kuitenkin havaittu, että fosforin määrällä maaperässä on erityisesti vaikutusta sellaisiin kasveihin, jotka eivät elä symbioosissa mykorritsojen kanssa (Theodose & Bowman 1997). Kalsiumin tiedetään myös olevan tärkeä lajirunsautta selittävä muuttuja arktisissa olosuhteissa. Biomassaan maaperän suuret kalsiumpitoisuudet vaikuttavat kuitenkin negatiivisesti (van der Welle et al. 2003).

Subarktisella alueella tehdyt kokeet osoittavat, että keinotekoinen ravinnelisäys johtaa sammalten, jäkälien ja putkilokasvien kohdalla erilaisiin lopputuloksiin. Ravinnelisäys aiheuttaa sammalbiomassan määrän pienenemistä, vaikka sammalien kohdalla ravinteet eivät yleensä ole kasvua rajoittava tekijä (toisin kuin putkilokasvien kohdalla). Liika ravinteisuus siis heikentää sammalten biomassatuotantoa, mutta lajikohtainen reagointi ravinnelisäykseen voi vaihdella (Potter et al. 1995). Putkilokasveissa keinotekoinen ravinnelisäys aiheuttaa biomassamäärän lisääntymistä. Erityisesti heinäkasvit ja ruohokasvit hyötyvät lisäravinteista, mikä voi johtaa lajirunsauden vähenemiseen näiden kasvien vallatessa kilpailussa muilta tilaa. Pensasmaisten kasvien ja jäkälien kohdalla liian runsas maaperän ravinteisuus aiheuttaa biomassan vähenemistä (Jägerbrand et al. 2009).

Jäkälät poikkeavat kasveista niin geneettisesti kuin morfologialtaankin, mistä johtuen niiden ravinnetarve on myös erilainen. Jäkälät ovat sieniosakkaasta ja levä- tai syanobakteeri-osakkaasta koostuvia symbionttisia eliöitä (Lohtander 2011: 13), jotka Suomessa elävät yleisimmin kivien tai kallioiden päällä (epiliittiset lajit). Tällaisia jäkälää on noin 45 % kaikista Suomessa tavatuista jäkälälajeista. Epigeettisiä (maaperässä kasvavia) lajeja on ainoastaan noin 15 % ja epifyyttisiä (kasvien päällä kasvavia) lajeja noin 40 % (Lommi 2011: 35). Jäkälissä leväosakkaan tehtävä on vastata yhteyttämisestä, ja sieniosakas huolehtii veden ja ravinteiden saannista. Sieniosakas suojelee jäkälää kuivumiselta ja ottaa ravinteita suoraan sadevedestä tai ilmasta. Lisäksi jäkälä on sekovartinen (Lohtander 2011: 13), joten maaperän ravinteisuudella ei yleensä ole suurta merkitystä sen menestymisen kannalta. Jäkälälajeilla tosin on tiettyjä vaatimuksia kasvualustansa suhteen ja esimerkiksi kalkkipitoisilla kalliolla kasvaa vain tietynlaisia jäkälälajeja (Lommi 2011: 38). Vaikka sammalet lasketaan kuuluvaksi kasvikuntaan, puuttuu niiltä varsinaiset juuret. Myös sammalet ottavat ravinteet ja veden suoraan ulkopintansa läpi (Campbell & Reece 2005: 580).

## **2.5 Hydrologisten tekijöiden vaikutus kasvillisuuteen**

### **2.5.1 Maaperän kosteus**

Merkittävä kasvien kasvuun vaikuttava tekijä on maaperän kosteus. Maaperän kosteusolosuhteet selittävät hyvin arktisen alueen lajirunsauden vaihtelua (van der Welle et al. 2003). Vuotuinen sademäärä tai ilmankosteus ei yksin määritä maaperän kosteusolosuhteita, vaan siihen vaikuttavat myös lumensulamisedet, pohjavesi ja haihdunnan nopeus (Alalammi 1987). Alpiinisissa olosuhteissa maaperän kosteusolosuhteisiin vaikuttavat lisäksi vallitseva tuulen suunta sekä rinteiden viettosuunta ja kaltevuus (Körner 1999; Bowman & Seastedt 2001). Rungas tuulisuus kuivattaa maaperää, kun taas rinteiden viettosuunta vaikuttaa auringon säteilymäärään ja sitä kautta lämpötiloihin ja haihtumisnopeuteen. Rinteiden kaltevuudella puolestaan on merkitystä valunnan määrään ja nopeuteen (Körner 1999: 126).

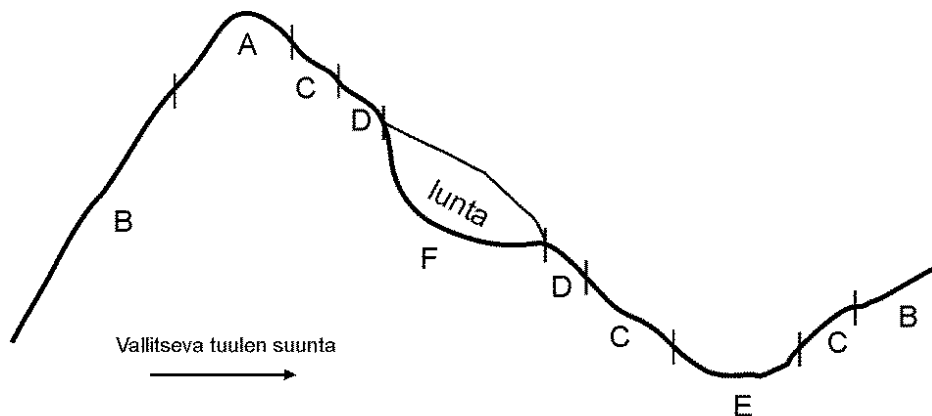
Kasvien kannalta on merkitystä sillä, kuinka syvällä maaperässä vesi on. Päälimmäisen 15 cm:n alueella tapahtuu suuri osa biologisesta aktiivisuudesta, myös ravinteiden kierto. Kuitenkin siellä, missä maaperä on riittävän paksu, voivat alpiinistenkin kasvien juuret yltää jopa yhden metrin syvyyteen. Maaperän muutamien päälimmäisten kerrosten kuivuminen on melko tavallista, eikä se ole vaaraksi kasveille. Karkeasti arvioiden päälimmäisten maakerrosten maksimaalinen vesipitoisuus voi olla 50 - 60 %, ja syvempien kerrosten noin 35–45 % (Körner 1999: 127). Yleisesti voidaan todeta, että kasvien kuivuudesta kärsiminen on alpiinisissa olosuhteissa melko harvinaista ja rajoittuu vain tietynlaisiin mikrohabitaatteihin (Körner 1999: 145). Kylmäkuivuminen voi kuitenkin joidenkin lajien kohdalla olla merkittävä haittatekijä, jos suojaava lumipeite puuttuu (Seppälä 1997b). Jäkäläiden vesitalouden säätelykyky on heikko, mutta ne kestävät kuivuutta erinomaisesti (Lohtander 2011: 13).

### **2.5.2 Lumi**

Kaikista maailman kasvillisuusvyöhykkeistä juuri arktinen ja subarkkinen vyöhyke ovat kaikista riippuvaisimpia lumesta ja lumen on jo yli vuosisadan ajan tiedetty olevan erittäin suuri yksittäinen alpiinisten kasvien levinneisyyteen vaikuttavat tekijä (Walker et al. 2001: 266). Matalilla talvilämpötiloilla on harvoin vaikutusta arktisiin kasveihin, sen sijaan lumen syvyys ja lumipeitteen ajallinen pituus ovat merkittäviä lajien levinneisyyteen vaikuttavia

tekijöitä (Sonesson & Callaghan 1991). Lumipeite muodostaa suojaavan kerroksen, jonka alla eliöillä on talvikuukausien aikana suhteellisen tasaiset olosuhteet. Hanki onkin elinehto monille subarktisille kasvilajeille, joiden talvehtiminen onnistuu ainoastaan eristävän lumikerroksen ansiosta (Billings & Bliss 1959; Seppälä 2004b: 248). Sulava lumipeite tarjoaa elintärkeää kosteutta keväällä (Tranter & Jones 2001) ja lumenviipymien vaikutus on havaittavissa alueen kasvilajikompositiossa ja tuottavuudessa (Walker et al. 2001, Litaor et al. 2008).

Kuvassa 3 on kaavio lumen syvyyksistä ja kosteusolosuhteista vuoristo-olosuhteissa. Eri vyöhykkeissä esiintyy omanlaisensa kasvillisuus, joka on sopeutunut ekolokerossaan vallitseviin kosteus-, lämpö- ja valo-olosuhteisiin (Billings & Bliss 1959, Billings 1973). Monilla kasveilla on havaittu olevan oma ihanteellinen lumensyvyysalueensa, jossa ne parhaiten menestyvät (Walker et al. 2001: 268). Esimerkiksi mustikan (*Vaccinium myrtillus*) on havaittu esiintyvän alueilla, joilla lumensyvyys on noin 80 cm, kun taas uuvan (*Diapensia lapponica*) esiintyminen indikoi ohutta, vain 20 cm paksuista lumipeitettä. Vaivaiskoivu (*Betula nana*) ei puolestaan koskaan kasva korkeammaksi kuin talvinen lumivaippa, sillä näin se voi suojata oksiaan talvella uhkaavalta kylmäkuivumiselta. Sitä ei siis esiinny ollenkaan siellä, missä lumen syvyys on erittäin vähäinen (Seppälä 1997b).



- A Tuulen pieksemää, todella kuivaa, lähes lumetonta
- B Kuivaa, ohut lumipeite
- C Kosteaa, lumipeite sulaa aikaisin
- D Kosteaa, myöhään sulava lumipeite
- E Todella kosteaa
- F Lumenviipymä

Kuva 3. Mesotopografian vaikutus lumen syvyyteen ja maaperän kosteuteen (Billings 1973; Walker 2001: 263, tekijän muokkaama).

Lumilaikut kontrolloivat esiintymisalueellaan maaperän kosteutta ja lämpötilaa sekä kasvukauden pituutta (Litaor 2008). Billings & Bliss (1959: 393) mukaan lumilaikkujen yläpuolisilla alueilla on tyypillisesti runsaasti muun muassa pajuja (*Salix*), joita pidetään lumilaikkujen indikaattorilajina, ja saroja (*Carex*). Lumilaikkujen kohdalla kasvidiversiteetti ja biomassa ovat pienimmillään, sillä lumilaikut voivat säilyä pitkään, jopa koko kesän ajan (Walker et al. 2001: 267) ja maaperä lumilaikkujen kohdalla voi olla suurirakeista ainesta, jonka vedenpidätyskyky on heikko (Körner 1999: 126). Olosuhteet lumenviipymien lähialueilla ovat kuitenkin suotuiset, ja monet harvinaiset kasvilajit esiintyvät lumilaikkujen alapuolisilla kosteilla alueilla, missä olosuhteet ovat ihanteelliset vaativille lajeille (alue C kuvassa 3). Tällaisilla alueilla on talvella paksu, suojaava lumikerros, joka kuitenkin sulaa aikaisin keväällä pois tarjoten riittävästi kosteutta ja auringon valoa; tarjoten siis suojaa talven kylmyydeltä ja kesän kuivuudelta. Tällaisten alueiden tuottavuus on myös suuri (Walker et al. 2001: 267). Sammalien biomassamäärän on todettu olevan suurempi sellaisilla alueilla, joilta lumi sulaa vasta kesä ollessa jo pitkällä. Lajirunsauteen sammalten kohdalla lumilaikuilla ei ole todettu olevan vaikutusta. Jäkälien määrä on vähäinen lumenviipymäalueilla (Billings & Bliss 1959: 394, Miller 1982: 89).

Lumi vaikuttaa alueen ravinteiden kiertoon sitoen ilmasta molekyylijä, jotka päätyvät lopulta maaperään tai vesistöihin. Alueilla, joilla on runsaasti lunta, on tavallisesti ravinneköyhä maaperä, joten lumensulamisvesien mukanaan tuomat ravinteet ovat elintärkeitä. Toisaalta keväiset sulamisvedet myös huuhtovat ravinteita mukanaan (Tranter & Jones 2001: 127). Typen ja fosforin määrissä on havaittu alueellisia eroja suhteessa lumenviipymiin. Lumilaikkujen yläpuolisilla paikoilla maaperässä on vähemmän typpeä ja fosforia, kuin lumilaikkujen alapuolisilla alueilla. Kaikkein runsasravinteisimmat alueet sijaitsevatkin laaksojen pohjilla ja ravinneköyhimmät paikat vuorten huipuilla (Miller 1982; Walker et al. 2001: 276).

## **2.6 Eliöt kasvillisuutta kontrolloivana tekijänä**

Arktisessa ja subarktisisa ympäristöissä eliöiden merkitys kasvillisuuden kannalta on tärkeä. Kasvinsyönti, laiduntaminen ja kolojen kaivelu, eliöiden symbionttiset suhteet sekä kilpailu resursseista vaikuttavat kaikki alueen kasvilajikompositioon ja biomassan määriin. Bioottisista tekijöistä merkittävimmät kasvidiversiteettiin vaikuttavat tekijät subarktisisessa ja

alpiinisessa ympäristössä ovat kasvilajien keskinäiset symbioosit sekä herbivoria (Bowman & Seastedt 2001; Bruun et al. 2006).

Subarktisessa ympäristössä kasvien keskinäiset vuorovaikutussuhteet voivat olla negatiivisia, jolloin kasvit kilpailevat resursseista tai positiivisia, eli jokin kasvi voi toimia toisen fasilitaattorina helpottaen selviytymistä karussa ympäristössä. Edellä mainittujen vaikutusten myötä voi myös syntyä tasapainotila, jolloin kumpikaan ilmiö ei ole dominoiva (Wipf et al. 2006). Subarktisisissa olosuhteissa fasilisaatio on melko tavallista. Erityisesti patjakasvien (mm. *Silene acaulis*) on todettu toimivan ”hoivaavana lajina” (*nurse plant*), jotka mahdollistavat suuremman putkilokasvien lajirunsauden alpiinisilla alueilla. Tyynymäisesti kasvavat kasvit tarjoavat suojaa muille lajeille (Antonsson et al. 2009). Carlsson & Callaghan (1991) ovat tutkineet kasvien positiivisia interaktioita Skandien pohjoisosissa. Eräiden varpujen (*Cassiope tetragona* ja *Empetrum hermaphroditum*) on todettu vähentävän lajirunsautta siellä missä kasvavat, sillä ne muodostavat tiiviitä yhteisöjä. Toisaalta näiden kasvien läsnäolo tarjoaa suojaa ja sopivan ekolokeron esimerkiksi tunturisaralle (*Carex bigelowii*), jonka suuret lehdet ovat etu kilpailtaessa valosta. Viimeaikaisen ilmaston lämpenemisen johdosta alpiiniset kasvit, jotka ovat tehokkaita kilpailijoita, ovat vallanneet alaa muilta kasveilta erityisesti ravinteikkailla alueilla. Karuilla alueilla tällaista kehitystä ei ole havaittavissa (Virtanen 2010). Kasvit kilpailevat olemassaolostaan paitsi toisten kasvien kanssa, niin myös esimerkiksi mikrobien kanssa. Kasvit kilpailevat mikrobien kanssa typestä ja fosforista, mikä voi vaikuttaa rajusti kasvien ravinteiden saantiin ja siten niiden mahdollisuuksiin selviytyä (Körner 1990: 156).

Kasvinsyöjillä on suuri merkitys ekosysteemiin (Rinnan et al. 2009). Subarktisen ympäristön ekosysteemin yksinkertaisuus altistaa eläinpopulaatiot rajuille syklisille kannanmuutoksille (Williams 1988: 222): jyrksijöiden vaikutus kasvillisuuteen lisääntyy sykleittäin, noin 4-5 vuoden välein ja hyönteisten massaesiintymisiä nähdään Skandeilla noin 10 vuoden välein. Porot laiduntavat tuntureilla ympäri vuoden, joten niiden vaikutus on jatkuvampaa (Nagy & Grabherr 2009: 139). Pienet jyrksijät aiheuttavat muutoksia kasvien levinneisyyteen, lajirunsauteen ja biomassaan syömällä ja kaivelemalla kolojaan sekä maaperän ravinnepitoisuuksiin ulosteidensa myötä. Jyrksijöiden vaikutus on ympärivuotista, sillä ne talvehtivat lumivaipan alla vaipumatta talviuneen tai –horrokseen, mutta niiden vaikutuksen merkitys korostuu erityisesti massaesiintymien aikaan (Körner 1999; Walker et al. 2001). Esimerkiksi tunturipopulit (*Lemmus lemmus*) ja harmaakuvemyyrät (*Clethrionomys*

*rufocanus*) vaikuttavat ympäristöön syömällä varpuja ja muita kasveja. Vaikutus voi olla myös myönteinen, sillä syötyjen kasvien tilalle voi kasvaa muita kasvilajeja ja maa-aineksen myllääminen nostaa ravinteita kohti maan pintaa (Virtanen et al. 1997; Körner 1999: 157). Hyönteisten merkitys tunturikasvien biomassaan perustuu hyönteisten ravintovaatimukseen. Hyönteisten massaesiintymisen aikana vaikutukset esimerkiksi tunturikoivuihin voivat olla katastrofaalisia, kun toukat syövät kaikki lehdet, eivätkä koivujen lisääntyminen ja kasvu onnistu kunnolla (Nagy & Grabherr 2009: 139). Ilmaston lämpeneminen on osasyynä Fennoskandiassa lisääntyneiden hyönteisten massaesiintymiin. Hyönteiset vähentävät radikaalisti puiden lehtimäärää, mikä vaikuttaa jo paikoin arktisen alueen hiilibudjettiin (Post et al. 2009).

Pienimuotoinen porojen laidunnus pitää biodiversiteetin rikkaana tarjoten aina uutta elintilaa monenlaisille kasveille, mutta liikalaidunnuksella voi olla kasvilajirunsausta pienentäviä vaikutuksia. Lisäksi liikalaidunnus ja tallaaminen aiheuttavat kasvien kasvumuotojen muutoksia sekä herkkien lajien (kuten varvut) korvaantumista laidunnusta paremmin sietävillä heinäkasveilla. Todella runsas laidunnus voi aiheuttaa muutoksia hydrologiassa, kasvipeitteen häviämistä ja eroosiota (Kullman 1997; Nagy & Grabherr 2009: 137). Alpeilla tehdyssä tutkimuksessa todettiin, että kohtuullisella laidunnuksella on positiivinen vaikutus kasvibiomassaan. Kuuden vuoden koejakson aikana alueella, joka oli eristetty kasvinsyöjiltä, oli 16 % vähemmän biomassaa kuin alueella, jossa karja sai laiduntaa vapaasti. Aidatun alueen lajirunsaus oli myös pienempi (Körner 1999: 157). Samanlaisia tuloksia on raportoitu myös Suomen Lapista. Eskelinen ja Oksanen (2006) ovat tutkineet kymmenen vuoden ajanjaksolla Kilpisjärvellä porojen laidunnuksen vaikutusta putkilokasvien, sammalten ja jäkälien määriin. Runsaasti laidunnetuilla alueilla jäkälien, sammalien ja heinäkasvien (*Graminoids*) biomassamäärät vähenivät, mutta muiden kuin heinäkasvien määrät kasvoivat hieman. Alueilla, joilla laidunnus oli tutkimusajanjaksolla vähentynyt, erityisesti jäkälien kohdalla havaittiin suurempia biomassamääriä. Kohtuullinen laidunnus näyttää johtavan lajirunsauden lisääntymiseen niin jäkälien, sammalten kuin putkilokasvienkin osalta, mutta raskaasta laidunnuksesta kärsivillä alueilla kasvilajikompositio muuttuu tunturikasvilajiyhteisöistä ruohostoyhteisöiksi (*grasslands*).

Tunturikasvit ovat sopeutuneet herbivorien läsnäoloon ja selviävät vuodesta toiseen näistä huolimatta. Mahdollisille tulokaslajeille, joita esimerkiksi muuttuvat ilmasto-olosuhteet saattavat liikutella uusille alueille, ei ole voinut lyhyessä ajassa kehittyä selviytymisstrategiaa



kasvinsyöjiä vastaan. Tulokaslajien saapuminen tuntureille voi hidastua tai olla mahdotonta tästä syystä. Kasvillisuus on oikeastaan herkempää muutoksille korkean tuottavuuden alueilla; ei pohjoisessa, missä herbivorialla on muutosta bufferoiva vaikutus (Virtanen 2010). Ilmaston lämpenemisen vaikutukset kasvillisuuteen riippuvatkin osaksi siis herbivorien, kuten porojen, läsnäolosta (Rinnan et al. 2009).

Huomattava enemmistö, noin 80 %, maailman kasvilajeista elää symbioosissa heimoonsa erikoistuneen mykorritsasienien kanssa. Ne auttavat kasvia saamaan maaperästä tarvitsemansa ravinteet (Cambell & Reece 2005: 620). Kaikki tunnetut mykorritsa -sienityypit esiintyvät myös subarktisessa ja alpiinisessa ympäristössä. Niiden määrä kuitenkin vähenee korkeuden kasvaessa. Korkealla meren pinnan yläpuolella elävät kasvit kompensoivat tätä kasvattamalla pitkät juuret (Körner 1999: 163). Maaperän ominaisuuksilla on vaikutusta siihen, kuinka runsaasti kasvilajit hyödyntävä symbionttejaan. Lesica & Antibus (1986) totesivat tutkimuksissaan, että alpiinisilla alueilla, joissa maaperässä on runsaasti kalkkia ja piitä, mykorritsaatio (*mycorritzation*) on laajempaa. Tämä johtunee fosfaattien vähäisistä pitoisuuksista. Toisaalta alueilla, joissa on märkää ja ravinteikasta, esiintyy vähemmän mykorritsaa (Michelsen et al. 1996). Alpiinisella alueella lähes kaikilla dominoivilla kasvilajeilla on symbionttinen mykorritsa (Bowman & Seastedt 2001: 177).

## **2.7 Muuttuvat ilmasto-olosuhteet ja subarktis-alpiininen luonto**

Maapallon ilmastot ovat muuttuneet useasti kautta aikojen johtuen suureksi osaksi maapallon planetaarisuuteen liittyvistä ilmiöstä. Nykyinen muutos johtaa kohti lämpimämpää planeettaa, ja muutoksen nopeuden syyksi epäillään antropogeenistä alkuperää olevaa kasvihuonekaasujen lisääntymistä ilmakehässä. Pohjoisilla alueilla ilmaston lämpeneminen on nopeampaa kuin muualla, lämpötilat kohoavat jopa kaksi kertaa nopeammin kuin maapallon muilla alueilla. On ennustettu, että seuraavan sadan vuoden aikana vuotuiset keskilämpötilat kohoavat 2–9 °C, mikä on huomattavasti nopeampi muutos kuin koskaan aikaisemmin (IPCC 2007). Tällä epäillä olevan suuri vaikutus arktisiin ja subarktisiin lajeihin ja jopa sukupuuttoja on ennustettu (mm. Parmesan 2006; Rinnan et al. 2009; Post et al. 2009). Lämpenevä ilmasto johtaa ääriolosuhteiden yleistymiseen: useammin hyönteisinvaasioita, nopeita ja suuria lämpötilojen muutoksia, jääpeitteen pienenemistä, sadannan lisääntymistä, kuivuutta, metsäpaloja, jäätiköiden sulamisvesitulvia ja ikiroudan sulamista. Vaikutuksia on

kuitenkin hankala ennustaa ja vuorovaikutussuhteet eivät aina ole lineaarisia (Post et al. 2009).

Ilman lämpötilan ja kasvillisuuden välillä vallitsee kausaalinen suhde, joten muutokset lämpötiloissa johtavat väistämättä muutokseen kasvibiomassassa ja -lajirunsaudessa (Clarke 2007: 228). Jackson ja Overpeck (2000) jakavat mahdolliset ilmastonmuutoksen vaikutukset neljään: 1) kasvi jatkaa kasvuaan samassa ekolokerossa, 2) kasvi siirtyy paikallisen ilmastogradientin mukana lämpötilaltaan ja kosteudeltaan suotuisille alueille, 3) kasvi muuttaa uudelle alueelle ja häviää entiseltä esiintymisalueeltaan kokonaan, 4) kasvi häviää kokonaan entiseltä esiintymisalueeltaan.

Perinteisesti on ajateltu, että lämpenevä ilmasto ajaa pohjoisten alueiden kasvilajeja ahtaalle, vaikka kasvukausi on pidentynyt parinkymmenen viimevuoden aikana ja maaperän kosteus sekä sadanta lisääntyneet. Kasvilajien siirtymisestä kauemmaksi merenpinnasta ei kuitenkaan ole riittävästi empiirisesti tutkittua tietoa (Kullmann 2010), poikkeuksena kuitenkin muun muassa Lang et al. (2012) ja Virtanen et al. (2010) tekemät tutkimukset. Esimerkiksi Skandien pohjoisosissa tehdyissä tutkimuksissa on huomattu vain muutaman putkilokasvilajin siirtyneen korkeusgradienttia ylöspäin (*Melampyrum sylvaticum* ja *Salix lapponum*) (Virtanen et al. 2010). Arktisten ja subarktisten alueiden kohtalo ei näytä siis lohduttomalta. Alpiiniset ympäristöt ovat hyvin monimuotoisia ja tarjoavat runsaasti erilaisia mikrohabitaatteja, joten kasvilajien suuri sukupuuttoaalto ei ole todennäköistä, ainakaan yksin ilmaston lämpenemisen johdosta (Kullman 2010). Kasvillisuuden herkkyys ilmaston muutokselle riippuu tuottavuudesta, fysikaalisista ja bioottisista häiriötekijöistä sekä kasvilajikompositiosta ja -rikkaudesta. Lajistoltaan rikkaat alueet kestävät muuttuvia olosuhteita paremmin kuin vähälajiset alueet (Virtanen 2010). Lämpimämpi ilmasto voi olla jopa hyödyllistä alpiinisten alueiden biodiversiteetille (Litaor et al. 2008). Nykyään puhutaankin arktisten ja subarktisten alueiden ”vihertymisestä” (*greening*), joka viittaa lajirunsauden ja biomassan kasvuun (Kullman 2010; Hjort & Luoto 2009). Toisaalta Ruotsin Skandeilla ja Alaskassa tehty pitkäaikaistutkimus osoittaa, että sammalien ja erityisesti jäkälien lajimäärässä on tapahtunut vähenemistä, joka voidaan liittää lämpenevään ilmastoon (Lang et al. 2012). Ennusteet osoittavat, että ilmaston lämpeneminen johtaa arktisella alueella erityisesti heinäkasvien biomassan kasvuun, mutta jäkälien ja sammalien biomassojen ennustetaan vähenevän (Litaor et al. 2008; Post et al. 2009). Lisäksi pohjakerroksessa esiintyvä sammalpeite saattaa ilmaston

lämpenemisen vaikutuksessa korvautua ainakin osittain jäkälillä, mikä osaltaan vaikuttaa negatiivisesti sammalten biomassaan ja lajirunsauteen (Molau & Alatalo 1998).

Ilmastonmuutoksen vaikutusmekanismit ovat laajat ja moninaiset. Lämpenemisellä on vaikutusta lumipeitteeseen, ja näin ollen myös kasvien kasvuolosuhteisiin. Vaikutukset näkyvät alueilla, joiden kasvillisuus on sopeutunut tavalla tai toisella säännölliseen lumipeitteeseen. Muutoksia tulee tapahtumaan kasvien levinneisyydessä. Esimerkiksi alppiniittyjen epäillään siirtyvä korkeusgradienttia ylöspäin (Litaor et al. 2008). Kasvien vuosittaisen elinkierron vaiheiden ajoittumisessa nähtäneen tulevaisuudessa myös muutoksia. Groisman & Davies (2001: 31–32) mukaan ilmaston lämpeneminen kasvattaa lumikerroksia lisääntyvän sadannan myötä. Lumikerroksen ominaisuudet voivat myös muuttua niin, että siitä tulee entistä jäisempää ja tiiviimpää johtuen lisääntyvistä lämpimämmistä talvipäivistä, mikä vaikeuttaa kasvien selviytymistä talven yli. Pysyvän lumipeitteen saapumisen ajankohta voi muuttua epäsäännöllisemmäksi ja haihdunnan määrässä voi tapahtua suuria ajallisia vaihteluita kuivien kesäpäivien määrän lisääntyessä. Tällä on vaikutuksia koko maaperän hydrologiseen järjestelmään. Muutoksen ollessa nopea, eivät kasvit välttämättä pysty sopeutumaan uudennlaisiin olosuhteisiin.

