

**Tunturikasvillisuus lumigradientilla – lumenviipymästä
niukkalumiseen tunturikankaaseen**
Inka Kuusisto

Pro gradu-tutkielma

Turun yliopisto
Biologian laitos

*Turun yliopiston laatu järjestelmän
mukaisesti
tämän julkaisun alkuperäisyys on
tarkastettu
Turnitin OriginalityCheck-järjestelmällä*

TURUN YLIOPISTO

Biologian laitos

KUUSISTO, INKA: Tunturikasvillisuus lumigradientilla – lumenviipymästä niukkalumiseen tunturikankaaseen

Pro gradu-tutkielma 56 s., 5 liitettä

Ekologia ja evoluutiobiologia

Toukokuu 2021

Turun yliopiston laatujärjestelmän mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkastettu Turnitin Originality Check -järjestelmällä.

Tunturien lumiolosuhteissa on suurta paikallista vaihtelua topografian, exposition ja tuulen vaikutuksesta. Tämä lisää alueiden kokonaislajidiversiteettiä, koska eri kasvi-, sammal- ja jäkälälajit ovat sopeutuneita erilaisiin lumiolosuhteisiin. Ilmastonmuutoksen seurauksena lumipeitteessä on tapahtunut ja tulee tapahtumaan muutoksia, ja etenkin lumenviipymäiset paikat – ja näin ollen lumenviipymiä suosivat lajit – ovat uhattuina.

Pro gradu-työssäni tutkin transekti-otannalla kasvillisuuden muutoksia lumigradientilla lumenviipymästä niukkalumiseen paikkaan. Keräsin aineistoa 18 lumenviipymältä Utsjoen alueella. Utsjoen alueen lumenviipymien kasvillisuutta ei ole aiemmin tutkittu järjestelmällisesti, ja täten tutkielmani loikin pohjan mahdollisille tuleville tutkimuksille. Kasviyhteisöjen rakenteen kuvaamisessa käytin NDMS-ordinaatiota ja luokittelussa DIANA-algoritmiin perustuvaa luokittelumenetelmää. Lisäksi tarkastelin ympäristömuuttujien ja lajiston vaihtelun välistä yhteyttä veganin envfit-korrelaatiolla. Yhteisöstä johdettujen muuttujien, kuten toiminnallisten ryhmien lajimäärien ja runsauksien, vaihtelun analysoinnissa käytin yleisiä ja yleistettyjä lineaarisia sekamalleja.

Lumigradientin yhteisöt erosivat kasvillisuudeltaan toisistaan: sammalten suhteellinen peittävyys oli suurinta lumigradientin lumenviipymäisessä päässä, putkilokasvien lumigradientin puolivälin yhteisöissä ja jäkälän lumigradientin niukkalumisessa päässä. Monimuotoisimpia yhteisöjä olivat lumigradientin puolivälin yhteisöt. Lumigradientin lisäksi korkeudella merenpinnasta sekä lumenviipymän sulamisajankohdalla oli vaikutusta kasviyhteisöjen rakenteeseen. Myöhään sulavat lumenviipymät olivat aikaisin sulavia lumenviipymiä sammalvaltaisempia. Utsjoen alueella tavattiin kolmea lumenviipymäistä yhteisötyyppiä: heinäkankaita, vaivaispajulumenviipymiä ja sammallumenviipymiä. Koska lumigradientin kasviyhteisöt ja eri aikoina sulavat lumenviipymät eroavat kasvillisuudeltaan toisistaan, on perusteltua olettaa ilmastonmuutoksen vaikuttavan tunturien kokonaiskasvilajimäärään sekä lumenviipymäisten yhteisötyyppien esiintyvyyteen.

Asiasanat: tunturikasvillisuus, lumenviipymät, ilmastonmuutokset, Fennoskandia, arktinen alue, sammalet, jäkälät, putkilokasvit

Sisällys

1. JOHDANTO	1
1.1. Tundran kasvillisuus	1
1.1.1. Yleispiirteitä	1
1.1.2. Lumi kasvillisuutta säätelevänä tekijänä.....	2
1.1.3. Laidunnus ja tundran kasviyhteisöt	4
1.1.4. Kasvien väliset vuorovaikutukset	5
1.1.5. Kasvilajidiversiteetit tundran kasviyhteisöissä	6
1.2. Ilmastomuutos ja arktiset kasviyhteisöt.....	7
1.2.1. Ilmastossa tapahtuvat muutokset.....	7
1.2.2. Kasvillisuutta muuttavia tekijöitä.....	8
1.2.3. Kasvillisuudessa tapahtuvat muutokset.....	9
1.3. Tutkielman tarkoitus ja tavoitteet	11
2. AINEISTO JA MENETELMÄT	12
2.1. Tutkimusalue	12
2.2. Aineiston keruu	13
2.3. Lajiston määrittäminen	15
2.4. Ympäristömuuttujat	15
2.5. Kasviyhteisöistä johdetut muuttujat.....	16
2.6. Monimuuttajamenetelmät	18
2.7. Yksittäisten lajien esiintyminen lumigradientilla	18
2.8. Kasviyhteisöjen luokittelu	19
2.9. Yleiset ja yleistetyt lineaariset sekamallit	19
2.10. Fisherin tarkka testi	21
3. TULOKSET.....	21
3.1. Lajisto, lajimäärät ja -diversiteetit.....	21
3.2. Kasviyhteisöjen rakenne.....	22
3.3. Lajien esiintyminen lumigradientilla	24
3.4. Kasvillisuustyypit	25
3.5. Toiminnallisten ryhmien suhteelliset peittävyudet ja lajimäärät	29
3.6. Laidunnusfrekvenssit lumenviipymäisyysluokissa.....	34
4. TULOSTEN TARKASTELU	34
4.1. Lajisto, lajimäärät ja -diversiteetit.....	34
4.2. Lajisto ja ympäristötekijät	36
4.2.1. Lumenviipymäisyyden aste	36
4.2.2. Korkeus merenpinnasta	37

4.2.3. Lumenviipymän sulamisajankohta	38
4.2.4. Lumenviipymän pinta-ala	39
4.3. Sammalten toiminnalliset ryhmät.....	40
4.4. Kasvillisuustyypit	42
4.5. Lumenviipymien lajisto ja laidunnus.....	45
4.6. Lumenviipymät ja ilmastonmuutos.....	46
KIITOKSET	48
KIRJALLISUUS	49
LIITTEET	

1. JOHDANTO

Tundran kasviyhteisöjen rakenteeseen vaikuttavia ympäristötekijöitä ovat muun muassa ilman lämpötila, maaperän kosteus, lämpötila sekä happamuus, korkeus merenpinnasta, lumipeitteen paksuus ja lumensulamisaikakohta (Bruun ym. 2006; Lindblad 2007; Niittynen & Luoto 2018). Tässä pro gradu-tutkielmassani keskityn ennen kaikkea kasvillisuuden alueelliseen vaihteluun ja lumeen kasvillisuutta määrittelevänä tekijänä, pääpainonani oli kasvillisuuden vaihtelu niukkalumisesta paikasta lumenviipymään siirryttäessä. Pyrin kuitenkin huomioimaan kaikki tärkeimmät kasvillisuuteen mahdollisesti vaikuttavat tekijät ja kerron johdannossa myös pääpiirteittäin ilmastonmuutoksen mahdollisista vaikutuksista tundran kasviyhteisöihin. Tutkielmassani sisällytän myös jäkälät kasviyhteisöihin.

Tundra on jaettavissa edelleen arktiseen, oroarktiseen ja alpiiniseen kasvillisuusvyöhykkeeseen, joissa kaikissa on omanlaisensa ilmasto ja kasvillisuus (Virtanen ym. 2016). Tässä tutkielmassa käytän tundra-termiä lapeasti sisällyttäen siihen kaikki kolme vyöhykettä. Arktisella alueella sen sijaan viitataan pohjoisen napapiirin rajaamaan alueeseen pohjoisnavan ympärillä, vaikka myös arktinen alue voidaan määritellä monella muulla tavalla esimerkiksi ilmasto-olosuhteiden tai puurajan mukaan (ACIA 2005). Lisäksi arktinen alue voidaan jakaa useisiin vyöhykkeisiin, jotka lämpenevät eri tahdilla ja joissa on odotettavissa erilaisia vasteita ilmastonmuutokseen (ACIA 2005). Tässä johdannossa keskityn ennen kaikkia Fennoskandian alueeseen, mutta koska nämä aluejaot ovat osittain keinotekoisia ja kasvillisuus on samantyylistä kaikkialla arktisella alueella sekä suurin osa arktisten alueiden kohtaamista haasteista ovat samoja alueesta riippumatta (ACIA 2005), käsittelen myös yleisesti koko arktista aluetta.

1.1. Tundran kasvillisuus

1.1.1. Yleispiirteitä

Tyypillisesti Pohjois-Fennoskandian alueet jaetaan kasvillisuuden mukaan pohjoisboreaaliseen, hemioroarktiseen ja oroarktiseen kasvillisuusvyöhykkeeseen (Ahti ym. 1968; Haapasaari 1988; Oksanen & Virtanen 1995). Pohjoisboreaalinen vyöhyke pitää sisällään metsänrajametsiä ja siellä vallitsee yhtenäinen puusto. Hemioroarktisessa vyöhykkeessä puita tavataan enää siellä täällä ja sitä luonnehtii melko yhtenäinen varpukerros. Varsinaisessa oroarktisessa vyöhykkeessä, eli paljakalla, ei

puita enää esiinny. Oroarkkinen vyöhyke jaetaan edelleen kasvillisuuden perusteella ala-, keski- ja yläoroarktiseen vyöhykkeeseen. Alaoroarktisessa vyöhykkeessä varpupeite on melko yhtenäinen, mutta keski- ja yläoroarktisissa vyöhykkeissä kasvillisuus muuttuu epäyhtenäisemmäksi ja ruohot ja heinät yleistyvät. Vyöhykkeiden esiintyvyys on melko tiukasti ilmaston säätelemää (Virtanen ym. 2006). Ilmasto on puolestaan vahvasti sidoksissa alueen pohjoisuuteen sekä korkeuteen merenpinnasta. Näiden tekijöiden lisäksi mantereisuus/mereisyys määrittelee vahvasti arktisten alueiden kasvillisuutta ja yleisimpinä esiintyviä kasvillisuustyyppejä. Pohjois-Fennoskandian alueita onkin jaoteltu myös lohkoihin sen mukaan, kuinka mantereisia/mereisiä ne ovat (Ahti ym.1968; Haapasaari 1988; Oksanen & Virtanen 1995).

Tyypillisiä piirteitä arktisten alueiden kasveille ovat hidas- ja matalakasvuisuus sekä pitkäikäisyys (Billings 1974). Arktisten alueiden kasvien on täytynyt sopeutua äärimmäisiin valo-, lämpö- ja lumiolosuhteisiin ja siksi ne ovat yleensä huonoja kilpailijoita (Billings & Bliss 1959; Billing, 1974; Oksanen & Ranta 1992; Callaway & Walker 1997). Sammalten ja jäkälien rooli arktisissa yhteisöissä on korostunut ja ne ovat useiden arktisten kasviyhteisöjen valtalajeja (Billings & Mooney 1968, Billings 1974; Mateo ym. 2016). Arktisten alueiden kasvillisuus onkin tyypillisesti hyvin pienipiirteistä. Näin ollen voi paikallinen lajiversiteetti olla suhteessa hyvin suuri, vaikka kaiken kaikkiaan kasvilajimäärä onkin arktisilla alueilla melko alhainen (Niittynen 2020). Arktisten alueiden kasvillisuus ei myöskään ole homogeenista yksittäisen kasvillisuusvyöhykkeen sisällä, vaan päinvastoin kasvillisuus voi vaihdella suuresti hyvinkin pienellä alueella, mikä lisää osaltaan huomattavasti paikallista lajimäärää (Haapasaari 1988; Virtanen & Oksanen 1995; Stewart ym. 2018; Niittynen ym. 2020).

1.1.2. Lumi kasvillisuutta säätelevänä tekijänä

Tundran kasvillisuus on heterogeenista ennen kaikkea lumen epätasaisen jakautumisen vuoksi: tuulen ja pinnanmuotojen vaikutuksesta lumen paksuus ja sulamisajankohta voivat vaihdella paljon pienellä alueella (Vestergren 1902; Dahl 1957; Billings & Bliss 1959; Billings & Mooney 1968; Knight ym. 1977; Talbot & Bastow 1992; Carlson ym. 2015; Niittynen & Luoto 2018). Yleensä lunta kertyy eniten notkoihin ja kuruihin, joista se myös sulaa viimeisenä, kun taas tuntureiden rinteet ja laet voivat olla vähälumisia ja aikaisin sulia. Myös paikan ekspositiolla, eli sijainnilla, on vaikutusta lumensulamisajankohtaan: lumi sulaa myöhemmin itäisiltä ja pohjoisilta rinteiltä kuin eteläisiltä ja läntisiltä (Kivinen ym. 2012). Näin ollen lumenviipymiä – eli paikkoja, joissa lumi sulaa keskimäärin vasta kesäkuun puolivälin jälkeen – muodostuu ennen kaikkea tuntureiden idän- ja pohjoisenpuoleisiin painanteisiin (Kivinen ym. 2012). Pääasiallisesti

lumenviipyymiä esiintyy keski- ja yläoroarktisissa vyöhykkeissä, mutta niitä on myös alaoroarktisessa vyöhykkeessä ja harvakseltaan hemioroarktisessa vyöhykkeessä (Pääkkö ym. 2018).

Lumi on tärkeä kasvien levinneisyyttä säätelevä elementti. Se vaikuttaa maaperän kosteuteen ja lämpötilaan, ravinteiden määrään sekä luonnollisesti kasvukauden pituuteen (Bowman 1992; Stanton ym. 1994; Zhang 2005; Pauli ym. 2013; Niittyinen & Luoto 2018; Jakobsen 2020). Lisäksi lumi suojaa kasveja pakkas- ja routavaurioilta eristävien ominaisuuksiensa ansiosta (Zhang 2005; Pauli ym. 2013). Samanaikaisesti lumi siis tarjoaa kasveille suojaa ja pitää maaperän talvilämpötilat ilmalämpötiloihin verrattuina korkeina, mutta lyhentää kasvukautta. Niukkalumisissa paikoissa, eli niin sanotuissa tuulenpieksämissä, lumipeite on läpi talven ohut, minkä takia kasvit altistuvat talvella ankarille sääolosuhteille ja kesällä sulamisvesien niukkuuden vuoksi kuivuudelle (Billing & Bliss 1959). Toisaalta tuulenpieksämien lumensulamisajankohta on aikainen ja kasvukausi näin ollen verrattain pitkä. Lumenviipymissä olosuhteet ovat sen sijaan lähes päinvastaiset: paksun lumikerroksen ansiosta lumenviipymien kasvuolosuhteet ovat ympärivuoden melko vakaat ja lumenviipymät ovat sulamisvesien ansiosta verrattain kosteita ja ravinnerikkaita, mutta lumenviipymäisten paikkojen kasvukausi voi olla hyvinkin lyhyt (Billing & Bliss 1959; Bowman 1992; Kudo & Ito 1992). Näin ollen kasvuolosuhteiltaan optimaalisimpina paikkoina voidaan pitää lumensuojaisia paikkoja – eli paikkoja noin lumigradientin puolivälissä – joissa lumikerros on talvisin paksu, mutta lumi sulaa kuitenkin jo melko hyvissä ajoin kesän alussa. Eri putkilokasvi-, sammal- ja jäkälälajit ovat kuitenkin sopeutuneet erilaisiin lumiolosuhteisiin, mikä puolestaan lisää arktisten alueiden kokonaiskasvilajimäärää (Heegaard 2002; Odland & Munkejord 2008).

Sen lisäksi, että eri lajit ovat sopeutuneet erilaisiin lumiolosuhteisiin, on myös yleisemmällä ryhmäkohtaisella tasolla havaittavissa eroja toiminnallisten ryhmien kasvupaikkavaatimuksissa: sammalia esiintyy runsaasti lumenviipymäisissä paikoissa, putkilokasveja lumigradientin puolivälin paikoilla, kun taas jäkälä esiintyy suhteellisesti runsaimmin vähälumisilla paikoilla (Billings & Mooney 1968; Kudo & Ito 1992; Hejcman ym. 2006; Jakobsen 2020). Tämä johtuu luultavasti ryhmien toiminnallisista ominaisuuksista: sammalet ja jäkälät ovat putkilokasveja huonompia kilpailijoita, mutta kestävät toisaalta näitä paremmin äärimmäisiä olosuhteita (Billings & Mooney 1968; Cornelissen ym. 2001). Huomioitavaa kuitenkin on, että näiden taksonomisten ryhmien sisällä on lajikohtaista vaihtelua, ja esimerkiksi putkilokasveista vaivaispaju *Salix herbacea* suosii lumenviipyymiä, mustikka *Vaccinium myrtillus* lumensuojaisia paikkoja, variksenmarja *Empetrum nigrum* niukkalumisia paikkoja ja uuvana *Diapensia lapponica* tuulenpieksämiä (Haapasaari 1988; Heegaard 2002; Odland & Munkejord 2008).

Kasvillisuudessa onkin havaittavissa yleensä asteittaisia lumipeitteen paksuuden ja lumensulamisasajankohdan määrittämiä eroja (Vestergren 1902; Kalliola 1939; Gjaerevoll 1956; Dahl 1957; Billings & Mooney 1968; Haapasaari 1988; Kudo & Ito 1992; Oksanen & Virtanen 1995; Hejcman ym. 2006; Jakobsen 2020). Myös jäkälisiä ja sammalista löytyy spesialisteja lumenviipymäisistä kasvupaikoista tuulenpieksemiin kasvupaikkoihin samoin kuin lumimäärän suhteen generalistisia lajeja (Heegard 2002; Odland & Munkejord 2008).

Sammalten lisäksi lumenviipymille tyypillistä kasvillisuutta ovat erilaiset pienruohot ja heinät (Kudo & Ito 1992; Hyvärinen ym. 2019). Lumenviipymiä onkin jaoteltu edelleen useisiin kasvillisuustyyppisiin valtakasvillisuuden mukaan (Euroola & Virtanen 1991; Oksanen & Virtanen 1995). Lumenviipymien kasvillisuutta eniten määrittäviä tekijöitä ovat kallioperän laatu, lumensulamisasajankohta sekä maaperän lämpötila ja kosteus (Gjaerevoll 1956, Talbot & Bastow 1992; Schöb ym. 2009). Nämä muuttujat ovat osittain sidoksissa toisiinsa, mutta esimerkiksi maaperän lämpötila näyttäisi olevan ennen kaikkea lumenviipymän eksposition ja siten auringon lämpösäteilyn – ei lumensulamisasajankohdan – säätelemää ja näin ollen maaperän lämpötilan vaikutukset kasvillisuuteen ovat osittain myös riippumattomia lumensulamisasajankohdasta (Schöb ym. 2009). Olosuhteiden muuttuessa äärimmäisemmiksi, eli lumensulamisasajankohdan myöhästyessä ja/tai maaperän lämpötilan laskiessa, myös lumenviipymän kokonaislajimäärä vähenee merkittävästi ja kasvillisuus muuttuu enemmän yksittäisten lajien dominoimaksi (Billing & Bliss 1959; Stanton ym. 1994; Schöb ym. 2009). Sen sijaan joidenkin toiminnallisten ryhmien, kuten sammalten, lajimäärä lisääntyy olosuhteiden muuttuessa äärimmäisemmiksi (Kudo & Ito 1992; Schöb ym. 2009). Lumimäärä ja maaperän lämpötila voivat vaihdella merkittävästi hyvin pienellä alueella ja täten myös lumenviipymien sisäinen kasvillisuus voi vaihdella (Schöb ym. 2009).

1.1.3. Laidunnus ja tundran kasviyhteisöt

Lumensulamisasajankohdan ja maaperän lämpötilan lisäksi laidunnus on lumenviipymien kasvillisuutta vahvasti muokkaava tekijä (Oksanen & Moen 1994; Virtanen ym. 1997; Virtanen ym. 2002b). Laidunnuksen on havaittu kasvattavan tundran kasvilajidiversiteettiä sekä vähentävän kasvillisuuden biomassaa ja tuottavuutta (Virtanen ym. 2006; Eskelinen ym. 2016). Kasvilajidiversiteetin ei kuitenkaan odoteta kasvavan lineaarisesti laidunnuspaineen kasvaessa, vaan kasvilajidiversiteetin on ehdotettu olevan korkeimmillaan laidunnusasteikon puoliväliin sijoittuvilla paikoilla (Grime 1973). Suoranaisen laidunnuksen lisäksi suuret kasvinsyöjät tuhoavat tallaamalla kasvillisuutta (Eskelinen ym. 2016). Yhdessä tallaus ja laidunnus luovat kasveille tilaa ja

kilpailuvapaita alueita (Eskelinen ym. 2016). Kasvinsyöjät vaikuttavat kasvillisuuteen myös epäsuorasti: ne muokkaavat maaperän ravinteisuutta ulosteillaan ja virtsallaan sekä vaikuttavat maatuvan kasviaineksen määrään ja koostumukseen (Van Der Wal & Brooker 2004; Sitters ym. 2017). Laidunnuksen vaikutukset kasvillisuuteen saattavat olla myös erilaiset ympäristöolosuhteiltaan eroavissa paikoissa – esimerkiksi kuivilla kasvupaikoilla laidunnuksen on havaittu lisäävän siementen itävyyttä ja täten putkilokasvidiversiteettiä, kun taas kosteilla kasvupaikoilla tällaista yhteyttä ei ole havaittu (Eskelinen ym. 2016).

Lumenviipymäiset paikat ovat usein vahvasti laidunnettuja, sillä pienjyrsijöillä, kuten tunturisopuleilla *Lemmus lemmus* ja myyrillä, on otolliset olot laidunnukseen lumen alla lumenviipymäisissä paikoissa (Virtanen ym. 2002b). Laidunnuksen on havaittu vaikuttavan merkittävästi lumenviipymien lajistoon – osin laidunnuksen vaikutuksesta lumenviipymät ovat sammalvaltaisia laiduntajien estäessä putkilokasveja tukahduttamasta sammalia alleen, mutta toisaalta laidunnus mahdollistaa useiden lumenviipymille tyypillisten ruohojen esiintymisen rikkomalla sammalpeitettä (Oksanen & Moen 1994; Virtanen ym. 1997; Virtanen 2000). Eri sammallajit reagoivat eri tavalla laidunnuksen voimakkuuteen, ja näin ollen sammallajit, jotka ovat kenties huonoja kilpailemaan ravinteista voivat saada kilpailuedun, koska ne usein kestävät hyvin häiriöitä (Oksanen & Moen 1994; Virtanen ym. 1997; Virtanen 2000).

Pienjyrsijöiden lisäksi porot vaikuttavat merkittävästi tundran kasvillisuuteen (Suominen & Olofsson 2000). Porot ovat Fennoskandiassa puolivillejä eläimiä ja niiden kannan kokoa pidetään yllä lisäruokinnan avulla (Moen & Danell 2003). Näin ollen porot eivät altistu luontaisille kannan koon vaihteluille yhtä voimakkaasti kuin pienjyrsijät, ja porokannan koko on suurempi kuin se luontaisesti olisi (Moen & Danell 2003; Helle ym. 2007). Porojen pääasiallinen ruokavalio koostuu talvisin jäkälästä ja kesäisin putkilokasveista (Skogland 1984; Bråthen & Oksanen 2001; Heggberget ym. 2002) Porojen onkin havaittu ohentavan talvilaidunnusalueillaan merkittävästi jäkäläpeitettä sekä kesälaidunnusalueillaan heikentävän tunturikoivikoiden uusiutumiskykyä (Helle & Aspi 1983; Suominen & Olofsson 2000).

1.1.4. Kasvien väliset vuorovaikutukset

Kasviyhteisöjen rakenteeseen vaikuttavia tekijöitä pohdittaessa ei kasvilajien keskinäisiä vuorovaikutuksia pidä aliarvioida. Tällaiset vuorovaikutukset voivat olla joko negatiivisia tai positiivisia: kasvit voivat kilpailla keskenään resursseista tai häiritä suoraan toistensa kasvua esimerkiksi allelopaattisilla yhdisteillä, mutta kasvit voivat myös suojella toisiaan esimerkiksi rajuilta ympäristöolosuhteilta. Kilpailun on osoitettu olevan kovinta

ympäristöolosuhteiltaan otollisimmissa kasvupaikoissa ja vastavuoroisesti heikointa ympäristöoloiltaan stressaavimmissa kasvupaikoissa ja päinvastaisesti fasilitaation, eli positiivisten vuorovaikutusten, roolin on osoitettu olevan voimakkainta ympäristöolosuhteiltaan stressaavimmissa kasvupaikoissa ja heikointa ympäristöolosuhteiltaan otollisimmissa kasvupaikoissa (Bertness & Callaway 1994; Callaway ym. 2002; Brooker ym. 2008). Huomioitavaa kuitenkin on, että kilpailu ja fasilitaatio eivät ole toisiaan poissulkevia, vaan ne vaikuttavat useimmiten yhtäaikaaisesti (Callaway & Walker 1997; Dormann & Brooker 2002). Toisin sanoen: kilpailua esiintyy myös ympäristöoloiltaan äärimmäisissä yhteisöissä, mutta kyseisissä yhteisöissä positiiviset vuorovaikutukset ovat useimmiten negatiivisia vuorovaikutuksia voimakkaampia (Dormann & Brooker 2002). Lisäksi kasvien välisen vuorovaikutuksen suunta tai voimakkuus voi muuttua niiden elinkiertovaiheen myötä (Callaway & Walker 1997). Myös laidunnus vaikuttaa kasvien välisiin vuorovaikutuksiin: fasilitaation on esitetty olevan voimakkaampaa voimakkaasti laidunnetuissa ympäristöissä (Bertness & Callaway 1994), ja toisaalta voimakas laidunnus vähentää kasvien välistä kilpailua lumenviipymien kaltaisissa yhteisöissä, joissa laidunnus on biomassaa rajoittava tekijä (Olofson ym. 2002).