Lämpenevä ilmasto vaikuttaa myös maaperän virtaus- ja haihduntaominaisuuksiin (Groisman & Davies 2001) sekä roudan laajuuteen ja temporaaliseen pituuteen. Ilmaston lämpeneminen nopeuttaa periglasiialisten ilmiöiden prosesseja ja niiden runsastuminen tai väheneminen vaikuttaa kasvien elinympäristöihin; siksi niiden tutkiminen on tärkeää (Hjort & Luoto 2009). Maaperän alkuaineiden osuuksissa on myös havaittu muutoksia johtuen muutoksista lämpötiloissa. Entistä lämpimämpi ilmasto kiihdyttää maaperän merialisaatiota ja lisää maaperän ravinnepitoisuutta ainakin fosforin ja hiilen osalta (Nadelhoffer et al. 1991). Lämpenevän ilmaston vaikutuksista maaperän typen määrään on kahdenlaisia tutkimustuloksia, joiden mukaan typen määrä joillakin paikoilla lisääntyy ja toisilla vähenee (Nadelhoffer et al. 1991; Rinnan et al. 2009). Kasvillisuuden muutosherkkyys ilmaston lämmitessä riippuu tuottavuuden, biotisten ja abioottisen tekijöiden sekä kasvien lajikomposition ja –rikkouden välisistä interaktioista. Geomorfologinen disturbanssi edesauttaa lämpenemisestä johtuvia muutoksia, kun taas runsaalla diversiteetillä on vakauttava merkitys (Virtanen et al. 2010). Osa ilmastonmuutoksen vaikutuksista on vielä epäselviä. Lisäksi lajienväliset interaktiot voivat ”naamioida” ilmaston lämpenemisen merkityksen (Post et al. 2009).

### 3 Tutkimusalue

#### 3.1 Sijainti

Tutkimusalueena on Enontekiön kunnassa, Tunturi-Lapissa, sijaitseva Kilpisjärven alue (kuva 4). Tutkimusaineistoa on kerätty viideltä tunturilta: Iso-Malla (952 m mpy 69°04'49" N, 20°38'46" E, ), Pikku-Malla (739 m mpy 69°03'18" N, 20°44'36" E) Saana (1029 m mpy, 69°02'35" N, 20°51'40" E), Jehkats (960 m mpy, 69°04'35" N, 20°50'10" E), josta käytetään myös nimeä Korkea-Jehkas, sekä Lammasoivi (737 m mpy 68° 54' 45" N, 21° 39' 84" E), joka sijaitsee noin 30 kilometriä Saanasta kaakkoon. Tuntureiden tarkemmat sijainnit näkyvät kuvassa 5. Kilpisjärvellä sijaitsee kaksi suojelualuetta: Mallan luonnonpuisto ja Saanan luonnonsuojelualue.



Kuva 4. Kilpisjärven sijainti Pohjois-Suomessa.

#### 3.2 Geologia

Kilpisjärven alue on Suomessa ainutlaatuinen, koska siellä Suomen kallioperä sivuaa Skandien vuorijonon reunaa. Kilpisjärven peruskallio koostuu pääosin prekambrisesta peruskalliosta, joka on iältään noin 1,9 miljardia vuotta vanhaa (Alalammi 1988). Paikoitellen peruskallio on vieläkin vanhempaa, noin 2,5 miljardia vuotta sitten syntynyttä

arkeesista peruskalliota. Sen päällä on nuorempaa, 400 miljoona vuotta vanhaa paleotsooista sedimenttikiveä. Kaledoninen vuorenpoimutus muodosti alueelle vuoriston, joka aikojen saatossa kului jättäen jälkeensä vain muinaisten vuorten juuret. Kilpisjärven korkokuva kohosi uudelleen tertiäärikaudella, mutta eroosivoimat ovat kuluttaneet ja madaltaneet aluetta (Eronen 2004: 49–50). Yleisiä kivilajeja Kilpisjärvellä ovat granodioriitti, konglomeraatti, kvartsidioriitti, gneissi, graniitti, dolomiitti ja liuskeet (Alalammi 1990; Seppälä 2004: 65).

### **3.3 Geomorfologia**

11 500 vuotta sitten päättynyt jääkausi jäätiköineen ja sulamisvirtoineen on muovannut aluetta: Kilpisjärveltä löytyy muun muassa U-laaksoja, onsiloita, erilaisia moreenimuodostumia (mm. ablaatio-, pääte- ja kumpu-), glasifluviaalisia deltoja, harjuja ja lieveuomia (Eronen 2004: 54–55). Kilpisjärvellä on paljon avokallioita, ja alueita, joiden maapeite on alle metrin paksuinen. Paljon on myös pohjamoreenin peittämiä alueita. Maaperän paksuus on paikoin todella pieni ja peruskallio tulee vastaan jo muutamien senttien syvyydessä. Maannoksena subarktisella alueella on podsoli, soilla on turvetta (Alalammi 1990).

Kilpisjärveä luonnehtivat laaja-alaiset kohoumat, joiden rinteet ovat jyrkkiä ja pahtoja esiintyy yleisesti. Alueella sijaitsee useita tuntureita ja suhteelliset korkeuserot ovat suurimmillaan noin 600 metriä. Tutkimusalueella sijaitsee pieniä tunturilampia, sekä muutamia suurempia järviä: Kilpisjärvi (473 m mpy), Siilasjärvi (484 m mpy) ja Saanajärvi (681 m mpy). Tektoniset liikunnot ovat muovanneet aluetta menneinä vuosimiljoonina, muuta nykyään erityisesti periglasiialiset, fluviaaliset ja eoliset prosessit muokkaavat maisemaa. Koko Pohjois-Suomi sijaitsee epäjatkuvan ikiroudan alueella. Ainoita todellisia ikiroutamuodostumia Käsivarren Lapissa ovat palsakummut (Seppälä 1997b). Ikiroutaa esiintyy myös jonkin verran tuntureiden puurajan yläpuolisilla alueilla, missä lumipeitteen ohuus mahdollistaa sen muodostumisen. Esimerkiksi Saana-tunturin ikiroudan paksuuden arvioidaan suurimmillaan olevan jopa 100 m (Seppälä 2004: 74), keskimääräisen roudan syvyyden ollessa alle 200 cm (Seppälä 1997).

Pakkasrapautumisen aikaansaamat muodostumat, kuten rakkakivikot, ovat yleisiä. Alueella esiintyy myös muita periglasiialisista alkuperää olevia muodostumia, kuten kuviomaita,

palsoja, gelifluktioterasseja, taluskeiloja ja maan pinnalle routailmiöiden vaikutuksesta kohonneita kivilohkareita sekä hienojakoisen maa-aineksen lohkeamia (Seppälä 1997; 2004). Kilpisjärven tunturien rinteillä tapahtuu myös erilaisia massaliikuntoja. Sohjuvyöryt ja solifluktio ovat tavallisia (Alalammi 1986; Seppälä 2004: 69). Solifluktion nopeus Saanan rinteillä on noin 2cm / vuosi (Seppälä 1997). Lumivyöryjen kulkureittejä, lumivyöryarpia, voi kesälläkin havaita maisemassa kaatuneen kasvillisuuden perusteella (Seppälä 2004: 71).

Lumenviipymät ovat tavallisia Kilpisjärven alueella ja nivaatiotapahtumia voi nähdä erityisesti Iso - Mallan ja Saanan itärinteillä ja Jehkatsin kaakkoisrinteellä. Fluviaalisista ilmiöistä merkittävimpiä alueella ovat lumensulamisvedet ja suuret kevättulvat, jotka voivat olla rajuja. Virtaavan veden mukana kulkeutuu materiaalia kohti rinteiden alaosia (Seppälä 2004: 70). Keväisestä runsasvetisyydestä huolimatta tunturipurot voivat kuitenkin kuivua kokonaan kesällä (Seppälä 1997)

### **3.4 Ilmasto**

Kilpisjärven ilmasto on subarktinen. Vuoden keskilämpötila jää nollan alapuolelle (-2,3 °C). Terminen kesä kestää vain noin 40 päivää, kun puolestaan terminen talvi kestää lähes 200 päivää. Vuoden lämpimin kuukausi on heinäkuu, jonka keskilämpötila on + 10,9 °C. Talven kylmimmän kuukauden, tammikuun, keskilämpötila on -13,6 °C. Vuotuinen sadanta on noin 460–700 mm ja sateisin kuukausi heinäkuu, jolloin sataa keskimäärin 67 mm (Kilpisjärven ilmasto 2010; Venäläinen 2004: 43). Vain noin 50 kilometrin päässä sijaitseva Jäämeri vaikuttaa lämpötiloihin. Ilman meren lämmittävää vaikutusta Kilpisjärven lämpötilat olisivat noin 2–3 °C kylmempiä ja sadanta olisi vähäisempää. Fennoskandian pohjoisosissa Auringon säteilybalanssi on negatiivinen ja se on suuruudeltaan 72 000 cal /cm<sup>2</sup> (Tikkanen 2005). Kilpisjärvelle kertyy talvisin lunta lähes metri. Lumen syvyys on suurimmillaan keväällä: huhtikuun keskimääräinen lumen syvyys on 96 senttiä. Edellä mainitut luvut perustuvat vuosien 1971–2000 aikana tehtyihin mittauksiin (Kilpisjärven ilmasto 2010). Eniten lunta kertyy tunturikoivikoihin, joissa tuulen vaikutus kinostumiseen on vähäisempi kuin puurajan yläpuolella. Osa lumipeitteestä ei sula kesän aikana, ja tunturien rinteillä näkyy lumilaikkuja (Seppälä 2004: 70). Ilmaston muuttuminen lämpimämmäksi näkyy myös Kilpisjärvellä. Viimeisen 26 vuoden aikana vuotuiset keskilämpötilat ovat nousseet 14 %, sademäärät kohonneet 20 % ja kasvukausi pidentynyt 8-10 päivää (Virtanen 2010).

Kilpisjärvi kuuluu pääosin subarktiseen vyöhykkeeseen, mutta korkeimpien kohoumien lakiosien voidaan katsoa kuuluvan arktiseen vyöhykkeeseen. Koska Kilpisjärvi sijaitsee kaukana pohjoisen napapiirin pohjoispuolella, on kasvukausi siellä lyhyempi kuin muualla Suomessa. Keskimäärin sen pituus on noin 100 päivää (Alalammi 1988). Kasvukausi alkaa yleensä vasta kesäkuun puolenvälin jälkeen. Tyypillisesti kasvukauden lämpösumma (päiville, joiden keskilämpötila on yli 5 °C) on noin 350 °Cvrk, mikä on yli kolme kertaa pienempi kuin eteläisessä Suomessa (Venäläinen 2004:43).

### 3.5 Kasvillisuus

Enontekiön tunturialue on alpiinisen kasvillisuuden ”hotspot”, jossa on runsaasti myös uhanalaisia kasveja. Kilpisjärvellä esiintyy 434 putkilokasvilajia, joista 28 on sellaisia, joita ei muualla Suomessa esiinny. Koko Enontekiön kunnan alueelta löytyy sammallajeja yhteensä 445, joista 39:ää ei esiinny missään muualla Suomessa (Kilpisjärven kasvillisuus 2010). Käsivarren suurtunturien sijainti paikassa, jossa vaikuttavat sekä mereinen että mantereinen ilmasto, on tärkeä tekijä kasvilajien esiintymiseen. Topografian, maaperän ravinteisuuden, pienilmaston, valon määrän ja kosteusolosuhteiden vaikutuksesta kasvillisuus on usein mosaiikkimaista. Tuntureilla voidaan katsoa esiintyvän seitsemän erilaista kasviyhteisöä: kangas-, niitty-, kallio-, vyörySORA-, lumenviipymä-, suo ja vesikasviyhteisöt (Partanen & Väre 2009). Tunturipaljakalla kasvillisuus jakautuu kolmeen karkeaan horisontaaliseen vyöhykkeeseen. Nämä ovat ala-, keski- ja yläpaljakkia, joista Kilpisjärvellä esiintyy ala- ja keskialjakkia (Laine 2004: 83).

Puuraja sijaitsee etelärinteillä noin 600 metrin korkeudella merenpinnasta ja pohjoisrinteillä sata metriä alempana. Poikkeuksellisesti metsänrajapuuna on havupuiden sijasta mutkarunkoinen tunturikoivu (*Betula pubescens ssp. czerepanovii*) (Alalammi 1988). Porot käyttävät tunturikoivun lehtiä ja taimia ravintonaan, joten on löydetty viitteitä siitä, että Kilpisjärvellä porojen laidunnus pitää puurajan alempana, kuin mitä se luontaisesti olisi. Tunturikoivujen lisäksi muita puulajeja ei juuri esiinny, lukuun ottamatta harvalukuisia haapoja (*Populus tremula*), raitoja (*Salix caprea*) ja pihlajia (*Sorbus*) (Laine 2004: 78–79). Näiden lisäksi Kilpisjärven alueella elää joitakin mattomaisesti kasvavia, mutta puuvartisia kasveja, kuten verkkolehtipaju (*Salix reticulata*) ja vaivaiskoivu (*Betula nana*) (Partanen &

Väre 2009). Kosteiden alueiden tunturikoivikoita voidaan kuvailla sanalla rehevä. Kenttäkerroksessa viihtyvät saniaiset (*Pteridophytina*), mesiangervo (*Filipendula ulmaria*), kullero (*Trollius europaeus*) ja huopaohdake (*Cirsium helenioides*). Karummilla paikoilla tunturikoivut jäävät matalimmiksi ja kenttäkerroksen kasvillisuutta leimaavat mustikka (*Vaccinium myrtillus*), kultapiisku (*Solidago virgaurea*), metsätähti (*Trientalis europaea*) ja ruohokanukka (*Cornus suecica*). Kaikkein kuivimmilla paikoilla tunturikoivikoissa esiintyy mustikkaa, variksenmarjaa (*Empetrum nigrum*) ja poronjäkälää (*Cladina rangiferina*) (Laine 2004: 78–79).

Niukkaravinteisilla tunturikankailla valtalajeina on usein varpuja ja jäkäliä. Kalkkivaikutuksen alaisilla kankailla esiintyy puolestaan enemmän ruohoja, vaikka variksenmarja onkin lajimäärällisesti eniten edustettuna. Missä kosteusolosuhteet ovat suotuisimmat, esiintyy niittymäistä kasvillisuutta. Tällaisia paikkoja löytyy etenkin tunturipurojen varsilta, lumenviipymäalueilta ja pahtojen alta. Yleisiä niittymäisten alueiden lajeja ovat muun muassa metsäkurjenpolvi (*Geranium sylvaticum*) ja kullero, sekä tunturisara (*Carex bigelowii*), tunturivihvilä (*Juncus trifidus*) ja lampaannata (*Festuca ovina*), joita esiintyy erityisesti keskialjakan niityillä. (Kilpisjärven kasvillisuus 2010).

Alapaljakkaa, joka lasketaan alkavaksi puurajan yläpuolelta, leimaavat metsien kasvilajit, kuten katajat (*Juniperus*), pajut (*Salix*) ja mustikka. Korkeammilla, keskialjakkaan kuuluvilla alueilla esiintyy varsinaisia tunturikasvilajeja, yleisesti muun muassa liekovarpiota (*Cassiope tetragona*) (Laine 2004). Iso osa Kilpisjärven metsistä lasketaan kuuluvaksi jäkälätyypin metsiin (Alalammi 1988). Soita alueella on niukasti johtuen suurista korkeuseroista. Useimmiten suot ovat lettomaisia. Turvekerros on yleensä ohut ja suot ovat ravinteikkaita (Kilpisjärven kasvillisuus 2010).

Kilpisjärvi sijaitsee vain noin 40 kilometrin päässä Pohjois-Atlantista, mikä vaikuttaa alueen lajistoon. Esimerkiksi ruohokanukkaa, joka esiintyy yleisesti koko maassa meren tuntumassa, esiintyy myös Kilpisjärvellä (Partanen & Väre 2009; Laine 2004: 78). Meren läheisyys myös lämmittää ilmastoa talvella ja viilentää sitä kesällä (Venäläinen 2004: 43). Omaleimaisia kasvuolosuhteita Kilpisjärven alueelle muodostaa Kaledonisten ylityöntölaattojen poimuttumisen yhteydessä paljastuneet kalkkipitoiset kasvualustat, joissa esiintyy lehtomaisen reheviä kasviyhteisöjä. Tällaisia voi havaita Saanan länsirinteellä sekä Iso-Mallan ja Pikku-Mallan etelärinteillä. Vaikka kalkkivaikutus on hyvin paikallista (Eurola et



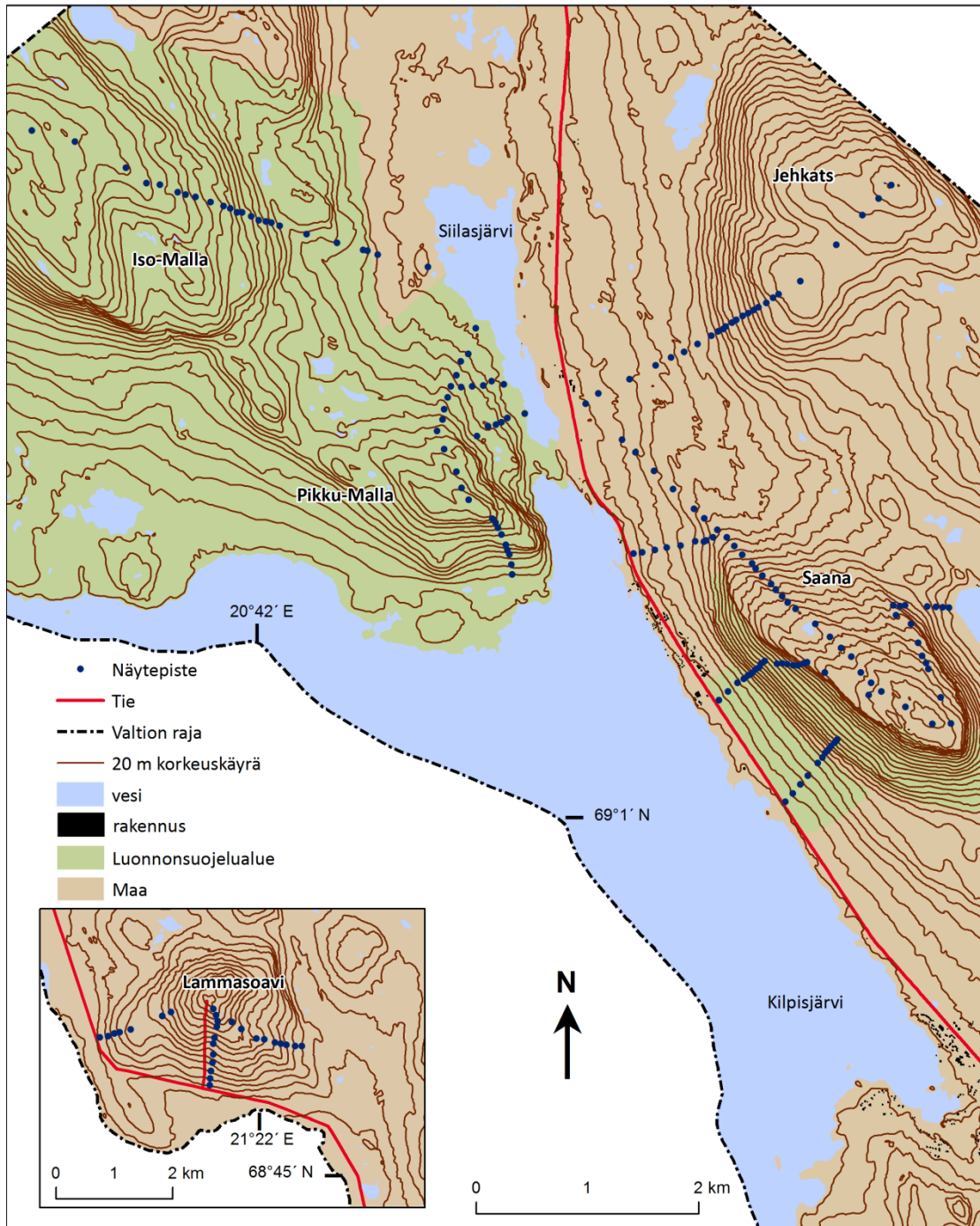
al. 2003), ei missään muualla Fennoskandiassa esiinny näin paljon kalkinsuosijalajeja (Laine 2004). Myös lumenviipymäpaikoilla on omanlaisensa kasvilajisto verrattuna ympäröivään maa-alueeseen. Lumilaikkujen tienoilla ja pitkään lumen alla olevilla alueilla esiintyy matalia ruohoja, varpuja ja sammalia (Kilpisjärven kasvillisuus 2010).

Nisäkkäiden ja hyönteisten vaikutusta kasvillisuuteen on tutkittu Kilpisjärvellä paljon. Poro (*Rangifer tarandus tarandus*), tunturisopuli (*Lemmus lemmus*), harmaakuvemyyrä (*Clethrionomys rufocanus*) ja tunturimittari (*Epirrata autumnata*) ovat tunnettuja kasvituhojen aiheuttajia Kilpisjärven alueella. Eläimet syövät kasvillisuutta ja muokkaavat maaperää kaivelemalla koloja ja tallaamalla (Alalammi 1988; Virtanen et. al. 1997; Eskelinen & Virtanen 2005; Eskelinen & Oksanen 2006). Joinakin vuosina mittarit (*E. autumnata* ja *Operophtera brumata*) ovat aiheuttaneet massiivista tuhoa syömällä alueen kasvillisuuden niin, että vaikutukset näkyvät vielä vuosienkin kuluttua (Alalammi 1988).

## 4 Aineistot ja menetelmät

### 4.1 Havaintoaineisto

Tässä tutkimuksessa on hyödynnetty Kilpisjärven alueelta aikaisemmin tehtyjen tutkimusten aineistoa (ks. Virtanen et al. 2010) ja täydennetty sitä kirjoittajan toimesta kerättyin lisäaineistoin. Mukana on tietoja 193 näytepisteeltä, viideltä eri tunturilta (kuva 5).



Kuva 5. Näytepisteiden sijainnit Kilpisjärven alueella sekä Lammasoavin rinteillä (Maanmittauslaitos, maastotietokanta 2009, tekijän muokkaama).

Kuten kuvasta 5 näkyy, näytepisteet sijaitsevat vertikaalisina linjoina tunturien rinteillä noin 20 korkeusmetrin etäisyyksillä toisistaan. Korkeimmalla sijaitsevat pisteet ovat 1020 metriä meren pinnan yläpuolella ja matalimmatkin näytepisteet sijaitsevat 460 m mpy. Näytepisteen halkaisija on noin 10 m ja aineisto on kerätty neljältä 1 m<sup>2</sup> kokoiselta alueelta näytepisteen keskikohdasta katsottuna neljään eri suuntaan. Tutkimusalue käsittää subarktista tunturikoivumetsää ja puutonta tundraa sekä näiden vaihtumisvyöhykkeitä. Mallinnukseen käytetyt muuttujat ja aineiston tunnuslukuja on esitetty taulukossa 2.

Taulukko 2 . Tutkimuksessa käytetyt muuttujat ja aineiston tunnuslukuja.

Ympäristömuuttujat	minimi	maksimi	keskiarvo	keskihajonta
korkeus (m mpy)	464,00	1024,00	683,63	149,14
säteily (Mj cm <sup>-2</sup> y <sup>-1</sup> )	0,19	0,86	0,45	0,13
kaltevuus (°)	0	48,39	15,62	9,43
geom. Dist (%)	0	228,00	27,23	45,01
Ca (ppm)	2,90	2848,13	298,54	513,69
Na (ppm)	0	9,29	1,12	2,23
Mg (ppm)	0,84	520,73	54,33	84,18
Fe (ppm)	0,71	262,86	45,13	49,99
K (ppm)	2,49	198,95	39,34	30,59
P (ppm)	0	27,36	1,49	2,95
kosteus (%)	4,56	58,78	21,86	10,45
purot (%)	0	100,00	5,64	15,09
lumi (%)	0	28,00	0,26	2,18
Vastemuuttujat				
biomassa (g/m <sup>2</sup> )	0	6232,43	901,82	897,02
putkilo bm	0	1249,38	331,35	247,83
sammal bm	0	258,75	44,37	48,21
jäkälä bm	0	148,75	21,75	23,41
lajirunsaus (kpl)	17	85	46,19	14,87
putkilo lr	6	45	17,15	9,19
sammal lr	4	38	13,34	5,51
jäkälä lr	0	31	15,70	7,97

Tiedot korkeudesta (m mpy), biomassa- ja lajimääristä sekä geomorfologisten ilmiöiden peittoprosenteista (nivaatio, deflaatio, kryoturbaatio, soliflukatio ja periglasiaaliset prosessit) näytealoilla sekä digitaalisesta korkeusmallista johdetut ympäristömuuttujat (Auringon säteily, rinteiden viettosuunta ja kaltevuus) on saatu professori Miska Luodolta. Näytepisteiltä kerätyt yksityiskohtaiset kasvillisuusmuuttujatiedot löytyvät Virtanen et al. (2010) liitteistä. Kokonaisbiomassamäärissä on mukana myös mahdolliset puut, mutta putkilokasvibiomassaan

ei ole laskettu mukaan puiden osuutta. Geomorfologisen disturbanssin prosentuaalinen osuus näytealaa kohden voi paikoin olla yli 100 %, sillä samalla alueella voi vaikuttaa monta eri prosessia samaan aikaan. Kosteusmittaukset sekä lumilaikku- ja purotietojen keräämisen on tehnyt kirjoittaja. Maaperänäytteistä suurimman osan on kerännyt professori Jan Hjort ja niiden kemialliset analyysit on tehnyt kirjoittaja.

#### 4.1.1 Kosteusmittaukset

Kosteusmittaukset suoritettiin kesällä 2010 kesä-heinäkuun vaihteessa. Mittausarvoja otettiin jokaisen näytepisteen kohdalla viisi: näytepistettä markkeeraavan merkkitikun kohdalta, sekä noin viiden metrin säteellä ylärinteeseen, alarinteeseen sekä rinteen suuntaisesti poikittain mittatikkuun nähden oikealle ja vasemmalle. Jos mittauspaikalla ei ollut tarpeeksi hienomaata tai rinne oli liian jyrkkä, on mittari laitettu vinoon, silmämääräisestä arvioiden 45 - 90° kulmaan mittaajan kehoon nähden, jotta tulos on saatu. Jokaiselta näytealalta otettiin kosteusarvot viidestä kohdasta siten, että kosteusmittari painettiin maahan kolme kertaa ja saatujen arvojen mediaanitulos kirjattiin ylös. Varsinainen analyyseissä käytettävä kosteusprosenttiarvo laskettiin näytepisteeltä otettujen viiden mittaustuloksen mediaanina. Kosteusmittarin toimivuutta seurattiin jokaisen kenttäpäivän aamuna ottamalla kosteuslukema ylös samasta kohdasta tutkimusaseman pihalla.

Mittauksiin käytettiin Field Scout Digital Moisture Sensor<sup>®</sup> maaperäkosteusmittaria (kuva 6). Laitteen toiminta perustuu maa-aineksen sähkönjohtokykyyn (Turf-Tec 2011). Laite mittaa ajan, joka sähköimpulssilta kuluu anturien väliin jäävän maa-aineksen lävistämiseen ja tämän perusteella saadaan laskettua maaperän kosteusprosentti  $\pm 3$  %:n tarkkuudella. Elektromagneettisen aallon nopeus maaperässä riippuu maamassan sähköisestä läpäisevyydestä, johon vaikuttavat veden, ilman ja maaperän erilainen sähkönjohtavuus. Mittalaitteessa oleva elektroniikka luo ja aistii palaavaa korkeaenergistä signaalia, joka kulkee edestakaisin maaperässä antureiden välillä. Korkean taajuuden signaali muutetaan laitteessa vwc:ksi (*volumetric water content*), eli veden prosentuaaliseksi määräksi tilavuusyksikköä kohden (Field Scout manual 2009). Field Scout<sup>®</sup> -mittarilla otetut kosteusprosenttiarvojen luvataan olevan luotettavia aina 50 % arvoihin asti (Turf-Tec International 2011).



Kuva 6. Kosteusmittaukset tehtiin Field Scout –laitteella (kuva tekijän).

#### **4.1.2 Lumi- ja puroaineisto**

Jokaiselta 193 näytepisteeltä kerättiin tietoja lumen läsnäolosta alkukesällä. Kunkin näytepisteen kohdalla arvioitiin, kuinka suuren alan lumilaikku peitti; arvot ovat siis prosenttiosuuksia kutakin alaa kohden. Näytepisteiltä arvioitiin myös väliaikaisten lumensulamispurojen osuutta (%) koealasta. Tarkastelussa erotettiin vetiset norot ja kuivat norot, mutta tilastollisissa analyyseissä nämä on yhdistetty samaksi muuttujaksi. Apuna käytettiin mittanauhaa. Havainnot on tehty kesä- ja heinäkuussa 2010.

#### **4.1.3 Maaperänäytteet**

Maaperänäytteet on kerätty kahdessa erässä. Lammasoavin näytteet kerättiin kesäkuussa 2010 (tekijä), muiden kohteiden näytteet kerättiin kesällä 2009 (Jan Hjort). Jokaista näytettä otettiin Minigrip-pussiin noin 200g. Näytteet on otettu muovilapiolla karikkekerroksen alta, mineraalimaasta näytepisteen keskikohtaa markkeeraavan kepin kohdalta. Ennen analysointia näytteitä säilytettiin viileässä sekä suojattuna valolta ja hapelta.

#### **4.2 Laboratorioanalyysit**

Ensiksi maaperänäytteet pakastettiin ja vakuumikyilmäkuivattiin, jotta vesi saatiin poistettua sublimoitumalla. Tällä menetelmällä kuivattaessa näytteistä ei häviä muita aineita veden lisäksi. Seuraavaksi näytteet seulottiin silmäkooltaan 2 mm olevan muovikankaan läpi (kuva

7). Näin eroteltiin näytteestä suuret kivet pois ja mineraalimaa-aines, josta kasvi voi ottaa ravinteita käyttöönsä, jäi analyysija varten. (ISO 11464).

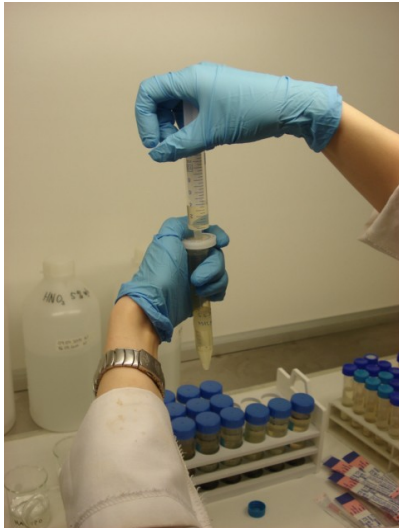


Kuva 7. Näytteiden seulontaa.  
(kuvat tekijän)



Kuva 8. Näytteet automaattiravistelijassa.

Näytteiden käsittelyssä käytettiin heikkouuttomenetelmää ja ICP-MS-laitetta. Makroravinteiden uuttaminen tapahtui ammoniumasetaatin ( $C_2H_7NO_2$ ) avulla (ks. Nham 2010). Koeputkiin punnittiin näytettä 4 g ja lisättiin 40 ml ammoniumasetaattia. Näytteiden annettiin liueta 30 minuutin ajan automaattisessa ravistelijassa, joka heilautti koeputkia noin 180 kertaa minuutissa (kuva 8). Sen jälkeen koeputket aseteltiin sentrifugiin 10 minuutin ajaksi (2000 rpm). Ennen ICP-MS-laitteella analysointia näytteet imettiin koeputkista injektioneuloilla, ja suodatettiin  $0,45\mu m$  kokoisilla suodattimilla, kuten kuvassa 9 näkyy. Kyseinen suodattimen silmäkoko vastaa kiinteän ja liuennon aineen rajaa: suuremmat kuin  $0,45\mu m$  partikkelit lasketaan vielä kiintoaineeksi (Eaton et al. 1995 cit. Heikkilä et al. 2010: 21). Tämän jälkeen näytteet laimennettiin puhdistetulla vedellä (MilliQ<sup>®</sup>) automaattilaimentajaa käyttäen 100-kertaisesti ja niistä tehtiin vahvuudeltaan 5 % typpihapon ( $HNO_3$ ) suhteen. Ilman suodattamista ja laimentamista analyysi ICP-MS-laitteella ei olisi onnistunut. Tarkastelussa olevien aineiden pitoisuudet ovat pieniä ja ne olisivat olleet mahdottomia mitata suurten epäpuhtausmäärien vuoksi ilman laimentamista (ks. Heikkilä et al. 2010).



Kuva 9. Näytteiden suodattaminen tapahtui ruiskun ja suodatinkalvon avulla.

Varsinainen alkuaineiden analysointi tapahtui ICP-MS-laitteella. Laite sekoittaa ensin näytteen kantajakaasuun (Ar), jossa kuivauksen jälkeen yksittäiset alkuaineet erotellaan molekyyleistä. Laite hajottaa näytteiden sisältämät alkuaineet ioneiksi, joiden massa/varaus -suhteen perusteella saadaan tietoon haluttujen alkuaineiden pitoisuus näytteessä (Heikkilä et al. 2010: 37, ISO 17294-1). Analysoitaviksi alkuaineiksi valittiin sellaisia, joita kasvi saa käyttöönsä pääasiassa maaperästä ja jotka kuuluvat makroravinteisiin (lukuun ottamatta rautaa). Valintaan vaikuttivat myös käytössä ollut aika, tutkielman laajuus ja analyysien hinta. Maaperänäytteistä selvitetty alkuaineet ja niiden tunnuslukuja selviää taulukosta 2. Saatuja pitoisuusarvoja käsitellään tässä työssä yksikössä  $\mu\text{g/g}$  eli ppm (*parts per million*).

#### 4.2.1 Laboratorioanalyysien tulosten luotettavuus

Tulosten luotettavuuden parantamiseksi kemiallisiin analyysiin on otettu mukaan rinnakkais-, nolla- ja vertailunäytteitä noin joka 10. varsinaisen näytteen välein. Tulosten analysointia vaikeuttaa hieman se, että natriumin ja fosforin mittaaminen näytteistä osoittautui haastavaksi, sillä monen näytteen kohdalla näiden pitoisuudet jäivät alle mittausrajan (P 0,001 ppm ja Na 0,004 ppm). Analyyseissä nämä tulokset on muutettu nolliksi, jotta aineistosta ei häviäisi liikaa mittaustuloksia.

Usein kemiallisten analyysien laadunvalvonnan yhteydessä lasketaan saanto, jonka avulla voidaan vertailla vertailunäytteistä saatuja tuloksia vertailunäytteiden tiedettyihin pitoisuuksiin. Tässä tutkimuksessa se ei ollut mahdollista, sillä saatavilla ei ollut vertailumateriaalia, jonka pitoisuudet heikkouutto -menetelmässä olisivat tiedossa.

Vertaamalla vertailunäytteiden tuloksia toisiinsa, voidaan kuitenkin todeta, että ne vastaavat toisiaan kohtalaisen hyvin, sillä eri alkuaineille laskettujen vaihtelukerrointen keskimääräinen vaihtelukerroin on 20,4. Kun kyseessä on aineisto, jossa pitoisuudet ovat 10–100 ppm, tulisi vaihtelukertoimen olla alle 20, mutta tässä tutkimuksessa matalimmat pitoisuudet ovat alle 10 ppm, joten on perusteltua olla tyytyväinen vain hieman raja-arvon ylittävään vaihtelukertoimen tulokseen. Alkuainekohtaiset vaihtelukertoimet ja muita tunnuslukuja on esitetty taulukossa 3. Raudan kohdalla tulokset ovat epäluotettavimpia. Sarjojen sisäinen vaihtelu on vähäisempää kuin sarjojen välinen vaihtelu, mikä kuvastaa analyysien onnistumista (Heikkilä et al. 2010: 70–71).

Taulukko 3. Vertailunäytteiden alkuainekohtaiset tunnusluvut.

	Na (ppm)	Mg (ppm)	P (ppm)	K (ppm)	Ca (ppm)	Fe (ppm)
keskihajonta	7,418	7,832	0,000	49,861	12,146	17,904
keskiarvo	78,883	33,215	0,000	226,241	50,565	41,526
vaihtelukerroin	9,404	23,579	0,000	22,039	24,021	43,115
vaihteluväli	25,198	23,208	0,000	150,202	40,946	55,373

Analyysissa oli mukana 14 nollanäytettä. Kaksi nollanäytettä oli selvästi kontaminoitunut, ja ne poistettiin analyyseistä. Nollanäytteiden alkuainekohtaiset keskiarvot ja vaihteluvälit näkyvät taulukossa 4. Ennen näytteiden matemaattista analysointia on K-pitoisuuksista vähennetty nollanäytteiden K-pitoisuuden mediaaniarvo. Mediaaniarvo on valittu siitä syystä, että kaikki mittaustulokset pysyisivät positiivisina lukuina. Jos olisi käytetty keskiarvoa, muutamien näytteiden K-pitoisuudeksi olisi saatu negatiivinen luku.

Taulukko 4. Nollanäytteiden alkuainepitoisuuksien keskiarvo ja mediaani

	Na (ppm)	Mg (ppm)	P (ppm)	K (ppm)	Ca (ppm)	Fe (ppm)
keskiarvo	0	0	0	0,01352	0	0,00002
mediaani	0	0	0	0,008704	0	0

Analyysissa oli mukana yhteensä 19 rinnakkaista näytettä. Vaihtelukerroin laskettiin kaavasta:

$$C = (s/av) * 100 \%$$

jossa s = keskihajonta ja av = keskiarvo (Heikkilä et al. 2010 :70–71). Mitä pienempi vaihtelukerroin on, sen luotettavampia ovat tulokset. Pitoisuustasolla 10–100 ppm



vaihtelukerroin saa maksimissaan olla 20 %, joten tämän tutkimuksen analyysit ovat onnistuneet, sillä rinnakkaisten näytteiden alkuainekohtaiset vaihtelukertoimet ovat noin 3–14 % suuruisia (taulukko 5). Ne jäävät siis selvästi alle suositusrajojen. Rinnakkaisnäytteiden keskinäiset vastaavuudet alkuainekohtaisesti tarkasteltuna olivat keskimäärin arvojen 88,4 % (Fe) ja 95,5 % (Mg) välillä.

Taulukko 5. Rinnakkaisten näytteiden alkuainepitoisuuksien vaihtelukertoimien keskiarvot.

	Na (ppm)	Mg (ppm)	P (ppm)	K (ppm)	Ca (ppm)	Fe (ppm)
vaihtelukerroin	6,215	3,329	14,163	2,173	5,276	8,875

Lähes kaikki mittaustulokset mahtuvat kalibraatiosuoralle. Ainostaan viiden näytteen kalsiumin arvot olivat sellaisia, että ne ylittivät suurimmankin standardin pitoisuuden. Kolmen Saanalta ja kahden Iso-Mallalta kerätyn näytteen pitoisuuksia Ca:n osalta ei siis voida pitää täysin luotettavina, mutta ylitysten ollessa vain vähäisiä, ei näitä näytteitä ole poistettu analyyseistä. Yksi Saanalta kerätty näyte ylitti standardiarvot yli puolella ja näkyi kalsiumaineistossa erikoisena ”piikkinä”, joten se on jätetty kokonaan pois kaikista analyyseistä.

### 4.3 Tilastolliset menetelmät

Tässä tutkielmassa aineistoa on lähestytty mallien avulla. Luonnontieteellisessä tutkimuksessa malli on tutkittavan ilmiön teoreettinen tai matemaattinen rakennelma. Mallintamisella voidaan tarkoittaa joko tilastollista, alueellista tai matemaattista mallintamista. Mallintamisen avulla pyritään selittämään tai ennustamaan jonkin ilmiön tai systeemin olemusta (Ranta et al. 2012). Maantieteellisessä tutkimuksessa malleja hyödynnetään paitsi tilastollisten riippuvuussuhteiden tarkastelussa myös ilmiöiden alueellisen levinneisyyden todennäköisyyden tutkimisessa (Ranta et al. 2012; Logan 2010; Hjort 2006).

#### 4.3.1 Yleistetyt lineaariset mallit

Lineaarisen mallin (LM = *Linear model*) avulla pyritään ilmaisemaan yhden tai useamman selittävän muuttujan toiminnallista vaikutusta vastemuuttujaan, niin että malliin sisältyy myös virhevaihtelua kuvaava termi. Mallin avulla voidaan kuvata sekä riippuvuuden voimakkuutta

että muotoa (Ranta et al. 2012: 365). Yleistetyt lineaariset mallit (GLM = *Generalized Linear Models*) ovat lineaaristen mallien matemaattisia jatkeita (McCullagh & Nelder 1989: 2). GLM:n avulla voidaan mallintaa erityyppisiä ja erilaisen jakauman mukaisia vastemuuttujia ja aineistoja, ei vain lineaarisuutta noudattavia. Ne ovat joustavia, sillä virhejakauma voi olla myös epänormaalinen, kuten poisson, binominen tai gamma (Guisan et al. 2002: 157). GLM:t perustuvat selitettävän muuttujan keskiarvon ja ympäristömuuttujien lineaarisen yhdistelmän suhteeseen (Guisan et al. 2002: 90). GLM muodostuu kolmesta komponentista: 1) vastemuuttujasta, 2) selittävästä muuttujista, jotka edustavat lineaarisuutta ja 3) linkkifunktiosta, joka yhdistää ennustetut arvot lineaarisiin selittävien muuttujien kombinaatioihin (McCullagh & Nelder 1989: 32; Logan 2010: 483–484). GLM voidaan kirjoittaa muotoon (Logan 2010: 484):

$$g(\mu) = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + \dots + \beta_k X_k$$

jossa:

$g(\mu)$  = lineaarinen ennustaja (LP), joka linkkifunktion avulla liittyy vasteen odotusarvoon  $\mu$ .

$\beta_0$  = vakiotermi

$\beta_k$  = regressiokerroin

$X_k$  = selittävä muuttuja

LP muodostuu selittävän tai selittävien muuttujien summista, ja se liittää havaitut arvot ennustettuihin arvoihin. Linkkifunktion tehtävä on muuttaa vasteen arvot malliin sopiviksi niin, että ne sopivat lineaariseen ennustajaan (Logan 2010: 484). Poisson -jakaumalla mallinnettaessa GLM käyttää log-linkkifunktiota, joka tekee poissonin jakauman mukaisen aineiston log-muunnoksen ansiosta sellaiseksi, että ennustetut arvot pysyvät oikeissa raja-arvoissa (McCullagh & Nelder 1989: 31). GLM:t sopivat hyvin ekologiseen ja maantieteelliseen tutkimukseen, ja niitä onkin käytetty runsaasti viimeaikaisessa tutkimuksessa erityisesti lajien levinneisyyden selvittämiseen (mm. Guisan & Zimmermann 2000; Heikkinen et al. 2007). Niitä voidaan käyttää myös esimerkiksi periglasiiaalisten ilmiöiden mallintamiseen (Luoto & Hjort 2004; Hjort 2006; Aalto 2011).

Tässä tutkimuksessa mallinnukseen on käytetty R-ohjelmistoa ja siihen ladattavaa *car* -lisäosaa (R Development Core Team 2012). Mallinnusprosessin ensimmäisessä vaiheessa testattiin valittujen muuttujien kollineaarisuus, jotta voitiin varmistaa muuttujien riippumattomuus. Kollineaarisuuden ei todettu olevan mallinnusta haittaava ongelma, sillä muuttujien väliset Spearmanin korrelaatiokertoimet jäivät alle 0,7 (Mac Nally 2002). Tutkimuksessa on mukana kolme muuttujaryhmää, jotka ovat ravinteet, hydrologia ja

geomorfologia. Ravinteet sisältävät näytealojen maaperän kalsiumin (Ca), magnesiumin (Mg), kaliumin (K), fosforin (P), raudan (Fe) ja natriumin (Na) pitoisuusarvot. Hydrologisiin muuttujiin kuuluu kosteusprosentti ja alkukesän lumensulamispurojen- sekä lumilaikkujen peittoprosentti näytealoilla. Geomorfologisista muuttujista malliin on otettu mukaan geomorfologinen disturbanssi (sisältää nivaation, deflaation, kryoturbaation, solifluktion ja periglasiaalisten prosessien peittoprosentit näytealoilla), korkeus meren pinnasta, rinteiden viettosuunta ja säteily määrä.

Biomassa-aineiston jakaumaksi määrytyi Gaussian ja lajirunsaus-aineiston Poisson. Jotta aineiston jakauma saatiin noudattamaan normaalijakaumaa, otettiin mallinnukseen mukaan myös ympäristömuuttujien toisen potenssiin kohotetut arvot (Logan 2010: 484). GL-mallien laskenta suoritettiin R-ohjelmistolla, *car* -lisäosaa hyödyntäen. Malleista valittiin paras (eniten parsimoninen), tässä tutkimuksessa mallin hyvyttä arvioitiin AIC -arvon (*The Akaike Information Criteria*) avulla. AIC:n esitteli ensimmäisenä matemaatikko Akaike vuonna 1974 ja se perustuu informaatioteoriaan, jossa selitetyn aineiston vaihtelua verrataan muuttujien vapausasteiden suuruuteen. AIC lasketaan GLM:ssä niin, että poikkeavuus ( $G_2$ ) ”penalisoidaan” ennustajien ( $p$ ) lukumäärällä ja joko havaintojen lukumäärällä ( $n$ ) tai yksinkertaisilla kategorisilla yhdistelmillä ( $D$ ) (Logan 2010: 488 - 489) ja se voidaan kirjoittaa muotoon:

$$AIC = G_2 - n + 2p \text{ tai } AIC = G_2 - D + 2p$$

Matalimman AIC-arvon saaneet mallit, eli ne, joiden selittävyys osoittautui parhaimmaksi, otettiin mukaan hajonnan ositukseen. Eri muuttujille lasketut AIC-arvot eivät ole keskenään vertailukelpoisia, mutta vertailtaessa samoilla muuttujilla muodostettuja malleja se on hyvä mittari mallin paremmuuden arvioinnissa (Logan 2010).

### 4.3.2 Hajonnan ositus

Hajonnan ositus (*variation partitioning*) on tilastollinen menetelmä, jonka avulla voidaan selvittää kuinka suuri osa (%) selitettävän muuttujan vaihtelusta voidaan selittää ympäristötekijöiden yksittäisillä ja yhteisillä suhteellisilla osuuksilla. Hajonnan ositus on ekologisissa ja geomorfologisissa tutkimuksissa yhä enemmän ja enemmän käytetty

lähestymistapa (mm. Borcard et al. 1992, Heikkinen et al. 2004, Peres-Neto et al. 2006; Hjort & Luoto 2009). Hajonnan osituksen avulla voidaan tarkemmin selvittää eri muuttujaryhmien vaikutusta selitettävään muuttujaan, ja se täydentää regressiomalleja, joiden ongelmana on toisinaan multikollineaarisuus. Tässä menetelmässä edellä mainittu ongelma minimoidaan, sillä hajonnan osituksen myötä saadaan eroteltua niin kunkin muuttuja yksittäinen osuus kuin muuttujaryhmien välinen yhteisvaihtelukin (Heikkinen et al. 2004; Luoto & Hjo 2006).

Hajonnan osituksessa hyödynnetään GLM –malleista parhaimmiksi valittujen selitetyn hajonnan ( $G^2 = deviation\ explained$ ) arvoja. Selitetty hajonta on luonnollinen mittari mallin sopivuudelle. Se lasketaan:  $G^2 = (kokonaishajonta - residuaalien\ hajonta) / kokonaishajonta$ . Hajonnan ositus lasketaan siis selitetyn hajonnan arvoilla, ja tämä laskutapa on esitetty taulukossa 6. Saadut arvot voidaan visualisoida venn-diagrammin avulla (Luoto & Hjort 2006; Hjort & Luoto 2009; Logan 2010: 490). Yhteisvaihtelua kuvaava luku voi laskennallisesti pudota jopa negatiiviseksi. Tämä johtuu siitä, että ympäristömuuttujaryhmien keskinäinen kollineaarisuus on merkittävämpi kuin näiden muuttujien yhteisvaikutus suhteessa vastemuuttujaan. Näin ollen niiden yhteisvaihtelun merkitys vastemuuttujana olevan ilmiön selittämisessä jää epäselväksi. Selittämätön vaihtelu kuvaa sitä osuutta (%), jota tutkimuksessa mukana olevilla muuttujilla ei voida selittää.

Taulukko 6 . Hajonnan osituksen laskeminen ja venn-diagrammin lukuarvojen selitys.

Malli	Merkki	Laskukaava	Minkä vaikutusta selittää?
A = Ravinteet	a	ABC - BC	Pelkkä ravinteet
B = Hydrologia	b	ABC - AC	Pelkkä hydrologia
C = Geomorfologia	c	ABC - AB	Pelkkä geomorfologia
A B	d	ABC - C - a - b	rav. + hydr. yhteisvaikutus
A C	e	ABC - B - a - c	rav. + geom. yhteisvaikutus
B C	f	ABC - A - b - c	hydr. + geom. yhteisvaikutus
A B C	g	ABC - a - b - c - d - e	rav. + hydr. + geom. yhteisvaikutus
	U	100 - ABC	U = selittämätön vaihtelu

## 5 Tulokset

Aluksi esitellään tätä tutkimusta varten tehtyjen maastomittausten ja laboratorioanalyysien avulla saatuja tuloksia. Sen jälkeen biomassaan ja lajirunsauteen vaikuttavia tekijöitä tarkastellaan korrelaatiokertoimien ja hajontakuvioiden avulla. Sitten siirrytään varsinaiseen mallinnukseen, jota seuraa mallinnusten tulosten perusteella laaditut hajonnan osituksen tulokset.

### 5.1. Kemiallisten analyysien sekä hydrologia-aineiston tulokset

Kemiallisten analyysien lopputuloksia tarkasteltaessa voidaan huomata merkittäviä alueellisia eroavaisuuksia alkuainepitoisuuksissa (taulukko 7). Kalsiumin kohdalla arvojen vaihtelu oli kaikista suurinta, sillä suurin arvo on lähes 1000 -kertainen verrattuna pienimpään (ks. liite 7). Kilpisjärven alueen suuret erot kalsiumpitoisuuksissa johtuvat eroista kallioperässä. Oletettavasti erot heijastuvat myös kasvillisuuden esiintymiseen: missä kalkkivaikutus on runsainta, siellä esiintyy vaativia kalkinsuosijalajeja. Kalsiumpitoisuudet ovat suurimpia Saanan länsirinteellä ja Pikku-Mallan etelärinteellä, joissa myös kokonaisbiomassa on suurimmillaan. Natrium -pitoisuudet tutkimusalueella olivat paikoitellen niin alhaisia, että niitä ei ole voitu rekisteröidä käytössä olleilla mittalaitteilla. Pienimmät pitoisuudet mitattiin tuntureiden lakialueilla. Samoin fosforia näyttäisi olevan Kilpisjärven alueen maaperässä paikoin niin niukasti, että sen pitoisuudet jäävät mittaustulosten mittauskyvykkyyden ulkopuolelle. Taulukossa 7 näkyvät nolla-arvot eivät siis välttämättä ole todellisia nollia.

Taulukko 7. Näytteiden alkuainekohtaisia tunnuslukuja.

	Ca (ppm)	Na (ppm)	Mg (ppm)	Fe (ppm)	K (ppm)	P (ppm)
maksimi	2848,126	9,289	770,673	262,957	198,952	27,364
minimi	3,998	0,000	0,836	0,807	2,494	0,000
keskiarvo	361,087	1,144	58,042	45,125	39,393	1,483
mediaani	81,866	0,000	20,331	28,616	30,300	0,000
keskihajonta	513,690	2,230	84,180	49,990	30,590	2,950

Fosforin määrissä ei ole näkyvässä korkeusgradientin mukaista vaihtelua. Raudan pitoisuuksissa tunturien väliset erot olivat selkeitä, mutta pitoisuuksien ei voida sanoa seurailevan korkeuseroja. Sama trendi on havaittavissa fosforin kohdalla. Maaperässä

magnesiumia on kaikkein vähiten tuntureiden korkeimmilla paikoilla, mutta kaliumia puolestaan on kyseisillä alueilla enemmän kuin matalammilla. Nämä erot selittyvät suurelta osin kallioperän alueellisista eroista kallioperässä (Eurola et al. 2008).

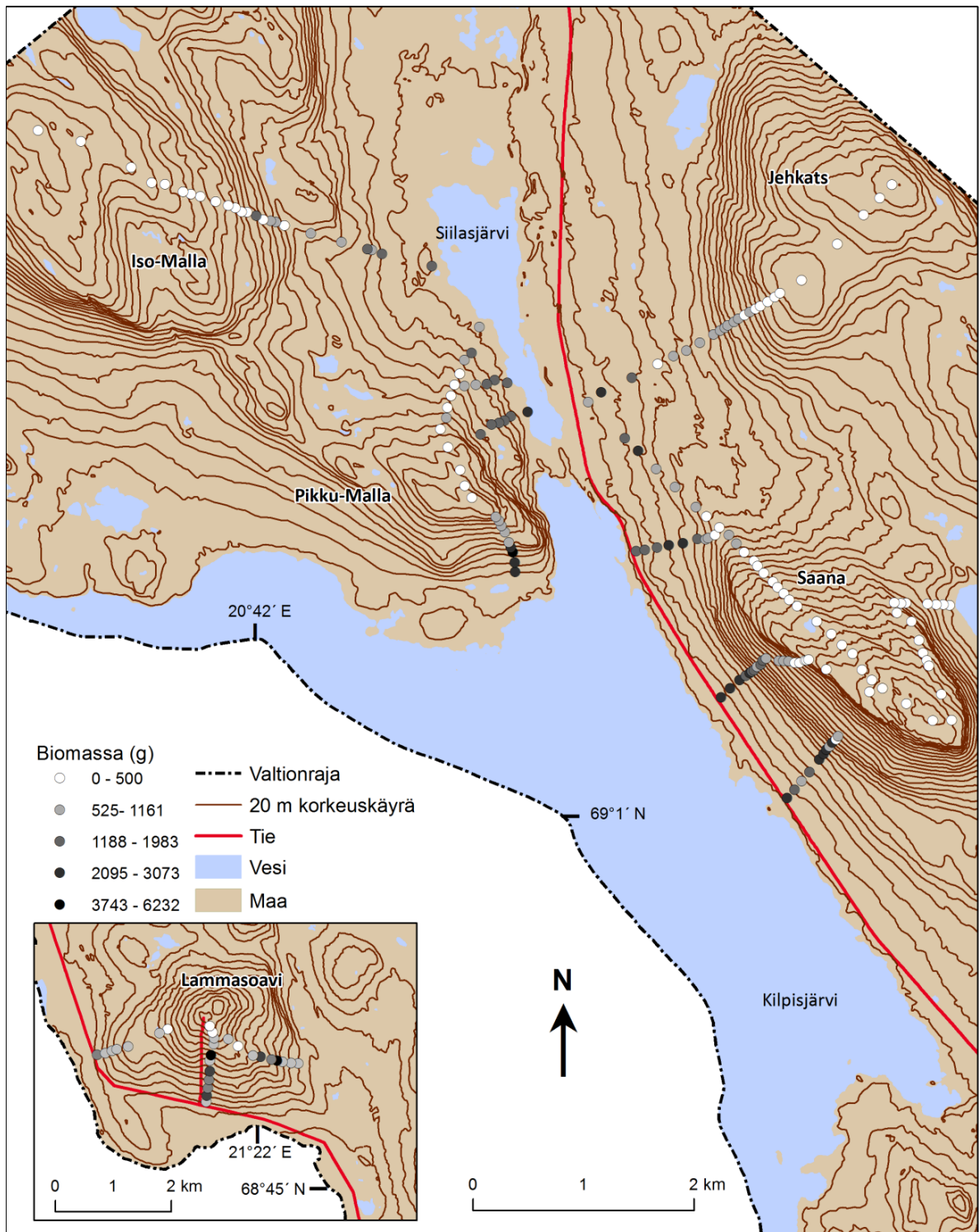
Hydrologisten muuttujien vaihtelu Kilpisjärvellä on myös suurta. Hydrologia-aineiston tunnuslukuja on esitetty taulukossa 8. Kosteuspitoisuuksissa erot kuivimpien ja kosteimpien alueiden välillä ovat yli 50 prosenttiyksikköä ja kosteimmat alueet luonnollisesti löytyivät rinteiden juurilta. Enimmillään lumilaikku peitti lähes 30 % näytepisteen pinta-alasta, mutta suurin osa oli lumesta vapaita. Ainoastaan kymmenellä näytepisteellä oli lunta kesä-heinäkuun vaihteessa ja nämä pisteet sijaitsivat Saanan ja Iso-Mallan lakiosissa. Lumensulamispuroja, kuivillaan olevia tai virtaavia, ei esiintynyt 105 näytepisteellä ollenkaan. Niillä näytepisteillä, joilla puroja esiintyi, niiden alat suhteessa näytepisteen kokoon vaihtelivat välillä 0,1-100 %. Purot sijaitsivat enimmäkseen tutkimusalueen rinteiden jyrkimmissä kohdissa.

Taulukko 8. Hydrologia-aineiston tunnuslukuja.

	kosteus (%)	purot (%)	lumi (%)
minimi	4,56	0	0
maksimi	58,78	100	28
keskiarvo	21,86	5,64	0,26
keskihajonta	10,45	15,09	2,18

## 5.2 Biomassaan vaikuttavat tekijät

Kilpisjärven tunturialueen kokonaisbiomassan määrän alueelliset vaihtelut ovat suuria vaihdellen nolasta yli 6300 g / näytepiste. Kuvasta 10 näkyy, että suurimmat biomassamäärät on mitattu matalimmilta näytepisteiltä. Saanan ja Pikku-Mallan etelä- ja länsirinteillä biomassan määrä on selvästi suurempi kuin muualla. Tuntureiden lakialueilla ja jyrkänteillä biomassan määrä on pienimmillään. Taulukossa 9 on esitetty kaikkien biomassamuuttujien ja ympäristömuuttujien väliset korrelaatiot, joista lisää seuraavissa kappaleissa.



Kuva 10. Kokonaisbiomassamäärien vaihtelu tutkimusalueella (Maanmittauslaitos, maastotietokanta 2009, tekijän muokkaama). Kilpisjärvi sijaitsee 473 m mpy.