Lumigradientilla äärimmäisimpiä elinympäristöjä ovat tuulenpieksämät sekä lumenviipymät ja stressittömimpiä kasvupaikkoja lumigradientin puolivälin yhteisöt (Billings & Mooney 1968). Myös laidunnuksen voimakkuudessa on eroja lumigradientin eri yhteisöjen välillä: lumenviipymissä ja lumensuojaisissa paikoissa laidunnus on yleensä voimakkaampaa kuin lumigradientin muissa yhteisöissä (Virtanen ym. 2002b). Näin ollen kasvienvälisen vuorovaikutusten voidaan olettaa näyttävän erilaisia rooleja lumensulamisasajankohdaltaan ja lumipeitteen paksuudeltaan eroavissa kasviyhteisöissä.

1.1.5. Kasvilajidiversiteetit tundran kasviyhteisöissä

Kasvilajidiversiteetin on havaittu vaihtelevan paljon tundran kasviyhteisöjen välillä (Onipchenko & Semenova 1995; Kammer & Möhl 2002; Virtanen ym. 2002a; Odland ym. 2015). Lumigradientilla monimuotoisimpia yhteisöjä ovat yleensä lumensuojaiset paikat, kun taas lumenviipymät ja tuulenpieksämät voivat olla lajimääriltään hyvin köyhiä (Onipchenko & Semenova 1995; Odland ym. 2015).

Eroja kasvilajidiversiteetissä on selitetty stressin ja häiriön, kuten laidunnuksen, voimakkuuksien vaihteluilla (Grime 1973). Lajirikkaimpia paikkoja ovat näiden hypoteesien mukaan joko stressin tai häiriön suhteen keskivertoluokkaan sijoittuvat paikat. Molemmat hypoteesit pohjautuvat samalle periaatteelle: kilpailu nähdään niissä kasvilajidiversiteettiä rajoittavana tekijänä häiriön tai stressin ollessa alhaista, kun taas

häiriön tai stressin ollessa voimakasta näiden uskotaan itsessään rajoittavan lajiversiteettiä. Myös stressin ja häiriön yhteisvaikutuksen on ehdotettu säätelevän kasvilajiversiteettiä, jolloin monimuotoisimpia paikkoja olisivat näiden kummankin tekijän suhteen keskivertopaikat (Huston 1979). Krammer ja Möhl (2002) osoittivat sekä stressin että häiriön vaikuttavan kasvilajiversiteettiin alpiinisissa kasviyhteisöissä: heidän tulostensa perusteella vaikuttaisi, että stressi on kasvilajiversiteettiin voimakkaimmin vaikuttava tekijä, mutta parhaassa mallissa myös häiriön voimakkuus säilyi mukana. Huomioitavaa kuitenkin on, että Krammer ja Möhl (2002) tutkivat putkilokasvidiversiteettiä, mutta koska sammalet ja jäkälät ovat usein valtalajeja nimenomaan olosuhteiltaan äärimmäisissä ympäristöissä, tulokset saattaisivat näiden ryhmien osalta olla erilaiset.

Kuten mainitsin, kilpailulla on ehdotettu olevan kasvilajiversiteettiä alentava vaikutus (Grime 1973). Näin ei kuitenkaan ole välttämättä aina, sillä se kuinka voimakkaasti kilpailu rajoittaa kasvilajiversiteettiä riippuu osittain kilpailtavasta resurssista ja täten ympäristöolosuhteista (Rajaniemi 2003). Fasilitaatiolla on sen sijaan havaittu olevan kasvilajiversiteettiä kasvattava vaikutus myös voimakkaasti kilpailluissa yhteisöissä (Bråthen & Lortie 2016), joten kasvien välisten vuorovaikutusten ja kasvilajiversiteetin välinen yhteys voi olla hyvin moniulotteinen. Lisäksi kasvien välisten vuorovaikutusten voimakkuus ja suunta voivat poiketa eri lajien ja taksonomisten ryhmien välillä. Toisin sanoen yksittäiset lajit saattavat vaikuttaa positiivisesti joihinkin lajeihin/taksonomisiin ryhmiin, mutta negatiivisesti toisiin (Mod ym. 2016).

1.2. Ilmastonmuutos ja arktiset kasviyhteisöt

1.2.1. Ilmastossa tapahtuvat muutokset

Arktiset alueiden vuotuinen keskilämpötila on noussut kaksin- kolminkertaisella nopeudella muihin alueisiin verrattuna (ACIA 2005; Box ym. 2019). Talvet lämpenevät arktisilla alueilla kesiä nopeammin (ACIA 2005; Box ym. 2019). Esimerkiksi Fennoskandiassa talvien vuotuinen keskilämpötila nousi vuosien 1954 ja 2003 välillä noin kaksi astetta, kun kesien vuotuinen keskilämpötila nousi saman ajanjakson aikana noin asteen (ACIA 2005). Vuoteen 2090 mennessä Fennoskandian vuotuisen kesien keskilämpötilan ennustetaan nousevan noin kolme astetta ja vuotuisen talvien keskilämpötilan 3–5 astetta (ACIA 2005).

Talvilämpötilojen nousun myötä lumi sulaa arktisilla alueilla aikaisemmin ja talvet muuttuvat lyhyemmiksi (ACIA 2005; Kivinen ym. 2012; AMAP 2017; Box ym. 2019). Tämä on nähtävissä lumipeitteisen alueen pientymisenä etenkin keväisin huhti- ja

toukokuussa (ACIA 2005; AMAP 2017). Lumensulamisasajankohdan on huomattu aikaistuneen noin 2–4 päivällä vuosikymmenessä (AMAP 2017; Box ym. 2019). Lumensulamisasajankohdan lisäksi lumipeitteessä tapahtuu myös laadullisia muutoksia: lumipeite ohenee ja sen rakenne muuttuu jäisemmäksi (AMAP 2017; Johansson ym. 2011). Muutokset lumipeitteessä saa aikaiseksi muutokset talvilämpötiloissa sekä talvisten vesisateiden lisääntyminen (Johansson ym. 2011). Vuotuinen sadanta on lisääntynyt kaiken kaikkiaan noin kahdeksalla prosentilla koko arktisella alueella viimeisimmän sadan vuoden aikana, ja sadannan ennustetaan nousevan noin 20 prosentilla vuoteen 2090 mennessä (ACIA 2005). Sadanta tulee lisääntymään eniten syksyllä ja talvella (ACIA 2005; Box ym. 2019). On kuitenkin vaikea arvioida, kuinka suuri osa talvisadannasta tulee vetenä ja kuinka suuri osa lumena, ja tämän vuoksi lumipeitteen määrän muutoksia on vaikea ennustaa (ACIA 2005; Johansson ym. 2011; AMAP 2017). Lumipeitteen paksuus onkin paikoin lisääntynyt sadannan kasvun seurauksena (Pulliainen ym. 2018).

Kesäsadannan on sen sijaan ennustettu Fennoskandiassa tulevaisuudessa vähenevän (ACIA 2005). Sadannassa on kuitenkin suuria alueellisia eroja arktisten alueiden välillä ja monilla paikoilla sadanta tulee lisääntymään myös kesällä (ACIA 2005). Lisäksi ilmastomuutoksen myötä ääriolosuhteet, kuten tulvat, kuivuus ja leudot lumettomat jaksot keskellä talvea, tulevat lisääntymään (ACIA 2005).

1.2.2. Kasvillisuutta muuttavia tekijöitä

Lämpötilojen, sadannan ja lumiolosuhteiden muutoksilla on vaikutuksia tundran kasvillisuuteen. Esimerkiksi talvien lyhenemisen seurauksena kasvukausi pitenee, mikä hyödyttää lajeja, jotka ovat hyviä kilpailemaan ravinteista, mutta jotka eivät kestä kovin hyvin kylmää, eli usein kasvupaikkavaatimusten suhteen generalistisia lajeja äärimmäisiin olosuhteisiin erikoistuneiden lajien sijaan (Epstein ym. 2000; Britton ym. 2009; Niittynen 2020). Myös kesälämpötilat säätelevät monien kasvien levinneisyyttä. Eritoten puiden, pensaiden ja varpujen kasvun on havaittu olevan tiukasti kesälämpötilojen säätelemää (Weijers ym. 2018). Kesälämpötilojen nousu lisää kasvillisuuden tuottavuutta ja biomassaa (Box ym. 2019). Toisaalta muutokset lumipeitteessä tulevat lisäämään kasvien kokemaa stressiä: lumi suojaa kasveja ja lumipeitteen muuttuessa ohuemmaksi tai puuttuessa paikoin kokonaan kasvit altistuvat pakkas- ja routavaurioille (Bokhorst ym. 2009; Phoenix & Bjerke 2016) Stressin lisääntyminen saattaa hidastaa kasvillisuudessa tapahtuvia muutoksia suosimalla stressaavissa olosuhteissa pärjääviä lajeja hyvien kilpailijoiden sijaan (Bokhorst ym. 2009; Bjerke ym. 2011). Paikoin arktisella alueella lumipeite tulee luultavasti

tulevaisuudessa paksuuntumaan, mutta lumipeitteinen aika siitä huolimatta lyhenemään (AMAP 2017; Pulliainen ym. 2018). Se, minkälaiset vaikutukset tällä mahdollisesti on kasvillisuuteen, on vielä epäselvää, sillä lumipeitteen paksuuden vaikutusta kasvillisuuteen – erillään lumensulamisaikojen vaikutuksista – ei ole juuri tutkittu. On kuitenkin viitteitä siitä, että lumensulamisaikojen paksuutta voimakkaammin kasvillisuuteen vaikuttava tekijä (Wipf ym. 2009; Kelsey ym. 2020; Niittynen ym. 2020).

Ilmastonmuutos tulee vaikuttamaan myös maaperän ravinteisuuteen: maaperän lämmitessä typen määrä maaperässä lisääntyy kiihtyneen hajotustoiminnan seurauksena (Epstein ym. 2000). Lisäksi maaperän lämmitessä sen aktiivinen kerros kasvaa, jolloin typensidontaan ilmakehästä kykenevät kasvit voivat sitoa typpeä aiempaa tehokkaammin (Epstein ym. 2000). Ravinnepitoisuuden nousu tulee luultavasti haittaamaan ennen kaikkea jäkäliä ja sammalia, osittain putkilokasvien biomassan lisääntymisen vuoksi (Chapin ym. 1995; Lindblad 2007; Kaarlejärvi ym. 2017). Typen määrään maaperässä vaikuttaa myös ilmakehän epäorgaaninen typpi, sillä osa tyypestä laskeutuu sadannan mukana ilmakehästä maaperään. Talvisin lumi kuljettaa typpeä tehokkaasti mukanaan ja näin ollen typpeä kertyy etenkin paksulumisiin eli lumenviipymäisiin paikkoihin (Bowman 1992). Epäorgaanisen typen määrä ilmakehässä on ihmistoiminnan seurauksena kasvanut, millä voi puolestaan olla vaikutuksia eritoten lumenviipymien lajistoon (Björk & Molau 2007).

Usein kasvillisuudessa tapahtuvat muutokset ovat kaikkien edellä mainittujen – ja monien muiden niin biotisten kuin abiotistenkin – tekijöiden summa. Esimerkiksi yksinään ilmaston lämpeneminen kasvattaisi todennäköisesti monien lajien levinneisyysalueita, mutta koska ilmastonmuutos vaikuttaa myös lumiolosuhteisiin, on useiden lajien levinneisyysalueiden ennustettu supistuvan (Kaarlejärvi ym. 2017; Niittynen ym. 2018).

1.2.3. Kasvillisuudessa tapahtuvat muutokset

Muutokset kasvillisuudessa eivät ole satunnaisia, vaan yleensä eteläisemmän ja alempana tunturin rinteellä sijaitsevan kasvillisuusvyöhykkeen lajit levittäytyvät pohjoisemmaksi ja ylemmäksi ilmaston lämmitessä: karkeasti pohjoisboreaalinen vyöhyke levittäytyy oroarktiselle vyöhykkeelle (ACIA 2005; Klanderud & Birks 2003). Monin paikoin Fennoskandiassa oroarktinen vyöhyke on kuitenkin vain kapea kaistale meren ja metsän välissä, joten tundralle tyypillisillä lajeilla ei ole mahdollisuutta levitä enää pohjoisemmaksi (Pääkkö ym. 2018). Tästä syystä tundran kasvillisuus on Fennoskandiassa vielä uhatumpaa kuin muilla arktisilla alueilla.

Toiminnalliset ryhmät reagoivat ilmastonmuutokseen erilailla: puiden, pensaiden ja varpujen on havaittu hyötyvän ilmastonmuutoksesta, kun taas jäkälien ja sammalten määrä vähenee ilmaston lämpenemisen ja lumipeitteessä tapahtuneiden muutosten seurauksena (Lang ym. 2012; Vowles ym. 2017; Vuorinen ym. 2017; Weijers ym. 2018). Selvimmin havaittavia muutoksia kasvillisuudessa ovatkin puurajoissa tapahtuneet muutokset – ilmaston lämmetessä puurajat ovat nousseet pohjoisemmaksi ja ylemmäksi tunturien rinteillä – sekä varpujen biomassan lisääntyminen (Kullman 2002; Vuorinen ym. 2017; Weijers ym. 2018). Jäkälien ja sammalten määrän väheneminen on useimmissa tapauksissa luultavasti seurausta putkilokasvien määrän lisääntymisestä kuin ilmastonmuutoksesta: putkilokasvit varjostavat ja tukahduttavat sammalia ja jäkäliä alleen (Cornelissen ym. 2001; Lindblad 2007; Lang ym. 2012). Lajit reagoivat ilmastonmuutokseen kuitenkin erilailla: esimerkiksi jotkin boreaaliset sammallajit hyötyvät ilmaston lämpenemisestä, kun taas kaikkia varpulajeja ilmaston lämpeneminen ei hyödytä (Lang ym. 2012; Wheeler ym. 2016).

Edellä mainitsemieni kasvillisuusvyöhykkeiden levinneisyysalueissa tapahtuvien muutosten myös vyöhykkeiden sisällä tulee tapahtumaan muutoksia, sillä jotkin luontotyypit ovat herkempiä ilmastonmuutokselle kuin toiset. Erityisen uhattuja luontotyyppisiä ovat lumenviipymät ja -pysymät ennen kaikkea lumipeitteessä tapahtuvien muutosten vuoksi (Björk & Molau 2007; Pääkkö ym. 2018). Luonnollisesti myös lumenviipymiä elinympäristönään suosivat lajit ovat erityisen uhattuina: ne ovat sopeutuneet äärimmäisiin elinympäristöihin ja ovat useimmiten huonoja kilpailijoita. Lumenviipymiä elinympäristönään suosivat lajit tulevatkin todennäköisesti syrjäytetyiksi lumimäärän suhteen generalistisimmilla lajeilla (Klanderud & Birks 2003; Björk & Molau 2007; Schöb ym. 2009; Matteodo ym. 2016; Niittynen ym. 2018; Pääkkö ym. 2018). Useimmat lumenviipymiä elinympäristönään suosivista lajeista on luokiteltu uhanalaisiksi pääasiallisesti ilmastonmuutoksen takia (Oodland 2014; Hyvärinen ym. 2019). Tundran kasvillisuudessa onkin odotettavissa lyhyellä aikavälillä pienenmittakaavan muutoksia tundran kasvillisuuden homogenisoituessa ja lumenpysymien ja -viipymien muuttuessa tunturiniityiksi tai -kankaiksi (Virtanen ym. 2003; Schöb ym. 2009; Matteodo ym. 2016; Pääkkö ym. 2018; Stewart ym. 2018; Liberati ym. 2019). Lumenviipymien kadotessa tulee arktisten alueiden kokonaislajidiversiteetti vähenemään lumenviipymille tyypillisen lajiston korvautuessa muilla lajeilla. Paikallinen lajidiversiteetti luultavasti kuitenkin kasvaa, koska lumenviipymät ovat usein lajistollisesti ympäristöään köyhempiä (Klanderud & Birks 2003; Sandvik & Oodland 2014; Matteodo ym. 2016; Liberati ym. 2019; Niittynen ym. 2020).

Ilmaston lämmitessä kasvillisuudessa tapahtuvat muutokset eivät kuitenkaan aina yksioikoisesti seuraa edellä mainitsemaani kaavaa, vaan monet ympäristötekijät voivat rajoittaa muutoksia. Esimerkiksi maaperän rakenne saattaa estää puurajoja nousemasta ja muutokset kesälämpötiloissa sekä sadannassa saattavat päinvastoin lisätä alueiden aavikoitumista kasvillisuuden biomassan lisääntymisen sijaan (ACIA 2005). Ilmastonmuutoksen myötä tulevat myös tulipalot lisääntymään arktisilla alueilla, mikä tulee mahdollisesti vaikuttamaan kasvillisuuteen suosimalla, ruohoja puuvartisten sijaan (Bret-Harte ym. 2013; Pearson ym. 2013). Lisäksi kasvillisuuden muutokset saattavat itsessään joko hillitä tai kiihdyttää ilmastonmuutosta ja täten vaikuttaa kasvillisuudessa tapahtuvien muutosten suuntaan ja voimakkuuteen (Chapin ym. 2005; Pearson ym. 2013; Barrere ym. 2018; Vowles & Björk 2019). Näiden erilaisten palauteketjujen päällekkäisyys vaikeuttaa kasvillisuudessa ja ilmastossa tapahtuvien muutosten voimakkuuden ja joskus jopa suunnan ennustamista. Myös laidunnus saattaa vaikuttaa yhdessä ilmastonmuutoksen kanssa alueen kasvillisuuteen: laidunnus vaikuttaa toiminnallisiin ryhmiin eri tavoin, mikä voi puskuroida tai kiihdyttää kasvillisuudessa tapahtuvia muutoksia sen mukaan, mihin toiminnalliseen ryhmään laidunnus eniten vaikuttaa (Olofsson ym. 2009; Post ym. 2009; Kaarlejärvi ym. 2017; Maliniemi ym. 2018; Vowles & Björk 2019) Lisäksi ilmastonmuutos saattaa vaikuttaa laiduntajien kantoihin ja täten kasvillisuuteen ja kasvilajidiversiteettiin muuttamalla laidunnuspaineen voimakkuutta (Heggberget ym. 2002; Kausrud ym. 2008). Ilmastonmuutoksen myötä myös kasvilajien väliset vuorovaikutukset voivat muuttua, mikä puolestaan vaikeuttaa ilmastonmuutoksen vaikutusten ennustamista tundran kasvilajidiversiteettiin (Bråthen & Lortie 2016).

1.3. Tutkielman tarkoitus ja tavoitteet

Ennen kuin ilmaston muutoksen vaikutuksia lumenviipymien lajistoon pystytään ennustamaan tai seuraamaan, tulee tietää, mitä lajeja lumenviipymillä esiintyy. Pro gradu-tutkielmani ensisijaisena tarkoituksena on kerryttää tietoa lumenviipymien puutteellisesti tunnetusta lajistosta sekä mahdollistaa lumenviipymien lajiston seuranta tulevaisuudessa. Tavoitteenani on myös selvittää, mitä lumenviipymäisiä yhteisötyyppejä Utsjoen alueella esiintyy. Alueen lumenviipymiä ei ole ennen tätä työtä tutkittu järjestelmällisesti, joten tutkielmani tarjoaa paljon uutta lajisto- ja luontotyyppitasontietoa alueen lumenviipymistä. Koska tutkin kasvillisuuden vaihtelua lumenviipymästä niukkalumiseen paikkaan, otantani mahdollistaa myös ilmaston- ja lumipeitteen muutosten kasvillisuusvaikutusten seurannan laajemmassa, koko lumigradientin kattavassa, mittakaavassa.

Lumenviipymien lajiston ja yhteisötyyppien selvittämisen lisäksi tutkin miten ympäristötekijät vaikuttavat kasviyhteisöjen rakenteeseen ja kuinka lumigradientin yhteisöt eroavat toisistaan. Tällaisia tutkimuksia on tehty melko paljon ja arktisten alueiden kasvillisuuteen vaikuttavasti tekijöistä on muodostunut hyvä yleiskuva (ks. esimerkiksi Billings & Bliss 1959; Oksanen & Virtanen 1995; Bruun ym. 2006; Odland ym. 2015; Eskelinen ym. 2016). Monet tutkimukset ovat kuitenkin keskittyneet putkilokasveihin, joita on tyypillisesti jaettu ominaisuuksien perusteella toiminnallisiin ryhmiin, kuten esimerkiksi puuvartisiin, ruohoihin ja heiniin. Sen sijaan sammalia ja jäkäliä on käsitelty useimmiten omina suurina toiminnallisina ryhminään, mikäli niitä on huomioitu lainkaan. Tässä työssäni jaoin sammalet useisiin toiminnallisiin ryhmiin ja käsitelin putkilokasveja ja jäkäliä omina ryhminään. Tutkielmani tavoitteena onkin tarjota täydentävää tietoa arktisten alueiden kasvillisuudesta kokonaisuutena.

2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1. Tutkimusalue

Tutkimani lumenviipymät sijaitsevat Utsjoen kunnassa, Inarin Lapissa (kuva 1). Luonnontieteellisesti Utsjoki kuuluu subarktiseen alueeseen ja siellä esiintyy vielä sekä tunturikoivikkoa että paikoin mäntymetsiä (Heikkinen & Kalliola 1989). Utsjoen alue luetaan kuuluvaksi lievästi mantereiseen C1-bioklimaattiseen lohkoon, vaikka alue onkin melko lähellä Jäämerta (Haapasaari 1988). Vuoden keskilämpötila on Utsjoella $-1,4\text{ }^{\circ}\text{C}$ ja sadepääsumma 426 mm (Ilmatieteen laitos 2020). Utsjoen kallioperä on hyvin vanhaa ja tyypillisesti voimakkaasti hapanta. Alueen yleisin maalaji on moreeni (Tolonen ym. 2013). Happaman maaperän vuoksi alue ei ole lajistollisesti kovin rikasta joitakin yksittäisiä alueita lukuun ottamatta (Heikkinen & Kalliola 1989; Pääkkö ym. 2018).

Utsjoen tunturit ovat loivapiirteisiä ja yltävät korkeimmillaan alaoroarktiselle vyöhykkeelle (Heikkinen & Kalliola 1989). Tunturien mataluuden takia alueella on vähän lumenviipymiä ja ne ovat pinta-alaltaan melko pieniä (Pääkkö ym. 2018). Tyypillisesti alueen tuntureiden kasvillisuus on varpukangasvoittoista paljakkaa (Haapasaari 1988).

2.2. Aineiston keruu

Kaiken kaikkiaan keräsin aineistoa 19 paikalta, mutta yksi kohteistani ei ollut aidosti lumenviipymäinen ja jätin sen pois analyysistäni. Näin ollen lopulliseksi otoskookseni tuli 18.

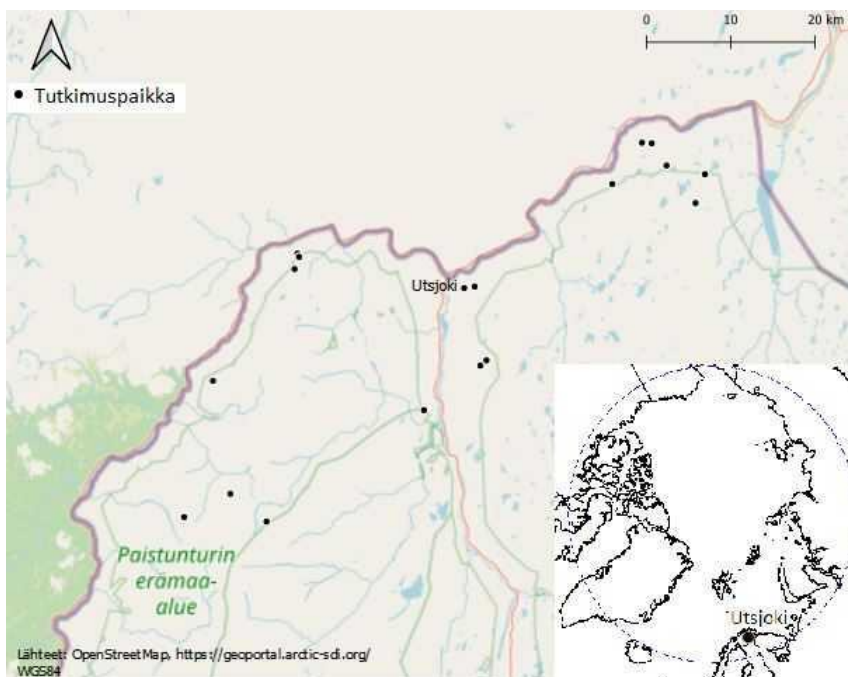
Keräsin aineiston kesällä 2019 (28.6.–31.7.2019). Käytin aineiston keruussa transekteihin perustuvaa menetelmää, joka on yleisesti käytössä tunturikasvillisuustutkimuksissa (Dahl 1956; Oksanen & Virtanen 1995). Tutkin kasvillisuuden 15–30 metrin mittaisilta transekteilta, jotka ulottuivat lumenviipymästä niukkalumiseen paikkaan eli notkelman pohjalta kumpareen päälle (kuva 2). Pyrin sijoittamaan transekit kohtisuoraan korkeuskäyriä vastaan. Otannallisista syistä tämä ei kuitenkaan aina ollut mahdollista: saadakseni otokseen molemmat lumigradientin ääripäät, sijoitin joissakin tapauksissa transekit aavistuksen verran vinoon. Samasta syystä myös transektien pituus vaihteli.