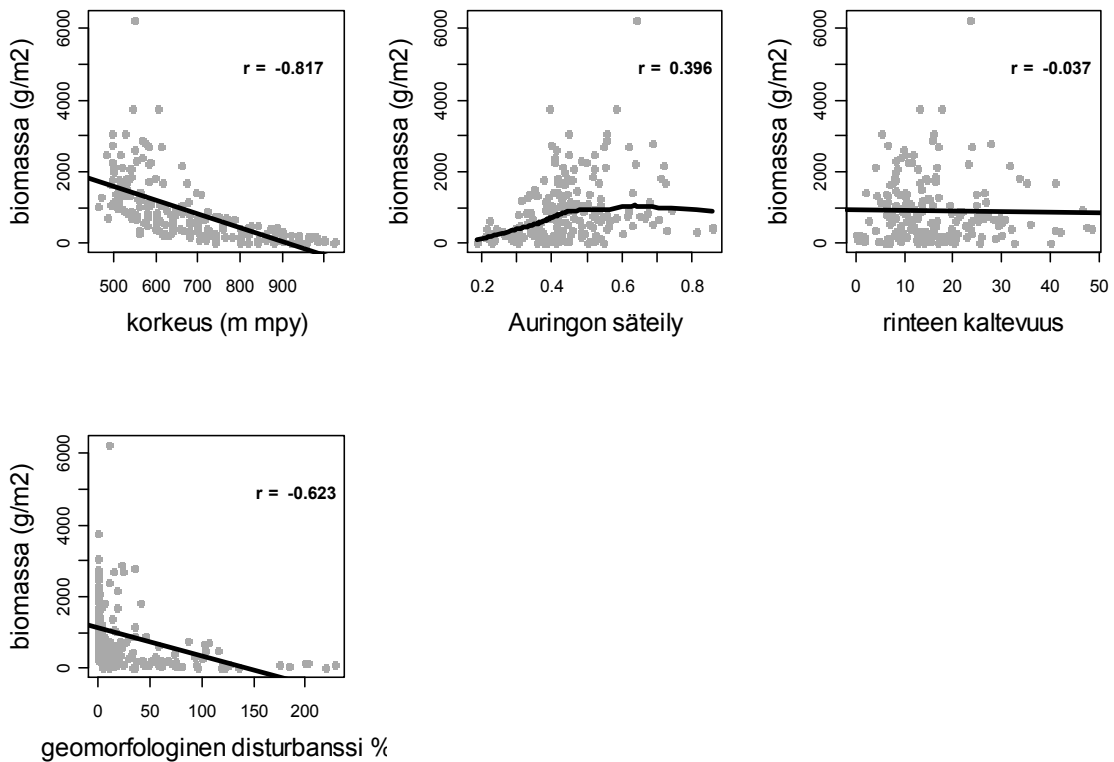
Taulukko 9. Biomassamuuttujien (bm) ja ympäristömuuttujien väliset Spearmanin korrelaatiokertoimet.

	<b>kokonais bm</b>	<b>putkilokasvi bm</b>	<b>sammal bm</b>	<b>jäkälä bm</b>
Ca (ppm)	0,413	0,356	0,111	-0,355
Na (ppm)	0,326	0,185	0,019	-0,326
Mg (ppm)	0,543	0,424	0,173	-0,349
Fe (ppm)	0,220	0,127	0,121	0,200
K (ppm)	0,185	0,130	0,120	-0,192
P (ppm)	0,207	0,040	0,221	-0,115
korkeus (m mpy)	-0,817	-0,398	-0,512	0,006
säteily(Mj cm <sup>-2</sup> y <sup>-1</sup> )	0,396	0,400	-0,062	-0,245
kaltevuus (°)	-0,037	0,229	-0,081	-0,202
geom, dist (%)	-0,623	-0,396	-0,472	-0,163
kosteus (%)	-0,190	-0,106	-0,011	-0,074
puro (%)	-0,091	-0,170	-0,052	-0,228
lumi (%)	-0,299	-0,287	-0,167	-0,035

### 5.2.1 Geomorfologia

Korkeus meren pinnasta vaikuttaa merkittävästi biomassan määrään. Korkeammilla alueilla olosuhteet ovat karummat, eikä kasveilla ole yhtä hyviä edellytyksiä menestyä. Kuvasta 11 voidaan havaita, että maaston korkeuden ja biomassan välillä vallitsee negatiivinen korrelaatio. Samoin biomassan määrän ja geomorfologisen disturbanssin välinen korrelaatio on negatiivinen siten, että disturbanssin kasvaessa biomassamäärät pienenevät. Auringon säteilyenergian lisääntymisellä puolestaan on positiivinen vaikutus biomassan määrään. Säteilyn ollessa enemmän kuin 0,5 Mj/cm<sup>2</sup>/y<sup>1</sup>, biomassan määrä ei enää lisäännä merkittävästi. Rinteen kaltevuuden ja biomassan määrän välinen korrelaation on pieni, mutta negatiivinen.



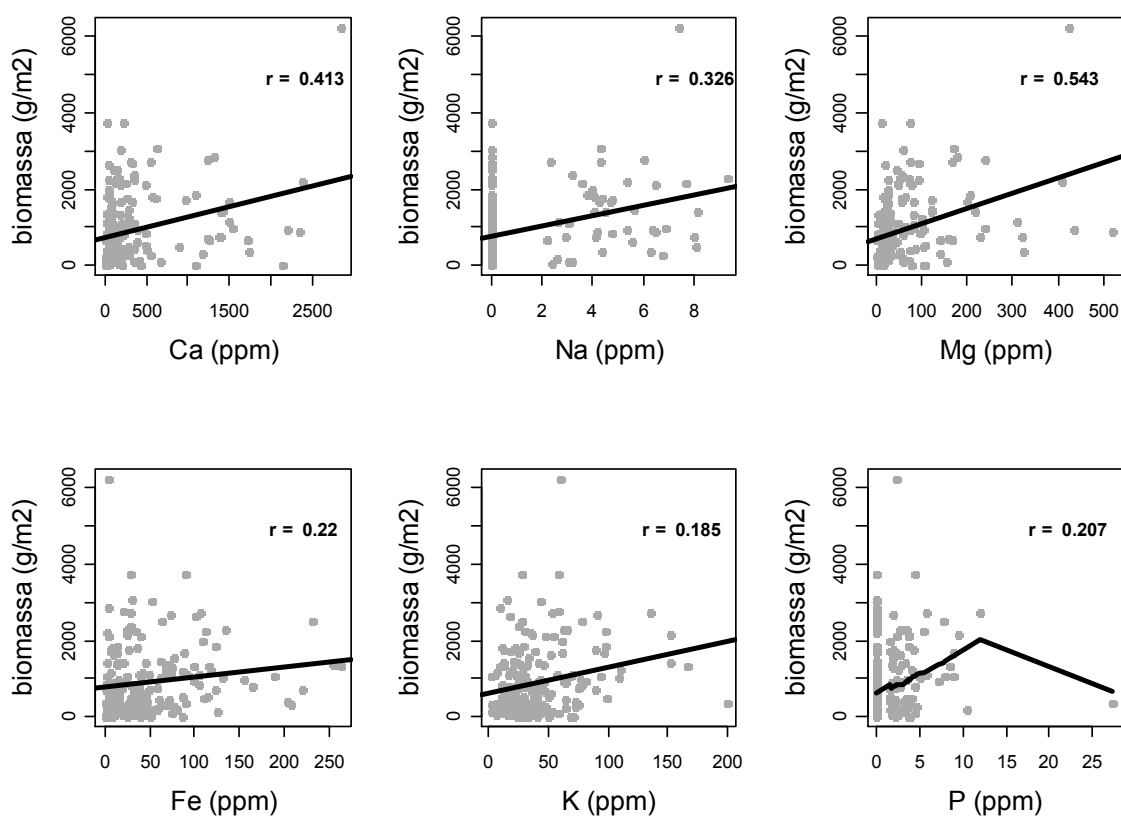


Kuva 11. Biomassan määrään ja geomorfologisten muuttujien väliset korrelaatiot ( $r$  = Spearmanin korrelaatiokerroin).

Korkeuden kasvulla on negatiivinen vaikutus paitsi kokonaisbiomassan määrään niin myös erikseen tarkasteltujen sammal- ja putkilokasvibiomassojen määriin (liitteet 1-3). Jäkäläbiomassan määrissä ei tapahdu merkittävää vähenemistä siirryttäessä kauemmaksi meren pinnasta. Kaikkein negatiivisin korrelaatio muodostuu korkeuden ja putkilokasvibiomassan määrän välillä. Auringon säteilyn ja putkilokasvibiomassan välinen korrelaation on jyrkän positiivinen, kun taas sammalbiomassan ja auringon säteilyenergian määrän välinen korrelaatio on lähellä nollaa. Jäkäläbiomassan ja auringon säteilyn korrelaatio ei ole lineaarinen, vaan auringon säteilymäärän saavutettua noin  $0,4 \text{ Mj/cm}^2/\text{y}^1$  tai enemmän muuttuu vaikutus positiiviseksi. Rinteen kaltevuuskulman koon ja jäkälä- sekä sammalbiomassan välinen korrelaatio on negatiivinen, mutta rinteen kaltevuus ja putkilokasvibiomassa korreloivat positiivisesti subarktisessa ympäristössä. Kasvillisuuden eri osa-aluekohtaiset biomassamäärät korreloivat kaikki negatiivisesti geomorfologisen disturbanssin kanssa.

## 5.2.2 Makroravinteet

Ravinteiden merkitys biomassan määrään on merkittävä. Kuvan 12 perusteella nähdään, että kaikkien tässä yhteydessä tutkittujen makroravinteiden ja biomassan määrän välinen korrelaation on positiivinen. Mitä enemmän ravinteita on, sen enemmän on myös biomassaa. Kalsiumin ja magnesiumin ja biomassan määrän välinen positiivinen korrelaatio on suurempi kuin muiden tutkittujen makroravinteiden. Fosforin määrä maaperässä muuttuu negatiiviseksi kokonaisbiomassan kannalta, jos se ylittää noin 12 ppm:n pitoisuuden. P ei vaikuta negatiivisesti putkilokasvi- tai jäkäläbiomassoihin, vaan lisääntynyt fosfori haittaa sammalten kasvua (ks. liite 2).



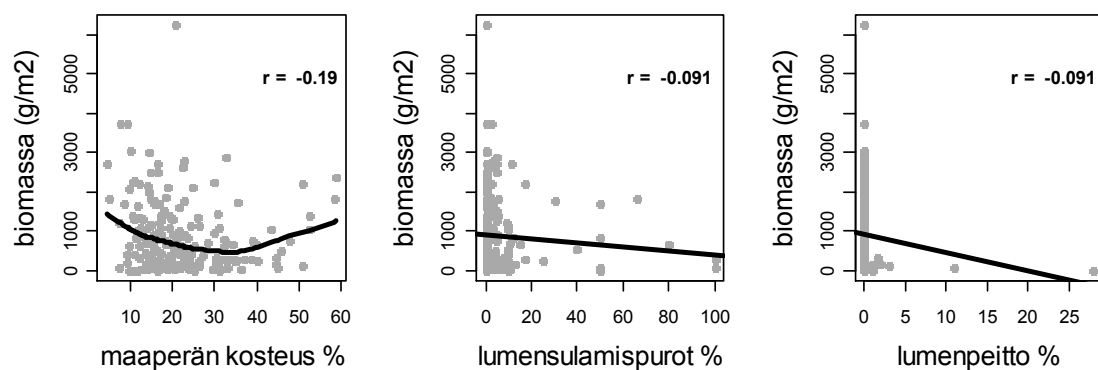
Kuva 12. Biomassan määrän ja makroravinteiden väliset korrelaatiot osoittavat, että ravinteiden määrän lisääntyminen maaperässä johtaa suurempiin biomassamääriin ( $r$  = Spearmanin korrelaatiokerroin).

Tarkasteltaessa erikseen putkilokasvien, sammalien ja jäkälän biomassaa ja siihen vaikuttavien ympäristömuuttujien välisiä korrelaatioita voidaan huomata eroavaisuuksia verrattuna kokonaisbiomassan määrään (liitteet 1-3). Makroravinteiden Ca, Na, Mg, Fe, K ja putkilokasvibiomassan väliset korrelaatiot ovat positiivisia. Erityisesti kalsium- ja magnesiumipitoisuuksien kasvu maaperässä korreloi vahvasti putkilokasvibiomassan kanssa.

Fosforin ja putkilokasvibiomassan välinen korrelaatio puolestaan on lähellä nollaa. Sammalbiomassan kanssa positiivisesti korreloivat rauta-, kalium ja fosforipitoisuudet, mutta korrelaatiot ovat heikkoja. Kalsiumpitoisuuksien kasvulla näyttäisi sen sijaan olevan negatiivinen vaikutus sammalbiomassaan. Natriumin ja magnesiumin merkitys sammalbiomassan kannalta on olematon. Jäkäläbiomassan ja Ca-, Na-, Mg-, K ja P-pitoisuuksien välinen korrelaatio on negatiivinen. Rauta on tutkituista makroravinteista ainoa, jonka pitoisuuksien kasvaminen maaperässä korreloi positiivisesti jäkäläbiomassan kanssa. Raudan vaikutus muuttuu kuitenkin negatiiviseksi, jos pitoisuudet maaperässä kasvavat yli noin 40 ppm:n.

### 5.2.3 Hydrologia

Hydrologiset muuttujat korreloivat negatiivisesti kokonaisbiomassan määrän kanssa (kuva 13). Mitä enemmän maaperässä on kosteutta kesän alussa, sen vähemmän on kasvubiomassaa, kunnes kosteusprosentti ylittää 35 %, jonka jälkeen kosteammat olosuhteet näyttävät johtavan suurempiin biomassan määriin. Pieni kosteuspitoisuus siis johtaa pienempiin biomassan määriin, mutta suuri kosteuspitoisuus suuriin biomassan määriin. Alkukesän lumilaikkujen ja biomassan välinen korrelaatio on negatiivinen: mitä enemmän lunta on kesä-heinäkuun vaihteessa, sen vähäisemmiksi jäävät kokonaisbiomassamäärät.



Kuva 13. Hydrologiset muuttujat korreloivat negatiivisesti biomassan määrän kanssa ( $r$  = Spearmanin korrelaatiokerroin).

Putkilokasvi-, sammal- ja jäkäläbiomassojen ja jokaisen tutkimuksessa mukana olleen hydrologisen ympäristömuuttujan väliset korrelaatiot ovat negatiivisia, joskin lievästi (liitteet 1-3). Mutta sammalbiomassan kohdalla vaikutus ei ole lineaarinen (liite 2), vaan maaperän kosteuspitoisuuden ylittäessä noin 40 % rajan, alkaa sammalbiomassa määrä hieman kohota.

Ainoa selvästi negatiivisesti vaikuttava tekijä on lumenviipymät: niillä tutkimuspisteillä, joilla lunta oli vielä heinäkuun puolelle asti, oli myös selvästi vähemmän biomassaa.

#### 5.2.4 Yleistetyt lineaariset mallit

Biomassaan vaikuttavia tekijöitä mallinnettiin GLM:en avulla ja parhaimmiksi malleiksi valittiin matalimman AIC-arvon saaneet. Parhaiten biomassan vaihtelua selittävät mallit on esitetty taulukossa 10. Mallinnuksessa on ollut mukana myös ympäristömuuttujien toisen asteen termit; niiden mukanaolo parhaimmaksi valikoituneessa mallissa kuvastaa sitä, että ympäristömuuttujan ja vastemuuttujan suhde ei ole puhtaan lineaarinen.

Taulukko 10. Parhaimman AIC –arvon saaneet GLM:t.

##### Kokonaisbiomassa

	Paras malli	Selitetty hajonta
Ravinteet	Ca + Ca <sup>2</sup> + Na + Mg + Mg <sup>2</sup> + Fe	0,2905
Hydrologia	kosteus+ kosteus <sup>2</sup> + purot + lumi + lumi <sup>2</sup>	0,1282
Geomorfologia	korkeus + säteily + kaltevuus + kaltevuus <sup>2</sup> + geom.dist. + geom.dist <sup>2</sup>	0,7457

##### Putkilokasvi biomassa

	Paras malli	Selitetty hajonta
Ravinteet	Mg + Fe + K + K <sup>2</sup> + P	0,2091
Hydrologia	lumi + lumi <sup>2</sup>	0,0357
Geomorfologia	korkeus + korkeus <sup>2</sup> + säteily + kaltevuus + kaltevuus <sup>2</sup> + geom.dist.	0,4007

##### Sammalbiomassa

	Paras malli	Selitetty hajonta
Ravinteet	Fe + Fe <sup>2</sup> + P + P <sup>2</sup>	0,1673
Hydrologia	kosteus + kosteus <sup>2</sup>	0,0302
Geomorfologia	korkeus + korkeus <sup>2</sup>	0,2357

##### Jäkäläbiomassa

	Paras malli	Selitetty hajonta
Ravinteet	Ca + Na + Mg + Fe + Fe <sup>2</sup> + P + P <sup>2</sup>	0,3854
Hydrologia	kosteus + kosteus <sup>2</sup> + purot + lumi + lumi <sup>2</sup>	0,0692
Geomorfologia	korkeus + korkeus <sup>2</sup> + säteily + kaltevuus + kaltevuus <sup>2</sup> + geom.dist.	0,515

Biomassan ja ravinteiden kohdalla muuttujia on yhteensä kuusi ja malleja muodostui 728 kappaletta, joista parhaiten selittävässä kokonaisbiomassamallissa on mukana kalsium, natrium magnesium ja rauta. Parhaimmiksi osoittautuneesta ravinnemallista biomassan kohdalla voidaan havaita, että fosforin ja kaliumin määrä maaperässä ei ole merkittävä tunturikasvien biomassaan vaikuttava tekijä. Kalsiumin ja magnesiumin vaikutus biomassaan ei ole lineaarinen, mistä osoituksena parhaaseen malliin on näiden alkuaineiden kohdalla joutunut myös Ca- ja Mg-pitoisuuksien toiseen potenssiin korotetut arvot.

Putkilokasvibiomassaa parhaiten selittävään ravinnemalliin seuloutui magnesium, rauta, kalium, jonka vaikutus ei ole puhtaan lineaarinen, sekä fosfori. Sammalbiomassaan tämän tutkimuksen mukaan vaikuttaa ravinteista merkittävimmin rauta ja fosfori, joiden kummankin merkitys on epälineaarinen. Kalsium, natrium, magnesium, rauta ja fosfori ovat merkittävimmät jäkäläbiomassaan vaikuttavat makroravinteet. Ainoat alkuaineet, jotka ovat mukana kaikissa biomassamalleissa, ovat rauta ja fosfori.

Hydrologiamalleissa selittäviä muuttujia oli mukana yhteensä kolme kappaletta ja malleja muodostui näin ollen 27. Kosteusolosuhteisiin vaikuttavien tekijöiden mallinnuksessa kokonaisbiomassan vaihtelua selittää malli, joka sisältää maaperän kosteusprosentin, lumensulamispurot ja lumilaikut. Mikään mukana olleista selittävästä muuttujista ei pudonnut pois mallinnuksen aikana, vaan hydrologiamuuttujista parhaiten selittävään malliin tulivat mukaan kaikki muuttujat. Maaperän kosteuden ja lumilaikkujen vaikutus ei kuitenkaan ole lineaarista.

Putkilokasvien biomassan määrän muutoksia subarktisessa ympäristössä hydrologisten muuttujien osalta selittää parhaiten malli, jossa on mukana ainoastaan alkukesän lumilaikkujen peittoprosentti. Näiden välinen korrelaatio ei kuitenkaan ole lineaarinen. Sammalbiomassan kannalta merkittävimmäksi tekijäksi nousi maaperän kosteusprosentti, eikä malliin mahtunut mukaan muita muuttujia. Jäkäläbiomassan hydrologiamalliin kuuluu kaikki mukana olleet muuttujat, mutta kosteusprosentin osalta suhde ei ole lineaarinen.

Biomassan määrään vaikuttavista geomorfologisista tekijöistä mallinnuksen mukaan merkittävimmit nousivat korkeus merenpinnasta, auringon säteilyenergian määrä, rinteen kaltevuuskulma, geomorfologien disturbanssi. Geomorfologia malleissa oli mukana yhteensä

neljä vastemuuttujaa, joista yksikään ei osoittautunut ”tarpeettomaksi”. Korkeuden ja säteilyn vaikutus biomassaan on lineaarinen.

Kun kokonaisbiomassaa tarkastellaan osittain, huomataan, että geomorfologia-muuttujista merkittävin näyttää olevan korkeus merenpinnasta. Se on mukana niin putkilo-, jäkälä- kuin sammalbiomassankin mallissa. Sammalbiomassan osalta korkeus selittää vaihtelua parhaiten, joskin suhde ei ole koskaan täysin lineaarinen. Putkilokasvien ja Jäkälien biomassoja parhaiten selittävät mallit ovat identtisiä. Näitä parhaiten selittävään malliin tuli korkeuden lisäksi mukaan kaikki muutkin tarkastelussa olevat ympäristömuuttujat, siten, että säteilymäärän ja geomorfologisen disturbanssin suhteet ovat lineaarisia.

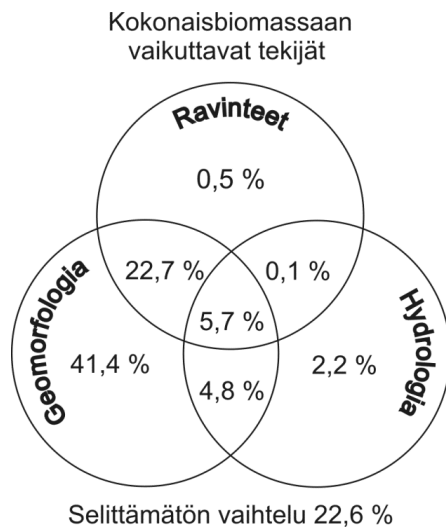
### **5.2.5 Hajonnan ositus**

Biomassaan vaikuttavien erilaisten tekijöiden merkitystä tutkittiin yleistettyjen lineaaristen mallien pohjalta tehdyn hajonnan osituksen avulla. Tällä menetelmällä voidaan laskea, kuinka suurta osuutta tutkittavasta ilmiöstä kukin kolmesta muuttujaryhmästä selittää.

Useat tutkimustulokset osoittavat, että erityisesti geomorfologisella disturbanssilla ja korkeudella meren pinnasta on todella suuri vaikutus kasvien esiintymiseen (mm. Billings 1973; Fox 1981; Virtanen 2010). Myös tämän tutkimuksen perusteella voidaan tehdä sama johtopäätös (kuva 14). Geomorfologiset tekijät selittävät 41,4 % biomassan vaihtelusta Kilpisjärven alueella. Makroravinteet (Ca, Na, Mg, Fe, K, P) selittävät ainoastaan puoli prosenttia biomassan vaihtelusta, eikä hydrologisten tekijöidenkään osuus ole kovin merkittävä. Ainoastaan 2,2 % biomassan määrän vaihtelusta voidaan katsoa johtuvan alkukesän kosteusolosuhteista (lumi, väliaikaiset lumesulamispurot ja maaperän kosteusprosentti).

Tarkasteltaessa yhdysvaikutuksia (kuva 14) voidaan huomata, että ravinteiden ja geomorfologian yhdysvaikutus on jokseenkin merkittävä. 22,7 % biomassan vaihtelusta selittyy edellä mainittujen muuttujien yhteisvaikutuksella. Ravinteiden ja hydrologian yhteisvaikutuksen merkitys on häviävän pieni, eikä geomorfologian ja hydrologian yhteisvaikutusta voida pitää myöskään merkittävänä. Kaikkien tarkastelussa olevien ympäristömuuttujien yhteisvaikutus on niin ikään pieni. Tässä tutkielmassa esitelty malli selittää biomassan määrästä yli 2/3, selittämättömän vaihtelun osuuden jäädessä 22,6 %:iin.

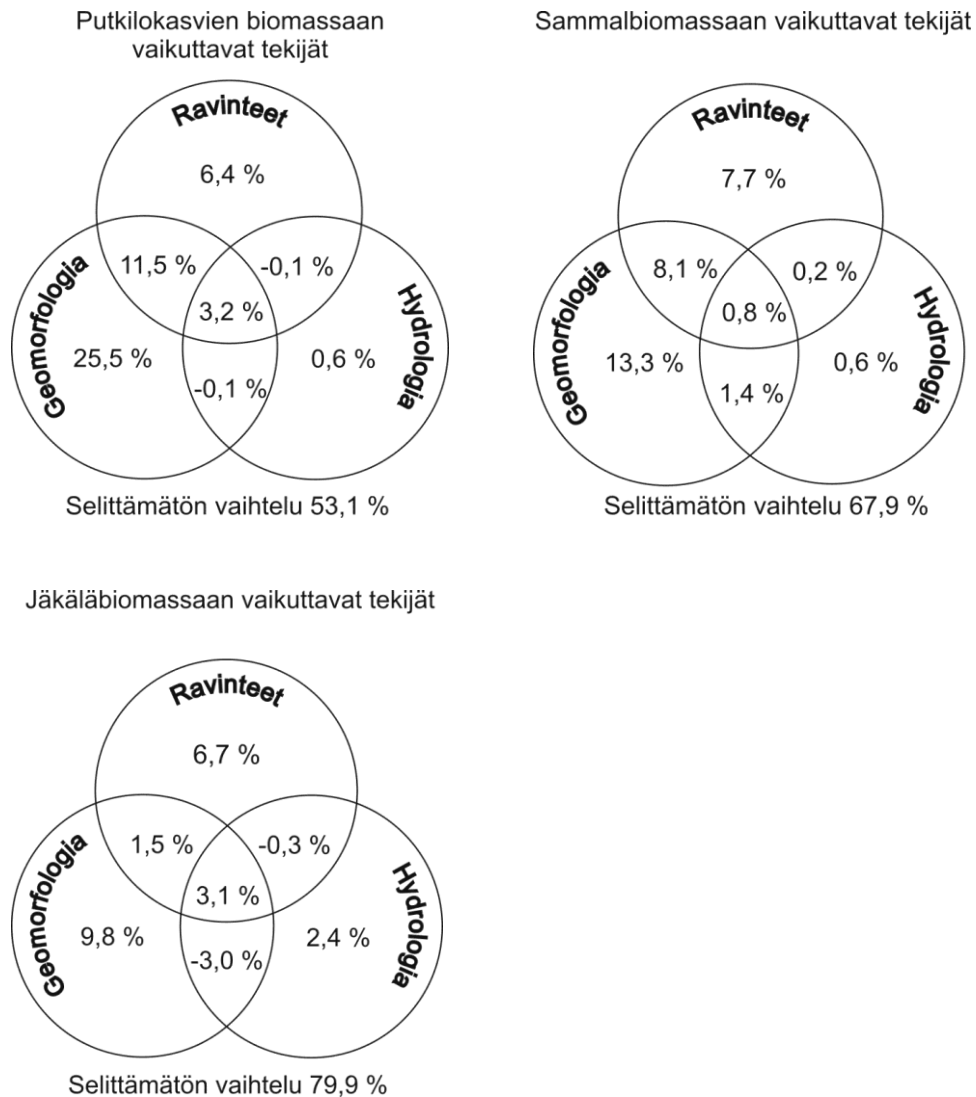
Biomassan määrään vaikuttaa siis ensisijaisesti geomorfologia sekä geomorfologian ja ravinnepitoisuuden yhteisvaikutus.



Kuva 14 . Geomorfologiset prosessit selittävät yli 40 % biomassan vaihtelusta subarktisessa ympäristössä.

Ympäristömuuttujien vaikutusta biomassaan tarkasteltiin myös erikseen putkilokasvien, sammalten ja jäkälien biomassojen kannalta. Kuvassa 15 on esitetty hajonnan osituksen tulokset kullekin näistä.

Putkilokasvibiomassaan merkittävimmin vaikuttava tekijä on geomorfologia, jonka osuus selittävydestä on hieman yli 25 %. Ravinteiden osuudeksi jää 6,4 % ja hydrologian ainoastaan 0,6 %. Ravinteiden ja hydrologian sekä geomorfologian ja hydrologian yhteisvaikutus putkilokasvibiomassan määrää jää epäselväksi, sillä näiden ryhmien keskinäinen vuorovaikutus on suurempaa kuin niiden yhteisvaikutus suhteessa putkilokasvien biomassaan. Ravinteiden ja geomorfologian yhteisvaihtelu vastaa 11,5 %:sta ja kaikkien muuttujaryhmien yhteisvaihtelu reilusta kolmesta prosentista putkilokasvibiomassan määrän vaihtelusta. Selittämätön vaihtelu on yli puolet, mikä tarkoittaa sitä, että putkilokasvibiomassan määrän vaikuttavat myös suuressa määrin sellaiset tekijät, joita ei ole huomioitu tässä tutkimuksessa.



Kuva 15. Geomorfologia selittää eniten putkilokasvi-, sammal- ja jäkäläbiomassan vaihtelusta.