Määritin jokaiselta transektilta putkilokasvi-, jäkälä- ja sammallajit 0,8 x 0,8 m ruuduilta, jotka sijoitin tasaisin välein transektin lumenviipymästä katsottuna oikealle puolelle siten, että joka transektille tuli kahdeksan kasvillisuusruutua (liite 1). Myöhemmin käytin tätä kahdeksan asteikkoista lumigradienttia muuttujana analyysissäni, jolloin arvoasteikon pää 1 kuvaa lumigradientin niukkalumista ja 8 lumenviipymäistä päätä. Kutsun tätä lumigradienttia myöhemmin myös nimillä lumenviipymäisyyden aste tai lumenviipymäisyysluokka sen mukaan, olenko käyttänyt muuttujaa analyysissäni numeerisena vai kategorisena muuttujana. Lisäksi tein kaksi ylimääräistä kasvillisuusruutua jokaiselta lumenviipymältä. Näiden sijainnin arvo on 1,5–5 metrin etäisyydelle transektin lumenviipymäisestä päästä. Näin lisäksi aineistossani aidosti lumenviipymäisten ruutujen määrää. Ylimääräisten ruutujen avulla pyrin lisäämään lumenviipymiä elinympäristönään suosivien lajien todennäköisyyttä sattua otantaani. Ylimääräisten ruutujen tekeminen lumenviipymistä oli perusteltua, koska lumenviipymien lajisto on paljakin muuta kasvillisuutta uhatumpaa ja puutteellisesti tunnettua (Hyvärinen ym. 2019). Putkilokasvi-, sammal- ja jäkälälajien lisäksi määritin kasvillisuusruuduilta silmämääräisesti kunkin kasvilajin, paljaan maan sekä kivikon peittävyudet käyttäen Hult–Sernander–Du Rietz -asteikon kymmenluokkaista muunnelmää, jossa luokkakeskukset vastaavat prosenttiosuuksia 71,2; 35,6; 18,9; 8,9; 4,4; 2,2; 1,1; 0,5; 0,25 ja 0,125 (Oksanen 1976).

Koska samanlaista transekti-otantaa on käytetty useissa muissa saman tutkimusalan tutkimuksissa, on otantani vertailukelpoinen muihin vastaaviin tutkimuksiin (ks. Oksanen & Virtanen 1995). Transekti-otannan avulla on mahdollista tutkia, kuinka kasvivyhteisön rakenne vaihtelee jollakin ympäristögradientilla, ja se on hyvä menetelmä

kasvillisuudessa esiintyvien vaiheittaisten erojen havaitsemiseksi. Tällaisia vaiheittaisia eroja ovat lumenmäärän muutokset topografialtaan erilaisten paikkojen välillä. Koska lumenviipymät ovat useimmiten häilyvärajaisia, voidaan transekti-otannan avulla välttää tarpeetonta ja keinotekoista rajanvetoa lumenviipymäisten ja ei-lumenviipymäisten paikkojen välillä. Transekti-otanta soveltuu hyvin myös kasvillisuudessa tapahtuvien ajallisten muutosten seurantaan. Seurannan mahdollistamiseksi merkitsin maastoon jokaisen transektin aloitus- ja lopetuskohdan sekä otin ylös näiden pisteiden koordinaatit. Otin myös valokuvat jokaisesta ruudusta ja transektista.

Valitsin tutkimuspaikat asiantuntijoilta saamieni tietojen perusteella sekä hyödyntämällä Suomen ympäristökeskuksen (SYKE) tuottamaa Tarkka-satelliittipalvelua, jossa on Sentinel 2, Sentinel 3 ja Landsat 8 -satelliittien tuottamaa aineistoa. Lopullisen paikan valinnan tein kuitenkin maastossa sen mukaan, oliko lumenviipymästä mahdollista tehdä aiemmin kertamani mukaista transektia. Lumenviipymien laitojen kallioisuuden vuoksi jouduin hylkäämään joitakin lumenviipymiä. En myöskään pystynyt aina arpomaan transektin aloituskohtaa, sillä jouduin välillä aloittamaan transektin lumenviipymän laitamilta kohteen suuruuden tai lumisuuden vuoksi. Aloitin kuitenkin transektit aina aidosti lumenviipymäisistä paikoista, joten en usko, että edellä mainittu vääristää tuloksiani. Mahdolliset muutokset lumenviipymien kasvillisuudessa näkyvät todennäköisesti ensin lumenviipymien laitamilla, joten se, etteivät kaikki viipymät tulleet otostetuiksi lumenviipymän keskustasta, tuskin haittaa myöskään mahdollisia tulevia tutkimuksia kunhan transektit aloitetaan tuolloin samasta kohdasta.



Kuva 1. Tutkimusalue. Keräsin aineistoa 18 lumenviipymältä eri puolilta Utsjoen kuntaa.



Kuva 2. Otantamenetelmänä käytin transekteja, jotka sijoitin lumenviipymästä niukkalumiseen paikkaan. Tutkin jokaisen transektin varrelta kahdeksan kasvillisuusruutua.

2.3. Lajiston määrittäminen

Sammal- ja jäkälälajit määritin syksyllä 2019 ja keväällä 2020 Turun yliopiston kasvimuseolla ja osin Oulun yliopiston kasvimuseolla. Putkilokasvit tunnistin jo maastossa. Määritin suurimman osan putkilokasveista, lehtisammalista ja makrojäkälistä lajilleen – aina tämä ei kuitenkaan ollut mahdollista, esimerkiksi näytteestä saattoivat puuttua määrittämiseen vaadittavat tuntomerkit sen elinkiertovaiheen vuoksi. Tällöin tyydyin määrittämään yksilöt lajipari- tai sukutasolle. Useat taksonomisesti haastavat maksasammalet (esimerkiksi *Gymnomitrium*, *Lophozia* s.lat. ja *Marsupella*) määritin harvoin lajilleen; useimmiten tyydyin sukutason määrittämiseen.

2.4. Ympäristömuuttujat

Edellä mainittujen laji- ja peittävyystietojen lisäksi kirjasin ylös transektin korkeuden merenpinnasta, eksposition, kasvillisuusvyöhykkeen eli transektin sijainnin suhteessa koivun metsänrajaan sekä laiduntajien, eli myyrien, sopuleiden ja porojen, yhteenlasketun ulosteiden määrän jokaisella tutkimusruudulla. Viimeksi mainitun määritin kolmeluokkaisella asteikolla: ei yhtään, vähän ja paljon. Koska vähän ja paljon laidunnettuja ruutuja oli kuitenkin aineistossani vähän suhteessa ei ollenkaan

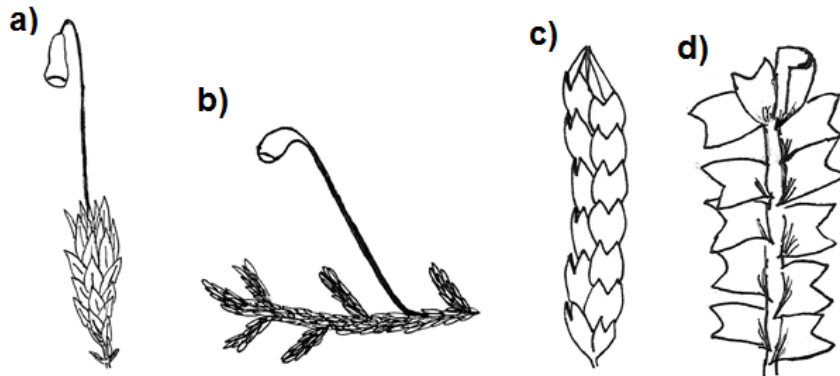
laidunnettuihin ruutuihin, muutin myöhemmin analyysejani varten kyseisen asteikon kaksiluokkaiseksi: laidunnettuihin ja laiduntamattomiin. Määritin myös suuntaa-antavasti lumenviipymien pinta-alan käyttäen GPS-laitetta. Lisäksi jaoin Suomen Ympäristökeskuksen Tarkka-palvelimen satelliittikuvien perusteella lumenviipymät sulamisajankohdan mukaan kolmeen luokkaan: aikaisin sulaviin (1), melko myöhään sulaviin (2) ja myöhään sulaviin (3) käyttäen sulamisajankohdan määrittämisessä 3–5 vuoden suhteellista keskiarvoa satelliittiaineiston saatavuuden mukaan. Aikaisin sulavat lumenviipymät sulivat keskimäärin kesäkuun puoliväliin mennessä, melko myöhään sulavat kesäkuun loppuun mennessä ja myöhään sulavat heinäkuussa. Eri vuosien välillä oli kuitenkin niin suurta vaihtelua lumenviipymien sulamisajankohdassa, että tein luokkiin jaot vertailemalla lumenviipymien sulamisajankohtia keskenään enkä niinkään niiden tarkkaan sulamisajankohtaan perustuen. Aiemmin on osoitettu, että paikat sulavat samassa järjestyksessä, vaikka vuosien välillä onkin huomattavia eroja sulamispäivämäärissä (Billings & Bliss, 1959; Stanton ym., 1994), joten tämän ei pitäisi vääristää tuloksia. Myöhemmin käytin osaa näistä muuttujista aiemmin mainitsemani lumigradientin lisäksi analyyseissäni selittävinä muuttujina.

2.5. Kasviyhteisöistä johdetut muuttujat

Laskin putkilokasvien, sammalten ja jäkälien suhteelliset osuudet kasvillisuuden kokonaispeittävydestä kultakin ruudulta. Lisäksi jaoin sammalet edelleen neljään eri toiminnalliseen ryhmään: kärkipesäkkeisiin (akro), kylkipesäkkeisiin (pleuro), *Gymnomitrium*-tyyppiisiin maksasammaliin (maksa1) ja muihin maksasammaliin (maksa2) ja laskin sitten näiden ryhmien suhteelliset osuudet sammalten kokonaispeittävydestä (kuva 3). Kärki- ja kylkipesäkkeiset sammalet ovat molemmat lehtisammalia, mutta ne eroavat kasvumuodoiltaan toisistaan. Kärkipesäkkeisten sammalten itiöpesäkkeet kehittyvät nimen mukaisesti verson kärkeen. Ne ovat yleensä haarattomia tai hyvin niukkahaaraisia, usein pystykasvuisia ja kasvavat tyyppillisesti mättäinä (Glime, 2017). Kylkipesäkkeisten sammalten versot sen sijaan yleensä haarovat säännöllisesti, niiden pesäkkeet kehittyvät versojen kyljille lyhyiden sivuhaarojen kärkeen, ja ne kasvavat yleensä mattomaisina kasvustoina (Glime 2017). Tein myös maksasammalten ryhmäjaon niiden morfologian mukaan: sisällytin ryhmän 1 maksasammaliin tiivislehtisinä pötköinä kasvavat lajit eli sukuihin *Gymnomitrium* ja *Marsupella* kuuluvat maksasammalet sekä kirsisammalten *Fuscocephaloziopsis albescens* ja paljakkakuurasammalten *Anthelia juratzkana*. Nämä muodostavat usein tiiviitä sekakasvustoja paljaalle maalle. Ryhmän 2 maksasammaliin luin kaikki muut maksasammalet alkaen pienistä muiden sammalten seassa kasvavista lajeista, kuten

pikkuraippasammalesta *Sphenolobus minutus* ja sukujen *Cephalozia*- ja *Cephaloziella*-lajeista, laajempia väljäköjä kasvustoja muodostaviin suurikokoisempiin sammaliin kuten isokorallissammaleeseen *Ptilidium ciliare* ja suvun *Barbilophozia*-lajeihin. Rahkasammalia en lukenut mihinkään sammalryhmistä. En myöskään laskenut sammalryhmille lajimääriä, koska esimerkiksi ryhmän 1 maksasammalet tunnistin harvoin lajilleen, minkä takia lajimäärien laskeminen olisi saattanut vääristää tuloksia.

Lisäksi laskin Shannonin ja Simpsonin diversiteetti-indeksin kullekin ruudulle. Simpsonin diversiteetti-indeksi perustuu todennäköisyyteen, että satunnaisesti otostetut lajit ovat samaa yksilöä. Se antaa siis suuremman painoarvon yleisemmille lajeille, kun taas Shannonin diversiteetti-indeksi mittaa satunnaisesti otostetun yksilön epävarmuutta kuulua johonkin lajiin. Näiden kahden diversiteetti-indeksin voidaan siis katsoa mittaavan eri asioita, (Tuomisto 2010) enkä siksi valinnut ainoastaan toista indekseistä käyttööni. Laskin myös kunkin ruudun kokonaislajimäärän ja putkilokasvien, sammalten ja jäkälien lajimäärät. Lajimäärä ei ole varsinainen diversiteetti-indeksi, koska se ei huomioi lajien runsauksia (Tuomisto 2010). Käytin edellä mainitsemiani lajimääriä sekä toiminnallisten ryhmien suhteellisia osuuksia selitettävänä muuttujina analyysissäni. Diversiteetti-indeksien arvoja tyydyin tarkastelemaan vain yleisellä tasolla.



Kuva 3. Jaoin sammalet versojen morfologian mukaan neljään toiminnalliseen ryhmään: a) kärkipesäkkeisiin sammaliin, b) kylkipesäkkeisiin sammaliin, c) ryhmän 1 maksasammaliin ja d) ryhmän 2 maksasammaliin. Piirrosten mittakaavat eivät ole keskenään verrannollisia.

2.6. Monimuuttajamenetelmät

Yhteisörakenteen vaihtelun kuvaamisessa käytin ei-metristä moniulotteista skaalausta (engl. non-metric multidimensional scaling, NMDS). Moniulotteisen skaalauksen avulla eliöyhteisöjen moniulotteista vaihtelua voidaan kuvata halutussa määrässä ulottuvuuksia, mikä tekee aineiston tulkinnasta helpompaa ja voi auttaa lajistollisten gradienttien tunnistamisessa. NMDS perustuu yhteisöjen lajiston erilaisuusmatriisiin ja siitä saatuihin eliöyhteisöjen välisiin etäisyyksiin (dissimilariteetti) – sen tarkoituksena on säilyttää yhteisöjen väliset etäisyydet mahdollisimman samanlaisina ordinaatioavaruudessa kuin ne olivat alkuperäisessä erilaisuusmatriisissa. Stressifunktio kuvaa sitä, kuinka hyvin paikkojen alkuperäiset etäisyydet ovat säilyneet ordinaatioavaruudessa. Paikkojen välisten erilaisuuksien laskemisessa käytin Bray-Curtisin indeksiä.

NDMS pohjautuu näytealojen lajistollisiin eroavaisuuksiin, eikä se näin ollen huomioi eliöyhteisöjen rakenteeseen mahdollisesti vaikuttavia ympäristömuuttujia. NMDS on kuitenkin hyvä työkalu eliöyhteisöjen rakenteen havainnollistamiseen. Lisäksi R-ohjelmiston vegan-paketti (Oksanen ym. 2019) tarjoaa erilaisia keinoja ympäristögradienttien mukaan liittämiseksi NDMS-ordinaatioon. Näistä käytin funktiota "ordispider", joka yhdistää samaan luokkaan kuuluvat paikat mielenkiinnonkohteena olevan muuttujan luokkakeskuksiin ordinaatioavaruudessa sekä envfit-korrelaatiota. Envfit-korrelaation avulla on mahdollista tutkia lajisyhteisöjen ordinaatorakenteen ja ympäristömuuttujien välisiä mahdollisia korrelaatioita.

2.7. Yksittäisten lajien esiintyminen lumigradientilla

Laskin kunkin lajin esiintymiselle lumenviipymäisyysluokissa painotetun keskiarvon (engl. wascores: weighted average scores for species). Painotetussa keskiarvossa huomioidaan myös lajien runsaudet, eli tässä tapauksessa peittävyudet, sillä siinä kutakin havaintoa painotetaan sen peittävyydellä. Painotettujen keskiarvojen avulla pyrin saamaan selville, minkälaisia lumiolosuhteita eri lajit suosivat. Laskin arvot vain lajeille, jotka esiintyivät vähintään 5 ruudulla, koska harvinaisina esiintyvillä lajeilla satunnaistekijöiden vaikutus painotettuihin keskiarvoihin saattaa olla suuri ja antaa siksi vääristyneitä tuloksia.

2.8. Kasviyhteisöjen luokittelu

Yhteisötyyppien luokitteluun käytin DIANA-algoritmiin (engl. divisive analysis clustering) pohjautuvaa luokittelumenetelmää. DIANA-algoritmi on erotteleva luokittelumenetelmä. Siinä kaikki havainnot laitetaan ensin samaan luokkaan minkä jälkeen DIANA-algoritmi jakaa aineiston kahteen mahdollisimman erilaiseen, mutta sisäisesti samanlaiseen luokkaan. DIANA jatkaa tätä kunnes jokainen havainto kuuluu omaan luokkaansa. Luokkien samankaltaisuuden mittaamisessa käytin Wardin pienimmän varianssin metodia (ward.d), jossa luokkiin jaot tehdään siten, että luokkien sisäinen varianssi on mahdollisimman pieni. Tein DIANA-analyysin lajistoaineistosta lasketun erilaisuusmatriisiin pohjalta; erilaisuuksien laskemisessa käytin Bray-Curtisin indeksiä.

DIANA-analyysissa luokkien lukumäärä tulee päättää ennakolta. Alustavasti päätin luokkien lukumäärän aiemmin kuvaamani NDMS-ordinaation perusteella, mutta lopullisen luokkajaon tein kokeilemalla aineiston jakoa DIANA-analyysillä eri määriin luokkia (6–8) ja vertailemalla näiden luokkien päällekkäisyyksiä ja ekologisia mielekkyyksiä. Tarkistin, soveltuuko luokittelumenetelmä aineistolleni Hopkins-menetelmällä (engl. Hopkins statistic), joka testaa, ovatko arvot jakautuneet satunnaisesti aineiston paikkojen välillä. Jos Hopkins-arvo on lähellä ykköstä ($>0,5$) on aineisto klusteroitunutta ja soveltuu täten luokiteltavaksi. Havainnollistaakseni luokkien päällekkäisyyksiä käytin R-ohjelmiston factoextra-paketin funktiota "fvizdend", joka piirtää luokat pääkomponenttianalyysin kahteen ensimmäiseen ulottuvuuteen (Kassambara & Mundt, 2020).

Selvittääkseni, mitä kasviyhteisöä kukin luokka kuvaa, tein laji- ja peittävyyslistat kullekin luokalle. Näin pyrin selvittämään luokkien vallitsevan kasvillisuuden ja määrittämään tämän avulla, mitä aiemmin kuvatuista kasvillisuustyypeistä kukin luokka kuvaa (ks. Kalliola 1939; Gjaerevoll 1956; Haapasaari 1988; Oksanen & Virtanen 1995).

2.9. Yleiset ja yleistetyt lineaariset sekamallit

Käytin yleisiä ja yleistettyjä lineaarisia sekamalleja selvittääkseni, miten hyvin eri ympäristömuuttujat selittävät otosyksiköiden välisiä kasvillisuuseroja. Vastemuuttujina käytin malleissa sammalten, jäkälien, putkilokasvien ja sammalryhmien suhteellisia osuuksia sekä sammalten, jäkälien ja putkilokasvien lajimääriä ja kokonaislajimäärää; selittävinä muuttujina käytin lumenviipymäisyyden astetta, korkeutta merenpinnasta,

lumenviipymän pinta-alaa sekä lumenviipymän sulamisajankohtaa. Mikäli aineistoni etukäteistarkastelun perusteella kyseessä olevan vastemuuttujan vaste lumenviipymäisyysluokkaan vaikutti yksihuippuiselta lineaariselta sijaan, lisäksi malleihin selittäväksi termiksi myös lumenviipymäisyyden toisen asteen. Lopullisen mallin valinnan tein pienimmän riittävän mallin (engl. minimum adequate model) periaatteen mukaan sieventämällä mallia manuaalisesti niin, että siinä oli lopulta mukana enää merkitsevät muuttajat ($p < 0,5$).

Lumensulamisajankohta ja lumenviipymän pinta-ala ovat kummatkin suoranaisesti ainoastaan lumenviipymäisiä ruutuja koskettavia muuttujia, eli niiden vaikutuksen voidaan olettaa olevan suurempi lähempänä lumigradientin lumenviipymäistä päätä. Testasinkin lisäksi pitääkö edellä mainittu hypoteesi paikkaansa, eli onko lumigradientin eri luokkien kasvillisuudessa havaittavissa eroja kyseisten kahden muuttujan suhteen. Tein tämän käyttäen selittävänä muuttujana malleissa erikseen lumenviipymäisyysluokan ja lumenviipymän lumensulamisajankohdan yhdysvaikutusta sekä lumenviipymäisyysluokan ja lumenviipymän pinta-alan yhdysvaikutusta. Käytin kyseisissä malleissa lumenviipymäisyysluokkaa luokittelevana muuttujana. Vastemuuttujina käytin myös näissä malleissa edellä mainitsemiani muuttujia.

Käyttäessäni korkeutta merenpinnasta tai lumenviipymän pinta-alaa muuttujana malleissa, muutin niiden asteikkoa R-ohjelmiston scale-komennolla. Tämä komento standardoi muuttujan niin, että sen keskiarvo on 0 ja varianssi 1. Lumensulamisajankohtaa käytin malleissa numeerisena muuttujana. Sekamallit mahdollistavat satunnaismuuttujien käyttämisen malleissa. Käytin sekamalleja aineistoni hierarkkisen rakenteen vuoksi – ruudut kerättiin eri paikoilta, jolloin aineistoni oli paikkojen mukaan klusteroitunutta ja näin ollen käytin paikkaa satunnaismuuttujana kaikissa malleissani.

Tarkastelin aineistoni jakaumia residuaaleista. Suhteellisten osuuksien tapauksessa aineistoni oli melko normaalijakautunutta, joten käytin sitä jakaumana. Lajimäärille käytin, putkilokasvien lajimäärää lukuun ottamatta, quasipoisson-virherakennetta, sillä aineistoni oli ylidispersioitunutta eli siinä oli enemmän hajontaa kuin tilastollisesti siinä odotettiin olevan. Quasipoisson-virherakenne on keino ylidispersioin kontrolloimiseksi muuten Poisson-jakaumaa noudattavalle aineistolle: siinä varianssin oletetaan kasvavan lineaarisesti keskiarvon mukana eikä varianssin ja keskiarvon oleteta olevan yhtä suuria kuten Poisson-jakaumassa. Putkilokasvien lajimäärälle käytin Poisson-jakaumaa.

2.10. Fisherin tarkka testi

Tein frekvenssitaulukon laidunnettujen ja laiduntamattomien ruutujen määristä eri lumenviipymäisyysluokissa. Tämän jälkeen testasin Fisherin tarkalla testillä, olivatko frekvenssit jakautuneet lumenviipymäisyysluokkien välillä eri lailla kuin niiden olisi voinut sattumalta odottaa jakautuneen. Käytin Fisherin testiä, koska aineistoni ei täyttänyt Khiin neliö-testin oletuksia. Alun perin Fisherin tarkka testi on suunniteltu nelikenttäisille frekvenssitaulukoille, mutta nykyään koneiden laskentatehon parannuttua se sopii myös muunlaisille taulukoille ja myös tilanteisiin joissa Khiin neliö-testin oletukset eivät täyty.

Tein kaikki tilastoanalyysit R-ohjelmistolla (versio 4.0.2).

3. TULOKSET

3.1. Lajisto, lajimäärät ja -diversiteetit

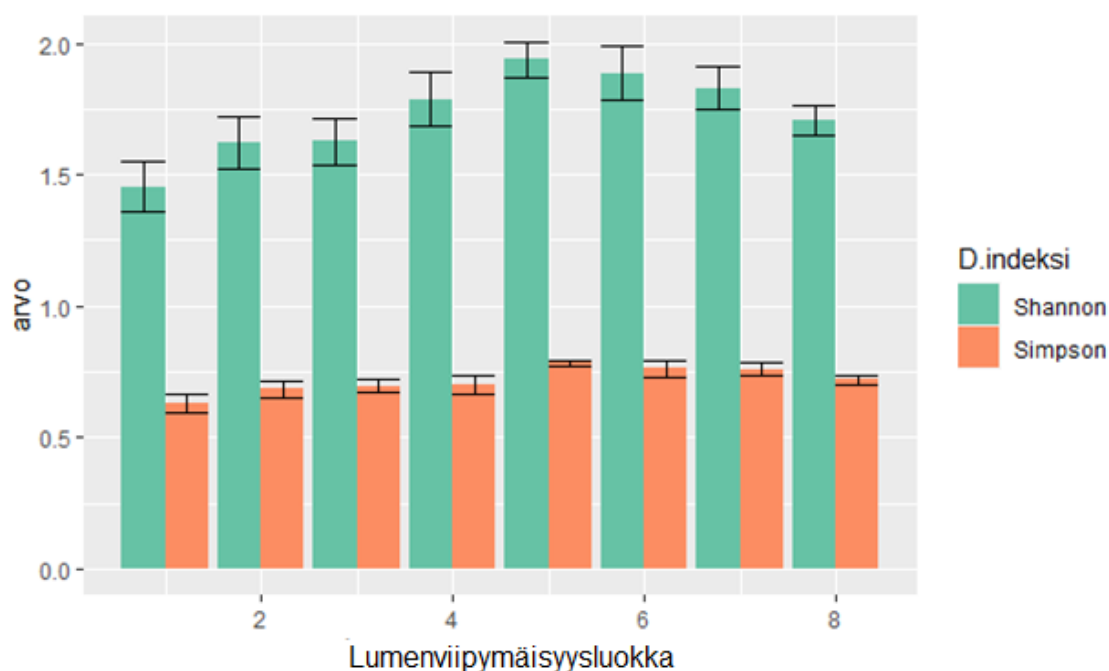
Aineistossa oli kaiken kaikkiaan 191 lajia tai korkeampaa taksonia, joista 59 oli putkilokasveja, 72 sammalia ja 60 jäkäliä (liite 2). Kaiken kaikkiaan 24 lajeista oli uhanalaisia tai puutteellisesti tunnettuja. Näistä 15 lajia suosii ensi- tai toissijaisena ympäristönään lumenviipymiä (Hyvärinen ym., 2019) (liite 2). Kaiken kaikkiaan lumenviipymiä ensi- tai toissijaisena elinympäristönään suosivia lajeja oli aineistossa 22. Aineistossani oli myös yksi Inarin Lapille uusi sammallaji: tunturikarstasammal *Andreaea blyttii*.