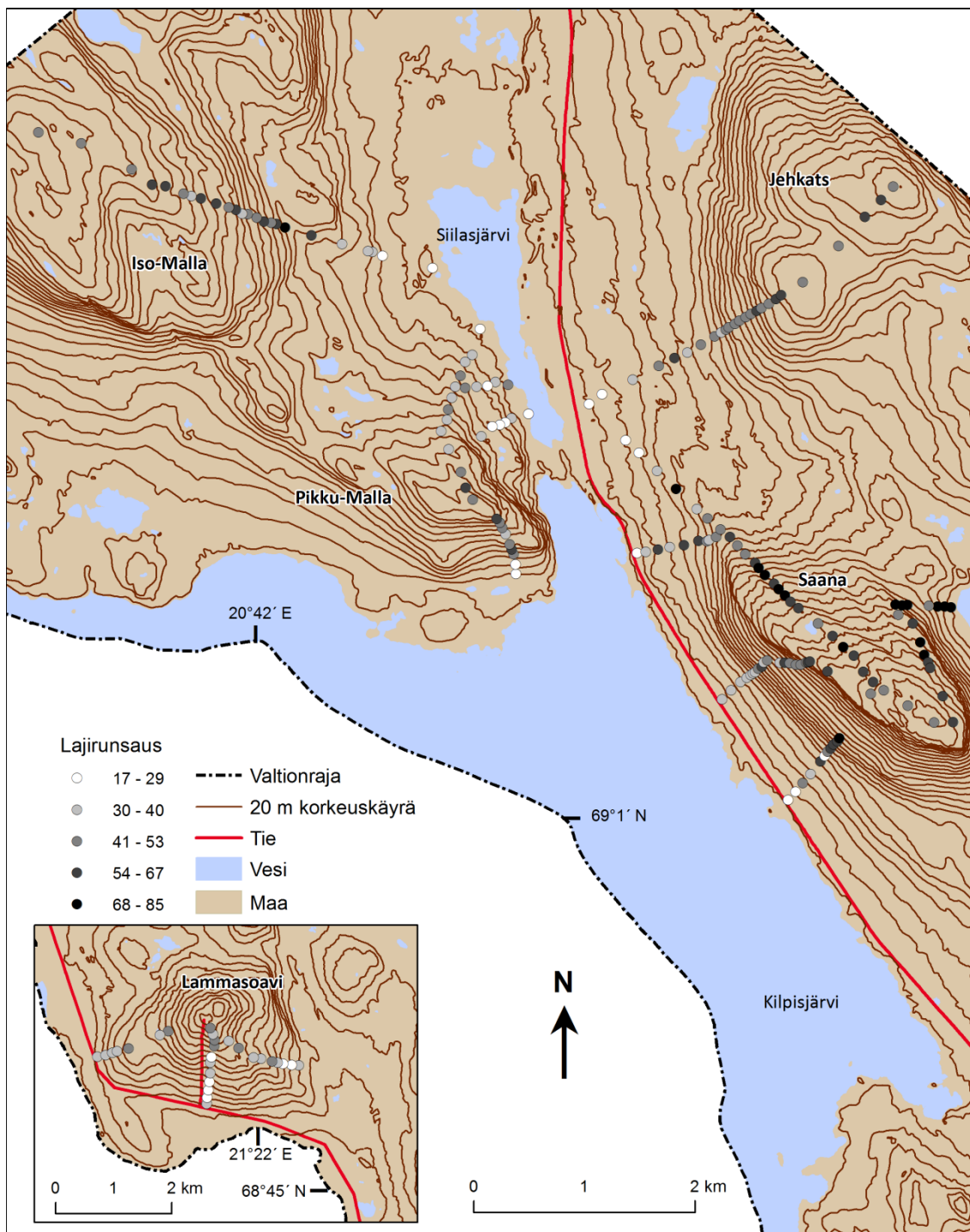
Sammalbiomassan määrään vaikuttavista tekijöistä geomorfologia on merkittävin, mutta sen selittämä osuus yltää ainoastaan reiluun 13 %. Sekä ravinteiden että hydrologian ja kaikkien muuttujien yhteisvaihtelu jäävät alle 10 %:n. Näin ollen myös selittämättömän vaihtelun osuus on suuri, noin 70 %. Sammalten biomassamäärän kannalta ravinteet ovat hieman merkittävämmässä roolissa kuin putkilokasvi- tai jäkäläbiomassan osalta

Mikään ympäristömuuttujaryhmä ei selitä jäkäläbiomassan vaihtelusta yli 10 %, vaikka geomorfologiset muuttujat yltävätkin selittävyydellään lähes siihen. Selittämättömän vaihtelun osuus on suuri, noin 80 %, mikä johtuu sellaisista muuttujista, joita tässä tutkimuksessa ei ole huomioitu.



### 5.3. Lajirunsauteen vaikuttavat tekijät

Kokonaislajirunsaus on pienimmillään tuntureiden lakiosissa ja suurimmillaan se on noin 700 metrin korkeudella (kuva 16). Taulukossa 11 on esitetty ympäristömuuttujien ja lajirunsauden eri osioiden väliset korrelaatiokertoimet.



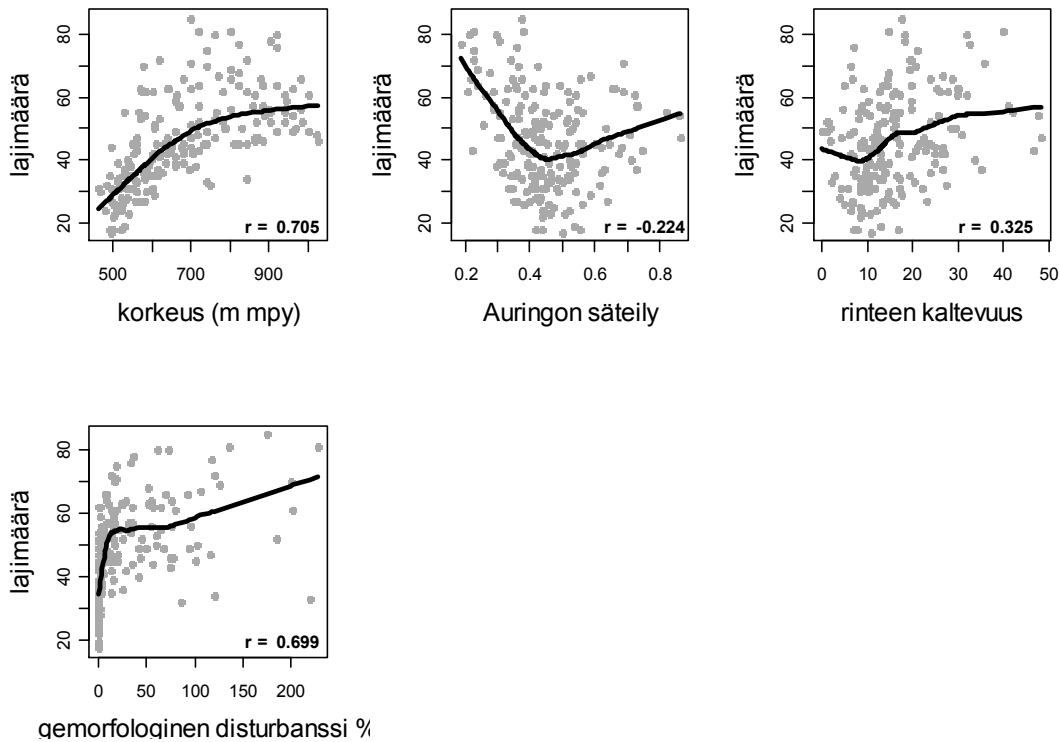
Kuva 16. Kokonaislajirunsaus näytepisteillä (Maanmittauslaitos, maastotietokanta 2009, tekijän muokkaama). Kilpisjärvi sijaitsee 473 m mpy.

Taulukko 11. Lajirunsausmuuttujien (lr) ja ympäristömuuttujien väliset korrelaatiot (Spearman).

	<b>kokonais lr</b>	<b>putkilokasvi lr</b>	<b>sammal lr</b>	<b>jäkälä lr</b>
Ca (ppm)	0,048	0,491	-0,049	-0,457
Na (ppm)	-0,028	0,301	-0,084	-0,396
Mg (ppm)	-0,142	0,349	-0,189	-0,558
Fe (ppm)	-0,442	-0,452	-0,300	-0,045
K (ppm)	-0,179	0,018	-0,091	-0,244
P (ppm)	-0,310	-0,099	-0,163	-0,298
korkeus (m mpy)	0,705	0,219	0,629	0,681
säteily (Mj cm <sup>-2</sup> y <sup>-1</sup> )	-0,224	0,154	-0,265	-0,426
kaltevuus (°)	0,325	0,464	0,238	-0,054
geom. dist (%)	0,699	0,437	0,606	0,406
kosteus (%)	0,385	0,347	0,306	0,011
puro (%)	0,335	0,424	0,312	-0,111
lumi (%)	0,119	-0,120	0,205	0,199

### 5.3.1 Geomorfologia

Tutkittujen geomorfologisten muuttujien ja kokonaislajimäärien väliset korrelaatiot eivät olleet yksiselitteisiä (kuva 17). Korkeuden ja lajirunsauden välillä vallitsee vahva korrelaatio. Lajirunsaus kasvaa jyrkästi noin 700 metriin (mpy) asti, jonka jälkeen korkeuden kasvu ei enää lisää lajirunsausta merkittävästi. Auringon säteilyenergiamäärän kasvu vaikuttaa kokonaislajirunsauteen negatiivisesti aina noin 0,4 Mj/cm<sup>2</sup>/vuosi –arvoihin asti, jonka jälkeen auringon säteilymäärän kasvulla on positiivinen vaikutus. Paahteisimmilla rinteillä viihtyvät vain runsasta auringonsäteilyä sietävät tunturikasvit. Rinteenkaltevuuden ja lajirunsauden välinen korrelaatio on positiivinen. Mitä jyrkempi rinne on, sen enemmän siellä viihtyy erilaisia lajeja. Geomorfologiset prosessit vaikuttavat positiivisesti lajirunsauteen, lajirunsaus on sitä suurempi, mitä enemmän maaperässä ilmenee geomorfologista toimintaa. Geomorfologisten prosessien ja korkeuden vaikutus on korrelaatiokertoimien valossa lähes yhtä suuri.

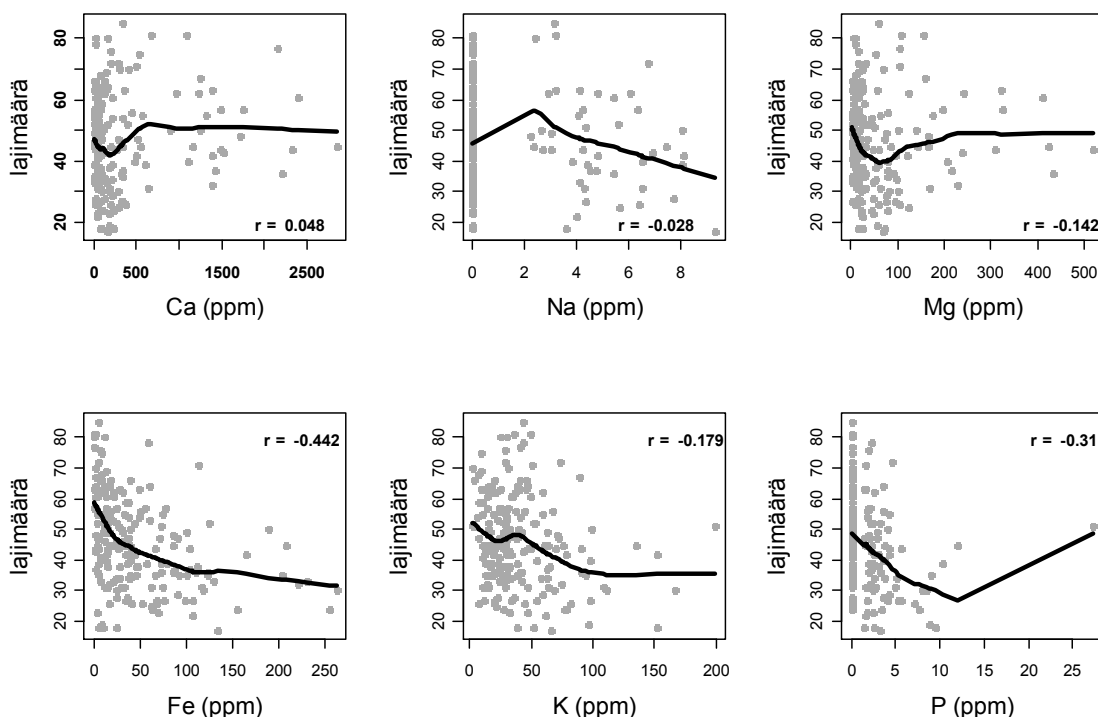


Kuva 17. Kokonaislajirunsauden ja geomorfologisten tekijöiden väliset korrelaatiot ( $r$  = Spearmanin korrelaatiokerroin).

Putkilokasvidiversiteetti on suurimmillaan noin 700 metrin korkeudella (m<sub>py</sub>) (liite 4.). Sammallajimäärän sekä jäkälälajimäärän ja korkeuden väliset korrelaatiot ovat positiivisia, eli korkeuden kasvaessa lisääntyy myös jäkälä- ja sammaldiversiteetti (liite 5 ja 6). Auringon säteilyn vaikutus putkilokasvi- ja sammaldiversiteettiin ei ole lineaarinen. Auringon paisteen on oltava yli 0,4 Mj/cm<sup>2</sup>/vuosi, jotta sen vaikutus lajimäärään on positiivinen. Jäkälälajimäärään auringon säteilyenergian lisääntyminen vaikuttaa negatiivisesti. Rinteen kaltevuuden ja geomorfologisen disturbanssin sekä putkilokasvilajimäärän väliset korrelaatiot ovat samansuuntaisia kuin kokonaislajimääränkin kanssa. Auringon säteilymäärän kohoaminen vaikuttaa negatiivisesti niin sammallajien määrään kuin jäkälälajirunsauteenkin. Rinteen kaltevuuden ja jäkälädiversiteetin välillä vallitsee vain vähäinen negatiivinen korrelaatio. Sammallajien määrään rinteenkaltevuuskulman suureneminen vaikuttaa negatiivisesti. Biomassaan maaperän geomorfologinen disturbanssi vaikuttaa negatiivisesti, mutta tämänkin tutkimuksen perusteella voidaan todeta, että geomorfologinen aktiivisuus luo monenlaisia kasvualustoja erilaisille kasveille, siksi häiriötekijöillä on positiivinen merkitys kasvilajidiversiteetille. Tämä koskee niin putkilokasvien, sammalten kuin jäkälienkin lajirunsautta, joskin sammalien kohdalla korrelaatiokerroin on suurin.

### 5.3.2 Makroravinteet

Makroravinteiden ja kokonaislajirunsauden väliset korrelaatiot eivät ole yhtä selviä kuin kokonaisbiomassan ja ravinteiden. Tutkituista alkuaineista ainoastaan kalsiumin määrän lisääntyminen maaperässä johtaa myös suurempiin kasvilajimääriin, joskin korrelaatio on todella alhainen (kuva 18). Raudan, kaliumin ja fosforin ja lajirunsauden väliset korrelaatiot ovat kaikki selkeästi negatiivisia. Myös magnesiumin sekä natriumin ja lajirunsauden välillä vallitsee negatiivinen korrelaatio, vaikkakaan se ei ole yhtä vahva. Ravinteiden ja lajimäärien väliset hajontakuviot osoittavat, että jos maaperässä ei ole ollenkaan kalsiumia, magnesiumia tai kaliumia, on trendiviiva laskeva. Liiallinen ravinteiden määrä sen sijaan johtaa lajimäärän vähenemiseen. Erityisen haitallista kokonaislajirunsauden kannalta on raudan ja fosforin suuret pitoisuudet maaperässä.



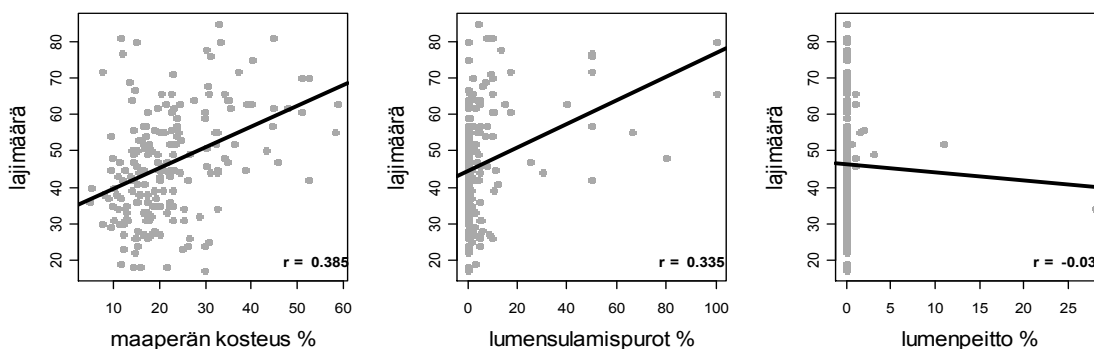
Kuva 18. Kokonaislajirunsauden ja makroravinteiden väliset korrelaatiot ( $r$  = Spearmanin korrelaatiokerroin).

Kun tarkastellaan makroravinteiden merkitystä erikseen putkilokasvien, sammalten ja jäkälien osalta, erottuu erityisesti kalsiumin ja magnesiumin erilaiset vaikutukset verrattuna muihin tutkittuihin alkuainesiin (liitteet 4 - 6). Putkilokasvilajirunsaus korreloi erittäin positiivisesti kalsiumin ja magnesiumin kanssa, mutta näiden alkuaineiden vaikutus jäkälädiversiteettiin on negatiivinen ja sammallajidiversiteettiin heikon positiivinen (kalsium) ja lähes huomaamaton

(magnesium). Minkään makroravinteiden korrelaatiot jäkälälajirunsauden kanssa eivät olleet positiivisia. Ainoastaan vähäiset rauta-pitoisuudet Sammallaajimääriin kalsiumpitoisuuksilla oli heikko positiivinen vaikutus muiden ravinteiden vaikutusten ollessa päinvastaisia ja ainoat putkilokasvilajimäärän kanssa positiivisen korrelaatiokertoimen saavat tutkimuksessa huomioituista alkuaineista ovat kalsium, natrium ja magnesium sekä kalium, joka saa vain niukasti positiivisen korrelaatiokertoimen.

### 5.3.3 Hydrologia

Maaperän kosteuden ja kasvilajien määrän välillä on havaittavissa voimakas positiivinen korrelaatio (kuva 19). Kosteammat olosuhteet tarkoittavat suurempaa kasvilajidiversiteettiä. Myös lumensulamispurojen ja lajirunsauden korrelaation on positiivinen. Lumenviipymillä puolestaan on negatiivinen vaikutus lajimäärään subarktisisissa olosuhteissa.



Kuva 19. Kokonaislajirunsauden ja hydrologisten ympäristömuuttujien väliset korrelaatiot ( $r$  = Spearmanin korrelaatiokerroin).

Putkilokasvien lajimäärien ja alkukesän maaperän kosteuden sekä lumensulamispurojen määrän väliset korrelaatiot ovat positiivisia (liite 4). Lumilaikkujen esiintyminen puolestaan näyttää korreloivan negatiivisesti putkilokasvidiversiteetin kanssa. Sammalten tiedetään viihtyvän kosteilla paikoilla, mikä on luonnollisesti havaittavissa myös Kilpisjärven alueella. Sammallaajimäärä korreloi positiivisesti kaikkien tutkimuksessa mukana olleiden hydrologisten muuttujien kanssa (liite 5). Alueen jäkälälajimäärään maaperän kosteuspitoisuus vaikuttaa negatiivisesti, mutta lumensulamispurojen määrällä tai lumilaikuilla ei näytä olevan juuri minkäänlaista vaikutusta (liite 6.), vaan muut tekijät selittävät paremmin jäkälän lajidiversiteettiä.

### 5.3.4 Yleistetyt lineaariset mallit

Myös lajirunsauteen vaikuttavia tekijöitä mallinnettiin GLM:n avulla. Eniten lajimäärien vaihtelua selittävät mallit on esitetty taulukossa 12. Muodostuneiden mallien määrä oli sama kuin biomassamallinnuksessa, sillä ympäristömuuttujat haluttiin pitää samoina.

Taulukko 12. Parhaimman AIC –arvon saaneet GLM:t.

#### Kokonaislajirunsaus

	Paras malli	Selitetty hajonta
Ravinteet	Ca + Ca <sup>2</sup> + Na + Na <sup>2</sup> + Mg + Mg <sup>2</sup> + Fe + Fe <sup>2</sup> + P + P <sup>2</sup>	0,3275
Hydrologia	kosteus + kosteus <sup>2</sup> + purot + purot <sup>2</sup> + lumi + lumi <sup>2</sup>	0,2469
Geomorfologia	korkeus + korkeus <sup>2</sup> + säteily + kaltevuus + geom.dist + geom.dist <sup>2</sup>	0,5524

#### Putkilokasvilajirunsaus

	Paras malli	Selitetty hajonta
Ravinteet	Ca + Ca <sup>2</sup> + Na + Na <sup>2</sup> + Fe + Fe <sup>2</sup> + K	0,3270
Hydrologia	kosteus + purot + purot <sup>2</sup> + lumi	0,3682
Geomorfologia	korkeus + korkeus <sup>2</sup> + säteily + kaltevuus + kaltevuus <sup>2</sup> + geom.dist. + geom.dist. <sup>2</sup>	0,2562

#### Sammallajirunsaus

	Paras malli	Selitetty hajonta
Ravinteet	Ca + Ca <sup>2</sup> + Na + Mg + Mg <sup>2</sup> + Fe + Fe <sup>2</sup>	0,2009
Hydrologia	kosteus + purot + purot <sup>2</sup> + lumi + lumi <sup>2</sup>	0,2218
Geomorfologia	korkeus + säteily + kaltevuus + geom.dist.	0,5173

#### Jäkälälajirunsaus

	Paras malli	Selitetty hajonta
Ravinteet	Ca + Ca <sup>2</sup> + Na	0,3854
Hydrologia	purot + purot <sup>2</sup>	0,0692
Geomorfologia	korkeus + korkeus <sup>2</sup> + säteily + geom.dist.	0,515

Kokonaislajirunsauteen ravinteisuuden mukaan mallinnettaessa eniten selittävään malliin tuli mukaan kalsium, natrium, magnesium, rauta ja fosfori. Myös lajirunsausmallinnuksessa kaliumin jäi pois parhaimmin selittävästä mallista, kokonaisbiomassamallin tavoin.

Putkilokasvien lajimääriin vaikuttavat kalsium, natrium, rauta ja kalium, joka on makroravinteista ainoa, jonka suhde putkilokasvilajirunsauteen on lineaarinen. Pois ovat jääneet fosfori ja magnesium. Sammallajirunsauteen osalta parhaaseen malliin kuuluu kalsium,

natrium, magnesium ja rauta. Jäkälien lajirunsauteen eivät tämän tutkimuksen mukaan vaikuta kuin kaksi alkuainetta: kalsium ja natrium.

Lajirunsauteen vaikuttavista hydrologisista muuttujista parhaiten selittävään malliin osallistui kaikki tarkastelussa olevat muuttujat, eikä minkään tekijän vaikutuksen voida osoittaa olevan puhtaan lineaarinen. Putkilokasvilajien hydrologiamalliin selittävistä muuttujista seuloutui maaperän kosteus, lumesulamispurojen peittoprosentti sekä lumilaikut, samoin on sammallajirunsauteen kohdalla. Jäkälälajirunsauteen puolestaan vaikuttaa merkittävimmin lumesulamispurojen määrä. Tämä voi selittyä sillä, että juurettomina jäkälät ovat alttiimpia virtaavan veden negatiivisille vaikutuksille, eivätkä ne voi hyödyntää maaperän vesivarantoja kovin hyvin. Vaikutus ei kuitenkaan ole suoraan lineaarinen.

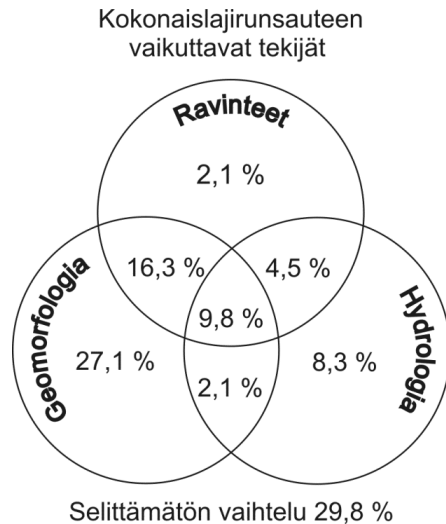
Geomorfologisista muuttujista merkittävimmit nousivat korkeus merenpinnasta ja geomorfologinen disturbanssi. Myös auringon säteilyenergialla ja rinteiden viettosuunnalla on mallinnuksen mukaan merkitystä lajirunsauteen Kilpisjärvellä. Putkilokasvilajimäärän mallinnus geomorfologisten muuttujien osalta osoittaa, että kaikki tässä tutkimuksessa olleet muuttujat ovat merkittäviä diversiteetin kannalta. Sama tilanne on sammallajirunsauteen kohdalla, sillä erotuksella, että suhteet ovat lineaarisia. Jäkälälajien runsauden mallinnuksessa osoittautui, että rinteiden jyrkkyydellä ei ole vaikutusta lajimääriin.

### **5.3.5 Hajonnan ositus**

Lajirunsauteen vaikuttavia tekijöitä tutkittiin samoilla menetelmillä ja ympäristömuuttujilla kuin biomassakin. Myös lajirunsauteen vaikuttavien erilaisten tekijöiden vaikutuksen laajuutta tutkittiin hajonnan osituksen avulla. Geomorfologisella disturbanssilla ei ollut yhtä merkittävä vaikutus lajirunsauteelle kuin biomassalle (kuva 20). Geomorfologiset häiriötekijät selittävät kuitenkin mukana olleista ympäristömuuttujaryhmistä eniten lajirunsauteen vaihtelusta (27,1 %). Hydrologiset olosuhteet selittävät biodiversiteetin määrästä 8,3 %, eli vain pienen osan. Pelkkien ravinteiden merkitys lajirunsauteelle oli hyvin vähäinen, ainoastaan 2,1 %.

Yhdysvaikutuksista merkittävin on ravinteiden ja geomorfologian yhdysvaikutus, jonka suuruus on 16,3 %, eli yli kaksinkertainen verrattuna ravinteiden ja hydrologian tai

hydrologian ja geomorfologian yhdysvaikutuksiin. Käytetyt mallit selittävät hyvin lajirunsauteen vaikuttavien tekijöiden merkitystä. Selittämättömäksi jää ainoastaan 29,8 % vaihtelusta.

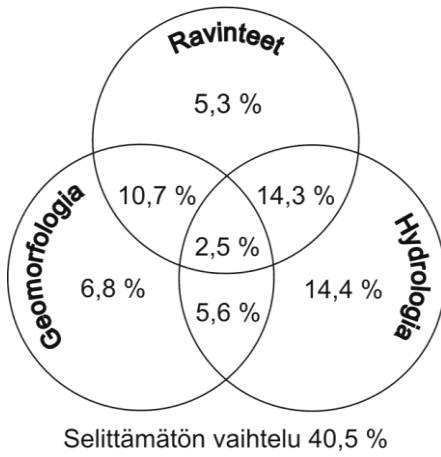


Kuva 20. Subarktisen ympäristön lajirunsaudesta lähes kolmasosa selittyy geomorfologialla.

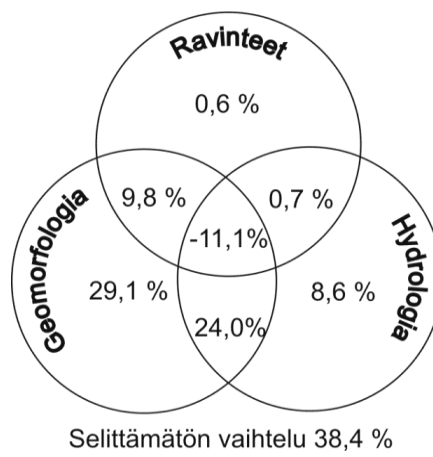
Tutkittaessa erikseen putkilokasvien, sammalten ja jäkälien lajirunsauteen vaikuttavia tekijöitä hajonnan osituksen avulla (kuva 21) huomataan, että geomorfologia on jäkälälajirunsauteen ja sammallajirunsauteen kannalta merkittävin vaikuttava tekijä, mutta putkilokasvirunsauteen vaihtelua hajonnanosituksen mukaan parhaiten selittävät hydrologiset tekijät. Selittämättömän vaihtelun osuus jää kunkin kasvillisuuden osa-alueen kohdalla noin 30 – 40 %. Putkilokasvien lajirunsautea selittää parhaiten hydrologiset tekijät, joiden osuus on 14,4 %. Toiseksi parhaiten sitä selittää ravinteiden ja geomorfologian yhteisvaikutus, jonka osuus on lähes 11 %. Muiden osa-alueiden selittävyys jää lähelle viittä prosenttia. Suurin selittävä tekijä jäkälien lajirunsauteelle on geomorfologia, jonka osuus on 36,1 %. Geomorfologian ja hydrologian osuus jäkälädiversiteetin selittämiseen voidaan tulkita nollassi, samoin kuin hydrologian ja ravinteidenkin. Kaikkien muuttujaryhmien yhteisvaikutus jäkälädiversiteettiin on melko suuri: 27,5 %. Ravinteiden ja hydrologian vaikutus sekä geomorfologian ja ravinteiden yhteisvaikutus jäävät kaikki alle 10 %:n, hydrologian jopa alle 1 %:n.



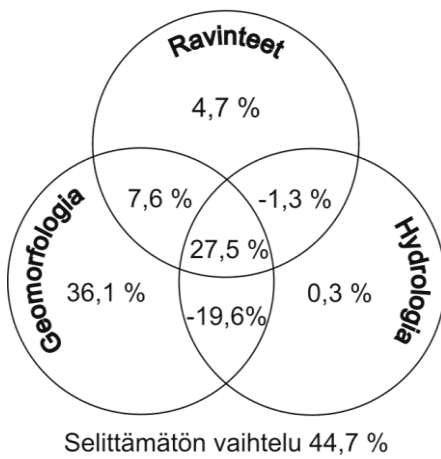
Putkilokasvien lajirunsauteen vaikuttavat tekijät



Sammalten lajirunsauteen vaikuttavat tekijät



Jäkälien lajirunsauteen vaikuttavat tekijät



Kuva 21. Putkilokasvien lajirunsautea selittää eniten hydrologiset tekijät. Sammal- ja jäkälälajirunsautea selittää eniten geomorfologiset muuttujat.

## 6 Tulosten tarkastelu

Tulokset yleistyvät koskemaan koko subarktis-alpiinista aluetta, sillä analyyseissä ei ole eritelty erilaisten habitaattien vaikutusta biomassaan ja lajirunsauteen. Tutkimuksessa mukana olleiden ympäristömuuttujien vaikutuksen suunta (negatiivinen vai positiivinen), merkitys GLM -mallinnuksen mukaan ja selitetyn vaihtelun osuus on esitetty taulukossa 13.

Taulukko 13. Ympäristömuuttujien vaikutus biomassaan ja lajirunsauteen. Sulut tarkoittavat sitä, että kyseinen muuttuja ei ole mukana parhaiten vastemuuttujaa selittävässä mallissa. Tummillalla harmaalla on merkitty hajonnan osituksessa suurimman ja vaaleimmalla harmaalla pienimmän %-osuuden saaneet muuttujat.

	Geomorfologia				Ravinteet						Hydrologia		
	Korkeus	Säteily	Kaltevuus	Geom.pros.	Ca	Na	Mg	Fe	K	P	Kosteus	Purot	Lumi
Kokonaisbiomassa	-	+	-	-	+	+	+	+	(+)	(+)	-	-	-
putkilo-	-	+	+	-	(+)	(+)	+	-	+	+	(-)	(-)	-
sammal-	-	(-)	(-)	(-)	(+)	(+)	(+)	+	(+)	+	-	(-)	(-)
jäkälä-	+	-	-	-	-	-	-	+	(-)	-	-	-	-
Kokonaislajirunsaus	+	-	+	+	+	-	-	-	(-)	-	+	+	-
putkilo-	+	+	+	+	+	+	(+)	+	+	(-)	+	+	-
sammal-	+	-	+	+	-	-	-	-	(-)	(-)	+	+	+
jäkälä-	+	-	(-)	+	-	-	(-)	(-)	(-)	(-)	(+)	-	(+)

Hajonnan osituksen tulosten vertailu paljastaa, että geomorfologia, hydrologia ja ravinteet selittävät paremmin lajirikkuutta kuin biomassaa, mikä on todettu myös muissa vuoristoalueella tehdyissä kasvillisuustutkimuksissa (Theodose & Bowman 1997; Litaor et al. 2008; Virtanen et al. 2010). Geomorfologiset muuttujat, joihin sisältyy myös korkeus, osoittautuivat kaikkein parhaimmaksi selittäväksi tekijäksi niin lajirunsauden kuin biomassankin osalta, lukuun ottamatta putkilokasvien lajirunsautea. Sitä selitti parhaiten hydrologia. Hydrologiset olosuhteet selittivät vähiten jäkälälajirunsautea sekä putkilokasvi-, sammal- ja jäkäläbiomassaa. Ravinteet puolestaan selittivät vähiten kokonaisbiomassaa ja kokonais-, putkilokasvi- ja sammallajirunsautea (taulukko 13). Geomorfologian vaikutukset vastemuuttujiin ovat moninaiset, vaikka geomorfologisten muuttujien kasvu johtaa pääsääntöisesti biomassan vähenemiseen ja lajirunsauden kasvuun. Ravinteiden kohdalla voidaan vetää johtopäätös, että paljon ravinteita maaperässä kasvattaa biomassaa, mutta ei

lajirunsautta, lukuun ottamatta putkilokasveja. Alkukesän maaperän kosteusolosuhteiden merkitys lajirunsauksille on positiivinen, poislukien jäkälät, mutta biomassoilte negatiivinen.

Ravinteet, geomorfologinen aktiivisuus ja hydrologiset muuttujat selittävät hyvin kokonaisbiomassan määriä (selittämätön vaihtelu vain 22,3 %), mutta tarkasteltaessa putkilokasvien, sammalten ja jäkälien biomassoihin samojen muuttujien vaikutusta, nousee selittämättömän vaihtelun osuus yli 50 % kaikkien kohdalla (kuvat 14, 15, 20 ja 21). Kokonaisbiomassan pientä selittämättömän vaihtelun osuutta selittää se, että kokonaisbiomassassa on mukana myös puiden biomassa. Geomorfologia –ryhmään sisältyy korkeus merenpinnasta, jolla on todella suuri vaikutus puubiomassan määrään: puite ei esiinny ollenkaan 600 metriä (mpy) korkeammilla alueilla. Myös jäkäläbiomassan ja suureen selittämättömän vaihtelun osuuteen on helppo löytää selityksiä. Porot ovat merkittävä jäkäläbiomassaan vaikuttava tekijä, sillä ne käyttävät jäkäliä ravintonaan (Eskelinen & Oksanen 2006). Enemmistö jäkälälajeista saa vetensä ja ravinteensa suoraan ilmasta sieniosakkaan avulla (Lohtander 2001), joten maaperän kosteus- tai ravinneolosuhteilla ei ole suurta merkitystä niiden esiintymisen kannalta. Lisäksi jäkäläbiomassan kerääminen on haastavaa. Nämä syyt vaikuttavat siihen, että tässä tutkimuksessa jäkäläbiomassan vaihtelusta jää selittymättä lähes 80 %.

Geomorfologian osuus hajonnan osituksessa vaihteli lajirunsausmuuttujien kohdalla välillä 6,8 % (putkilokasvit) ja 36,1 % (jäkälät) sekä biomassamuuttujien kohdalla välillä 9,8 % (jäkälät) ja 41,1 % (kokonais). Geomorfologia selittää yli 40 % kokonaisbiomassan ja 26 % kokonaislajirunsauden vaihtelusta (kuvat 14, 15, 20 ja 21). Korrelaatiokertoimien perusteella geomorfologiset tekijät vaikuttavat pääsääntöisesti lajirunsauteen positiivisesti ja biomassaan negatiivisesti. Näin on melkein kaikkien tutkittujen vastemuuttujien kohdalla ja sama ilmiö on raportoitu muissakin tutkimuksissa (esim. Litaor et al. 2008; Virtanen 2010). Geomorfologiset prosessit luovat uusia kasvualustoja monenlaisille lajeille ja vaihteleva topografia edesauttaa erilaisten kasvien selviytymistä. Vaikka maaperän fysikaalinen epätasapaino ylläpitää alueen lajirunsautea, vaikuttaa se negatiivisesti biomassan määrään. Riittävä disturbanssi varmistaa sen, että mikään laji ei pääse dominoimaan muita lajeja.

Geomorfologia -ryhmän muuttujien vaikutus vastemuuttujiin ei välttämättä ole lineaarinen. Taulukon 13 mukaan näyttää siltä, että korkeuden kasvu lisää lajirunsausta, mutta näin ei kuitenkaan ole kuin noin 700 m mpy asti, jonka jälkeen lajirunsaus alkaa taas laskea. Matalammilla aluilla on runsaasti dominoivia lajeja, jotka suotuisissa oloissa vievät elintilaa monilta muilta lajeilta. Tämän lisäksi keskikorkeuksien suurta lajirikkautta selittää se, että puuraja kulkee lähellä samaa korkeutta. Alue on toisin sanoen ekotoni, siis kahden eri kasvillisuusvyöhykkeen vaihtumiskohta, jossa esiintyy molempien ympäristöjen kasvillisuutta. Tämä johtaa suureen lajirunsauteen (Eronen et al. 2003). Biomassan määrään korkeus kuitenkin vaikuttaa negatiivisesti. Tämä selittyy erityisesti sillä, että puubiomassan määrä putoaa nolnaan korkeuden ollessa riittävä, tässä tapauksessa yli 600 m mpy. Lisäksi korkeilla paikoilla esiintyvä kasvillisuus on kooltaan pienempää. Jäkälille korkeuden kasvulla sen sijaan on positiivinen vaikutus, sillä korkeammilla alueilla on enemmän paljasta kivipintaa, jossa suuri osa Suomessa esiintyvistä jäkälälajeista viihtyy (Lommi 2011). Siksi jäkälien lajirunsaus ja biomassa lisääntyvät korkeuden kasvaessa.

Mitä jyrkempi rinne, sen vähemmän siellä on biomassaa, mutta lajirunsauden kannalta jyrkemmät rinteet ovat suotuisampia. Jyrkkä rinne edesauttaa maaperän häiriötekijöiden muodostumista, mikä avaa uusia kasvupaikkoja erilaisille lajeille. Samalla mikään dominoivana tunnettu kasvilaji, kuten variksenmarja (Laine 2004), ei voi vallata alaa ja syrjäyttää muita lajeja. Jäkälien lajirunsauden kohdalla rinteen jyrkkyydellä ei näytä olevan vaikutusta, mikä johtunee jäkälien kasvutavasta kivien pinnalla ja juurettomuudesta (Lohtander 2011). Ne eivät siis tarvitse maaperää, jossa kasvaa. Auringon säteily hyödyttää kokonaisbiomassaa, mutta liiallinen säteily karsii lajirunsausta. Ainoastaan putkilokasvit, tai ainakin osa niistä, hyötyvät suuresta määrästä auringon säteilyenergiaa. Sammalet viihtyvät hyvin myös varjoisilla alueilla (Campbell & Reece 2005), joten auringon säteilyllä ei ole niiden biomassamäärän kannalta suurta merkitystä.

Hajonnan osituksen mukaan ravinteiden merkitys on vähäisempi kuin hydrologian ja geomorfologian kokonais-, putkilokasvi- ja sammallajirunsaudelle sekä kokonaisbiomassalle. Ravinteiden selittämä vaihtelu jää kaikkien vastemuuttujien kohdalla alle 10 %:n (kuvat 14, 15, 20 ja 21). Tutkimuksessa mukana olleet ravinteet kuitenkin korreloivat positiivisesti biomassan määrän kanssa, mutta lisääntyvä ravinteisuus ei korreloi positiivisesti lajirunsauden kanssa. Kasvit, jotka hyötyvät jonkin ravinteen lisäyksestä saavat muihin verrattuna valtavan kilpailuedun, jolloin ne syrjäyttävät muita kasveja ja näin ollen lajirunsaus

vähenee. Erityisesti heinäkasvit ja ruohokasvit valtaavat alaa siellä, missä ravinteita on runsaasti saatavilla (Jägerbrand et al. 2009). Jäkälien kohdalla maaperän ravinteisuus vaikuttaa negatiivisesti tai ei ollenkaan, mikä saattaa johtua jäkälien kasvutavasta (Lohtander 2011).

Kalsium vaikuttaa positiivisesti arktis-alpiinisen alueen kasvilajirunsauteen (van der Welle et al. 2003). Kilpisjärvellä alueella tiedetään olevan runsaasti kalkinsuosijalajeja johtuen alueen kallioperästä (Laine 2004), niinpä suuret kalsiumin -pitoisuudet maaperässä johtavat niin kokonaisbiomassan kuin kokonaislajirunsaudenkin kasvuun (taulukko 13). Erityisesti putkilokasvien lajirunsaus hyötyy kalsiumista. Kaliumin vaikutukset ovat merkittäviä ainoastaan putkilokasveille. Natrium-pitoisuuksien kohoaminen maaperässä vähentää jäkälien lajirunsautta ja biomassaa sekä sammal- ja kokonaislajirunsautta.

Korrelaatiokertoimien mukaan raudan pitoisuuksien lisääntyminen maaperässä vaikuttaa positiivisesti biomassan määrään, mutta raudan ja lajirunsauden välinen korrelaatio on negatiivinen (taulukko 13). Suurimmat rautapitoisuudet hyödyntävät vain sammalia ja jäkäliä, sekä erityisesti joitakin putkilokasveja, joiden merkitys biomassan määrän kannalta on kuitenkin pieni. Rauta sitoo fosforia kasveille käyttökeltomaan muotoon, mikä happamoittaa maaperää. Rauta siis edesauttaa happamuutta hyvin sietäviä putkilokasveja. Rauta on myös ainoa tutkituista ravinteista, joka edesauttaa jäkäläbiomassaa.

Fosforin määrä maaperässä muuttuu negatiiviseksi kokonaisbiomassan kannalta, jos se ylittää noin 12 ppm:n pitoisuuden. Muutos ei johdu putkilokasveista, vaan liiallinen P-pitoisuus haittaa sammalten kasvua, mikä heijastuu myös kokonaisbiomassan ja fosforin suhteeseen (ks. liitteet 1-3). Tulkintaan heikentää kuitenkin se, että aineistossa ei ole kuin muutama arvo, joka ylittää edellä mainitun P-pitoisuuden. Subarktisella alueella sammalbiomassan on todettu reagoivan negatiivisesti myös ravinteiden (N, P) keinotekoiseen lisäykseen, mutta lajirunsauteen vaikutukset voivat olla joko negatiivisia tai positiivisia (Potter et al. 1995). Tämän tutkimuksen perusteella Kilpisjärven alueella suuri määrä ravinteita vaikuttaa negatiivisesti alueen lajirunsauteen, joten ilmaston lämpenemisen johtuva mahdollinen ravinnelisyys (Nadelhoffer et al. 1991) saattaa vähentää sammalten laji- ja biomassamäärää Kilpisjärvellä.

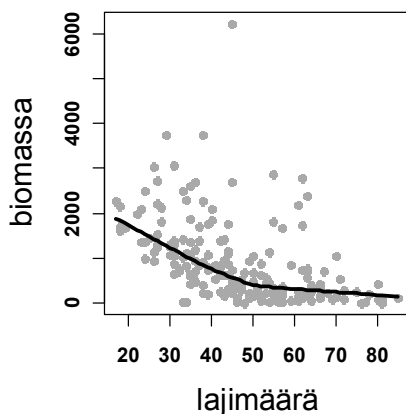
Hajonnan osituksen tuloksia (taulukko 13) tarkasteltaessa käy ilmi, että tutkimuksessa mukana olleilla hydrologisilla muuttujilla on tärkeämpi rooli lajirunsauden kuin biomassan selittäjänä. Hydrologisten tekijöiden selittämä vaihtelu jää niin kokonais-, putkilo-, sammal- ja jäkäläbiomassan kuin myös jäkälälajirunsauden osalta alle 5 %:n. Ainoastaan putkilokasvien lajirunsautta hydrologiset tekijät selittävät hyvin, selittyvän vaihtelun ollessa lähes 15 % (kuva 21). Biomassamäärien kannalta alkukesän lumensulamispuroille, maaperän kosteudella ja lumilaikuilla on negatiivinen vaikutus. Yleensä mitä kosteampaa on, sen suurempi on alueen biomassatuotanto, mutta liika kosteus on haitallista (Fisk et al. 1999). Kosteudella on kuitenkin positiivinen vaikutus lajirunsauteen. Erityisesti puut ja sammalet viihtyvät kosteilla alueilla. Sammalten suvullinen lisääntyminen vaatii kosteat olosuhteet (Campbell & Reece 2005: 580), joten on luonnollista, että siellä missä vettä on enemmän, on myös enemmän sammalia. Hydrologiset tekijät selittävätkin sammalten lajirunsaudesta noin 9 % (kuva 21). Lumenviipymät vaikuttavat pienentävästi biomassamääriin, mutta lisäävät lajirunsautta, ainakin sammalten ja jäkälien osalta. Tämä tulos tukee Litaor et al. (2008) havaintoja siitä, että lumilaikut eivät juuri ollenkaan vaikuta biomassan määrään, mutta edesauttavat lajirunsauden kehittymistä suuremmaksi. Korrelaatio lumilaikkujen ja lajirunsauden välillä kertoo siitä, että lumi vaikuttaa kasvien kasvukauden pituuteen, vedensaatavuuteen ja suojaan tuulta ja pakkasta vastaan.

Lämpenevä ilmaston epäillään vaikuttavan periglasiaalisella alueella erityisesti sulamis-jäätymis-sykleistä johtuviin geomorfologisiin prosesseihin niitä kiihdyttäen. Tässä tutkimuksessa geomorfologisten prosessien on todettu olevan merkittävin selittävä tekijä kasvillisuusbiomassojen ja lajirunsausten takana. Näin tämänkin tutkimuksen tulosten perusteella on odotettavissa, että subarktisen alueen kasvilajien levinneisyyksissä tulee tapahtumaan muutoksia. Erityisesti biomassan vaihtelua selittävät geomorfologiset ilmiöt, joten ilmaston lämpenemisen vaikutukset biomassaan tulevat olemaan merkittävät. Ilmaston lämpeneminen lämmittää myös maaperää, mikä johtaa lisääntyvään mineralisaatioon ja runsaampiin ravinnepitoisuuksiin maaperässä (Nadelhoffer et al. 1991). Muuttuvilla ravinteisuusolosuhteilla ei ole kuitenkaan tässä tutkimuksessa mukana olleiden ravinnemuuttujien valossa suurta merkitystä lajirunsaudelle tai biomassalle, sillä ravinteet selittivät heikosti kokonaisbiomassaa sekä lajirunsautta putkilokasvien ja sammalten osalta. Ravinteiden selittämä vaihtelu on kaikkien muuttujien kohdalla alle 10 % ja kokonaisbiomassan ja sammallajirunsauden kohdalla alle 1 %. Sen sijaan ilmastonmuutoksesta johtuvat yhä kosteammat olosuhteet ja muutokset lumipeitteessä voivat muuttaa

erityisesti putkilokasvien lajirunsausta, sillä hajonnan osituksen tulosten perusteella putkilokasvien lajirunsaudesta selittyy noin 14 % maaperän hydrologisilla olosuhteilla.

Subarktis-alpiinisella alueella kasvilajirunsauteen ja biomassan määrään vaikuttavien tekijöiden mekanismeista ja selittävästä muuttujista tarvitaan lisää tietoa. Lisätutkimuksien voisi selvittää, kuinka suuren osan kasvillisuuden esiintymisestä maaperän fysikaaliseen epätasapainoon johtava geomorfologinen aktiivisuus selittää ja miten tähän vaikuttaa ilmaston lämpeneminen. Tämän tutkimuksen geomorfologia -ryhmä sisälsi myös korkeuden, jonka merkitys kasveille on kiistattoman suuri piilottaen alleen varsinaisen geomorfologian vaikutuksen.

Lajirunsauden ja biomassan välistä suhdetta voisi tarkastella laajemminkin tutkimuksessa mukana olleiden ympäristömuuttujien valossa. Kasvillisuuden lajirunsauden on todettu alpiinisilla alueilla olevan suurimmillaan siellä, missä tuottavuus on kohtalaista (van der Welle et al. 2003). Kuitenkin tämän tutkimuksen kuvien 10. ja 16. tarkastelu ennakoivat, että siellä missä biomassan määrä on vähäinen, on lajirunsaus suuri ja missä biomassan määrä on suuri, on lajirunsaus vähäinen tai kohtalainen. Lajirunsauden ja biomassan välinen korrelaatio on huomattava ( $r^2 = -0,617$ ), vaikka ei välttämättä kausaalinen, joten kiintoisaa olisi esimerkiksi tietää, mitkä lajit vastaavat suuresta biomassasta siellä, missä lajirunsaus on kuitenkin vähäinen (kuva 22) tai onko kasvilajirunsaus suurimmillaan Kilpisjärvelläkin siellä missä biomassan määrä on kohtalainen.



Kuva 22. Suuri kokonaislajirunsaus ei tarkoita suurta kokonaisbiomassaa.

## 6.1 Tulosten luotettavuuden tarkastelua

Tulosten luotettavuus riippuu käytettyjen menetelmien ja laitteiden luotettavuudesta, tutkijan tarkkuudesta laboratoriotöissä ja maastossa sekä analyysien oikeanlaisuudessa ja kriittisestä tarkastelusta. Aineiston keräämiseen ja käsittelyyn kuuluu monta vaihetta, ja missä tahansa vaiheessa on joku näytteistä voinut esimerkiksi kontaminoitua, mikä vääristää tuloksia. Tätä on tietysti pyritty välttämään huolellisella työskentelyllä.

Tutkimuksessa oli lopulta mukana aineistoa 192 näytepisteeltä, jotka kattavat kaikki Kilpisjärven alueella esiintyvistä horisontaalisista kasviyhteisötyypeistä. Mallinnettaessa GLM:n avulla luotettavaan tulokseen on mahdollista päästä noin 200 havaintopisteen aineistolla (Hjort & Marmion 2008). Näin ollen tämän tutkimuksen mallinnustuloksia voidaan pitää aineiston koon suhteen luotettavina, vaikka vielä suurempi havaintoaineisto olisi tuottanut entistä vakaamman mallin. Mallien vakautta ei ole varmennettu sattumanvaraisin otoksin tehdyn mallinnuksen avulla, mikä osaltaan lisää tämän tutkimuksen mallien epävarmuutta. Mallinnuksen tuloksia häiritsevät pienehkön aineiston lisäksi aineistossa esiintyvät mahdolliset mittausvirheet, multikollinearisuus, spatiaalinen autokorrelaatio sekä sellaiset selittävät muuttujat, joita tässä tutkimuksessa ei ole huomioitu. Geomorfologia-aineiston osana on käytetty DEM:sta laskettuja muuttujia, jotka perustuvat siis matematiikkaan, eivät luonnossa tehtyihin mittauksiin; siksi ne ovat alttiita virheille (Austin 2007).

GLM:n sopivuudesta lajien levinneisyyden tutkimiseen on esitetty kriittisiä mielipiteitä. Austinin (2007) mukaan ekologiseen lajien levinneisyysmallinnukseen käyttökelpoisia mallinnusmenetelmiä ovat myös muun muassa:

- 1) GAM (*Generalised Additive Models*), joka ovat yleistettyjen lineaaristen mallien jatkeita. Niiden avulla vasteen ja selittävien muuttujien välisen riippuvuutta voidaan mallintaa ei-parametrisesti.
- 2) MARS (*Multivariate adaptive regression splines*), joka mahdollistaa ennustajien välisten interaktioiden hallinnan.
- 3) SEM (*Structural equation modelling*), joka huomio vastemuuttujaan vaikuttavat kausaaliset efektit. SEM:a on käytetty selvittämään abioottisten ja bioottisten tekijöiden roolia ympäristössä.



Hajonnan ositus ei ole ainoa mahdollinen menetelmä tutkia sitä, minkälainen osuus kullakin muuttujalla on vastemuuttujan selittäjänä. Siihen tarkoitukseen voidaan käyttää myös hierarkkista ositusta (*hierarchical partitioning*) (Mac Nelly 2003). Hierarkkisen osituksen heikkoutena on, että sen avulla ei ole mahdollista ottaa tarkasteluun mukaan muuttujien toisen asteen polynomitermejä (Hjort & Luoto 2009). Epälineaariset suhteet ovat kuitenkin tavallisia luonnossa, joten tässä tutkimuksessa menetelmäksi valikoitui hajonnan ositus. Hajonnan osituksen avulla saadaan myös selville muuttujien mahdollisen yhteisvaihteluiden suhde vastemuuttujan kannalta. Hierarkkisen osituksen käyttäminen hajonnan osituksen rinnalla olisi kuitenkin tuonut lisäarvoa tutkimukseen, sillä sen avulla olisi voinut tarkastella ja selittää muuttujaryhmien sisältämien komponenttien vaikutuksen suuruutta ja merkitystä.

Mallien paremmuuden vertailuun on olemassa muitakin keinoja kuin tässä tutkielmassa käytetyt AIC -arvot. Tällaisia ovat esimerkiksi BIC -arvot (*bayesian information criterion*) ja uskottavuusosamäärän testaus (*likelihood-ratio testing*) (van der Hoeven et al. 2005).

Tämän tutkimuksen yhtenä heikkoutena on maaperän kosteusmittausaineiston temporaalinen köyhyys. Kosteusmittaukset on tehty kullakin näytepisteellä ainoastaan kerran. Mittauksia on lisäksi tehty monenlaisissa sääolosuhteissa. Tällä on epäilemättä vaikutusta maaperän kosteusmittausten todenmukaisuuteen. Osa puroaineistosta on kerätty sateella tai heti sateen jälkeen, jolloin purojen pinta-alat ovat kuivaa jaksoa suurempia. Tämä saattaa aiheuttaa pieniä vääristymiä aineistoon ja tuloksiin. Tulosten luotettavuus hydrologiamuuttujien osalta siis huomattavasti paranisi, jos mittauksia olisi tehty useampana päivänä kesän aikana. Hydrologiamuuttujien ryhmästä puuttuu myös sademäärät, eikä lämpötilojakaan ole huomioitu. Tulokset olisivat luotettavampia, jos sääolosuhteet olisi huomioitu mallinnuksessa. Lisäksi on huomioitava, että tutkimusaineistossa on kartoitettu ainoastaan lumilaikkujen läsnäolo näytepisteellä, ei sen lähiympäristössä. Tämä vaikuttaa osaltaan tässä tutkimuksessa ilmenneiden lumilaikkujen ja lajirunsauksien negatiiviseen korrelaatioon. Jos olisi otettu huomioon myös esimerkiksi mahdolliset tutkimuspisteiden ylärinteen puolella sijaitsevat lumenviipymät, voisivat tulokset olla erilaiset. Aineistoa on kerätty usean kesän aikana, mutta analyyseissä tai tulosten tarkastelussa tätä ei ole otettu huomioon. Ongelma tuskin on suuri, sillä tunturikasvilajiyhteisöt ovat melko pysyviä ja samat lajit, tai jopa yksilöt, esiintyvät samalla alueella vuosia (Nagy & Grabherr 2009: 215).

Makroravinne-ryhmästä puuttuu joitakin merkittäviä alkuaineita (N, S), joita kasvi saa käyttöönsä maaperästä. Erityisesti typen vaikutus kasveihin on hyvin tunnettu ja sen sisältyminen aineistoon olisi saattanut tuottaa hieman erilaisia tuloksia. Todennäköisesti typen lisääminen aineistoon olisi hajonnan osituksessa tuottanut suurempia selitetyn vaihtelun prosenttiosuuksia ravinteille, sillä typpeä pidetään mineraaleista kasveille kaikkein tärkeimpänä (Campbell & Reece 2005: 763). Toisaalta, koska typen vaikutus jo tunnetaan, tarjoaa tämä tutkimus näkökulma, jossa otetaan erityisesti huomioon muiden tärkeiden ravinteiden kuin typen vaikutus kasveihin. Maaperän pH-pitoisuuksien puuttuminen aineistosta vaikuttaa myös selittämättömän hajonnan suuruuteen, sillä sen tiedetään olevan tärkeä niin biomassaa kuin lajirunsauttakin kontrolloiva tekijä (van der Welle et al. 2003).

Geomorfologia -ryhmään sisällytetty korkeus saattaa olla yksinään suurin ryhmän sisäinen selittävä tekijä ainakin biomassan osalta, sillä korkeuden kasvun tiedetään vaikuttavan negatiivisesti biomassan määriin. Tulokset olisivat ehkä toisenlaisia ja selitetyn vaihtelun osuus pienempi, jos geomorfologiaryhmään olisi otettu mukaan vain esimerkiksi maaperässä tapahtuvaa geomorfologista aktiivisuutta kuvaavia muuttujia. Mutta pitämällä korkeus mukana mallinnuksessa, on saavutettu suuret selitetyn vaihtelun osuudet ja voitu tarkastella geomorfologian ja samalla myös topografian vaikutusta laajemmin.

Tämän tutkimuksen perusteella ei voida antaa kattavaa kokonaiskuvaa subarktisessa ympäristössä kasvien kasvuun vaikuttavista tekijöistä. Mallinnuksesta puuttuu jo edellä mainittujen tekijöiden lisäksi joitakin merkittäviä kasvilajirunsauteen ja biomassaan vaikuttavia tekijöitä, kuten kasvinsyöjien ja laidunnuksen vaikutus, joilla tiedetään olevan suuri merkitys kasvillisuuden kontrolloijina (ks. kpl 2.7). Kuitenkin tutkimuksen avulla on voitu osoittaa ne tekijät, jotka ovat suurimmassa vastuussa kasvillisuuden levinneisyydestä. Mallinnuksessa geomorfologiset prosessit selittävät huomattavan suuren osan niin lajirunsaudesta kuin biomassastakin lähes kaikkien selitettävien muuttujien kohdalla. Toisaalta tämä tutkimus ei vastaa kysymykseen siitä, millaisten mekanismien kautta ympäristömuuttuja kasvilajirunsauteen ja biomassaan subarktisisä olosuhteissa vaikuttavat. Selittävien muuttujien vaikutus selitettäviin muuttujiin riippuu siitä, ovatko vaikutukset suoria, epäsuoria vai vaikuttavatko ne resurssien saatavuuteen (Austin 2007).

## 7 Yhteenveto

Tässä tutkimuksessa on pyritty selvittämään, kuinka suuri merkitys makroravinteilla, geomorfologisilla prosesseilla ja maaperän hydrologialla on kasvilajirunsauteen ja biomassaan subarktisessa ympäristössä. Tutkimuskysymyksiä on lähestytty tilastollisen mallinnuksen keinoin käyttäen hyväksi yleistettyjä lineaarisia malleja (GLM) ja hajonnan ositusta (VP). Tämän työn tulokset tukevat aiemmin esitettyjä tuloksia, joiden mukaan erityisesti geomorfologisella aktiivisuudella on merkitystä subarktis-alpiinisen alueen kasvillisuuden lajirunsauteelle ja biomassan määrälle ja alueelliselle vaihtelulle.