Keskimäärin yhdellä tutkimuspaikalla oli 72 lajia tai korkeampaa taksonomista yksikköä (vaihteluväli 51–99, keskihajonta 12,7), joista putkilokasveja oli keskimäärin 21,1 (vaihteluväli 8–38, keskihajonta 8,3), sammalia 47,3 (vaihteluväli 17–61, keskihajonta 11,9) ja jäkäliä 24 (vaihteluväli 14–31, keskihajonta 5,3). Yhdellä kasvillisuusruudulla oli keskimäärin 19,9 lajia (vaihteluväli 9–36, keskihajonta 5), joista putkilokasveja oli keskimäärin 7,5 (vaihteluväli 0–17, keskihajonta 3), sammalia 5,8 (vaihteluväli 1–13, keskihajonta 2,5) ja jäkäliä 6,5 (vaihteluväli 0–15, keskihajonta 3,2).

Lajirikkaimpia paikkoja olivat keskimäärin lumenviipymäisyysluokkaan 4 kuuluvat ruudut (taulukko 1; kuva 9b). Diversiteetti-indekseillä mitattuina monimuotoisimpia paikkoja olivat kuitenkin keskimäärin lumenviipymäisyysluokan 5 ruudut (taulukko 1; kuva 4). Sen sijaan sekä diversiteetti-indekseillä että lajimäärällä mitattuna vähiten monimuotoisia paikkoja olivat keskimäärin lumenviipymäisyysluokan 1 ruudut (taulukko 1; kuva 4). Kokonaislajimäärän vaihtelua selitti merkitsevästi vain lumenviipymäisyyden toinen aste ($p < 0,0001$, taulukko 3).

Taulukko 1. Lajimäärän ja diversiteetti-indeksin tärkeimmät tunnusluvut lumenviipymäisyysluokissa 1–8. Lumenviipymäisyysluokka muuttuu tasaisesti niukkalumisesta (luokka 1) lumenviipymäiseen paikkaan (luokka 8).

		Lumenviipymäisyysluokka							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Lajimäärä	Keskiarvo	17,22	18,72	20,39	23,28	28,78	21,00	19,44	18,57
	Pienin arvo	11,00	11,00	12,00	16,00	14,00	13,00	11,00	9,00
	Suurin arvo	25,00	29,00	33,00	36,00	28,00	32,00	27,00	30,00
Simpsonin diversiteetti	Keskiarvo	0,63	0,68	0,70	0,70	0,78	0,76	0,76	0,72
	Pienin arvo	0,21	0,30	0,48	0,38	0,70	0,38	0,54	0,30
	Suurin arvo	0,83	0,87	0,86	0,90	0,89	0,91	0,87	0,89
Shannonin diversiteetti	Keskiarvo	1,45	1,62	1,63	1,78	1,94	1,88	1,83	1,70
	Pienin arvo	0,61	0,74	0,94	0,99	1,49	0,76	1,05	0,68
	Suurin arvo	2,20	2,28	2,38	2,61	2,48	2,63	2,35	2,49

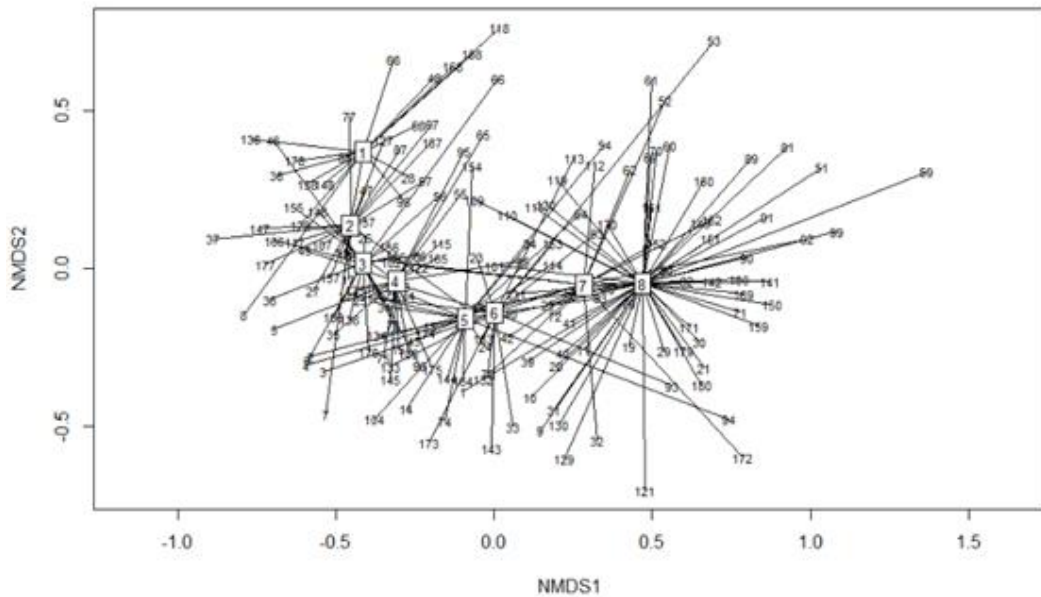


Kuva 4. Shannonin ja Simpsonin keskimääräiset diversiteetti-indeksit lumenviipymäisyysluokissa. Palkit pylväiden päissä kuvaavat keskivirheitä.

3.2. Kasviyhteisöjen rakenne

Kasviyhteisöjen rakenteessa oli selvästi havaittavissa lumigradientin suuntaista vaihtelua: lumenviipymäisyysluokaltaan vierekkäiset paikat olivat kasviyhteisöiltään keskenään samankaltaisimpia ja vastaavasti lumigradientin ääripäät kasviyhteisöiltään kauimpana toisistaan. Nämä muutokset eivät kuitenkaan olleet lineaarisia eivätkä tasaisia (kuva 5). Kaksiulotteinen NDMS ei kuvannut maksimaalisen hyvin paikkojen

todellisia eroavaisuuksia (liite 3), mutta kuitenkin riittävän hyvin ekologisesti mielekkäiden päätelmien tekemiseksi.

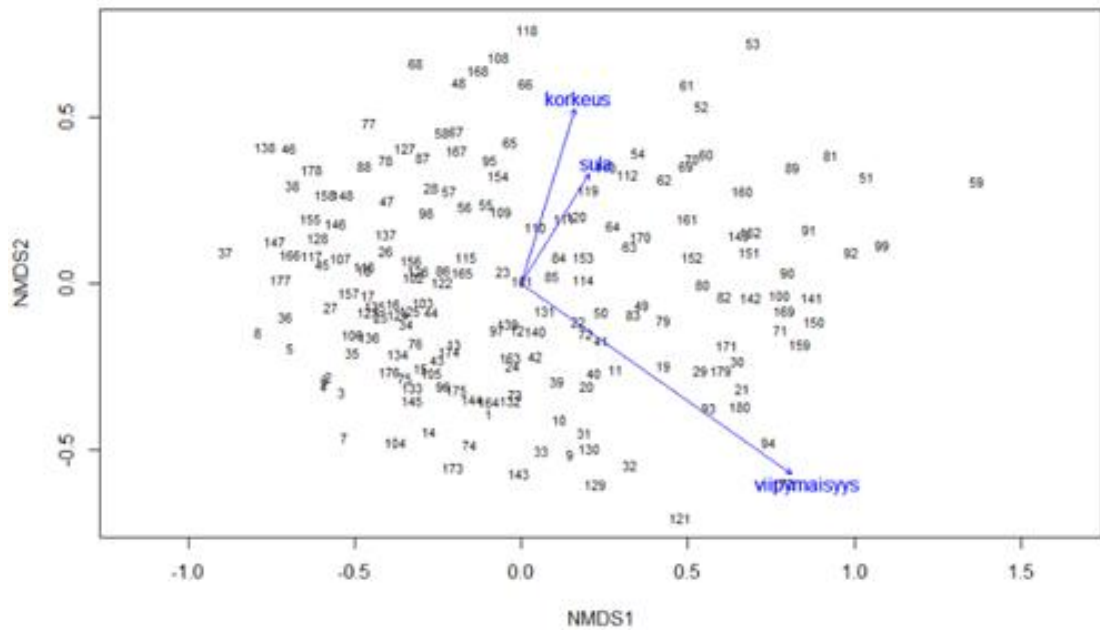


Kuva 5. NMDS-ordinaatio ja ruutujen lumenviipymäisyysluokka. Lumenviipymäisyysluokka 1 kuvaa niukkalumisia tunturikankaita, luokka 8 lumenviipymiä. Kuvassa on yhdistetty keskenään samaan lumenviipymäisyysluokkaan kuuluvat ruudut viivoilla kunkin luokan painotettuun luokkakeskukseen ordinaatioavaruudessa. Numerot kuvaavat kasvillisuusruutuja.

Käyttämistäni ympäristömuuttujista kasviyhteisöjen rakenteeseen merkittävästi vaikuttivat lumenviipymäisyyden aste, lumenviipymän sulamisajankohta ja korkeus merenpinnasta (taulukko 2, kuva 6). Sen sijaan lumenviipymän pinta-ala ei vaikuttanut merkittävästi yhteisöjen rakenteeseen (taulukko 2.).

Taulukko 2. Ympäristömuuttujien envfit-korrelaatiot kasviyhteisöihin NDMS-ordinaatioon pohjautuvaan envfit-korrelaatioon perustuen. Ympäristömuuttujat: viipymäisyys = lumenviipymäisyyden aste, sula = lumenviipymän sulamisajankohta, korkeus = korkeus merenpinnasta.

Muuttuja	NDMS1	NDMS2	R ²	P-arvo
Viipymäisyys	0,818	-0,575	0,686	0,001
Sula	0,524	0,852	0,686	0,001
Korkeus	0,290	0,957	0,201	0,001
Pinta-ala	0,930	0,367	0,025	0,083



Kuva 6. NMDS-ordinaatio ja sen pohjalta tehty envfit-korrelaatio eliöyhteisöjen rakenteeseen merkittävästi vaikuttavien muuttujien osalta. Kyseisen muuttujan arvo kasvaa nuolen kuvaamaan suuntaan, nuolenpituus taas kertoo, kuinka vahvasti kyseinen muuttuja vaikuttaa eliöyhteisön rakenteeseen. Sula tarkoittaa lumenviipymän sulamisajankohtaa, korkeus korkeutta merenpinnasta ja viipymäisyys (viipymäisyys) kuvaa siirtymää lumigradientilla lumenviipymän suuntaan. Numerot kuvaavat kasvillisuusruutuja.

3.3. Lajien esiintyminen lumigradientilla

Eri lajit vaikuttivat suosivan lumiolosuhteiltaan erilaisia paikkoja (liite 2). Lumenviipymäisiä paikkoja elinympäristönään näyttivät suosivan (painotettu keskiarvo >7) esimerkiksi riekonsara *Carex lachenalii*, vaivaispaju, närvänä *Sibbaldia procumbens*, tunturiahmansammal *Kiaeria starkei*, paljakka-ahmansammal *Kiaeria glacialis*, lapinvarstasammal *Pohlia obtusifolia*, tunturikarhunsammal *Polytrichastrum sexangulare* sekä useat pienet maksasammallajit. Painotettujen keskiarvojen perusteella lumigradientin puoliväliä (painotettu keskiarvo 4,0–6,0) näyttivät sen sijaan suosivan useat varvut, kuten mustikka, kurjenkanerva *Phyllodoce caerulea* ja sielikkö *Kalmia procumbens* sekä monet torvi- ja poronjäkälälajit (*Cladonia* sp.). Sammalista muun muassa karhunkynsisammal *Dicranum flexicaule*, kivikynsisammal *D. scoparium* ja vaarapykäsammal *Barbilophozia lycopodioides* näyttäisivät suosivan lumiolosuhteiltaan keskivertopaikkoja. Niukkalumisia paikkoja (painotettu keskiarvo <3) elinympäristöinään suosivat sen sijaan monet jäkälät, kuten rakkaluppo *Alectoria ochroleuca*, pikkuhirvenjäkälä *Cetraria ericetorum*, tunturiluppo *Gowardia nigricans* ja isokorallijäkälä *Sphaerophorus globosus*. Putkilokasveista riekonmarja *Arctostaphylos alpina* suosi niukkalumista päätä, sammalista isokorallisammal.

3.4. Kasvillisuustyypit

Seitsemänluokkaisen DIANA-analyysin perusteella aineistossani esiintyi tuuli-, variksenmarja-, mustikka ja vaivaiskoivukankaita sekä vaivaispaju- ja sammallumenviipyymiä (kuva 7a). Nämä kasvillisuustyypit olivat osittain päällekkäin (kuva 7b). Aineistoni soveltui hyvin klusteroitavaksi (Hopkins statics 0,85). Taulukossa 3 on nähtävissä kullekin luokalle tyypilliset lajit ja niiden suhteelliset peittävydet.

Tuulikankaat olivat vähälukuisin DIANA-luokittelun seitsemästä yhteisötyypistä (9 kasvillisuusruutua). Tuulikankailla jäkälien peittävyys oli yli 50 prosenttia kasvillisuuden kokonaispeittävydestä. Jäkälistä ylivoimaisesti runsaimpana esiintyi tunturikermajäkälää *Ochrolechia frigida*, jonka peittävyys oli yli 41 prosenttia kasvillisuuden kokonaispeittävydestä. Sammalista yleisimpiä olivat turkkikynsisammal *Dicranum fuscescens*, karvakarhunsammal *Polytrichum piliferum*, tunturiahmansammal ja hopeasammalet *Gymnomitrium* sp. Putkilokasveista runsain oli kurjenkanerva. Muita melko runsaina esiintyviä putkilokasveja olivat vaivaivaispaju, sielikkö ja puolukka *Vaccinium vitis-idaea*, joskin mitään putkilokasveista ei esiintynyt tuulikankailla erityisen peittävänä. Tuulikankaita esiintyi eniten lumenviipymäisyysluokassa 1 (kuva 8).

Variksenmarjakankailla pohjanvariksenmarjan *Empetrum nigrum* ssp. *hermaphroditum* suhteellinen peittävyys oli jopa yli 40 prosenttia kasvillisuuden kokonaispeittävydestä. Tästä huolimatta variksenmarjakankaat olivat melko lajirikkaita. Variksenmarjan lisäksi variksenmarjakankaiden kenttäkerroksessa esiintyi runsaana vaivaiskoivua *Betula nana*. Pohjakerroksessa sammalia ja jäkälää esiintyi lähes yhtä runsaasti. Tyypillisimpiä sammallajeja olivat turkkikynsisammal, seinäsammal *Pleurozium schreberi* ja isokorallisammal. Jäkälistä runsaimpina esiintyi valko/mietoporonjäkälää *Cladonia arbuscula/mitis*, harmaaporonjäkälää *Cladonia rangifera*, tunturikermajäkälää ja kangastinajäkälää *Stereocaulon paschale*. Variksenmarjakankaat olivat yleisin aineistoni luontotyypeistä (40 kasvillisuusruutua). Variksenmarjakankaita esiintyi etenkin lumenviipymäisyysluokissa 1–4 (kuva 8).

Mustikkakankailla kenttäkerroksessa yleisimpiä kasveja olivat variksenmarja ja mustikka, joista ensin mainittua esiintyi peittävydeltään runsaimpana. Pohjakerroksessa sammalten peittävyys oli lähes kaksi kertaa jäkälää suurempi. Runsaimpia sammallajeja olivat kivikynsi-, turkkikynsi-, karhunkynsi- sekä seinäsammal. Jäkälistä runsaimpia olivat kangastina-, palleroporonjäkälä *Cladonia stellaris* ja pikkuhirvenjäkälä *Cetraria ericetorum*. Kasvillisuusruuduista 25 luokiteltiin kuuluviksi

mustikkakankaisiin. Mustikkakankaita esiintyi jokaisessa lumenviipymäisyysluokassa, niukimmin luokissa 1 ja 8 (kuva 8).

Vaivaiskoivukankailla kenttäkerroksessa tyypillisiä lajeja olivat vaivaiskoivun lisäksi monet muut varvut, kuten variksenmarja, mustikka ja kurjenkanerva. Pohjakerroksessa esiintyi runsaana turkkikynsisammalta ja valko-/mietoporonjäkälää sekä tunturikermajäkälää. Kasvillisuusruuduista 25 kappaletta kuului vaivaiskoivukankaisiin. Niitä esiintyi lähes jokaisessa lumenviipymäisyysluokassa, mutta suhteellisesti eniten luokissa 1–3 (kuva 8).

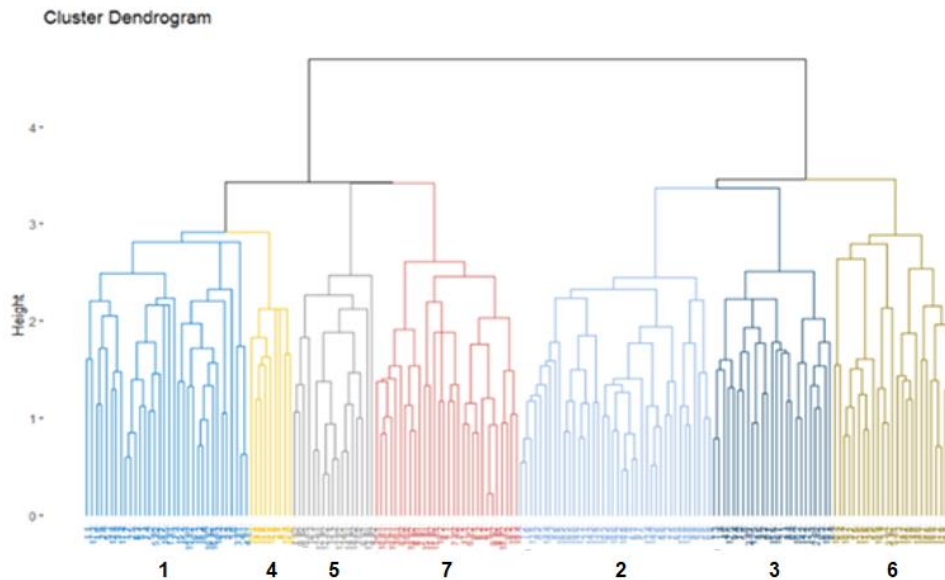
Heinäkankaat olivat lajistollisesti rikkaita eikä minkään yksittäisen lajin peittävyys ollut järin suurta. Kenttäkerroksessa tyypillisiä lajeja olivat muun muassa sammalvarpio *Harrimanella hypnoides*, tunturivihvilä *Juncus trifidus*, jäkki *Nardus stricta* ja kurjenkanerva. Sammalten suhteellinen peittävyys oli jäkäliä huomattavasti suurempaa (sammalten noin 41 prosenttia, jäkälien 15 prosenttia). Heinäkankailla esiintyi useita lumenviipymille tyypillisiä sammallajeja kuten ahmansammalia *Kiearia* sp. ja useita pieniä maksasammallajeja (muun muassa sukujen *Gymnomitron*, *Lophozia* ja *Marsupella* lajeja). Vaikka jäkälien kokonaispeittävyys ei ollut järin suuri eikä mitään yksittäistä jäkälälajia esiintynyt runsaana, niin esimerkiksi torvijäkälälajeja *Cladonia* sp. oli heinäkankailla melko paljon. Heinäkankaat olivat toiseksi yleisin yhteisötyypeistä (34 kasvillisuusruutua). Heinäkankaita esiintyi enimmäkseen lumenviipymäisyysluokissa 5–8 (kuva 8).

Vaivaispajulumenviipymissä kenttäkerrosta dominoi vaivaispaju. Sammallajeista ylivoimaisesti runsaimpana esiintyi tunturiahmansammalta, jonka peittävyys oli peräti 27 prosenttia kasvillisuuden kokonaispeittävydestä. Muita melko runsaina esiintyviä sammalia olivat paljakka-ahmansammal ja vuorikarhunsammal *Polytrichastrum alpinum*. Sammalten kokonaispeittävyys oli noin 43 prosenttia kasvillisuuden kokonaispeittävydestä, jäkälien kokonaispeittävyys sen sijaan oli alle kolme prosenttia. Vaivaispajulumenviipymiin luettiin kuuluvaksi 17 kasvillisuusruutua. Vaivaispajulumenviipymiä esiintyi lumenviipymäisyysluokissa 6–8 (kuva 8).

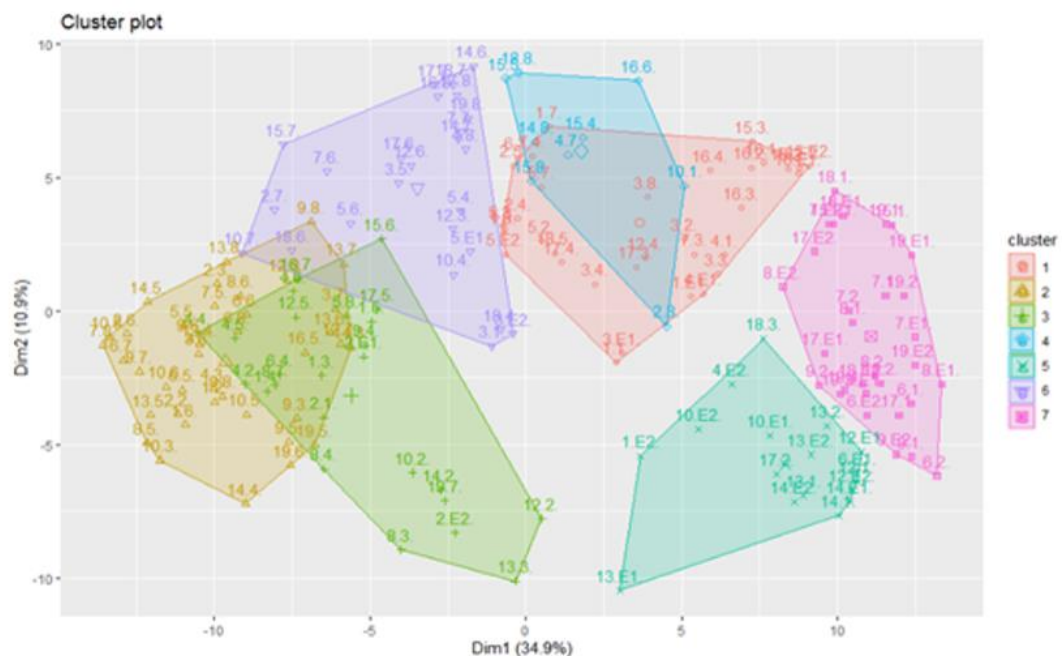
Sammallumenviipymissä sammalten peittävyys oli jopa yli 75 prosenttia kasvillisuuden kokonaispeittävydestä. Putkilokasveista runsaimpana esiintyi vaivaispajuja. Sammalleista runsaimpia olivat tunturikarhunsammal sekä monet pienet maksasammalet, kuten kirsisammal sekä sukujen *Lophozia*- ja *Marsupella*-lajit. Lisäksi sammallumenviipymissä tavattiin harvakseltaan useita lajeja, joita ei tavattu lainkaan muissa kasvillisuustyypeissä, kuten pikkuleinikkiä *Ranunculus pygmaeus*, tähtirikkoa *Micranthes stellaris*, haproa *Oxyria digyna*, kaksikkovihvilää *Juncus biglumis*, paljakkanapasammalta *Arctoa fulvella* ja lapinvarstasammalta. Jäkälien peittävyys oli

alle kaksi prosenttia kasvillisuuden kokonaispeittävydestä eikä mitään jäkälää esiintynyt runsaana. Kasvillisuusruuduista 30 luettiin kuuluvaksi sammalumenviipyymiin. Sammalumenviipyymiä esiintyi pääsääntöisesti lumenviipymäisyysluokissa 7–8 (kuva 8).

a)



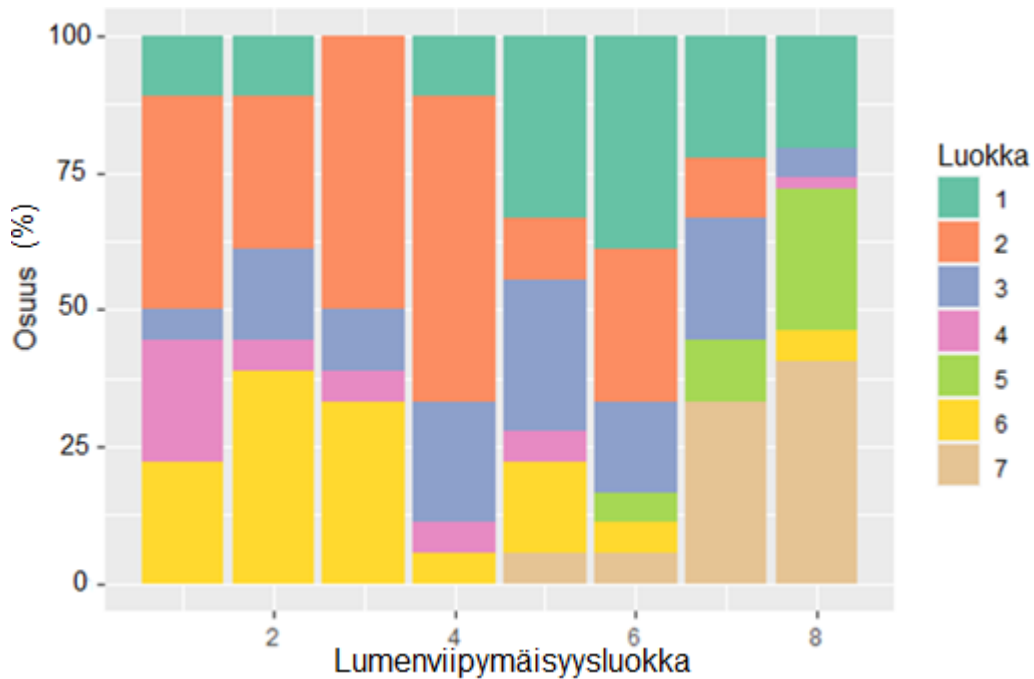
b)



Kuva 7 a) dendrogrammi DIANA-algoritmin jakamista luokista, b) kasvillisuustyypit PCA-ordinaatioavaruuden kahdessa ensimmäisessä ulottuvuudessa. Luokka 1 = heinäkankaat, luokka 2 = variksenmarjakankaat, luokka 3 = mustikkakankaat, luokka 4 = tuulikankaat, luokka 5 = vaivaspajulumenviipymät, luokka 6 = vaivaiskoivukankaat, luokka 7 = sammalumenviipymät.

Taulukko 3 Kasviyhteisötyypeille tyypilliset lajit ja niiden suhteellinen peittävyys kasvillisuuden kokonaispeittävydestä kussakin yhteisötyypissä. Luokka 1 = heinäkankaat, luokka 2 = variksenmarjakankaat, luokka 3 = mustikkakankaat, luokka 4 = tuulikankaat, luokka 5 = vaivaispajulumenviipymät, luokka 6 = vaivaiskoivukankaat, luokka 7 = sammallumenviipymät.

Tyypilliset lajit	Luokka						
	1	2	3	4	5	6	7
Luokka1 Kurjenkanerva	8.6	1.8	5.8	8.3	0.9	6.1	0.2
Jäkki	3.0	-	-	-	1.1	-	-
Metsälauha	2.0	0.9	1.8	0.0	2.1	1.0	0.5
Sammalvarpio	7.3	<0.1	0.5	5.0	0.5	0.9	1.5
Tunturivihvilä	6.3	0.4	1.1	2.0	1.5	2.8	0.8
Hopeasammalet-suku	8.7	0.2	0.7	3.6	0.3	0.7	6.9
Paljakka-ahmansammal	7.5	-	2.3	-	4.4	0.3	0.2
Pussisammalet-suku	5.4	-	<0.1	<0.1	-	0.2	3.1
Luokka2 Pohjanvariksenmarja	1.8	40.4	21.3	2.3	1.2	5.3	0.1
Metsäkerrossammal	-	0.3	-	-	-	-	-
Seinäsammal	0.0	4.2	1.2	-	-	<0.1	-
Pohjankorvajäkälä	0.0	1.6	0.5	-	-	0.5	-
Harmaaporonjäkälä	0.2	1.0	0.6	-	-	0.4	-
Luokka3 Mustikka	3.0	5.3	10.8	0.1	0.6	6.9	0.1
Karhunkynsisammal	0.5	0.8	1.4	0.3	-	0.5	0.1
Kivikynsisammal	0.5	1.0	5.2	0.1	<0.1	-	<0.1
Kangastinajäkälä	0.5	1.0	3.6	-	-	1.1	<0.01
Palleroporonjäkälä	<0.1	0.2	1.8	-	-	0.1	-
Pikkuhirvenjäkälä	0.1	0.1	2.4	0.8	<0.1	0.9	-
Luokka4 Karvakarhunsammal	0.3	0.0	0.3	2.5	<0.1	1.1	-
Isokorallijäkälä	<0.1	0.1	<0.1	0.4	-	0.1	-
Tunturikermajäkälä	0.2	4.7	0.2	41.2	0.3	13.2	<0.1
Tunturiluppo	<0.1	-	<0.1	0.2	-	<0.1	-
Punatorvijäkälä	0.2	0.0	0.1	1.2	0.3	0.6	<0.1
Rakkaluppo	<0.1	-	<0.1	0.1	-	<0.1	-
Luokka5 Närvänä	<0.1	-	0.3	0.1	0.4	-	0.1
Tunturisara	0.8	0.4	0.8	1.7	2.2	0.8	1.7
Vaivaispaju	1.3	1.2	7.9	3.3	38.5	0.7	11.7
Tunturiahmansammal	3.0	-	1.0	2.4	27.3	0.3	2.3
Vuorikarhunsammal	0.1	-	<0.1	-	4.7	-	0.4
Luokka6 Puolukka	0.9	3.4	0.9	3.1	0.1	4.1	-
Vaivaiskoivu	0.9	10.2	2.2	1.3	0.0	23.3	0.1
Turkkikynsisammal	0.7	3.1	1.9	4.8	0.0	8.7	-
Sirohirvenjäkälä	1.5	0.3	0.5	0.7	0.8	2.3	<0.1
Valko-/mietoporonjäkälä	2.1	1.9	0.8	0.0	0.0	3.1	<0.1
Luokka7 Kirsisammal	1.6	-	0.0	0.0	0.2	0.1	10.0
Lovisammalet-suku	3.3	0.5	1.3	1.3	1.4	0.2	7.9
Naalinsammal	0.3	<0.1	<0.1	0.1	<0.1	0.1	1.5
Paljakkakuurasammal	0.4	-	-	-	0.1	-	9.1
Särmäsammal	0.1	-	0.1	0.1	0.2	<0.1	5.2
Tunturikarhunsammal	1.2	-	-	-	0.7	-	23.1



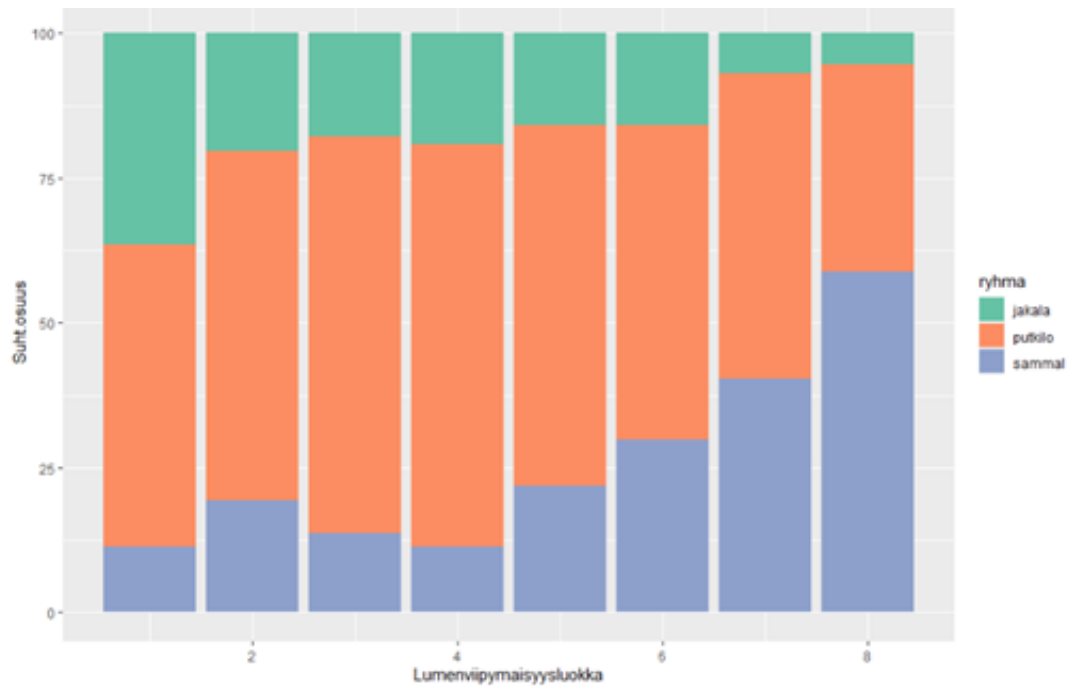
Kuva 8. Kasvillisuustyyppien esiintyminen lumenviipymäisyysluokissa. Luokka 1 = heinäkankaat, luokka 2 = variksenmarjakankaat, luokka 3 = mustikkakankaat, luokka 4 = tuulikankaat, luokka 5 = vaivaispajulumenviipymät, luokka 6 = vaivaiskoivukankaat, luokka 7 = sammallumenviipymät.

3.5. Toiminnallisten ryhmien suhteelliset peittävydet ja lajimäärät

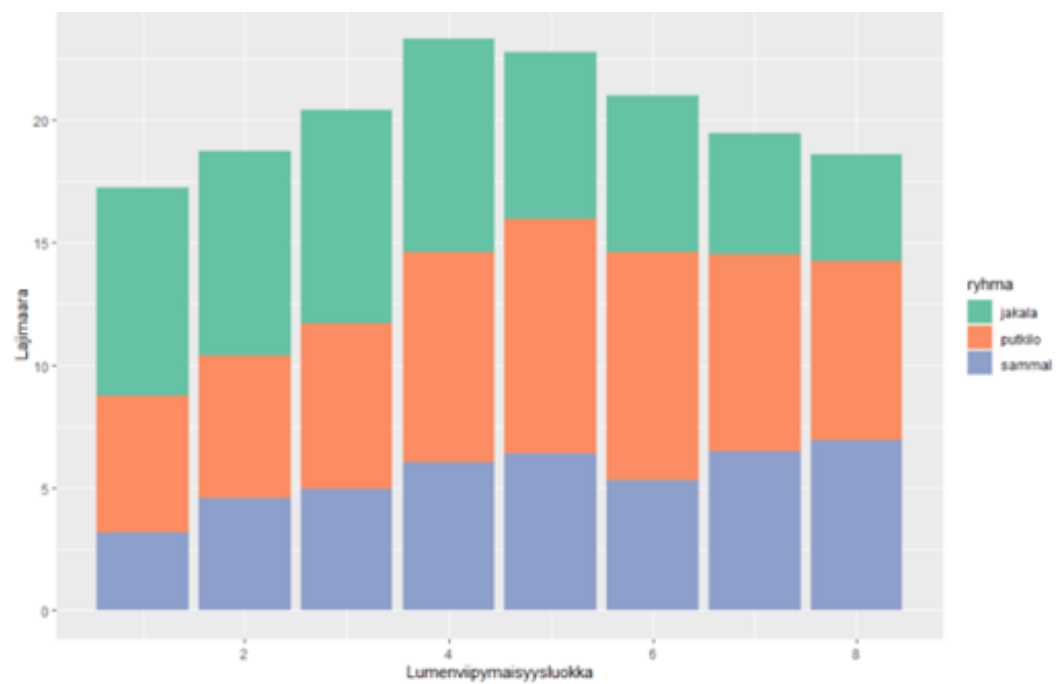
Useimpien lajiryhmien kohdalla lajiryhmien lajimäärissä ja suhteellisissa peittävyksissä tapahtuvia vaihteluja selitti merkitsevästi vain lumenviipymäisyys tai sen toinen aste. Putkilokasvien ja ryhmän 1 maksasammalten suhteellisten peittävyksien tapauksessa myös korkeus merenpinnasta säilyi mukana lopullisissa malleissa sen p-arvon ollessa merkitsevä ($p < 0,05$). Putkilokasvien lajimäärä ja suhteellinen runsaus olivat suurimmillaan lumigradientin puolivälin ruuduilla ja pienimmillään gradientin kummassakin ääripäässä (kuva 9). Vaikuttaa myös siltä, että putkilokasvien suhteellinen peittävyys lisääntyy, kun siirrytään korkeuskäyrillä alemmaksi. Sammalten lajimäärä sekä suhteellinen runsaus olivat suurinta lumigradientin lumenviipymäisessä päässä ja pienintä niukkalumisessa päässä, kun taas jäkälien tilanne oli päinvastainen (kuva 9). Myös lumensulamisaikakohta säilyi mukana sammalten lajimäärää selittävissä mallissa: sammallajeja oli merkitsevästi enemmän myöhempään sulavissa lumenviipymissä. Ryhmän 1 maksasammalten suhteellinen osuus kasvoi lumigradientilla lumenviipymäisiä ruutuja kohti (kuva 10) ja myös korkeuden merenpinnasta kasvaessa. Sekä kylkipesäkkeisiä sammalia että ryhmän 2 maksasammalia oli suhteellisilta peittävyksiltään eniten lumigradientin puolivälin

luokissa (kuva 10). Kärkipesäkkeisiä sammalia oli peittävydeltään enemmän lumigradientin kummassakin ääripäässä (kuva 10). Paikkojen välillä näyttäisi kuitenkin olevan eroja näiden trendien suhteen (liite 4). Tulokset lopullisista malleista kokosin taulukkoon 4.

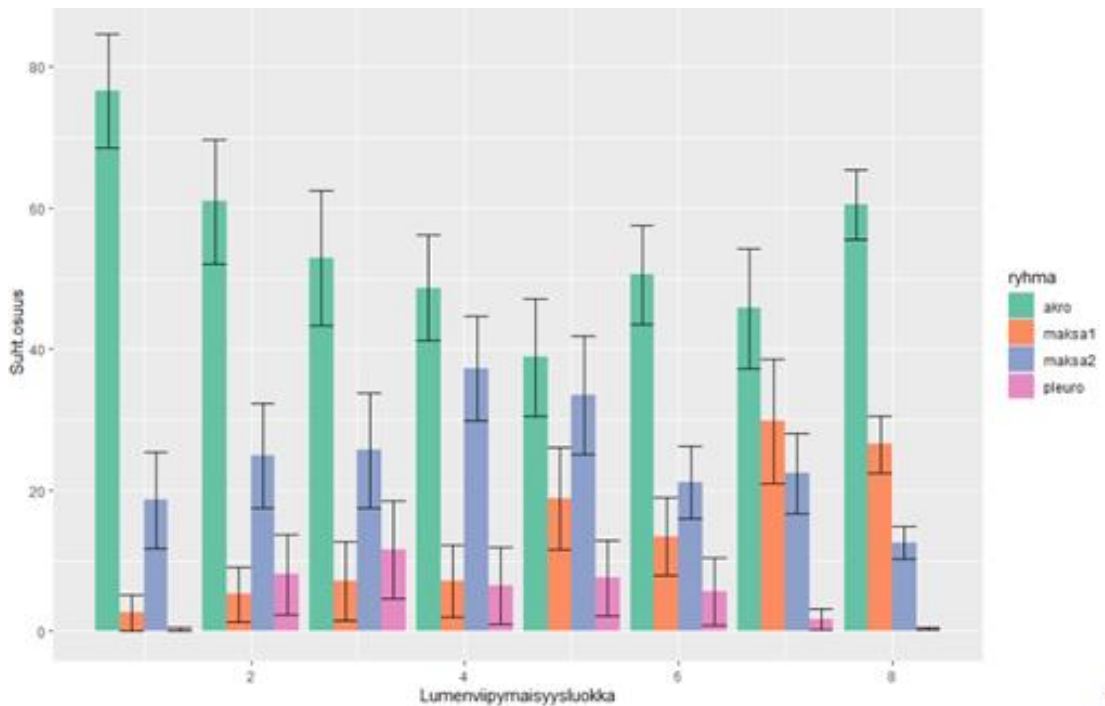
a)



b)



Kuva 9. Jäkälien, putkilokasvien ja sammalten keskimääräiset a) prosentuaaliset osuudet kasvillisuuden kokonaispeittävydestä, b) lajimäärät eri lumenviipymäisyysluokissa.

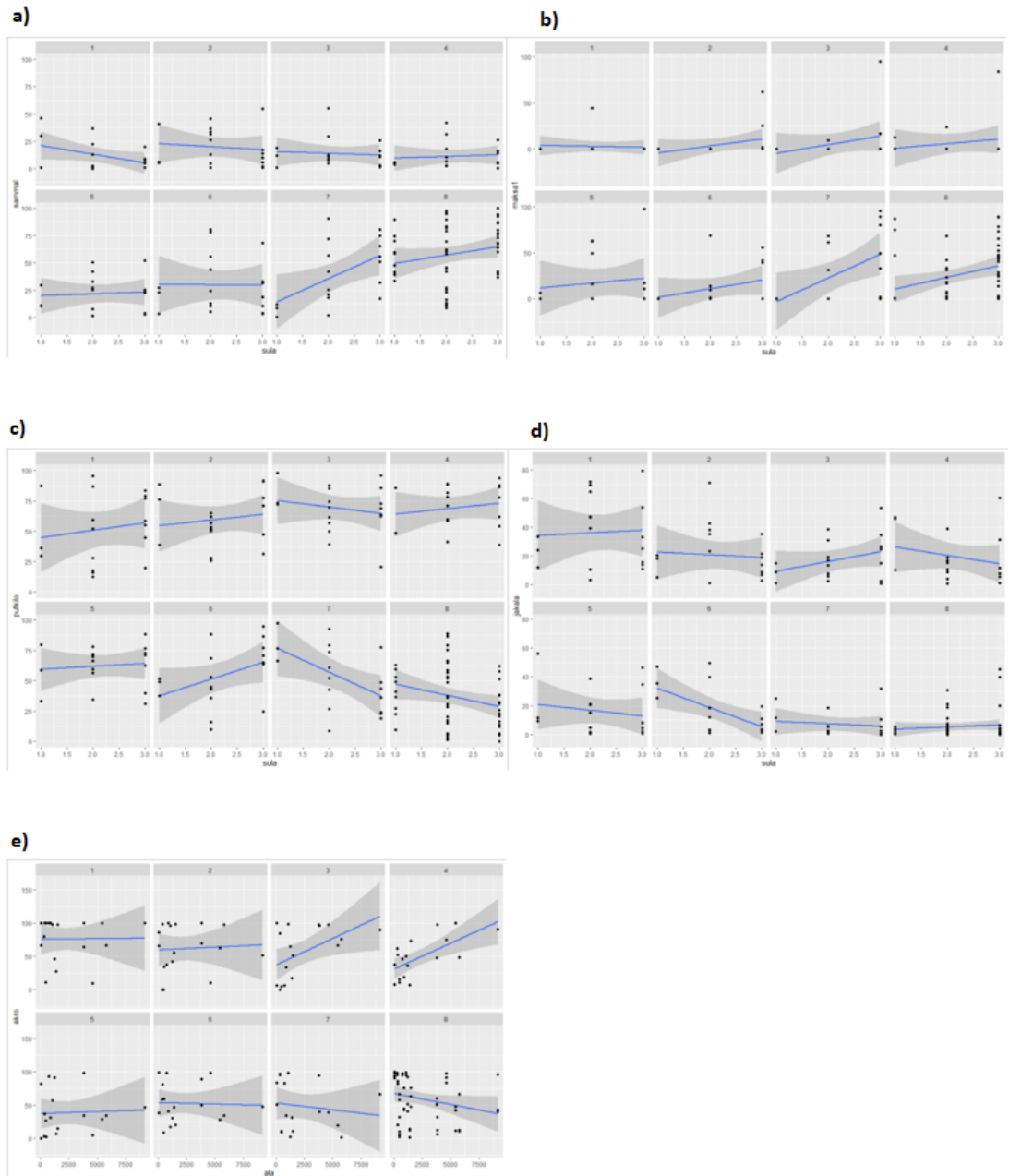


Kuva 10. Sammalryhmien keskimääräiset prosentuaaliset osuudet sammalten kokonaispeittävydestä eri lumenviipymäisyysluokissa. Palkit pylväiden päissä kuvaavat keskivirheitä.

Sammalten suhteellinen osuus oli suurempi myöhemmin sulavilla lumenviipymillä eron ollessa tilastollisesti merkitsevä lumenviipymäisyysluokissa 7 ($df = 148$, $t = 3,39$, $p = 0,0008$) ja 8 ($df = 148$, $t = 2,22$, $p = 0,02$) (kuva 11a). Myös sammallajeja oli suuntaantavasti enemmän lumenviipymäisyysluokassa 8 ($df = 148$, $t = -1,77$, $p = 0,079$) myöhemmin sulavilla lumenviipymillä. Ryhmän 1 maksasammalilla oli havaittavissa samanlainen trendi, mutta niiden tapauksessa ero oli merkitsevä luokassa 7 ($df = 148$, $t = 3,02$, $p = 0,003$) ja suuntaantava luokassa 8 ($df = 148$, $t = 1,90$, $p = 0,059$) (kuva 11b). Putkilokasvien suhteellinen peittävyys oli merkitsevästi alhaisempi myöhemmin sulavilla paikoilla lumenviipymäisyysluokassa 7 ($df = 148$, $t = -2,66$, $p = 0,009$) ja suuntaantavasti alhaisempi luokassa 8 ($df = 148$, $t = -1,94$, $p = 0,053$) (kuva 11c). Jäkälien suhteellinen peittävyys oli merkitsevästi alhaisempi myöhään sulavilla paikoilla lumenviipymäisyysluokassa 6 ($df = 148$, $t = -2,35$, $p = 0,02$) (kuva 11d). Lumenviipymän pinta-ala vaikutti merkitsevästi ainoastaan kärkipesäkkeisten sammalten suhteelliseen peittävyyteen lumenviipymäisyysluokissa 4 ($df = 148$, $t = 1,99$, $p = 0,049$) ja 3 ($df = 148$, $t = 2,04$, $p = 0,043$) siten, että pinta-alaltaan suuremmissa lumenviipymissä oli noissa luokissa enemmän kärkipesäkkeisiä sammalia (kuva 11e). Tulokset sekä lumensulamisaikojen että lumenviipymän pinta-alan vaikutuksista toiminnallisiin ryhmiin lumenviipymäisyysluokissa kokosin liitteeseen 5.

Taulukko 4. Tulokset lopullisista sekamalleista lumenviipymäisyyden ollessa numeerinen muuttuja. Selittävät muuttujat kuhunkin malliin valitsin käyttäen pienimmän riittävän mallin periaatetta. Paikka on mukana malleissa satunnaismuuttujana. Selitettävissä muuttujissa _% tarkoittaa ryhmien prosentuaalisia osuuksia joko kasvillisuuden tai sammalten kokonaispeittävydestä, _lm tarkoittaa lajimäärää. Selitettävissä muuttujat: Lv = lumenviipymäisyyden aste, korkeus = korkeus merenpinnasta, sula = lumenviipymän lumensulamisaikakohta.

Selitettävä	Selittävä	Estimaatti	Keskivirhe	Vapausasteet	t-arvo	p-arvo
Sammal_%	Vakiotermi	-4,064	4,225	76,5	-0,962	0,3390
	Lv	7,013	0,611	161	11,476	<0,0001
Jäkälä_%	Vakiotermi	32,844	2,863	88,4	11,472	<0,0001
	Lv	-3,468	0,430	161	-8,072	<0,0001
Putkilo_%	Vakiotermi	52,782	2,193	16	24,070	<0,0001
	Lv	-118,067	21,233	160	-5,560	<0,0001
	Lv^2	-112,951	21,233	160	-5,320	<0,0001
	Korkeus	-4,817	2,199	16	-2,190	0,0437
Akro_%	Vakiotermi	56,142	4,389	17	12,790	<0,0001
	Lv	-36,778	29,688	160	-1,239	0,2172
	Lv^2	114,236	29,688	160	3,848	0,0002
Pleuro_%	Vakiotermi	4,005	1,833	17	2,185	0,0432
	Lv	-25,981	14,809	160	-1,754	0,0813
	Lv^2	-34,981	14,809	160	-2,362	0,0194
Maksa1_%	Vakiotermi	-3,260	4,333	53,9	-0,752	0,4551
	Lv	3,640	0,575	161	6,330	<0,0001
	Korkeus	11,284	3,145	16	3,588	0,0025
Maksa2_%	Vakiotermi	-3,260	4,333	53,9	-0,752	0,4551
	Lv	3,640	0,575	161	6,330	<0,0001
	Lv^2	11,284	3,145	16	3,588	0,0025
Kokonais_lm	Vakiotermi	2,981	0,028	160	104,762	<0,0001
	Lv	-0,030	0,229	160	-0,132	0,8950
	Lv^2	-1,194	0,224	160	-5,339	<0,0001
Sammal_lm	Vakiotermi	0,919	0,168	161	5,482	<0,0001
	Lv	0,078	0,010	161	7,628	<0,0001
	Sula	0,177	0,067	16	2,647	0,0176
Jäkälä_lm	Vakiotermi	2,364	0,078	161	30,370	<0,0001
	Lv	-0,104	0,011	161	-9,184	<0,0001
Putkilo_lm	Vakiotermi	2,000	0,046	160	43,627	<0,0001
	Lv	1,210	0,350	160	3,452	<0,0001
	Lv^2	-1,881	0,337	160	-5,579	<0,0001



Kuva 11. Lumenviipymän sulamisajankohta ja a) sammalten, c) putkilikasvien ja d) jäkälien prosentuaalinen osuus kasvillisuuden kokonaispeittävydestä sekä b) ryhmän 1 maksasammalten prosentuaalinen osuus sammalten kokonaispeittävydestä, e) lumenviipymän pinta-ala ja kärkipesäkkeisten prosentuaalinen osuus sammalten kokonaispeittävydestä. Numerot kuvien yläpuolella kuvaavat lumenviipymäisyysluokkia 1–8. Tummennetut alueet viivojen ympärillä kuvaavat 95 prosentin luottamusvälejä.

3.6. Laidunnusfrekvenssit lumenviipymäisyysluokissa

Suhteessa eniten laidunnettuja ruutuja oli lumenviipymäisyysluokassa 8 ja toiseksi eniten luokassa 7, luokat 1–4 olivat muita luokkia harvemmin laidunnettuja (taulukko 5). Erot laidunnusfrekvensseissä eri lumenviipymäisyysluokkien välillä olivat suuremmat kuin niiden olisi voinut sattumalta odottaa olevan ($p = 0,0002$).