Vastauksena tutkimuskysymyksiin voidaan todeta, että:

- 1) Kilpisjärven alueen maaperän Ca, Na, Mg, Fe, K ja P –pitoisuudet vaihtelevat rajusti. Erityisen suurta vaihtelua on kalsiumpitoisuuksissa (ks. liite 7). Tutkituilla ravinteilla on pieni merkitys alueen kasvilajirunsauteen ja biomassaan ja näiden alueelliseen vaihteluun. Samoin maaperän kosteusolosuhteet vaihtelevat suuresti tutkimusalueella ja niillä on erityisesti merkitystä putkilokasvien lajirunsauteen selittäjänä.
- 2) Makroravinteet, maaperän kosteusolosuhteet ja geomorfologiset prosessit selittävät Kilpisjärven alueen kasvibiomassan vaihtelua hyvin, sillä selittämättömän vaihtelun osuudeksi jää kokonaisbiomassan osalta ainoastaan 22,6 %. Putkilokasvien ja sammalten biomassasta tutkimuksessa mukana olleilla muuttujilla voidaan selittää 46,6 ja 32,2 % vaihtelusta. Jäkäläbiomassasta on mahdollista selittää ravinteiden, geomorfologisen aktiivisuuden ja hydrologian perusteella ainoastaan 20,1 %, sillä tutkimuksessa ei ole huomioitu esimerkiksi herbivorien vaikutusta. Parempaan tulokseen olisi päästy, jos tutkimukseen olisi otettu mukaan myös porojen laidunnusvaikutus.
- 3) Tutkimuksessa mukana olleet ympäristömuuttujat selittävät erittäin hyvin subarktisen alueen kasvilajirunsautea. Kokonais-, putkilokasvi-, sammal- ja jäkälälajirunsauteesta voidaan selittää jokaisesta yli 50 % geomorfologisella aktiivisuudella, ravinteilla (Ca, Na, Mg, Fe, K ja P) ja hydrologisilla muuttujilla. Geomorfologia selittää eniten kokonais-, sammal- ja jäkälälajirunsautea (36,1 - 27,1 %). Putkilokasvilajirunsautea parhaiten selittävät hydrologiset olosuhteet, joiden osuus on noin 15 % vaihtelusta.

Taulukossa 14 on tiivistetty subarktis-alpiinisella alueella esiintyvien kasvien lajirunsauteen ja biomassaan vaikuttavien makroravinteiden, hydrologisten olosuhteiden ja geomorfologisen

aktiivisuuden merkitys. Taulukossa olevat pallot on väritetty sen mukaan kuinka suuren prosenttiarvon kukin muuttuja on saanut hajonnan osituksessa. Valitut ympäristömuuttujat selittävät parhaiten kokonaislajirunsautta ja putkilokasvi-lajirunsautta. Merkittävimmäksi biomassaa ja lajirunsautta kontrolloivaksi tekijäksi subarktisessa ympäristössä voidaan tämän tutkimuksen mukaan todeta geomorfologia. Tutkimus ei ota kantaa pienen alueen ja erilaisten kasvillisuustyyppeiden lajirunsauteen ja biomassan määrään, vaan tarjoaa kokonaiskatsauksen geomorfologian, hydrologian ja ravinteiden merkityksestä subarktis-alpiinisessä ympäristössä.

Taulukko 14. Makroravinteiden, hydrologian ja geomorfologian vaikutus kasvilajirunsauteen ja biomassaan subarktisessa ympäristössä

	Geomorfologia	Ravinteet	Hydrologia
Kokonais-biomassa	●		○
Putkilokasvi-biomassa	●	○	
Sammal-biomassa	●	○	
Jäkälä-biomassa	○	○	○
Kokonais-lajirunsaus	●	○	○
Putkilokasvi-lajirunsaus	○	○	●
Sammal-lajirunsaus	●		○
Jäkälä-lajirunsaus	●	○	

- Selittyvä vaihtelu yli 25 %
- Selittyvä vaihtelu 10 -20 %
- Selittyvä vaihtelu alle 10 %
- Selittyvä vaihtelu alle 1 %

## 8 Kiitokset

Tämän tutkielman teon aikana olen saanut apua, tukea ja neuvoja useilta henkilöiltä, joille tahdon lausua nöyrimmät kiitokseni. Työn ohjaajaa Miska Luotoa sekä Peter Le Rouxia on kiittäminen avusta tilastollisten menetelmien käytössä ja muista ohjeista graduprosessin kaikissa vaiheissa. Thank you Peter for helping me, especially with R! Miskalle kuuluvat kiitokset myös gradun ideasta sekä aineiston luovuttamisesta käyttööni. Kiitän Helsingin yliopiston geotieteiden ja maantieteen laitoksen laboratorion henkilökuntaa avusta maaperänäytteiden käsittelyssä. Juhani Virkanen, Hanna Reijola sekä Tuija Vahtojärvi auttoivat aloittelevaa tutkijaa kaikissa mahdollisissa kemiallisiin analyysihin liittyvissä ongelmissa ja rohkaisivat jatkamaan silloinkin, kun kaikki ei mennyt suunnitelmien mukaan. Opiskelutovereitani tahdon kiittää suuresti vertaistuesta, neuvoista ja lähdekirjallisuusvinkeistä. Erityiskiitoksen ansaitsevat saman aihepiirin parissa työskennelleet gradupiiriläiset Susanne Suvanto, Heidi Mod, Annina Niskanen ja Aino Kulonen. Heidän kanssaan solmittu yhteistyö- ja avunatosopimus helpotti graduprosessin etenemistä. Kiitokset myös Pirkka Weijolle, joka auttoi työn oikoluvussa.

## 9 Kirjallisuus

- Aalto, J. (2011). Periglasiaalisten ilmiöiden alueellinen mallintaminen subarktisessa ympäristössä. Pro Gradu tutkielma. 9.5.2012 <<http://urn.fi/URN:NBN:fi-fe201201301264>>
- Akaike, H. (1974). A New Look at the Statistical Model Identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19, 716-723.
- Alalammi, P & K., Karlsson (toim., 1988). *Suomen kartasto Vihko 141–143 Elävä luonto ja luonnonsuojelu*. 32 s. Maanmittaushallitus, Helsinki
- Alalammi, P. (toim., 1986). *Suomen kartasto vihko 121–122 maanpinnan muodot*. 19 s. Maanmittaushallitus, Helsinki.
- Alalammi, P. (toim., 1990). *Suomen kartasto vihko 123–126 geologia*. 58 s. Maanmittaushallitus, Helsinki.
- Antonsson, H., Bjork, R. & U. Molau (2009). Nurse plant effect of the cushion plant *Silene acaulis* (L.) Jacq. in an alpine environment in the subarctic Scandes, Sweden. *Plant ecology & diversity*, 2: 1, 17-25
- Austin, M. (2007). Species distribution models and ecological theory: A critical assessment and some possible new approaches. *Ecological modeling*, 200: 1-2. 1-19.
- Barnola, L. & M. Montilla (1997). Vertical distribution of mycorrhizal colonization, root hairs, and belowground biomass in three contrasting sites from the Tropical high Mountains, Merida, Venezuela. *Arctic and alpine research*. 29: 2. 206-212.
- Billings, W. (1973). Arctic and alpine vegetations: similarities, differences, and susceptibility to disturbances. *Bio. Sci.* 23, 697-704.
- Billings, W. & L. Bliss (1959). An alpine snowbank environment and its effects on vegetation, plant development, and productivity. *Ecology*. 40: 3. 388 – 397.
- Bliss, L. (1956). A comparison of plant developments in microenvironments of arctic and alpine tundras. *Ecological Monographs* 26, 303-337.
- Borcard, D., Legendre, P & P. Drapeau (1992). Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*. 73. 1045-1055.
- Bowman, W. (2001). *Structure and Function of an Alpine Ecosystem*. 337 s. Oxford university press. New York.
- Bruun, H., Moen, J., Virtanen, R., Grytnes J., Oksanen, L. & A. Angerbjörn (2006). Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. *Journal of vegetation Science*, 17. 37-46.
- Campbell, N. & J. Reece (2005). *Biology*. 7.pain. 1231 s. Pearson, San Francisco.

- Carlsson, B. & T. Callaghan (1991). Positive plant interactions in tundra vegetation and the importance of shelter. *Journal of Ecology*, 79: 4. 973-983.
- Clarke, A. (2007). Climate and diversity: the role of history. *Teoksessa* Storch, D., Marquet P. & J. Brown (toim.) *Scaling biodiversity*. s. 225-245. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cox, C. & P. Moore (2010). *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. 8. pain. 498 s. John Wiley & Sons, USA
- Eaton, A., Lenore D., Clesceri S. & A. Greenburg (1995). *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*. 19. pain. American Public Health Association.
- Eskelinen, A. & J. Oksanen (2006). Changes in the abundance, composition and species richness of mountain vegetation in relation to summer grazing by reindeer. *Journal of vegetation science*. 17:2. 245-254.
- Eskelinen A., & R. Virtanen (2005). Local and regional processes in low-productive mountain plant communities: the roles of seed and microsite limitation in relation to grazing. *Oikos*. 110:2. 360-368.
- Eronen, M. (2004). Kilpisjärven seudun synty. *Teoksessa* Järvinen, A. & S. Lahti (toim.). *Suurtuntureiden luonto*, 49–64. Palmenia kustannus, Helsinki.
- Eurola, S, Huttunen, S. & P. Welling (2003). Enontekiön suuruntureiden (68°45′-69°17′N; 20°45′-22°E) paljakkakasvillisuus. *Kilpisjärvi Notes*, 17: 1-28.
- Field Scout manual (2009). *Fieldscout tdr 300 soil moisture meter product manual*. 31s., Spectrum Technologies inc. Planfield IL.
- Fisk, M., Schmidt, S. & T. Seastedt (1998). Topographic patterns of above- and belowground production and nitrogen cycling in Alpine tundra. *Ecology*, 79: 7. 2253-2266
- Fox, J. (1981). Intermediate levels of soil disturbance maximize alpine plant diversity. *Nature*. 293: 15. 564-565.
- French, H. (2007). *The periglacial environment*. 3. pain. 458 s. John Wiley & Sons, Chichester.
- Groisman, P. & T. Davies. (2001). Snow cover and the climate system. *Teoksessa* Jones, H., Pomeroy J., Walker D. & R. Hohman (toim.). *Snow ecologi*. 1-34. Cambridge University Press, Cambridge.
- Guisan, A. & N. Zimmermann (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*. 135: 3. 147-186.
- Guisan, A., T. Edwards & T. Hastie (2002). Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* 157, 89-100.

- Haapanen, A. (2005). Biodiversity conservation. *Teoksessa* Seppälä, M. (toim). *The Physical Geography of Fennoscandia*, 405-418. Oxford University Press, Oxford.
- Heikkilä, P., Reijola, H., Ruth, O., Vaahtojärvi, T. & J. Virkanen (2010). *Geotieteiden ja maantieteen laitoksen geokemian laboratorion toimintakäsikirja*. <[http://www.helsinki.fi/geo/laitos/toimintakäsikirja\\_labrat.pdf](http://www.helsinki.fi/geo/laitos/toimintakäsikirja_labrat.pdf)> 11.11.2010.
- Heikkinen, R., Luoto, M., Virkkala, R. & K. Rainio (2004). Effects of habitat cover, landscape structure and spatial variables on the abundance of birds in an agricultural-forest mosaic. *Journal of Applied Ecology*. 41, 824-835.
- Heikkinen, R., Luoto, M., Kuussaari, M. & T. Toivonen (2007). Modelling the spatial distribution of a threatened butterfly: impacts of scale and statistical technique. *Landscape and urban planning*. 79: 347-357.
- Hjort, J. (2006). Environmental factors affecting the occurrence of periglacial landforms in Finnish Lapland: a numerical approach. 162 s. <<http://urn.fi/URN:ISBN:952-10-3080-1>>
- Hjort, J. & M. Marmion (2008). Effects of sample size on the accuracy of geomorphological models. *Geomorphology*, 102: 3-4. 341-350.
- Hjort, J. & M. Luoto (2009). Interaction of geomorphic and ecologic features across altitudinal zones in a subarctic landscape. *Geomorphology*. 112: 324-333.
- van der Hoeven, N., Hemerik, L. & P. Jansen (2005). Balancing Statistics and ecology: lumping experimental data for model selection. *Current themes in theoretical biology: a dutch perspective*. 233-265.
- Huggett, R. (2007). *Fundamentals of geomorphology*. 2 Pain. 458 s. Routledge, Oxon.
- IPCC = International Panel on Climate Change (2007). *Climate change 2007: synthesis report*. 73 s. 21.1.2011. <[http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/syr/ar4\\_syr.pdf](http://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/syr/ar4_syr.pdf)>
- ISO 17294-1.( 2004.) Water quality-Application of inductively coupled plasma mass spectrometry (ICP-MS)- Part 1: General guidelines. 33s.
- ISO 11464. (2006) Soil quality – Pretreatment of samples for physico-chemical analyses. 9 s.
- Jackson, S. & J. Overpeck (2000). Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*. 26:194-220.
- Jonasson (1986). Influence of frost heaving on soil chemistry and the distribution of plant growth forms. *Geografiska Annaler*, 68: 3. 185-195.
- Jägerbrand, A., Alatalo, J., Chrimes, D. & U. Molau (2009). Plant community responses to 5 years of simulated climate change in meadow and heath ecosystems at subarctic-alpine site. *Oecologia*. 161: 601-610.
- Kilpisjärven Ilmasto. Kilpisjärven biologisen aseman Internet – sivut. <<http://www.helsinki.fi/kilpis/Ilmasto/tunnuslukuja.htm>>. 14.4.2010.



- Kilpisjärven kasvillisuus. Kilpisjärven biologisen aseman Internet –sivut.  
<<http://www.helsinki.fi/kilpis/luonto/kasvillisuus.htm>> 14.4.2010.
- Kullman, L (1997). Tree-limit stress and disturbance - A 25-year survey of geocological change in the scandes mountains of Sweden. *Geografiska annaler series a-physical geography*. 79A: 3, 139-165.
- Kullman, L. (2010). A richer, greener and smaller alpine world: review and projection of warming-induced plant cover change in the Swedish Scandes. *Ambio*. 39: 159-169.
- Körner, C. (1999). *The alpine plant life*. 338 s. Springer, Berlin.
- Laine, K. (2004). Pohjoisuus leimaa kasvillisuutta. *Teoksessa* Järvinen, A. & S. Lahti (toim.). *Suurtuntureiden luonto*. 77-106. Palmenia kustannus, Helsinki
- Lang, S., Cornelissen, J., Shaver, G., Ahrens, M., Callaghan, T. Molau, U., Ter Braak, C., Hoelzer, A. & R. Aerts (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.
- Litaor, M. I., M. Williams & T. R. Seastedt (2008). Topography controls on snow distribution, soil moisture, and species diversity of herbaceous alpine vegetation, Niwot Ridge, Colorado. *Journal of Geophysical Research* 113: G2, 1–10.
- Logan, M. (2010). *Biostatistical Design and Analysis Using R: A Practical Guide*. 546 s. Wiley-Blackwell, Oxford, UK. doi: 10.1002/9781444319620.ch17
- Lohtander, K. (2011). Mitä jäkälät ovat? *Teoksessa* Stenroos, S., Ahti, T., Lohtander, K. & L. Myllys (toim.) *Suomen jäkäläopas*. s. 13-16. Kasvimuseo Luonnontieteellinen keskusmuseo, Helsinki
- Lommi, S. (2011). Jäkäliden elinympäristöt. *Teoksessa* Stenroos, S., Ahti, T., Lohtander, K. & L. Myllys (toim.) *Suomen jäkäläopas*. s. 35-45. Kasvimuseo Luonnontieteellinen keskusmuseo, Helsinki
- Luoto, M. & J. Hjort (2004). Generalized Linear Modelling in Periglacial Studies: Terrain Parameters and Patterned Ground. *Permafrost and periglacial processes*. 15: 327-338.
- Luoto, M. & J. Hjort (2006). Scale matters—A multi-resolution study of the determinants of patterned ground activity in subarctic Finland. *Geomorphology*. 80: 282–294.
- Luoto, M. (2007). New Insights into Factors Controlling Drainage Density in Subarctic Landscapes. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 39: 1. 117–126.
- Maanmittauslaitos (2009). Maastotietokanta. 2.5.2012. <<http://www.csc.fi/tutkimus/alat/geotieteet/paikkatieto/paituli>>
- Mac Nally, R. (2002). Multiple regression and inference in ecology and Conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity and conservation* 11: 1397–1401.

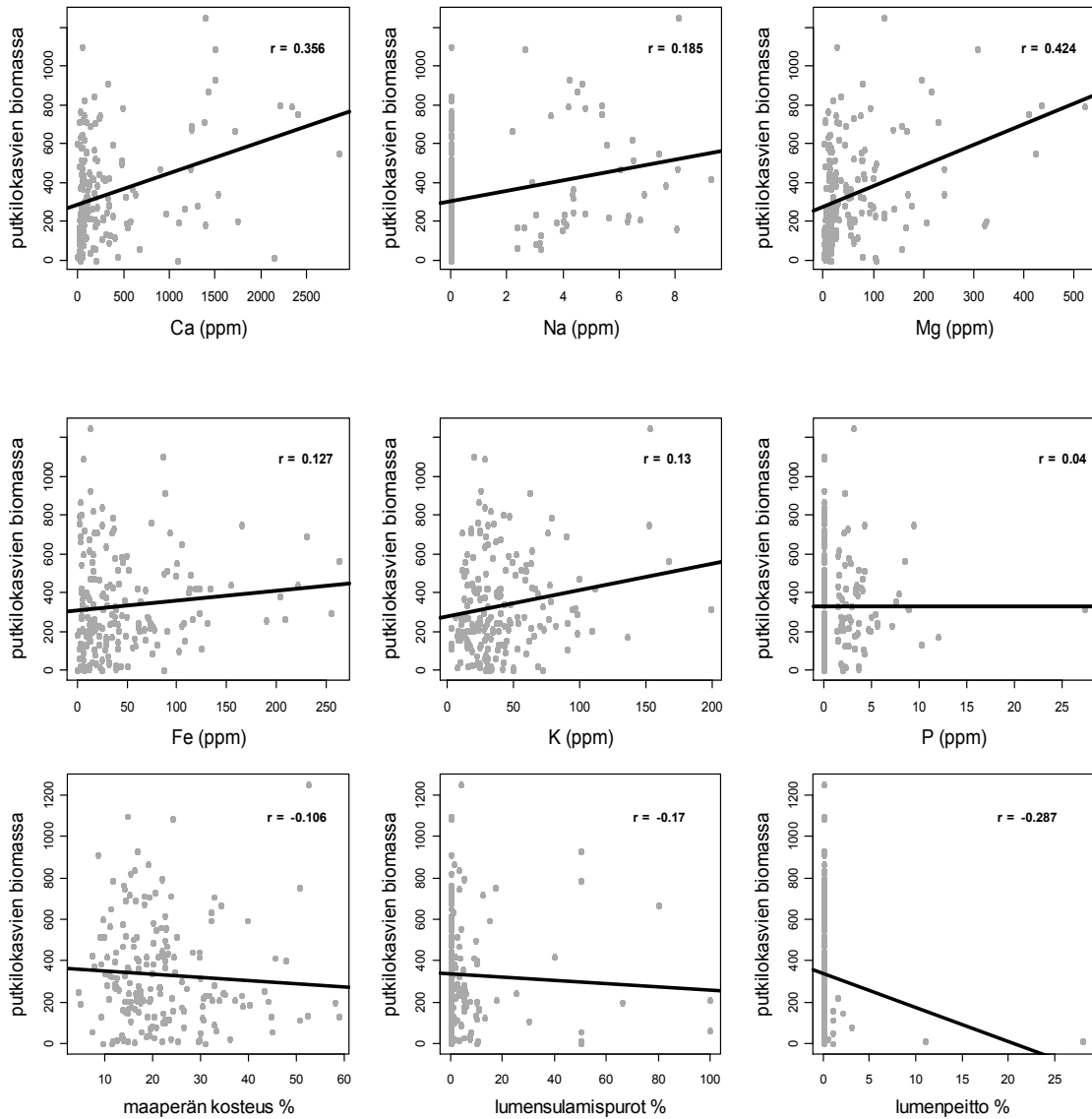
- Matsuoka, N. (2001). Solifluction rates, processes and landforms: a global review. *Earth-science reviews*. 55: 1–2. 107–134.
- McCullagh, P. & J. Nelder (1989). *Generalized linear models*. 2. pain. 511 s. University Press, Cambridge.
- Michelsen, A., Schmidt, I., Jonasson, S., Quarmby, C., & D. Sleep (1996). Leaf N-15 abundance of subarctic plants provides field evidence that ericoid, ectomycorrhizal and non- and arbuscular mycorrhizal species access different sources of soil nitrogen. *Oecologia*. 105: 1. 53-63.
- Miller, P. (1982). Environmental and vegetational variation across a snow accumulation area in montane tundra in central Alaska. *Holarctic Ecology*. 5: 85-98.
- Molau, U. & J. Alatalo (1998). Responses of subarctic-alpine plant communities to simulated environmental change: biodiversity of bryophytes, lichens and vascular plants. *Ambio* 27: 4. 322-329.
- Nadelhoffer, K., Giblin, A., Shaver G. & J. Laundre (1991). Effects of temperature and substrate quality on element mineralization in 6 arctic soils. *Ecology*, 72: 1. 242-253.
- Nagy, L. & G. Grabherr (2009). *The biology of alpine habitats*. 375 s. Oxford university press, Oxford.
- Nham, T. (2010). Analysis of soil extracts using the Varian 725-ES. *ICP OES Application note*. 34. 1-3. <<http://www.chem.agilent.com/Library/applications/io-034.pdf>> 24.11.2011
- Parmesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 37. 637-669.
- Partanen, R. & H. Väre (2009). *Suomen tunturikasvio*. 256 s. Metsäkustannus oy, Hämeenlinna.
- Peel, M., Finlayson B. & T. McMahon (2007). Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Science*, 11. 1633-1644.
- Peres-Neto, P., Legendre, P., Dray, S. & D. Borcard. (2006). Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology*. 87: 2614–2625.
- Post, E., Forchhammer, M., Bret-Harte M., Callaghan, T., Christensen, T., Elberling B., Fox, A., Gilg, O., Hilk, D., Høye, T., Ims, R., Jeppesen, E., Kellin, D., Madsen, J., McGuire, A., Rysgaard, S., Schindler, D., Stirling, I., Tamstorf, M., Tyler, N., van der Waal, R., Welker, J., Wookey, P., Schmidt, N. & P. Aastrup (2009). Ecological dynamics across the arctic associated with recent climate change. *Science*. 325: 1355-1358.
- Potter, J., Press, M., Callaghan T & J. Lee (1995). Growth responses of *Polytrichum commune* and *Hylocomium splendens* to simulated environmental change in the subarctic. *New Phytologist* 131: 4. 533-541.

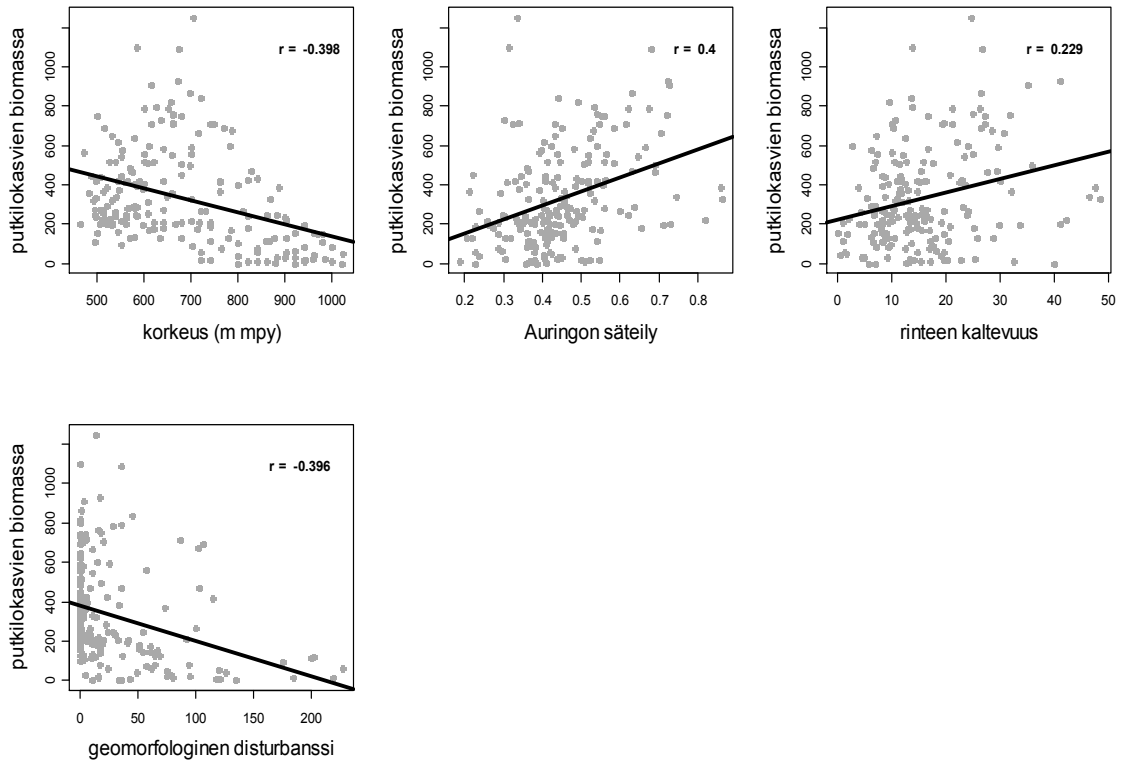
- R Development Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <<http://www.R-project.org/>>
- Ranta, E., Rita, H. & J. Kouki (2012). *Biometria: tilastotiedettä ekologeille*. 10. pain. 567 s. Yliopistopaino, Helsinki.
- Rinnan, R., Stark, S. & A. Tolvanen (2009). Responses of vegetation and soil microbial communities to warming and simulated herbivory in subarctic heath. *Journal of ecology*. 97. 788-800.
- Robinson, J. & A. Henderson-Sellers (1999). *Contemporary Climatology*. 2.pain. 317 s. Pearson Education Limited, Harlow.
- Seppälä, M. (1997). Introduction to the periglacial environment in Finland. *Bulletin of the Geological Society of Finland* 69, 73-86.
- Seppälä, M. (1997b). Distribution of permafrost in Finland. *Bulletin of the Geological Society of Finland* 69, 87-96.
- Seppälä, M. (2004). Kilpisjärven alueen maanpinnan muodoista. *Teoksessa* Järvinen, A. & S. Lahti (toim.). *Suurtuntureiden luonto*, 65-76. Palmenia kustannus, Helsinki.
- Seppälä, M. (2004b). *Wind as a geomorphic agent in cold climates*. 358 s. Cambridge University Press, Cambridge.
- Seppälä, M. (2005). Periglacial Environment. *Teoksessa* Seppälä, M. (toim). *The Physical Geography of Fennoscandia*, 349-364. Oxford University Press, Oxford.
- Sjögersten, S. & P. Wookey (2005). The role of soil organic matter quality and physical environment for nitrogen mineralization at the forest-tundra ecotone in Fennoscandia. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 37: 1. 118-126.
- Sonesson, M. & T. Callaghan (1991). Strategies of survival in plants of the Fennoscandian tundra. *Arctic*. 44:2. 95-105.
- Stallins, J. (2006). Geomorphology and ecology: unifying themes for complex systems in biogeomorphology. *Geomorphology*, 77. 207-216.
- Theodose, T. & W. Bowman (1997). Nutrient availability, plant abundance, and species diversity in two alpine tundra communities. *Ecology*. 78: 6. 1861-1872.
- Thorn, C. & K. Hall (2002). Nivation and cryoplanation: the case for scrutiny and integration. *Progress in Physical Geography* 26:4. 533-550
- Tikkanen, M. (2005). Climate. *Teoksessa* Seppälä M. (toim.) *The physical geography of Fennoscandia*. 97- 112. Oxford University Press, Oxford.
- Tranter, M. & G. Jones. (2001). The chemistry of snow: processes and nutrient cycling. *Teoksessa* Jones, H., Pomeroy, J., Walker D. & R. Hohman (toim.). *Snow ecology*. 127 . 167. Cambridge University Press, Cambridge.

- Stow, D., Hope, A., McGuire, D., Verbyla, D., Gamon, J., Huemmrich, F., Houston, S., Racine, C., Sturm, M. & Tape, K. (2004) Remote sensing of vegetation and land-cover change in arctic tundra ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, 89, 281–308.
- Turf-Tec Internationalin Internet-sivut. <<http://turf-tec.com/MSFSlit.html>> 18.10.2011
- Venäläinen, A. (2004). Tuntureiden sää ja ilmasto. *Teoksessa* Järvinen, A. & S. Lahti (toim). *Suurtuntureiden luonto*, 35-46. Palmenia kustannus, Helsinki
- Viles, H. (1988, toim.). *Biogeomorphology*. 365 s. Basil Blackwell Inc, Oxford.
- Virtanen R., Henttonen H., & K. Laine (1997). Lemming grazing and structure of a snowbed plant community - A long-term experiment at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. *Oikos*. 79:1. 155-166.
- Virtanen, R., Luoto, M., Rämä, K., Mikkola, J., Hjort, J., Grytnes, J.-A. & H. Birks (2010). Recent vegetation changes at the high-latitude tree line ecotone are controlled by geomorphological disturbance, productivity and diversity. *Global ecology and biogeography*. 19:6. 810–821.
- Walker, D., Billings W. & de Molenaar (2001). Snow – vegetation interactions in tundra environments. *Teoksessa* Jones, H., Pomeroy, J., Walker D. & R. Hohman (toim.). *Snow ecology*. 266-324. Cambridge University Press, Cambridge.
- van der Welle, M., Vermeulen, P., Shaver G. & F. Berendse (2003). Factors determining plant species richness in Alaskan arctic tundra. *Journal of vegetation science* 14, 711-720.
- Williams, R. (1988). The biogeomorphology of periglacial environments. *Teoksessa* Viles, H. (toim.). *Biogeomorphology*. 222-252. Basil Blackwell Inc, Oxford.
- Wipf, S., Rixen, C. & C. Mulder (2006). Advanced snowmelt causes shift towards positive neighbour interactions in a subarctic tundra community. *Global Change Biology*, 12. 1496–1506.
- Zuidhoff, S & E., Kolstrup (2005). Palsa development and associated vegetation in northern Sweden. *Arctic, Antarctic and Alpinen Research*. 37:1. 49-60.