Taulukko 5. Laidunnettujen ja laiduntamattomien ruutujen lukumäärä kussakin lumenviipymäisyysluokassa sekä laidunnettujen ruutujen prosentuaaliset osuudet kunkin lumenviipymäisyysluokan kaikista ruuduista.

Lumenviipymäisyys- luokka	Laidunnettu	Laiduntamaton	Laidunnettujen osuus (%)	
	1	2	16	11,1
	2	2	16	11,1
	3	2	16	11,1
	4	2	16	11,1
	5	5	13	27,8
	6	4	14	22,2
	7	7	11	38,9
	8	29	25	53,7

4. TULOSTEN TARKASTELU

4.1. Lajisto, lajimäärät ja -diversiteetit

Pro gradu-tutkielmani antaa paljon uutta tietoa lumenviipymien puutteellisesti tunnetusta lajistosta. Uhanalaisista sammallajeista kerätyt näytteet tallennettiin Turun kasvimuseon kokoelmiin ja tiedot näistä lajeista vietiin Suomen lajitietokeskuksen Kotka-järjestelmään sekä Metsähallituksen Lajitietojärjestelmään (LajiGIS). Näin ollen keräämäni lajitieto on kaikkien saatavilla ja siitä on apua tulevaisuudessa sammalten uhanalaisuusarviointien teossa ja sammallajien levinneisyysalueiden seurannassa.

Sekä lajimäärällä että Shannonin ja Simpsonin diversiteetti-indekseillä mitattuina monimuotoisimpia paikkoja olivat keskimäärin lumensuojaiset paikat, eli paikat lumigradientin puolivälissä. Vastaavia yksihuippuisia diversiteettijakaumia on havaittu arktisissa kasviyhteisöissä monilla ympäristögradienteilla, kuten korkeusgradientilla ja käyttämälläni topografia-/lumigradientilla (ks. Virtanen ym. 2002a; Bruun ym. 2006; Naud

ym. 2019). Huomioitavaa kuitenkin on, että useat näistä tutkimuksista ovat keskittyneet vain putkilokasveihin. Teorian mukaan ympäristögradientin puolivälin paikat ovat monimuotoisia, koska niissä stressi on melko voimakasta, mikä estää kilpailua rajoittamasta niiden lajimäärää merkittävästi, mutta toisaalta puolivälin paikoilla stressi ei ole myöskään liian voimakasta rajoittaakseen lajimäärää (Grime 1973). Toisaalta lumigradien ti poikkeaa monista muista ympäristögradien teista: lumigradien tiilla stressin suhteen äärimmäisimpiä paikkoja ovat gradientin molemmat ääripäät eikä vain toinen niistä (Billings & Mooney 1968). Lumigradien tin ääripäistä keskustaa kohti siirryttäessä stressi luultavasti vähenee asteittain, kunnes se alkaa jälleen kasvaa kohti toista ääripäätä mentäessä. Täten lumigradien tin puolivälissä stressin voidaan olettaa olevan alhaisimmillaan. Lumigradien tin puolivälin paikkeilla kasveilla onkin usein otollisimmat olosuhteet kasvaa: siellä kasvukausi on verrattain pitkä, mutta lumipeite tarjoaa kuitenkin eristävää suojaa (Billings & Mooney 1968). Kilpailun lumigradien tin puolivälin kasvupaikoista voidaan siis katsoa olevan kovaa, minkä teoreettisesti pitäisi rajoittaa puolivälin yhteisöjen diversiteettiä muutamien lajien saadessa kilpailuedun (Grime 1973).

Stressin suuruuden lisäksi kilpailuun vaikuttaa häiriön voimakkuus: kilpailun on ehdotettu vähenevän häiriön kasvaessa ja melko häiritettyjen paikkojen olevan täten kasvillisuudeltaan monimuotoisimpia (Grime 1973). Toinen mahdollinen selitys ympäristögradienttien puolivälien monimuotoisuuksien taustalla onkin muutokset häiriön voimakkuudessa kyseisellä gradientilla. Yksi merkittävimmistä arktisten kasviyhteisöjen häiriötekijöistä on laidunnus. Aiemmin on huomattu, että lumigradien tin yhteisöjen laidunnusfrekvensseissä on eroja lumenviipymien ja lumensuojaisten paikkojen tullessa usein lumigradien tin muita kasviyhteisöjä voimakkaammin laidunnetuiksi (Virtanen ym. 2002b). Näin näytti olevan myös minun aineistossani, mutta vaikka laidunnusfrekvensseissä olikin aineistossani eroja lumenviipymäisyysluokkien välillä, on tämän tutkielman perusteella mahdotonta sanoa mitään suoranaista laidunnuksen voimakkuuseroista lumigradien tin yhteisöjen välillä. Jääkin epäselväksi, mikä tekijä vaikutti voimakkaimmin lumigradien tin kasviyhteisöjen monimuotoisuuseroihin. Myöskään stressin ja häiriön mahdollisia yhteisvaikutuksia ei tule unohtaa, sillä näiden on osoitettu yhdessä vaikuttavan yhteisöjen monimuotoisuuteen (Kammer & Möhl 2002). Toisaalta Vonlanthen ym. (2006) havaitsivat kanssani samankaltaisia yksisuuntaisia diversiteettijakaumia – joissa diversiteetti on huipussaan kasvuolosuhteiltaan optimaalisimmalla paikoilla – useilla ympäristögradien teilla alpiinisissa putkilokasviyhteisöissä. He ehdottivatkin, ettei stressin tai häiriön, eikä näin ollen kilpailun voimakkuudella, ole merkittävää vaikutusta putkilokasvidiversiteettiin alpiinisissa kasviyhteisöissä. Stressin ja häiriön suuruuksien lisäksi monet muut tekijät

saattavatkin selittää lumenviipymäisyysluokkien neljä ja viisi monimuotoisuutta. Esimerkiksi lumigradientin puolivälin monimuotoisuudessa voi osittain olla kyse siitä, että siellä esiintyy kyseisiin kasvuolosuhteisiin sopeutuneiden lajien lisäksi lajeja lumigradientin kummastakin ääripäästä, koska olosuhteet ovat lumensuojaisissa paikoissa myös näille lajeille siedettävät.

4.2. Lajisto ja ympäristötekijät

4.2.1. Lumenviipymäisyyden aste

Lajistossa oli havaittavissa lumigradientin suuntaista vaihtelua. NDMS-ordinaation kahden ensimmäisen ulottuvuuden perusteella vaihtelu ei kuitenkaan ollut tasaista eikä lineaarista. Lumigradientin mukaista vaihtelua oli havaittavissa kokonaislajimäärässä, sammalten, jäkälien ja putkilokasvien lajimäärissä sekä eri toiminnallisten ryhmien suhteellisissa osuuksissa. Muutokset lajimäärissä eivät kuitenkaan olleet yhtä selkeitä minkään ryhmän osalta kuin muutokset eri toiminnallisten ryhmien suhteellisissa peittävyyksissä. Lajimäärä sekä suhteellinen peittävyys olivat suurimmillaan sammalilla lumigradientin lumenviipymäisessä päässä, putkilokasveilla puolivälin paikkeilla ja jäkälillä lumigradientin niukkalumisessa päässä. Nämä tulokset ovat linjassa aiempien tutkimusten tulosten kanssa (ks. Kudo & Ito 1992; Hejzman ym. 2006; Odland ym. 2015; Jakobsen 2020). Toisaalta Bhattarai ym. (2020) havaitsivat putkilokasvirymistä ainoastaan varpujen lajimäärän olevan suurimmillaan lumigradientin puolivälin paikoilla. Sen sijaan muiden putkilokasvirymien lajimäärät samoin kuin putkilokasvien kokonaislajimäärä olivat heidän aineistossaan (Bhattarain ym. 2020) runsaimmillaan lumigradientin lumenviipymäisessä päässä. Bhattarain ym. (2020) aineistosta puuttuivat kokonaan myöhään sulavat sammallumenviipymät, kun taas aineistossani esiintyi vain niukasti ruohoja ja heiniä. Yhdessä nämä tekijät voivatkin selittää, miksi Bhattarain ym. (2020) ja aineistoni putkilokasvijakaumat erosivat toisistaan. Myös Berend (2018) havaitsi putkilokasvien määrän lisääntyvän lumenviipymän keskustaa kohti siirryttäessä.

Myös yksittäisten lajien välillä oli havaittavissa eroja niiden painotetuissa keskimääräisissä esiintymisissä eri lumenviipymäisyysluokissa. Nämä erot olivat aiempien havaintojen mukaisia (ks. esimerkiksi Heegard 2002; Odland & Munkejord 2008; Hyvärinen ym. 2019). Esimerkiksi Punaisen kirjan (Hyvärinen ym. 2019) mukaan kaikkien lumenviipymiä elinympäristöinä suosivien lajien wascore-arvot olivat lähellä lumenviipymäistä päätä (>6). Sen sijaan monet boreaaliselle vyöhykkeelle tyypilliset lajit, kuten seinäsammal, metsäkerrossammal ja useat varvut, suosivat lumensuojaisia

olosuhteita – nämä lajit kestävät huonosti äärimmäisiä olosuhteita, mutta ovat hyviä kilpailijoita (Klanderud & Birks 2003; Lang ym. 2012; Weijers ym. 2018). Niukkalumisessa päässä optimiarvoja saivat useat jäkälät. Lajien saamat wascore-arvot eivät kuitenkaan kerro lajin ekolokeron leveydestä eli siitä, kuinka hajaantuneesti lajia esiintyi lumigradientilla. Esimerkiksi Heegard (2002) havaitsi monien lajien esiintyvän lumiolosuhteiltaan yllättävänkin vaihtelevissa paikoissa.

Olen läpi tämän tutkielman kutsunut topografiagradianttia lumigradiantiksi, vaikka en mitannut lumensyvyyttä tai sulamisajankohtaa kyseisellä gradientilla. Aiemmin on kuitenkin osoitettu lumensulamisajankohdan ja syvyyden vaihtelevan melko säännönmukaisesti topografiagradiantilla (Dahl 1957; Anderton ym. 2004; Litaor ym. 2008). Näin ollen käyttämäni topografiagradiantin kuvaa mielestäni todellista vaihtelua lumiolosuhteissa ja kasvillisuudessa havaittavan vaihtelun olevan ennen kaikkea lumipeitteessä esiintyvän vaihtelun aikaansaamaa. Tätä oletustani tukee myös lajien saamat wascore-arvot ja ennen kaikkea se, että ne olivat yhteneviä aiempien nimenomaan lumensulamisajankohtaan perustuvien lajien optimiarvojen kanssa. Toisaalta osa ympäristöoloista, kuten suojaisuus tuulelta (kesäisin) ja osin myös maaperän kosteus, muuttuvat topografiagradiantilla itsenäisesti lumipeitteen niihin vaikuttamatta eikä näiden tekijöiden mahdollisia vaikutuksia kasvillisuuteen pidä unohtaa. Lumen on kuitenkin osoitettu olevan yksi kasvillisuuteen eniten vaikuttavista tekijöistä (Talbot & Bastow 1992; Carlson ym. 2015; Saccone ym. 2017; Niittynen & Luoto 2018), minkä vuoksi päätin käyttää lumigradiantti-termiä, joka on tutkielmani tapauksessa topografiagradianttia kuvaavampi termi. Lumi saattaa kuitenkin vaikuttaa kasvillisuuteen montaa kautta. Lumi vaikuttaa moniin muihin ympäristötekijöihin, kuten maaperän ravinteisuuteen, lämpötiloihin ja kosteuteen sekä kasvukauden pituuteen (Bowman 1992; Stanton ym. 1994; Zhang 2005; Pauli ym. 2013; Niittynen & Luoto 2018, Bhattarai 2020; Jakobsen 2020), eikä tämän tutkielman perusteella voidakaan sanoa, mitkä tekijät ovat lumigradiantilla havaittavien kasvillisuudessa tapahtuvien muutosten takana.

4.2.2. Korkeus merenpinnasta

Lumenviipymäisyyden asteen eli paikan topografian lisäksi myös korkeudella merenpinnasta ja lumenviipymien sulamisajankohdalla oli vaikutusta kasviyhteisöjen rakenteeseen. Aiemmin on havaittu korkeuden merenpinnasta vaikuttavan voimakkaasti eri ryhmien lajimääriin samoin kuin alpiinisten kasviyhteisöjen kokonaislajimääriin (Bruun ym. 2006). Tutkielmani aineistossa korkeus ei kuitenkaan vaikuttanut merkittävästi

kokonaislajimäärään eikä minkään yksittäisen ryhmän lajimääriin. Sen sijaan putkilokasvien ja ryhmän 1 maksasammalten suhteellisissa peittävyyksissä oli havaittavissa korkeuden mukana tapahtuvia muutoksia: putkilokasvien suhteellinen peittävyys pieneni ja ryhmän 1 maksasammalten suhteellinen peittävyys kasvoi korkeuden merenpinnasta kasvaessa. Nämä muutokset olivat samansuuntaisia kuin Bruun ym. (2006) havaitsemat muutokset putkilokasvien ja maksasammalten lajimäärissä, joskin he havaitsivat putkilokasvien kokonaislajimäärän olevan korkeimmillaan korkeusgradientin puolivälin paikkeilla. Korkeuden merenpinnasta kasvaessa muuttuvat usein myös muut olosuhteet äärimmäisemmiksi, mikä on luultavasti syynä putkilokasvien määrän vähenemiseen (Bruun ym. 2006; Odland ym. 2015). Ryhmän 1 maksasammalten määrän lisääntymistä korkeuden merenpinnasta kasvaessa saattaa lisäksi selittää paljaan maan lisääntynyt osuus korkeilla paikoilla: monet maksasammalet ovat paljaan maan pioneerilajeja ja heikkoja kilpailijoita (Bruun ym. 2006; Odland ym. 2015). Putkilokasvien ja maksasammalten lisäksi korkeuden on havaittu vaikuttavan myös muihin toiminnallisiin ryhmiin, kuten jäkäliin ja lehtisammaliin (Bruun ym. 2006; Odland ym. 2015). Korkeuden vaihtelut eivät olleet aineistossani kovin suuria (vaihteluväli 235–535 metriä) ja korkeuden vaihtelut olivat epäsäännönmukaisia. Korkeuden suhteen hajaantuneemmalla, mutta tasaisemmin jakaantuneella ja otoskooltaan suuremmalla aineistolla, olisivat korkeuden vaikutukset saattaneet olla paremmin nähtävissä muidenkin lajiryhmien sekä suhteellisten peittävyyksien lisäksi myös lajimäärien osalta.

4.2.3. Lumenviipymän sulamisajankohta

Aiemmin on havaittu eri aikoina sulavien lumenviipymien eroavan toisistaan niin toiminnallisten ryhmien määrien suhteen kuin myös sammalajistoltaan (Kudo & Ito 1992; Woolgrove & Woodin 1994; Schöb ym. 2009). Tulokseni olivat samansuuntaisia: myöhään sulavat lumenviipymät olivat aiemmin sulavia sammalvaltaisempia. Lisäksi lumenviipymien kokonaislajimäärän on havaittu laskevan lumenviipymien sulamisajankohdan myöhästyessä ja kasvillisuuden muuttuvan enemmän yksittäisten lajien dominoimaksi (Billing & Bliss 1959; Stanton ym. 1994; Schöb ym. 2009). Myöhään sulavissa lumenviipymissä on aiemmin sulavia lyhyempi kasvukausi, mikä on luultavasti pääsyy sammalten korostuneeseen runsauteen – sammalet eivät ole yleensä hyviä kilpailemaan, mutta ne kestävät hyvin äärimmäisiä olosuhteita (Billings & Mooney 1968). Merkille pantavaa on, etteivät erot kaikissa toiminnallisissa ryhmissä eri aikoina sulavien lumenviipymien välillä suinkaan ilmenneet heti lumenviipymäisyysluokassa 8 (eli lumigradientin lumenviipymäisessä päässä), vaan esimerkiksi jäkälillä nämä erot tulivat

näkyville lumenviipymäisyysluokassa 6. Voikin olla, että eri aikoina sulavien lumenviipymien kasvillisuus vaihtuu eri tavalla: myöhään sulavien lumenviipymien laitamilla on luultavasti paksumpi lumikerros ja ne vapautuvat lumesta aikaisin sulavien lumenviipymien laitamia myöhemmin. Täten kasvuolosuhteet saattavat olla sekä aikaisin että myöhään sulavissa lumenviipymissä joillekin lajeille sopimattomat, mutta muuttua siedettäväksi aikaisin sulavissa lumenviipymissä lähempänä lumigradientin lumenviipymäistä päätä. Toisin sanoen eri aikoina sulavien lumenviipymien lumenviipymäisyysluokat eivät ole keskenään suoraan verrannollisia. Edellä mainitusta saattoi olla kyse esimerkiksi jäkälillä. Myös putkilokasveilla kuvio näyttäisi olevan samantapainen, joskin siellä erot aikaisin ja myöhään sulavien lumenviipymien välillä tulivat näkyviin jo aikaisemmin (lumenviipymäisyysluokassa 7). Sen sijaan sammalilla erot olivat nähtävissä heti lumenviipymäisyysluokassa 8. Lumensulamisaikajankohta oli kuitenkin aineistossani melko subjektiivisesti määritetty muuttuja. Lumensulamisaikajankohdan suhteen tarkemmalla aineistolla olisi voinut olla mahdollista havaita selvemmin, kuinka lumensulamisaikajankohta vaikuttaa lumenviipymien kasvillisuuteen.

4.2.4. Lumenviipymän pinta-ala

Myös erikokoisten lumenviipymien kasvillisuus saattaa vaihtua eri tavoin: kärkipesäkkeisten sammalten suhteellinen peittävyys kasvoi pinta-alan kasvaessa lumenviipymäisyysluokissa 4 ja 3. Lumenviipymän pinta-ala koskettaa muuttujana suoranaisesti vain lumenviipymäisiä ruutuja. Siksi oletin, että pinta-alan vaikutukset olisivat näkyneet lähempänä lumigradientin lumenviipymäistä päätä sijaitsevissa lumenviipymäisyysluokissa. On mahdollista, että suuremmissa lumenviipymissä lumenviipymäinen kasvillisuus ylettyy korkeammalle transektilla ja erot lumenviipymäisyysluokissa 4 ja 3 johtuivat tästä. Toisaalta myös transektien pituus vaihteli, enkä aloittanut transekteja aina lumenviipymän pohjalta. Lisäksi lumenviipymien muodoissa oli paljon vaihtelua ja näin ollen pinta-alaltaan suuret lumenviipymät saattoivat olla poikittaisläpimitaltaan samankokoisia pienempien kanssa, vaikka niiden kokonaispinta-ala olikin huomattavasti suurempi. Onkin mahdotonta sanoa, johtuvatko pinta-alan vaikutukset kärkipesäkkeisten sammalten määrään otannallisista vai kenties joistakin muista syistä. Pinta-alan merkityksiä lumenviipymien ja niiden ympäristön kasvillisuuteen on tutkittu vähän, jos lainkaan, ja asia vaatisikin lisätutkimuksia.

4.3. Sammalten toiminnalliset ryhmät

Sammalten kasvumuodon on osoitettu olevan yhteydessä ympäristöolosuhteisiin. Karkeasti voi todeta, että tiiviinä mättäinä kasvavat sammalet ovat yleisiä kuivissa ja valoisissa olosuhteissa, löyhinä mattoina kasvavat keskiverto-olosuhteissa ja löyhät pystykasvuiset sammalet kosteissa ja varjoisissa olosuhteissa. Kasvumuodon ja ympäristöolosuhteiden välinen yhteys on selitettävissä erilaisten kasvumuotojen fysikaalisilla ominaisuuksilla – esimerkiksi tiiviissä mättäissä haihdunta on alhaisempaa, mutta versot varjostavat toisiaan (Bates 1998). Yleensä kärkipesäkkeiset sammalet kasvavat pystykasvuisina, yhtenäisinä tai löyhinä kasvustoina ja kylkipesäkkeiset sammalet joko tiiviinä, maanmyötäisinä tai löyhempinä mattomaisina kasvustoina, mutta lajien välillä ja jopa sisällä on vaihtelua (Bates 1998; Økland 2000; Glime 2017). Maksasammalista ryhmän 1 maksasammalet kasvavat yleensä tiiviinä maanmyötäisenä mattona ja ryhmän 2 maksasammalet löyhempinä mattoina. Koska jaoin sammalet ryhmiin yksittäisten versojen morfologian (kärkipesäkkeiset vs. kylkipesäkkeiset) enkä koko kasvuston kasvumuodon (tiivis/väljä mätäs, mattomainen, vyyhtimäinen; Mägdefrau 1982) mukaan, jakoni ei kuitenkaan suoranaisesti kerro mitään ympäristön ja sammalien kasvumuodon välisestä mahdollisesta yhteydestä – etenkin, koska sammalet on perinteisesti ollut tapana jakaa kasvumuodoltaan hyvin moninaiisiin ryhmiin (Mägdefrau 1982).

Sammalten kasvumuodon lisäksi myös sammalten koko saattaa vaikuttaa lajin yleisyyteen tietyssä ympäristössä. Vaikuttaisi siltä, että suurikokoiset sammalet tukahduttavat kasvaessaan pienempiä alleen, minkä seurauksena pienikokoiset sammalet pärjäävät vain äärimmäisissä ympäristöissä tai paikoissa, joissa esimerkiksi häiriöt ovat yleisiä (Økland 2000). Kylkipesäkkeiset sammalet olivat aineistossani tyypillisesti melko suurikokoisia lajeja, ryhmän 1 maksasammalet sen sijaan pienikokoisia. Kylkipesäkkeisten sammalten suhteellinen runsaus oli suhteellisen tasaista (joskin alhaista) läpi lumigradientin lukuun ottamatta lumigradientin ääripäätä, missä kylkipesäkkeisten sammalten esiintyminen oli olematonta. Ryhmän 1 maksasammalten runsaus oli sen sijaan suurimmillaan lumenviipymäisessä päässä. Näiden kahden ryhmän osalta sammalten koko ja täten kilpailu saattoikin olla niiden esiintymistä määrittävä tekijä. Aineistoni kylkipesäkkeiset sammalet koostuivat pääosin metsäisten ympäristöjen varjostusta sietävistä lajeista (seinäsammal ja metsäkerrossammal), joten luultavasti ne todella ovat melko hyviä kilpailijoita (Lang ym. 2012). Kylkipesäkkeisten sammalten koon vaikutuksesta niiden kilpailukykyyn ei kuitenkaan voida tämän tutkielman perusteella tehdä sen syvällisempiä johtopäätöksiä. Toisaalta lumenviipymiin erikoistuneita kylkipesäkkeisiä sammalia aineistossani oli hyvin

vähän Utsjoen alueen maaperän karuuden takia (ks. Pääkkö ym. 2018). Ravinteisemmilla alueilla kylkipesäkkeisten sammalten suhteellinen runsaus lumigradientin lumenviipymäisessä päässä olisikin luultavasti ollut suurempaa. Sen sijaan ryhmän 1 maksasammaleilla jotkin muut tekijät – kuten ympäristöolosuhteet itsessään – saattoivat kilpailun sijaan selittää niiden yleisyyttä äärimmäisissä ympäristöissä.

Kärkipesäkkeisillä sammalilla ja ryhmän 2 maksasammalilla sammalten kokoa ei ole yhtä helppoa yhdistää niiden yleisyyteen, sillä kummankin ryhmän sisällä oli paljon kokovaihtelua. Nämä ryhmät sisälsivät lisäksi monenlaisiin ympäristöihin, myös lumenviipymiin, sopeutuneita lajeja. Useat näiden ryhmien lumenviipymiä elinympäristöinänsä suosivat lajit ovat melko pienikokoisia, mutta poikkeuksiakin löytyy, kuten sukujen *Polytrichum*- ja *Polytrichastrum*-lajit. Laidunnus saattaa osaltaan ylläpitää lumenviipymien sammallajiston monimuotoisuutta estämällä suurikokoisia sammallajeja saamasta kilpailuetua (Virtanen ym. 1997). Toisaalta lumenviipymien kaltaisissa ympäristöissä sammalet kasvavat usein sekakasvustoina ja itse asiassa sammallajistoltaan monimuotoisten yhteisöjen – mikäli yhteisön kasvuolosuhteet ovat stressaavat – kokonaisbiomassan on havaittu olevan lajiston suhteen köyhempiä yhteisöjä suurempi lajien edesauttaessa toistensa kasvua positiivisten vuorovaikutusten kautta (Mulder ym. 2001). Kylkipesäkkeisten sammalten tapaan ryhmän 2 maksasammalissa oli metsäisiin olosuhteisiin sopeutuneita lajeja (*Barbilophozia* sp., isokorallisammal), mikä voi olla syynä niiden runsauteen lumigradientin puolivälissä. Koon lisäksi mattomaisen kasvumuodon on havaittu olevan etu sammalten välisessä kilpailussa ja kylkipesäkkeisten sammalten olevan täten usein kärkipesäkkeisiä sammalia parempia kilpailijoita (McAlister 1995). Kärkipesäkkeiset sammalet olivat kuitenkin kaikissa lumenviipymäisyysluokissa peittävyydeltään runsain ryhmä ja voikin olla, että kilpailun sijaan jokin muu tekijä vaikutti sammallajien runsauteen. Tarkempia syitä eri toiminnallisten ryhmien runsauden taustalla on tämän tutkielman perusteella kuitenkin mahdotonta tarjota. Mielenkiintoisinta onkin, että eroja sammalten toiminnallisten ryhmien välillä ylipäättään esiintyi, joskin toisenlaisella ryhmäjaolla (kuten sammalten kokoon tai ainoastaan kasvumuotoon perustuvalla) olisivat tulokset sammalten osalta voineet olla hyvin erilaisia.

4.4. Kasvillisuustyypit

Pohjois-Fennoskandian tunturikasvillisuustutkimuksissa yhteisötyyppejä on perinteisesti eroteltu edelleen useiksi kasvillisuudeltaan sekä mahdollisesti kasvillisuusvyöhykkeeltään ja mantereisuudeltaan/mereisyydeltään eroaviksi alatyypeiksi. Eri alatyypeissä lajien runsaussuhteet vaihtelevat: esimerkiksi arktiset yhteisötyypit ovat useimmiten kynsisammal- (*Dicranum* sp.) valtaisia ja (oro)hemiarktiset yhteisötyypit seinäsammal- ja metsäkerrossammalvaltaisia. Tämän perusteella aineistoni varpukankaisista yhteisötyypeistä mustikka- ja vaivaiskoivukankaat sopivat arktisiin yhteisötyyppeihin, variksenmarjakankaat sen sijaan (oro)hemiarktiseen yhteisötyyppiin. Jäkälien kokonaispeittävyys oli kuitenkin variksenmarjakankaissa suurempaa kuin Haapasaaren (1988) kuvaamassa vastaavassa yhteisötyypissä (*Empetrum – Pleurozium – Lichenes* type). Mantereiset ja mereiset yhteisötyypit eroavat puolestaan sammal/jäkälä-suhteeltaan: mantereisissa kasvillisuustyypeissä on usein enemmän jäkälää kuin sammalia, kun taas mereisissä tyypeissä tilanne on päinvastainen (Haapasaari 1988). Variksenmarja- ja mustikkakankaat sopivat indifferenttien kasvillisuustyypien ja vaivaiskoivukankaat mantereisen yhteisötyypin kuvauksiin. Vaikka jäkälien kokonaispeittävyys vaivaiskoivukankaissa oli sammalten peittävyyttä suurempaa, tutkielmani vaivaiskoivukankaat eivät kuitenkaan olleet yhtä jäkälävaltaisia kuin aiemmin kuvatut vastaavat yhteisötyypit (*Betula nana – Lichenes scrub* type) (Haapasaari 1988; Oksanen & Virtanen 1995). Aineistoni mustikkakankaat sopivat parhaiten sekä Kalliolan (1939) että Oksasen ja Virtasen (1995) kuvaamaan vastaavaan yhteisötyyppiin (*Empetrum – Myrtillys – Stereocaulon* -Soziation). Aiemmin kuvatuista yhteisötyypeistä poiketen mustikkakankaiden valtasammallaji oli kuitenkin kivikynsisammal turkkikynsisammalen sijaan. Haapasaaren aineiston (1988) mustikkaisissa yhteisötyypeissä variksenmarjaa esiintyi vain niukasti eikä hänen aineistostaan löydy mustikkakankaitani täysin vastaavaa yhteisötyyppiä. Lisäksi Haapasaari (1988) jakoi kasvillisuustyyppejä alatyyppeihin sen mukaan, olivatko ne tinavai poronjäkälävaltaisia. Aineistossani, kuten myös Oksasen ja Virtasen (1995) aineistossa, nämä esiintyivät kuitenkin lähes yhtä runsaina useissa yhteisötyypeissä. Sen sijaan tunturikermajäkälää esiintyi aineistoni variksenmarja- ja vaivaiskoivukankaissa aiemmin kuvattuihin vastaaviin yhteisötyyppeihin verrattuna runsaammin. Tunturikermajäkälä ei ole yhtä herkkä porojen laidunnukselle kuin monet muut jäkälät, joten kyseisen lajin runsaus saattaa liittyä porojen ylilaidunnukseen (Haapasaari 1988). Toisaalta tunturikermajäkälän runsaus saattaa olla myös alueen kasvillisuudelle tyypillinen piirre; pelkästään havainnoivalla tutkimuksella tätä on mahdotonta sanoa. On lisäksi mahdollista, että jotkut yhteisötyypeistä, mukaan luettuna vaivaiskoivukankaat, olisivat jäkälävaltaisempia, mikäli alueen laidunnuspaine olisi

alhaisempi. Tunturikermajäkälän lisäksi myös tinajäkälät kestävät hyvin intensiivistä laidunnusta, joten laidunnuksella voi olla vaikutusta myös yhteisötyyppien tinajäkälä/poronjäkäliä-suhteeseen.

Sammallumenviipymät vastasivat Gjærevollin (1956) kuvaamien sammalvaltaisten lumenviipymien tunturikarhunsammalvaltaista alatyyppeä (*Polytrichum norvegicum* - soc.) sekä Kalliolan (1939) ja Korolevan (1999) kuvaamia vastaavia tunturikarhunsammalvaltaisia lumenviipymiä. Myös vaivaispajulumenviipymälle löytyi vastaava yhteisötyyppi useista vanhoista tunturikasvillisuustutkimuksista (Kalliola 1939: *Salix herbacea* -Soziation; Gjærevolli, 1956: *Salix herbacea* - *Kiaeria starkei* - soc.; Oksanen & Virtanen 1995: *Salix herbacea* - *Kiaeria* type). Gjærevollin (1956) kuvaamassa vaivaispaju-tunturiahmansammal-lumenviipymässä esiintyi melko runsaana karvakarhunsammalta sekä jäkäliä ja kyseistä yhteisötyyppeä esiintyi eritoten kuivilla paikoilla. Aineistoni vaivaispajulumenviipymissä jäkäliä ja karvakarhunsammalta esiintyi kuitenkin vain niukasti. Voikin olla, että aineistoni vaivaispajulumenviipymät esiintyivät Gjærevollin (1956) kuvaamia vaivaispaju-tunturiahmansammal-lumenviipymiä kosteammilla paikoilla. Suomen luontotyypin uhanalaisuus -raportissa (Pääkkö ym. 2018) kuvatuista luontotyypeistä sammallumenviipymät vastasivat karuja sammallumenviipymiä, vaivaispajulumenviipymät nimensä mukaisesti vaivaispajulumenviipymiä. Suomen luontotyypin uhanalaisuus -raportin mukaan (Pääkkö ym. 2018) karuja sammallumenviipymiä esiintyy vain keski- ja yläoroarktisilla vyöhykkeillä. Merkille pantavaa onkin, että aineistossani tätä yhteisötyyppeä esiintyi myös alaoroarktisessa vyöhykkeessä. Kaikki aineistoni lumenviipymät olivat karuja ja jalosammaleiset sekä pienruohoiset yhteisötyypit puuttuivat aineistostani kokonaan, mikä on selitettävissä Utsjoen alueen karulla kallioperällä (vert. Gjærevolli 1956; Oksanen & Virtanen 1995; Pääkkö ym. 2018). Myös Kalliolan (1939) ja Korolevan (1999) tutkimukset keskittyivät kallioperältään melko karuille paikoille ja kokonaisuutena tarkasteltuna aineistoni lumenviipymät sopivatkin parhaiten heidän aineistoissaan esiintyviin lumenviipymätyyppeihin.

Myös heinäkankaita voidaan pitää osittain lumenviipymäisenä yhteisötyypinä niiden lumigradientilla esiintyvyyden sekä lajiston perusteella. Heinäkankaissa esiintyi melko runsaina joitakin lumensuojaisia lajeja, kuten mustikkaa ja kurjenkanervaa, mutta myös lumenviipymille tyypillistä lajistoa. Heinäkankaat olivatkin luultavasti heterogeeninen ryhmä, joka sisälsi sekä lumenviipymäisiä että lumensuojaisia yhteisötyyppejä. Välttääkseni rajanvetoa lumenviipymäisten ja ei-lumenviipymäisten paikkojen välillä kutsun kyseistä yhteisötyyppeä heinäkankaaksi heinä- ja saravaltaisen lumenviipymän sijaan. Aiemmin kuvatuista yhteisötyypeistä heinäkankaalle on vaikeaa löytää vastaavaa yhteisötyyppeä. Heinäkankaat sopivat esimerkiksi melko hyvin Oksasen ja Virtasen

(1995) kuvaamaan tunturivihvilä-metsälauha-yhteisötyyppiin (*Juncus trifidus-Deschampsia* type). Heinäkankaissa esiintyi kuitenkin huomattavasti runsaammin erinäisiä lumenviipymille tyypillisiä maksasammalia, paljakka-ahmansammalta sekä sammalvarpiota kuin edellä mainitussa tunturivihvilä-metsälauha-yhteisötyypissä. Toisaalta heinäkankaat sopivat Korolevan (1999) kuvaaman sammalvarpio-vaivaispajulumenviipymän paljakka-ahmansammal-tyyppiin (*Cassiopo - Salicion herbaceae* alliance, *Kiaeria glacialis* var.). Korolevan (1999) mukaan tämä yhteisötyyppi esiintyy usein heinäkankaiden ja "aitojen" lumenviipymien rajalla. Vaivaispajun osuus oli kuitenkin heinäkankaissa paljon Korolevan kuvaamaa yhteisötyyppiä alhaisempaa, napapajun puuttuessa aineistostani kokonaan. Suomen luontotyyppien uhanalaisuus -raportissa kuvatuista (Pääkkö ym. 2018) luontotyypeistä heinäkankaat sopivat osin matalasaraisiin ja heinäisiin lumenviipymiin ja osin heinäkankaisiin.

Usein kasvillisuustyyppejä erotellaan edelleen omiksi alatyypeikseen valtakasvillisuuden mukaan. Esimerkiksi Gjærevoll (1956) kuvasi yksistään sammallumenviipymistä kymmenen erilaista muunnosta vallitsevan sammallajiston mukaan. Onkin mahdollista, että eri kasvillisuustyypeistä esiintyi erilaisia alatyyppejä aineistossani, mutta pienen otoskoon takia aineistoani ei ollut mahdollista jakaa enää tarkempiin tyyppeihin. Tästä syystä onkin mahdotonta sanoa, esiintyivätkö esimerkiksi tina- ja poronjäkälet aidosti kodominantteina aineistossani vai olivatko tina- ja porojäkäläiset alatyypit vain sisällytetty samaan yhteisötyyppiin. Tarkemmalla jaolla myös heinäkankaista olisi saattanut olla mahdollista erottaa aidosti lumenviipymäiset yhteisötyypit lumensuojaisista yhteisötyypeistä. Suomen luontotyyppien uhanalaisuus -raportissa (Pääkkö ym. 2018) esimerkiksi karut sammalvaltaiset lumenviipymät jaoteltiin edelleen karuihin sammallumenviipymiin ja hapro - tähtirikko - sammal-lumenviipymiin. Maastossa tekemieni havaintojen perusteella yksi aineistoni sammallumenviipymistä oli hapro - tähtirikko - sammal -lumenviipymä, muut karuja sammallumenviipymiä. Tällaiset pienet erot eivät analyysissä kuitenkaan näy.

DIANA-analyysin perustuvassa luokittelussa oli kuitenkin myös epäjohdonmukaisuuksia. Esimerkiksi tuulikankaisiin oli luettu yksi lumigradientin lumenviipymäinen ruutu ja näin ollen tuulikankaissa esiintyi melko yleisesti joitakin lajeja, jotka eivät ole tyypillisiä tuulikankaille (kuten tunturiahmansammalta ja vaivaispajua). Myös muissa ryhmissä oli tällaisia poikkeavia havaintoja, mutta koska tuulikankaiden otoskoko oli pieni (9) ja kasvillisuus yleisesti niukkaa, jo yhden tällaisen poikkeavan ruudun vaikutus valtakasvillisuuteen oli suuri. Epäjohdonmukaisuudet poissuljettuna tuulikankaat sopivat kuitenkin hyvin aiemmin kuvattuihin vastaaviin kermajäkälävaltaisiin yhteisötyyppeihin (*Ochrolechia* type) (Haapasaari 1988; Oksanen & Virtanen). Lisäksi tuulikankaat olivat pääkomponenttianalyysin kahden ensimmäisen ulottuvuuden perusteella paljon

päällekkäin heinäkankaiden kanssa, mikä voi osaltaan selittää epäjohdonmukaisuuksia. Myös muiden ryhmien kesken oli tällaisia päällekkäisyyksiä – ainoastaan sammal- ja vaivaispajulumenviipymät eivät olleet PCA-ordinaation kahdessa ensimmäisessä ulottuvuudessa päällekkäin minkään muun ryhmän kanssa – mikä saattaa olla syynä joihinkin epäjohdonmukaisuuksiin. Tunturikasvillisuudelle tyypillinen laikuttaisuus ja erilaiset satunnaisuustekijät saattoivat lisäksi osaltaan olla epäjohdonmukaisuuksien taustalla.

Kuvaamieni kasvillisuustyyppien esiintymisalueiden on osoitettu eroavan toisistaan lumiolosuhteiltaan. Tuulikankaita esiintyy yleensä erittäin niukkalumisissa paikoissa, variksenmarjakankaita niukkalumisissa paikoissa ja vaivaiskoivukankaita lumiolosuhteilta vaihtelevissa, mutta usein variksenmarjakankaita paksulumisemmissä paikoissa. Mustikkakankaita sen sijaan esiintyy tyypillisesti lumensuojaisissa paikoissa, heinäkankaita sekä lumensuojaisissa että lumenviipymäisissä paikoissa ja kumpaakin puhtaasti lumenviipymäistä yhteisötyyppiä nimensä mukaisesti lumenviipymäisissä paikoissa (Haapasaari 1988). Aineistossani kaikki yhteisötyypit eivät vaikuttaneet olevan tiukasti lumiolosuhteisiin sidoksissa. Esimerkiksi vaivaiskoivu-, mustikka- ja variksenmarjakankaita esiintyi melko vaihtelevasti eri lumenviipymäisyysluokissa ja edellä kuvaamani kaltainen trendi yhteisötyyppien esiintyvyydessä oli havaittavissa vain lievänä. Sen sijaan kummatkin lumenviipymiä kuvaavat yhteisötyypit olivat selvästi sijoittuneet aineiston lumenviipymäiseen päähän ja heinäkankaat usein lumensuojaisiin tai -viipymäisiin paikkoihin. Eri yhteisötyyppien jakaantuminen hajanaisesti lumigradientilla selittää luultavasti osaltaan sen, mikseivät NDMS-ordinaatiossa näkyvät lumigradientin mukana tapahtuvat muutokset kasvillisuudessa olleet lineaarisia eivätkä tasaisia. Myös Oksanen ja Virtanen (1995) havaitsivat joidenkin yhteisötyyppien esiintyvän melko heterogeenisesti topografiagradienilla, ja he pohtivat tämän mahdollisesti johtuvan topografisista eroista (kuten eroista transektin jyrkkyydessä eri paikkojen välillä). Tilanne voi olla tämä myös minun aineistossani. Lisäksi NDMS-ordinaatiossa näkyviin epäsäännöllisyyksiin saattoi vaikuttaa se, että lumigradientin lumenviipymäiseen päähän melko tiukasti sidoksissa olevia yhteisötyyppejä oli useita, mikä luonnollisesti lisää näiden lumenviipymäisyysluokkien heterogeenisuutta.

4.5. Lumenviipymien lajisto ja laidunnus

Lumenviipymien lajiston on osoitettu olevan vahvasti laidunnuksen säätelemää: laidunnus ylläpitää lumenviipymien putkilokasvi- ja sammalajidiversiteettiä. Ilman laidunnusta lumenviipymät saattaisivat olla lajistoltaan putkilokasvivaltaisempia tai vain

muutamien sammallajien dominoimia (Oksanen & Moen 1994; Virtanen 2000; Virtanen ym. 1997). Sekä lumenviipymäiset että lumensuojaiset paikat vaikuttivat aineistoni perusteella olevan melko usein laidunnettuja. Laidunnuspaine voi kuitenkin myyrien ja sopulien syklisten kannanvaihtelujen vuoksi vaihdella paljon eri vuosien välillä ja laidunnuksella voi olla pitkäaikaisia vaikutuksia kasvilajistoon (Oksanen & Moen 1994; Virtanen ym. 1997; Eskelinen ym. 2016). Näin ollen yhden vuoden aikana mitatut laidunnusfrekvenssit eivät riitä yksinään kuvaamaan laidunnuksen merkitystä kasviyhteisöihin. Laidunnuksen merkityksen selvittämiseksi tarvittaisiinkin kokeellisia tutkimuksia, joissa laidunnuspainetta voitaisiin manipuloida. Tutkielmani perusteella onkin mahdollista sanoa, kuinka merkittävästi laidunnus vaikutti tutkielmani lumenviipymien kasvillisuuteen ja kuinka paljon esimerkiksi sammalten korostunut runsaus lumenviipymissä oli seurausta muista muuttujista kuten kasvukauden lyhydestä. Laidunnuksen vaikutukset lumenviipymien lajistoon saattavat lisäksi olla erilaiset ympäristöoloiltaan eroavissa lumenviipymissä (Eskelinen ym. 2016).

4.6. Lumenviipymät ja ilmastonmuutos

Ilmastonmuutoksella on ilmeisesti merkittäviä vaikutuksia lumenviipymien lajistoon: lumenviipymien ennustetaan muuttuvan enemmän ympäristönsä kaltaisiksi ja lumenviipymiä ensisijaisina elinympäristöinä suosivien lajien määrien romahtavan – monin paikoin tällaisia muutoksia lumenviipymien lajistossa on jo havaittu (Virtanen ym. 2003; Schöb ym. 2009; Matteodo ym. 2016; Pääkkö ym. 2018; Stewart ym. 2018; Liberati ym. 2019). Ilmastonmuutoksen vaikutukset lumenviipymiin ovat rajumpia kuin muihin tundran luontotyyppeihin ja lumenviipymiä pidetäänkin äärimmäisen uhanalaisina luontotyyppinä (Björk & Molau 2007; Pääkkö ym. 2018). Vaikka lumenviipymät eivät ole usein lajistollisesti lumigradientin yhteisöistä monimuotoisimpia, lumenviipymissä on omanlaisensa lajisto. Näin ollen saattaa lumenviipymien katoaminen kasvattaa tundran paikallista lajimäärää, mutta lumenviipymille tyypillisten lajien katoaminen vähentää tundran kokonaislajimäärää (Klanderud & Birks 2003; Sandvik & Odland 2014; Matteodo ym. 2016; Liberati ym. 2019; Niittynen ym. 2020). Tulokseni tukivat näitä havaintoja: lumenviipymäiset ruudut eivät olleet lajistollisesti monimuotoisimpia paikkoja, mutta ne erosivat kasvillisuudeltaan lumigradientin muista yhteisöistä. Toisin sanoen lumenviipymien kadotessa voidaan odottaa tapahtuvan muutoksia myös tundran kokonaislajimäärässä ja etenkin lajien runsaussuhteissa.

Ilmaston muuttuessa tulee luultavasti tapahtumaan muutoksia sekä aikaisin sulavien että myöhään sulavien lumenviipymien lajistossa: lumensulamisajankohdan aikaistuessa on

oletettavaa, että aikaisin sulavat lumenviipymät muuttuvat lajistoltaan tunturikankaiden tai -niittyjen kaltaisiksi ja, että myöhään sulavat lumenviipymät muuttuvat lajistoltaan aikaisin sulavien lumenviipymien kaltaisiksi. Voi toki myös olla, että muutokset lumenviipymissä eivät tapahdu näin suoraviivaisesti. Ilmastonmuutoksen vaikutuksista eri aikoina sulavien lumenviipymien lajistoon tarvittaisiinkin lisätietoja. Jos muutokset noudattelevat edellä kuvaamiani skenaarioita, uhatuimpana luontotyyppinä voidaan pitää myöhään sulavia lumenviipymiä. Koska eri aikoina sulavat lumenviipymät eroavat kasvillisuudeltaan toisistaan, jo pelkästään myöhään sulavien lumenviipymien katoamisen voi olettaa vaikuttavan merkittävästi tundran kasviyhteisöjen monimuotoisuuteen ja joihinkin lajeihin, eritoten sammaleisiin. Olisikin tärkeää, että myös tulevaisuudessa eri aikoina sulavat lumenviipymät säilyisivät osana tunturiluontoamme.

On perusteltua olettaa, että DIANA-luokittelun erottelemat kolme lumenviipymäistä yhteisötyyppiä – heinäkankaat, vaivaispaju- ja sammallumenviipymät – eroavat lumensulamisasajankohdaltaan ja täten muilta ympäristöolosuhteiltaan toisistaan. Heinäiset ja saraiset lumenviipymätyypit ovat usein melko aikaisin sulia ja siten verrattain kuivia (Gjærevoll 1956; Oksanen & Virtanen 1995; Pääkkö ym. 2018). Myös vaivaispajulumenviipymät sulavat usein melko aikaisin, kun taas sammalvaltaiset lumenviipymät sulavat tyypillisesti myöhään ja pysyvät kosteina läpi kasvukauden (Gjærevoll 1956; Pääkkö ym. 2018). Näin oli luultavasti myös minun aineistossani; ainakin erot eri aikoina sulavien lumenviipymien lajistossa tähän viittaavat. Toisaalta aiemmin on huomattu sekä vaivaispajun että tunturiahmansammalen, joka oli vaivaispajulumenviipymillä dominoiva sammallaji, määrän kasvavan lumensulamisasajankohdan myöhästyessä (Woolgrove & Woodin 1994; Schöb ym. 2009). Näin ollen voi olla, että kasvukauden pituuden lisäksi jotkin muut tekijä määrittelevät lumenviipymätyyppien esiintyvyyttä. Esimerkiksi maaperän lämpötilan ja kosteuden on aiemmin havaittu vaikuttava lumenviipymien lajistoon (Gjærevoll 1956; Schöb ym. 2009). Huomionarvoista on, että usein lumenviipymien kasvillisuus muuttuu vaihteittain ja esimerkiksi sammalvaltaisten lumenviipymien reunamat saattavat olla vaivaispajuvaltaisia ja vaivaispajulumenviipymien reunamat heinä- ja saravaltaisia (Gjærevoll 1956; Pääkkö ym. 2018). Vain muutamissa tutkimissani lumenviipymissä esiintyi kuitenkin DIANA-analyysin perusteella sekä vaivaispaju- että sammalvaltaisia lumenviipymiä, mutta sen sijaan heinäkankaita esiintyi usein sekä sammalvaltaisten että vaivaispajulumenviipymien laitamilla. Lumenviipymien kasvillisuus saattaa kuitenkin olla hyvin pienipiirteistä ja vaihdella suuresti jopa lumenviipymien sisällä (Schöb ym. 2009). Olisi tärkeää selvittää mekanismit eri lumenviipymätyyppien esiintyvyyden taustalla, jotta

voitaisiin tehdä kunnollisia päätelmiä siitä, miten ilmastonmuutos tulee vaikuttamaan kasvillisuudeltaan eroaviin lumenviipymiin.

Lumenviipymien pinta-alalla ei ollut varsinaista vaikutusta lumenviipymien lajistoon, mikä ei kuitenkaan tarkoita, ettei ilmastonmuutos voisi vaikuttaa eri tavalla erikokoisiin lumenviipymiin: pinta-alaltaan pienempien lumenviipymien voidaan ajatella olevan uhatumpia ilmastonmuutokselle niiden ympärysmitta/pinta-ala-suhteen ollessa suurempi. Lisäksi kokonaislajimäärän on osoitettu useissa kasviyhteisöissä kasvavan pinta-alan mukana tiettyyn pisteeseen saakka (Cain 1938; Rice & Kelting 1955), ja näin ollen suurempien lumenviipymien voidaan olettaa olevan absoluuttiselta lajimäärältään monimuotoisimpia ja lajimäärän vähenevän lumenviipymän pinta-alan kutistuessa. Mahdollisilla muutoksilla lumenviipymien pinta-aloissa voikin olla vaikutuksia nimenomaan harvinaisimpien lajien esiintyvyyksiin, sillä pinta-alan kutistuessa niiden katoamistodennäköisyys on yleisempiä lajeja suurempi. Myös korkeudella merenpinnasta on osoitettu olevan vaikutusta lumenviipymien lajistoon: lumenviipymiä elinympäristöinänsä suosivat lajit eivät näyttäisi vaativan esiintyäkseen yhtä myöhäisiä lumensulamisaikankohdita korkealla merenpinnasta sijaitsevilla paikoilla kuin ne vaativat matalalla sijaitsevilla paikoilla – syy tähän on luultavasti korkealla vallitsevat viileät lämpötilat ja vähäinen kilpailu (Heegaard 2002). Koska Utsjoen alueen lumenviipymät ovat pieniä ja sijaitsevat matalalla, voidaan niitä pitää erityisen uhattuina ilmastonmuutokselle. Siksi alueen lumenviipymien lajiston kartoittamista ja seuranta voidaan pitää erityisen tärkeinä. Mahdollisen ilmastonmuutosherkkyytensä takia Utsjoen lumenviipymissä tapahtuvien lajistollisten muutosten perusteella voidaan tehdä oletuksia ilmastonmuutoksen vaikutuksista muiden, ilmastonmuutokseen hitaammin reagoivien, alueiden lumenviipymiin. Tällä tavalla voitaisiin saada arvokasta tietoa ilmastonmuutoksen vaikutuksista lumenviipymiin ennen kuin todennäköiset muutokset lumenviipymien lajistossa ovat ehtineet kaikkialla tapahtua.

KIITOKSET

Suurkiitokset graduni ohjaajille Sanna Huttuselle ja Risto Virtaselle avusta kaikissa tutkielman tekovaiheissa. Erityiskiitos kummallekin avusta lajiston määrittämisessä sekä Ristolle avusta tilastollisissa analyyseissä ja Sannalle tutkimusideasta ja mahdollisuudesta tehdä gradu näin mielenkiintoisesta aiheesta. Rahoituksesta kiitokset Suomen Biologian Seura Vanamo ry:lle ja Societas pro Fauna et Flora Fennicalle. Kiitokset myös vanhemmilleni tutkielman lukemisesta ja kielellisistä kommentteista.