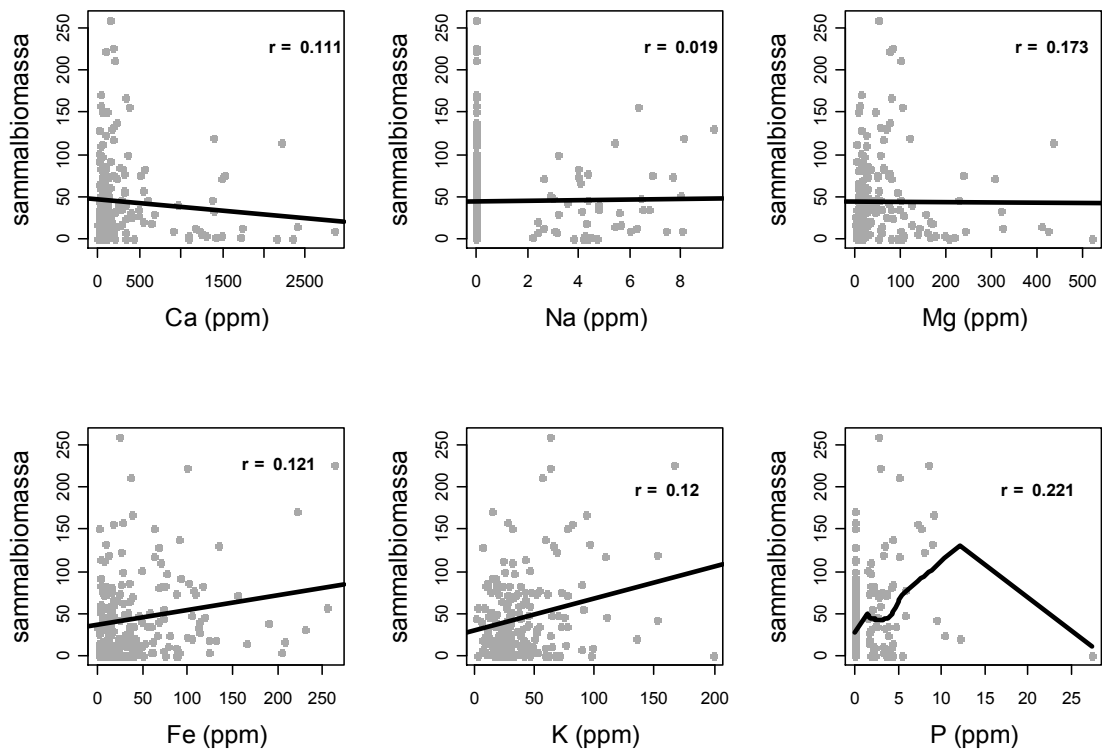
## Liitteet

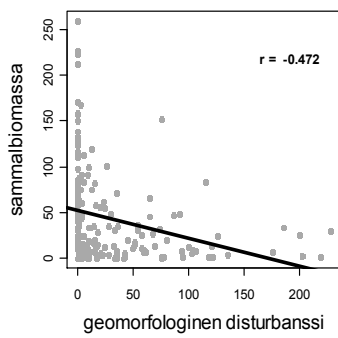
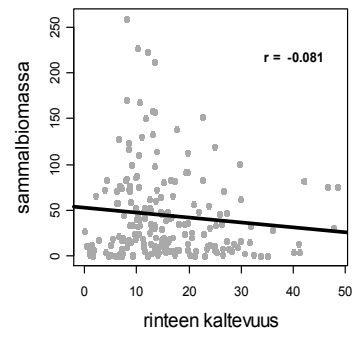
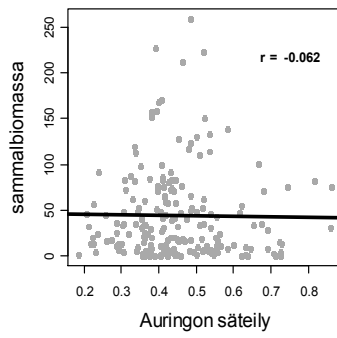
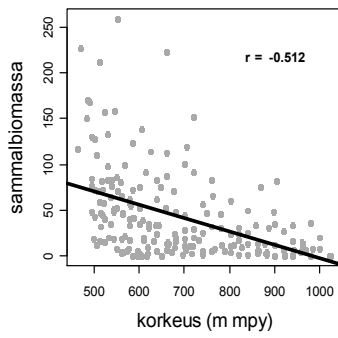
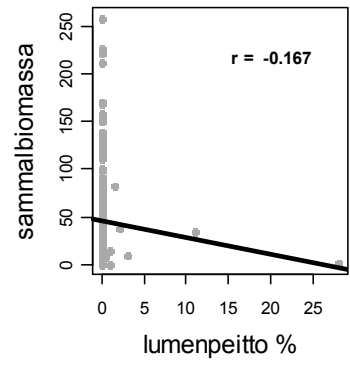
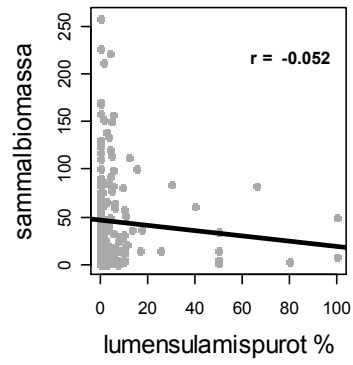
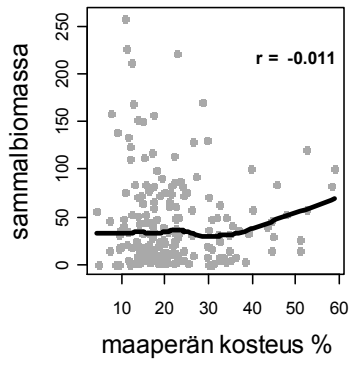
Liite 1. Putkilokasvien biomassa ja ympäristömuuttujien väliset korrelaatiot ( $r$  = Spearmanin korrelaatiokerroin)



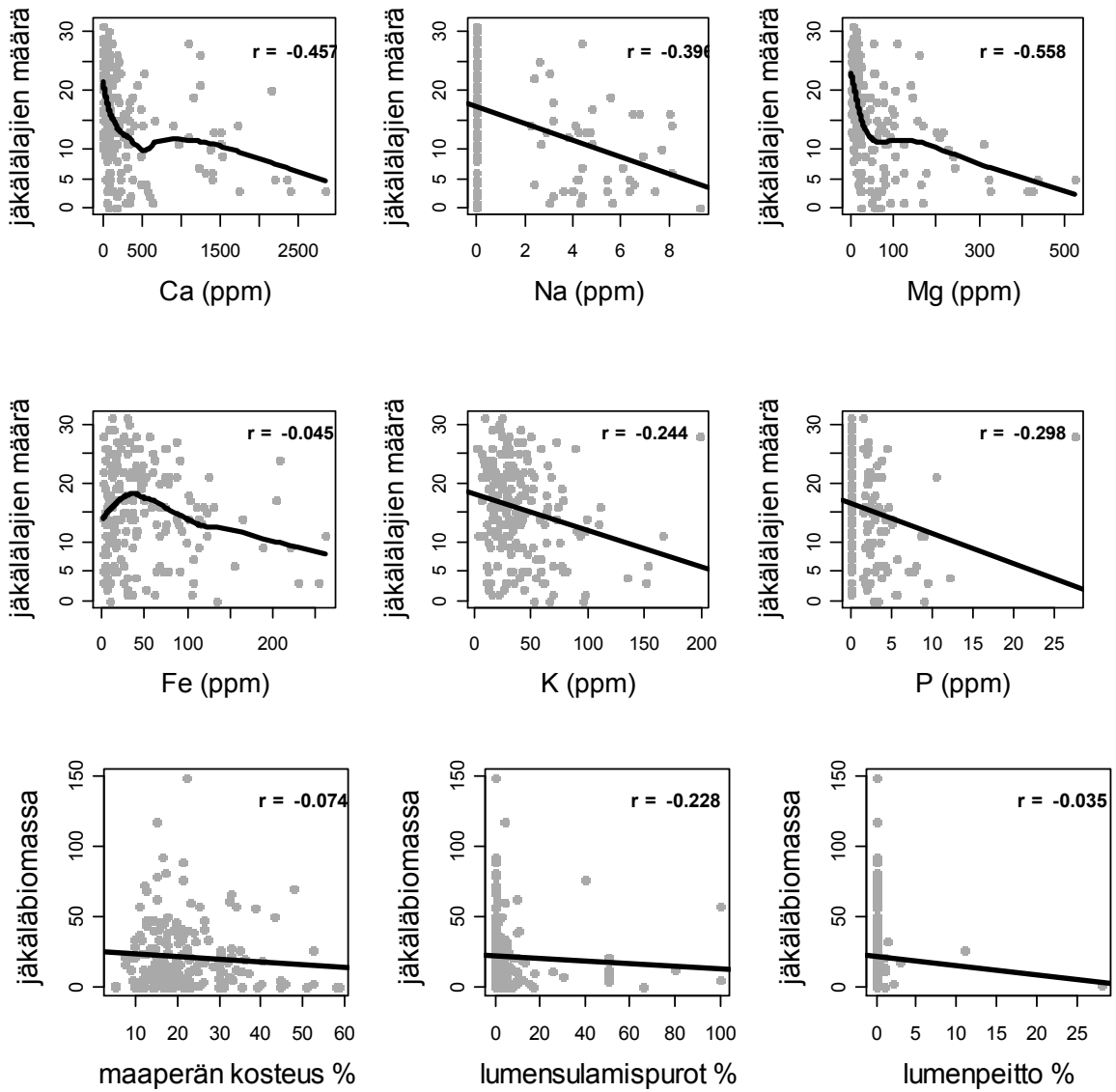


Liite2. Sammalten biomassan ja ympäristömuuttujien väliset korrelaatiot ( $r$  = Spearmanin korrelaatiokerroin).

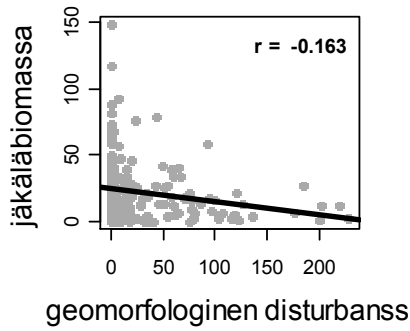
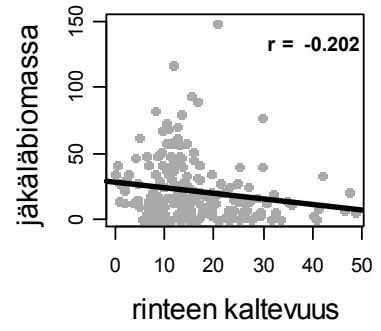
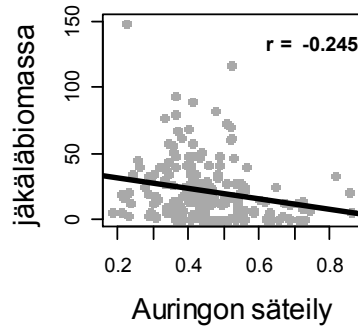
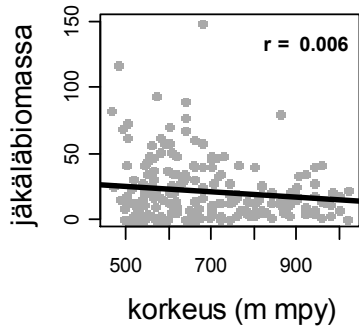




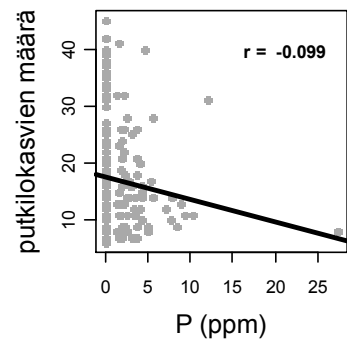
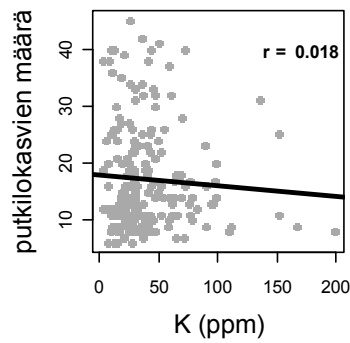
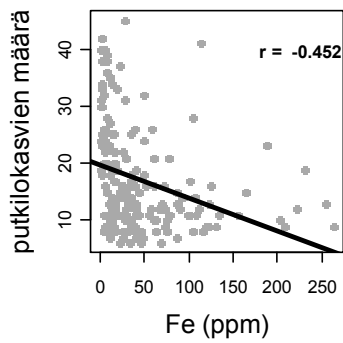
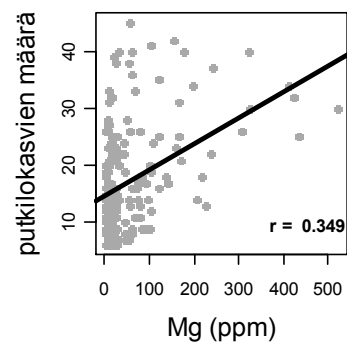
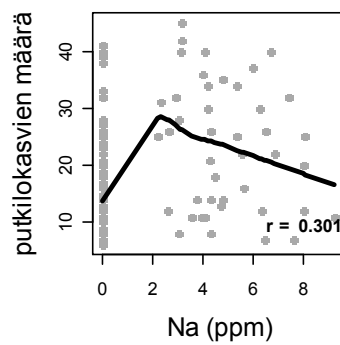
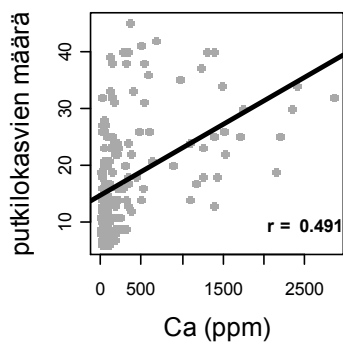
Liite3. Jäkäläien biomassan ja ympäristömuuttujien väliset korrelaatiot ( $r$  = Spearmanin korrelaatiokerroin).

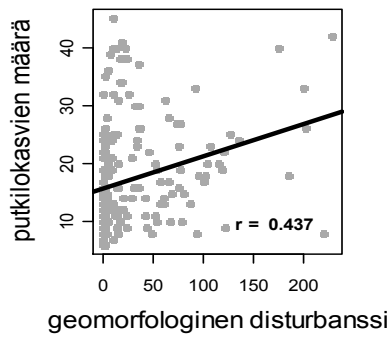
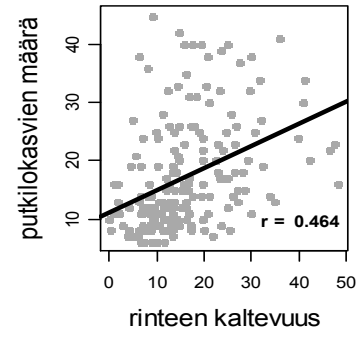
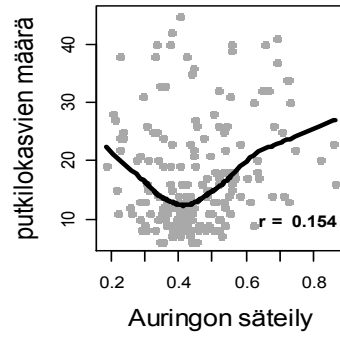
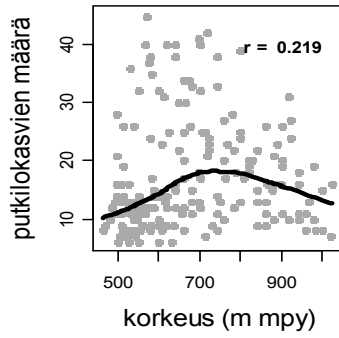
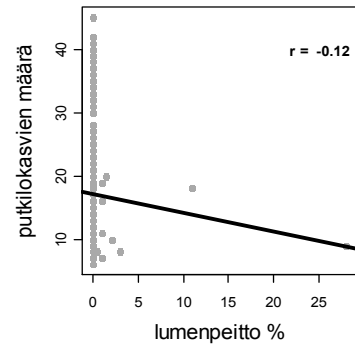
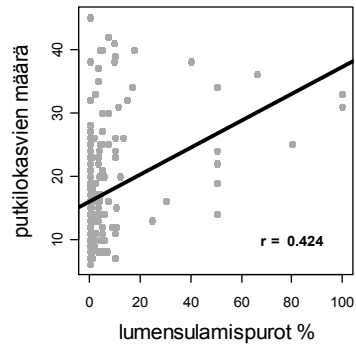
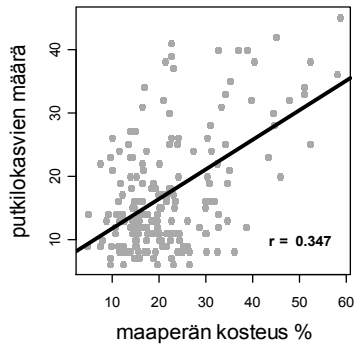




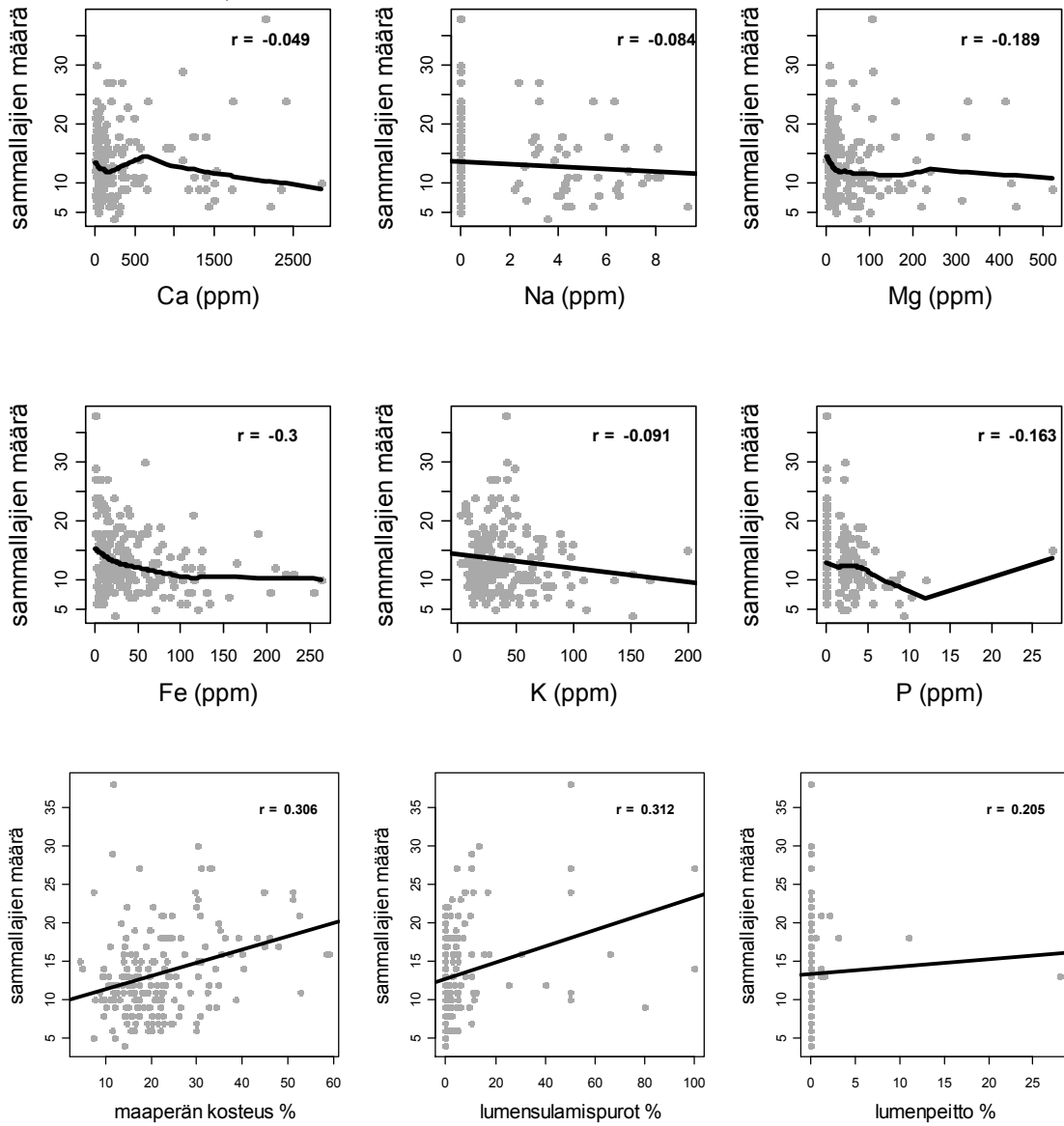


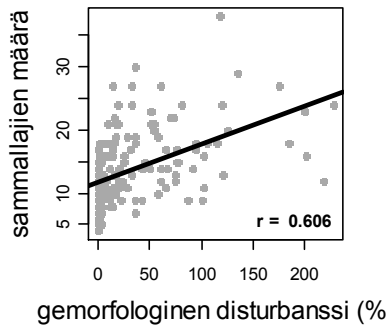
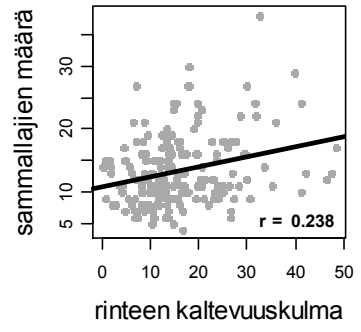
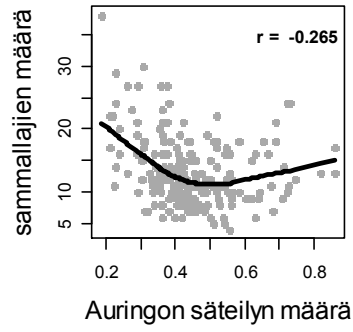
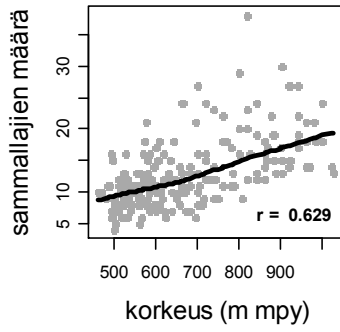
Liite 4. Putkilokasvien lajimäärän ja ympäristömuuttujien väliset korrelaatiot ( $r$  = Spearmanin korrelaatiokerroin).



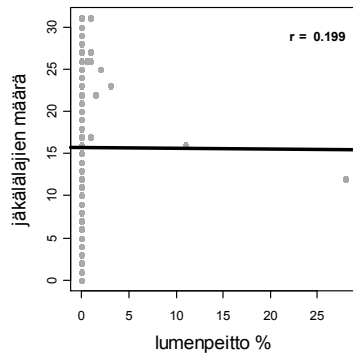
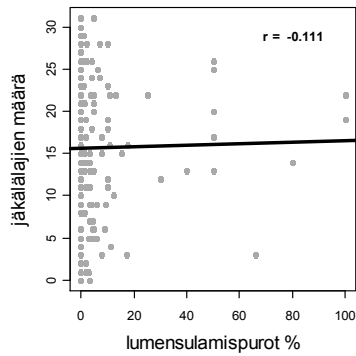
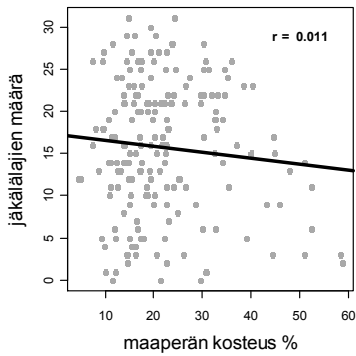


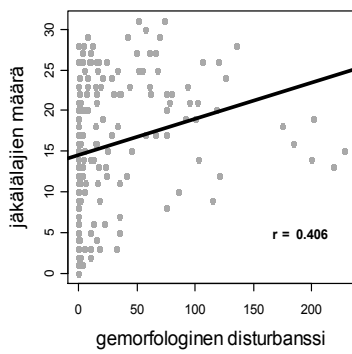
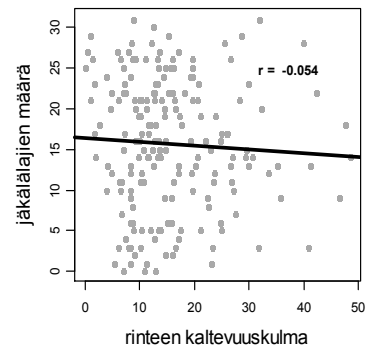
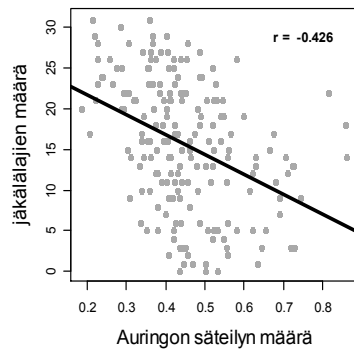
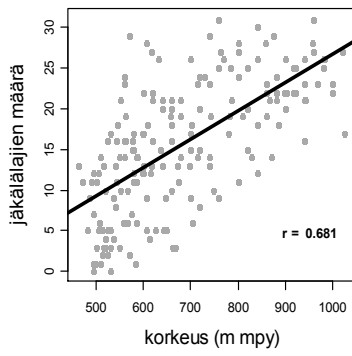
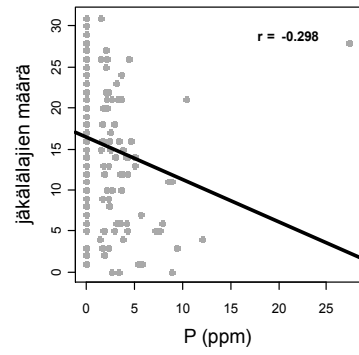
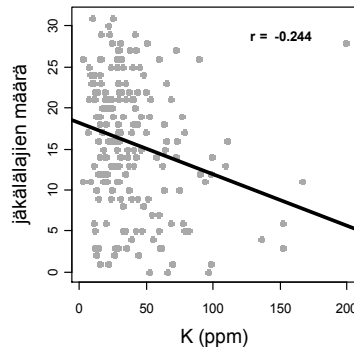
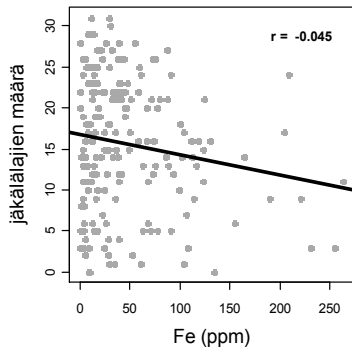
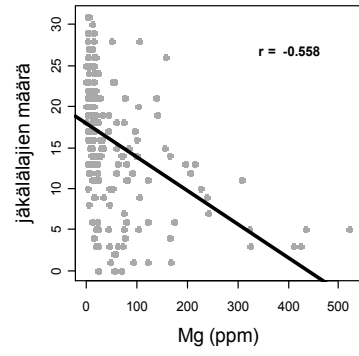
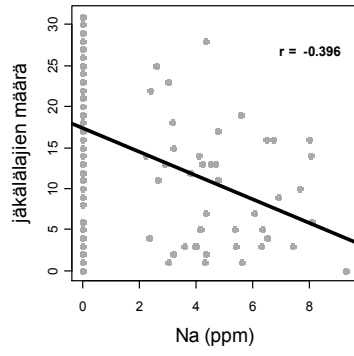
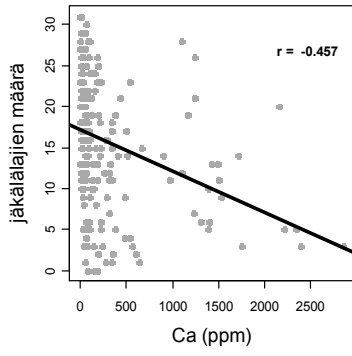
Liite 5. Sammalien lajimäärän ja ympäristömuuttujien väliset korrelaatiot ( $r$  = Spearmanin korrelaatiokerroin).





Liite 6. Jäkälälajien ja ympäristömuuttujien väliset korrelaatiot ( $r$  = Spearmanin korrelaatiokerroin).





Liite 7. Esimerkki ravinnepitoisuuksista Kilpisjärvellä: kalsium-pitoisuudet näytepisteillä (Maanmittauslaitos, maastotietokanta 2009, tekijän muokkaama). Kilpisjärvi sijaitsee 473 m mpy.