KIRJALLISUUS

- Ahti, T., Hämet-Ahti, L., & Jalas, J. (1968). Vegetation zones and their sections in northwestern Europe. *T Annales Botanici Fennici*, 3, 169–211.
- ACIA (2005). Arctic climate impact assessment. Cambridge University Press.
- AMAP (2017). Snow, water, ice and permafrost in the Arctic (SWIPA) 2017. *Arctic Monitoring and Assessment Programme (AMAP)*, Oslo, Norway.
- Anderton, S. P., White, S. M., & Alvera, B. (2004). Evaluation of spatial variability in snow water equivalent for a high mountain catchment. *Hydrological Processes*, 18, 435–453.
- Barrere, M., Domine, F., Belke-Brea, M., & Sarrazin, D. (2018). Snowmelt events in autumn can reduce or cancel the soil warming effect of snow-vegetation interactions in the Arctic. *Journal of Climate*, 31, 9507–9518.
- Bates, J. W. (1998). Is 'life-form' a useful concept in bryophyte ecology?. *Oikos*, 82, 223–237.
- Bertness, M. D., & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in ecology & evolution*, 9, 191–193.
- Billings, W. D. (1974). Adaptations and origins of alpine plants. *Arctic and alpine research*, 6(2), 129–142.
- Billings, W. D., & Bliss, L. C. (1959). An alpine snowbank environment and its effects on vegetation, plant development, and productivity. *Ecology*, 40, 388–397.
- Billings, W. D., & Mooney, H. A. (1968). The ecology of arctic and alpine plants. *Biological reviews*, 43, 481–529.
- Bjerke, J. W., Bokhorst, S., Zielke, M., Callaghan, T. V., Bowles, F. W., & Phoenix, G. K. (2011). Contrasting sensitivity to extreme winter warming events of dominant sub-Arctic heathland bryophyte and lichen species. *Journal of Ecology*, 99, 1481–1488.
- Björk, R. G., & Molau, U. (2007). Ecology of alpine snowbeds and the impact of global change. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 39, 34–43.
- Bokhorst, S. F., Bjerke, J. W., Tømmervik, H., Callaghan, T. V., & Phoenix, G. K. (2009). Winter warming events damage sub-Arctic vegetation: consistent evidence from an experimental manipulation and a natural event. *Journal of Ecology*, 97, 1408–1415.
- Bowman, W. D. (1992). Inputs and storage of nitrogen in winter snowpack in an alpine ecosystem. *Arctic and Alpine Research*, 24, 211–215.
- Box, J. E., Colgan, W. T., Christensen, T. R., Schmidt, N. M., Lund, M., Parmentier, F. J. W., ... & Olsen, M. S. (2019). Key indicators of Arctic climate change: 1971–2017. *Environmental Research Letters*, 14, 045010.
- Bret-Harte, M. S., Mack, M. C., Shaver, G. R., Huebner, D. C., Johnston, M., Mojica, C. A., ... & Reiskind, J. A. (2013). The response of Arctic vegetation and soils following an unusually severe tundra fire. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 368, 20120490.
- Britton, A. J., Beale, C. M., Towers, W., & Hewison, R. L. (2009). Biodiversity gains and losses: evidence for homogenisation of Scottish alpine vegetation. *Biological conservation*, 142, 1728–1739.

- Brooker, R. W., Maestre, F. T., Callaway, R. M., Lortie, C. L., Cavieres, L. A., Kunstler, G., ... & Michalet, R. (2008). Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of ecology*, *96*, 18–34.
- Bruun, H. H., Moen, J., Virtanen, R., Grytnes, J. A., Oksanen, L., & Angerbjörn, A. (2006). Effects of altitude and topography on species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in alpine communities. *Journal of Vegetation Science*, *17*, 37–46.
- Bråthen, K. A., & Lortie, C. (2016). A portfolio effect of shrub canopy height on species richness in both stressful and competitive environments. *Functional ecology*, *30*, 60–69.
- Bråthen, K. A., & Oksanen, J. (2001). Reindeer reduce biomass of preferred plant species. *Journal of vegetation Science*, *12*, 473–480.
- Cain, S. A. (1938). The species–area curve. *American Midland Naturalist*, *3*, 573–581.
- Callaway, R. M., & Walker, L. R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, *78*, 1958–1965.
- Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., ... & Cook, B. J. (2002). Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, *417*, 844–848.
- Carlson, B. Z., Choler, P., Renaud, J., Dedieu, J. P., & Thuiller, W. (2015). Modelling snow cover duration improves predictions of functional and taxonomic diversity for alpine plant communities. *Annals of Botany*, *116*, 1023–1034.
- Chapin III, F. S., Shaver, G. R., Giblin, A. E., Nadelhoffer, K. J., & Laundre, J. A. (1995). Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology*, *76*, 694–711.
- Chapin, F. S., Sturm, M., Serreze, M. C., McFadden, J. P., Key, J. R., Lloyd, A. H., ... & Welker, J. M. (2005). Role of land-surface changes in Arctic summer warming. *Science*, *310*, 657–660.
- Cornelissen, J. H. C., Callaghan, T. V., Alatalo, J. M., Michelsen, A., Graglia, E., Hartley, A. E., ... & Aerts, R. (2001). Global change and arctic ecosystems: is lichen decline a function of increases in vascular plant biomass? *Journal of Ecology*, *89*, 984–994.
- Dahl, E. (1956). Rondane: mountain vegetation in South Norway and its relation to environment. *Norsk Videnskap Akademi i Oslo, Mat.–Naturv.* *3*, 1–375.
- Dormann, C. F., & Brooker, R. W. (2002). Facilitation and competition in the high Arctic: the importance of the experimental approach. *Acta Oecologica*, *23*, 297–301.
- Epstein, H. E., Walker, M. D., Chapin III, F. S., & Starfield, A. M. (2000). A transient, nutrient-based model of arctic plant community response to climatic warming. *Ecological Applications*, *10*, 824–841.
- Eskelinen, A., Saccone, P., Spasojevic, M. J., & Virtanen, R. (2016). Herbivory mediates the long-term shift in the relative importance of microsite and propagule limitation. *Journal of Ecology*, *104*, 1326–1334.
- Eurola, S., Virtanen, R. (1991). Key to the vegetation of the northern Fennoscandian fjelds. *Kilpisjärvi notes*, *12*, 1–28.
- Gjærevoll, O. (1956). The plant communities of the Scandinavian alpine snow–beds. *Det Kgl Norske Videnskabers Selskabs Skrifter*, *1*, 1–405 s.

- Glime, J. M. (2017). Adaptive Strategies: Growth and Life Forms. Teoksessa: Bryophyte Ecology Volume 1.: Physiological Ecology. Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. Luku 4–5, 2–23
<<https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology/>> [Päivitetty 5.6.2020]
- Grime, J. P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242, 344–347.
- Haapasaari, M. K. (1988). The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation. *Acta Botanica Fennica* 135, 1–219.
- Heegaard, E. (2002). A model of alpine species distribution in relation to snowmelt time and altitude. *Journal of Vegetation Science*, 13, 493–504.
- Heggberget, T. M., Gaare, E., & Ball, J. P. (2002). Reindeer (*Rangifer tarandus*) and climate change: importance of winter forage. *Rangifer*, 22, 13–31.
- Heikkinen, R. K., & Kalliola R., J. (1989). Vegetation types and map of the Kevo nature reserve, northernmost Finland. *Kevo notes*, 8, 1–39.
- Hejcman, M., Dvorak, I. J., Kocianova, M., Pavlu, V., Nezerkova, P., Vitek, O., ... & Jenik, J. (2006). Snow depth and vegetation pattern in a late-melting snowbed analyzed by GPS and GIS in the Giant Mountains, Czech Republic. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 38, 90–98.
- Helle, T., & Aspi, J. (1983). Effects of winter grazing by reindeer on vegetation. *Oikos*, 40, 337–343.
- Helle, T., Kojola, I., & Niva, A. (2007). Ylä-Lapin porojen talvilaitumet: kolme näkökulmaa ylläidunnukseen. *Metsätieteen Aikakauskirja* 3, 253–266.
- Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113, 81–101.
- Hyvärinen, E., Juslén, A., Kemppainen, E., Uddström, A., Liukko, U.–M. (toim.) (2019). Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus. Helsinki. 704 s.
- Ilmatieteen laitos (2020). Säähavainnot, Kevo, 1962–2017
<<https://www.ilmatieteenlaitos.fi/havaintojen-lataus>> [Ladattu 15.4.2020]
- Jakobsen, S. B. (2020). Species distribution along the ridge snowbed-gradient at Finse, Southern Norway. Universitetet i Oslo.
- Johansson, C., Pohjola, V. A., Jonasson, C., & Callaghan, T. V. (2011). Multi-decadal changes in snow characteristics in sub-Arctic Sweden. *Ambio*, 40, 566–574.
- Kaarlejärvi, E., Eskelinen, A., & Olofsson, J. (2017). Herbivores rescue diversity in warming tundra by modulating trait-dependent species losses and gains. *Nature Communications*, 8, 1–8.
- Kalliola, R. (1939). Pflanzensoziologische untersuchungen in der alpinen stufe Finnisch-Lapplands. *Annales Botanici Societatis Zoologicæ-Botanicæ Fennicæ Vanamo* 13, 1–321.
- Kammer, P. M., & Möhl, A. (2002). Factors controlling species richness in alpine plant communities: an assessment of the importance of stress and disturbance. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 34, 398–407.
- Kassambara, A., & Mundt, F. (2020). Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0.7.

- Kausrud, K. L., Mysterud, A., Steen, H., Vik, J. O., Østbye, E., Cazelles, B., ... & Stenseth, N. C. (2008). Linking climate change to lemming cycles. *Nature*, *456*, 93–97.
- Kelsey, K. C., Pedersen, S. H., Leffler, A. J., Sexton, J. O., Feng, M., & Welker, J. M. (2021). Winter snow and spring temperature have differential effects on vegetation phenology and productivity across Arctic plant communities. *Global Change Biology*, *27*, 1572–1586.
- Kivinen, S., Kaarlejärvi, E., Jylhä, K., & Räisänen, J. (2012). Spatiotemporal distribution of threatened high-latitude snowbed and snow patch habitats in warming climate. *Environmental Research Letters*, *7*, 034024.
- Klanderud, K., & Birks, H. J. B. (2003). Recent increases in species richness and shifts in altitudinal distributions of Norwegian mountain plants. *The Holocene*, *13*, 1–6.
- Koroleva, N. E. (1999). Snow-bed plant communities of the Lapland Nature Reserve (Murmansk region, Russia). *Chemosphere-Global Change Science*, *1*, 429–437.
- Knight, D. H., Rogers, B. S., & Kyte, C. R. (1977). Understory plant growth in relation to snow duration in Wyoming subalpine forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, *104*, 314–319.
- Kudo, G., & Ito, K. (1992). Plant distribution in relation to the length of the growing season in a snow-bed in the Taisetsu Mountains, northern Japan. *Vegetatio*, *98*, 165–174.
- Lang, S. I., Cornelissen, J. H., Shaver, G. R., Ahrens, M., Callaghan, T. V., Molau, U., ... & Aerts, R. (2012). Arctic warming on two continents has consistent negative effects on lichen diversity and mixed effects on bryophyte diversity. *Global Change Biology*, *18*, 1096–1107.
- Liberati, L., Messerli, S., Matteodo, M., & Vittoz, P. (2019). Contrasting impacts of climate change on the vegetation of windy ridges and snowbeds in the Swiss Alps. *Alpine Botany*, *129*, 95–105.
- Lindblad, K. (2007). Tundra landscape ecology – diversity across scales. Göteborg University, Department of Plant and Environmental Sciences.
- Litaor, M. I., Williams, M., & Seastedt, T. R. (2008). Topographic controls on snow distribution, soil moisture, and species diversity of herbaceous alpine vegetation, Niwot Ridge, Colorado. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *113*, G02008.
- Maliniemi, T., Kapfer, J., Saccone, P., Skog, A., & Virtanen, R. (2018). Long-term vegetation changes of treeless heath communities in northern Fennoscandia: Links to climate change trends and reindeer grazing. *Journal of Vegetation Science*, *29*, 469–479.
- Mateo, R. G., Broennimann, O., Normand, S., Petitpierre, B., Araújo, M. B., Svenning, J. C., ... & Vanderpoorten, A. (2016). The mossy north: an inverse latitudinal diversity gradient in European bryophytes. *Scientific Reports*, *6*, 1–9.
- Matteodo, M., Ammann, K., Verrecchia, E. P., & Vittoz, P. (2016). Snowbeds are more affected than other subalpine-alpine plant communities by climate change in the Swiss Alps. *Ecology and Evolution*, *6*, 6969–6982.
- McAlister, S. (1995). Species interactions and substrate specificity among log-inhabiting bryophyte species. *Ecology*, *76*, 2184–2195.
- Mod, H. K., Heikkinen, R. K., Le Roux, P. C., Väre, H., & Luoto, M. (2016). Contrasting effects of biotic interactions on richness and distribution of vascular plants, bryophytes and lichens in an arctic-alpine landscape. *Polar Biology*, *39*, 649–657.

- Moen, J., & Danell, Ö. (2003). Reindeer in the Swedish mountains: An assessment of grazing impacts. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 32, 397–402.
- Mulder, C. P. H., Uliassi, D. D., & Doak, D. F. (2001). Physical stress and diversity–productivity relationships: the role of positive interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, 6704–6708.
- Mägdefrau, K. (1982). Life–forms of bryophytes, Teoksessa: *Bryophyte ecology*. Smith A. J. E. (toim.), 45–58, Chapman and Hall, London.
- Naud, L., Måsviken, J., Freire, S., Angerbjörn, A., Dalén, L., & Dalerum, F. (2019). Altitude effects on spatial components of vascular plant diversity in a subarctic mountain tundra. *Ecology and evolution*, 9, 4783–4795.
- Niittynen, P. (2020). Arctic vegetation, snow and the global change. Helsingin yliopisto.
- Niittynen, P., & Luoto, M. (2018). The importance of snow in species distribution models of arctic vegetation. *Ecography*, 41, 1024–1037.
- Niittynen, P., Heikkinen, R. K., & Luoto, M. (2018). Snow cover is a neglected driver of Arctic biodiversity loss. *Nature Climate Change*, 8, 997–1001.
- Niittynen, P., Heikkinen, R. K., Aalto, J., Guisan, A., Kemppinen, J., & Luoto, M. (2020). Fine–scale tundra vegetation patterns are strongly related to winter thermal conditions. *Nature Climate Change*, 10, 1143–1148.
- Odland, A. (2014). Habitat preferences of some red-listed alpine plants in Scandinavia. *Nordic Journal of Botany*, 32, 337–346.
- Odland, A., & Munkejord, H. K. (2008). Plants as indicators of snow layer duration in southern Norwegian mountains. *Ecological indicators*, 8, 57–68.
- Odland, A., Reinhardt, S., & Pedersen, A. (2015). Differences in richness of vascular plants, mosses, and liverworts in southern Norwegian alpine vegetation. *Plant Ecology & Diversity*, 8, 37–47.
- Økland, R. H. (2000). Population biology of the clonal moss *Hylocomium splendens* in Norwegian boreal spruce forests. 5. Vertical dynamics of individual shoot segments. *Oikos*, 88, 449–469.
- Oksanen J., Blanchet G. F., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. H., Szoecs E., Wagner H. (2019). *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5–4. <<https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vegan.pdf>>
- Oksanen L. (1976) On the use of the Scandinavian type class system in coverage estimation. *Annales Botanici Fennici* 13, 149–153.
- Oksanen L., & Virtanen R. (1995) Topographic, altitudinal and regional patterns in continental and suboceanic heath vegetation of northern Fennoscandia. *Acta Botanica Fennica* 153, 1–80.
- Oksanen, L., & Moen, J. (1994). Species–specific plant responses to exclusion of grazers in three Fennoscandian tundra habitats. *Ecoscience*, 1, 31–39.
- Oksanen, L., & Ranta, E. (1992). Plant strategies along mountain vegetation gradients: a test of two theories. *Journal of Vegetation Science*, 3, 175–186.
- Olofsson, J., Moen, J., & Oksanen, L. (2002). Effects of herbivory on competition intensity in two arctic-alpine tundra communities with different productivity. *Oikos*, 96, 265–272.

- Onipchenko, V. G., & Semenova, G. V. (1995). Comparative analysis of the floristic richness of alpine communities in the Caucasus and the Central Alps. *Journal of vegetation science*, *6*, 299–304.
- Pauli, J. N., Zuckerberg, B., Whiteman, J. P., & Porter, W. (2013). The subnivium: a deteriorating seasonal refugium. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *11*, 260–267.
- Pearson, R. G., Phillips, S. J., Loranty, M. M., Beck, P. S., Damoulas, T., Knight, S. J., & Goetz, S. J. (2013). Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change. *Nature climate change*, *3*, 673–677.
- Phoenix, G. K., & Bjerke, J. W. (2016). Arctic browning: extreme events and trends reversing arctic greening. *Global change biology*, *22*, 2960–2962.
- Post, E., Forchhammer, M. C., Bret-Harte, M. S., Callaghan, T. V., Christensen, T. R., Elberling, B., ... & Aastrup, P. (2009). Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change. *science*, *325*, 1355–1358.
- Pulliainen, J., Luojus, K., Derksen, C., Mudryk, L., Lemmetyinen, J., Salminen, M., ... & Norberg, J. (2020). Patterns and trends of Northern Hemisphere snow mass from 1980 to 2018. *Nature*, *581*, 294–298.
- Pääkkö, E., Mäkelä, K., Saikkonen, A., Tynys, S., Anttonen, M., Johansson, P., Kumpula, J., Mikkola, K., Norokorpi, Y., Suominen, O., Turunen, M., Virtanen, R. & Väre, H. (2018). Tunturit. Suomen luontotyyppien uhanalaisuus 2018. Luontotyyppien punainen kirja – Osa 1: Tulokset ja arvioinnin perusteet. Kontula, T. & Raunio, A. (toim.). *Suomen ympäristö*, 255–313. Suomen ympäristökeskus & ympäristöministeriö, Helsinki.
- Rajaniemi, T. K. (2003). Explaining productivity-diversity relationships in plants. *Oikos*, *101*, 449–457.
- Rice, E. L., & Kelting, R. W. (1955). The species--area curve. *Ecology*, *36*, 7–11.
- Saccone, P., Hoikka, K., & Virtanen, R. (2017). What if plant functional types conceal species-specific responses to environment? Study on arctic shrub communities. *Ecology*, *98*, 1600–1612.
- Sandvik, S. M., & Odland, A. (2014). Changes in alpine snowbed-wetland vegetation over three decades in northern Norway. *Nordic Journal of Botany*, *32*, 377–384.
- Schöb, C., Kammer, P. M., Choler, P., & Veit, H. (2009). Small-scale plant species distribution in snowbeds and its sensitivity to climate change. *Plant ecology*, *200*, 91–104.
- Skogland, T. (1984). Wild reindeer foraging-niche organization. *Ecography*, *7*, 345–379.
- Sitters, J., Te Beest, M., Cherif, M., Giesler, R., & Olofsson, J. (2017). Interactive effects between reindeer and habitat fertility drive soil nutrient availabilities in arctic tundra. *Ecosystems*, *20*, 1266–1277.
- Stanton, M. L., Rejmanek, M., & Galen, C. (1994). Changes in vegetation and soil fertility along a predictable snowmelt gradient in the Mosquito Range, Colorado, USA. *Arctic and Alpine Research*, *26*, 364–374.
- Stewart, L., Simonsen, C. E., Svenning, J. C., Schmidt, N. M., & Pellissier, L. (2018). Forecasted homogenization of high Arctic vegetation communities under climate change. *Journal of biogeography*, *45*, 2576–2587.

- Suominen, O., & Olofsson, J. (2000). Impacts of semi-domesticated reindeer on structure of tundra and forest communities in Fennoscandia: a review. *Annales Zoologici Fennici*, *37*, 233–249.
- Talbot, J. M., Mark, A. F., & Wilson, J. B. (1992). Vegetation–environment relations in snowbanks on the Rock and Pillar range, Central Otago, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, *30*, 271–301.
- Tolonen, J., Korhonen, K., Tilja, H., Keränen, M., Siipola, M., Heikkonen, A., Mikkonen, I., Stolt, E., Heikkuri, P., Tynys, S., Tynys T., Katajamaa J., Perttunen, P., Salmi, J., Määttä, J., Tuovinen, T. (toim.) (2013). Ylä-Lapin luonnonvarasuunnitelma kausi 2012–2021. *Metsähallituksen metsätalouden julkaisuja*, *68*, 1–235.
- Tuomisto, H. (2010). A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia*, *164*, 853–860.
- Van der Wal, R., & Brooker, R. W. (2004). Mosses mediate grazer impacts on grass abundance in arctic ecosystems. *Functional Ecology*, *18*, 77–86.
- Weijers, S., Myers–Smith, I. H., & Löffler, J. (2018). A warmer and greener cold world: summer warming increases shrub growth in the alpine and high arctic tundra. *Erdkunde*, *72*, 63–85.
- Vestergren, T. (1902). Om den olikformiga snöbetäckningens inflytande på vegetationen i Sarekfjällen. *Bot. Not*, *55*, 241–268.
- Wheeler, J. A., Cortes, A. J., Sedlacek, J., Karrenberg, S., van Kleunen, M., Wipf, S., & Rixen, C. (2016). The snow and the willows: earlier spring snowmelt reduces performance in the low-lying alpine shrub *Salix herbacea*. *Journal of Ecology*, *104*, 1041–1050.
- Wilson, S. D., & Nilsson, C. (2009). Arctic alpine vegetation change over 20 years. *Global Change Biology*, *15*, 1676–1684.
- Wipf, S., Stoeckli, V., & Bebi, P. (2009). Winter climate change in alpine tundra: plant responses to changes in snow depth and snowmelt timing. *Climatic change*, *94*, 105–121.
- Virtanen, R. (2000). Effects of grazing on above-ground biomass on a mountain snowbed, NW Finland. *Oikos*, *90*, 295–300.
- Virtanen, R., Dirnböck, T., Dullinger, S., Pauli, H., Staudinger, M., & Grabherr, G. (2002). Multi-scale patterns in plant species richness of European high mountain vegetation. Teoksessa: *Mountain Biodiversity: A Global Assessment*, Körner, Ch., Spehn, E. M., (edit.), Luku 7, 91–101. The Parthenon Publishing group.
- Virtanen, R., Henttonen, H., & Laine, K. (1997). Lemming grazing and structure of a snowbed plant community: a long-term experiment at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. *Oikos*, 155–166.
- Virtanen, R., Oksanen, J., Oksanen, L., & Razzhivin, V. Y. (2006). Broad-scale vegetation–environment relationships in Eurasian high-latitude areas. *Journal of Vegetation Science*, *17*, 519–528.
- Virtanen, R., Oksanen, L., Oksanen, T., Cohen, J., Forbes, B. C., Johansen, B., ... & Tømmervik, H. (2016). Where do the treeless tundra areas of northern highlands fit in the global biome system: toward an ecologically natural subdivision of the tundra biome. *Ecology and evolution*, *6*, 143–158.
- Virtanen, R., Parviainen, J., & Henttonen, H. (2002, January). Winter grazing by the Norwegian lemming (*Lemmus lemmus*) at Kilpisjärvi (NW Finnish Lapland) during a moderate population

peak. *Annales Zoologici Fennici*, 39, 335–341. Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.

Vonlanthen, C. M., Kammer, P. M., Eugster, W., Bühler, A., & Veit, H. (2006). Alpine vascular plant species richness: the importance of daily maximum temperature and pH. *Plant Ecology*, 184, 13–25.

Woolgrove, C. E., & Woodin, S. J. (1994). Relationships between the duration of snowlie and the distribution of bryophyte communities within snowbeds in Scotland. *Journal of Bryology*, 18, 253–260.

Vowles, T., & Björk, R. G. (2019). Implications of evergreen shrub expansion in the Arctic. *Journal of Ecology*, 107, 650–655.

Vowles, T., Gunnarsson, B., Molau, U., Hickler, T., Klemetsson, L., & Björk, R. G. (2017). Expansion of deciduous tall shrubs but not evergreen dwarf shrubs inhibited by reindeer in Scandes mountain range. *Journal of Ecology*, 105, 1547–1561.

Vuorinen, K. E., Oksanen, L., Oksanen, T., Pyykönen, A., Olofsson, J., & Virtanen, R. (2017). Open tundra persist, but arctic features decline—Vegetation changes in the warming Fennoscandian tundra. *Global change biology*, 23, 3794–3807.

Zhang, T. (2005). Influence of the seasonal snow cover on the ground thermal regime: An overview. *Reviews of Geophysics*, 43, RG4002.

LIITTEET

Liite 1. Sijoitin jokaisen transektin varrelle kahdeksan kasvillisuusruutua, joilta määritin putkilokasvi-, jäkälä- ja sammallajit peittävyksineen. Kuva 1 on transektin niukkalumisesta, 8 lumenviipymäisestä päästä.



Liite 2. Tutkimuksessa tavatut putkilokasvi-, sammal- ja jäkälälajit. Lajien nimet noudattavat Punaisen kirjan nimestöä (Hyvärinen ym., 2019). Tummennetut lajit suosivat Punaisen kirjan mukaan ensi- tai toissijaisina elinympäristöinänsä lumenviipymiä. Uhanalaisuusluokitukset: NT = silmälläpidettävä, VU = vaarantunut, DD = puutteellisesti tunnettu, muut lajit ovat elinvoimaisia (Hyvärinen ym., 2019). Wascore kuvaa lajien painotettuja keskiarvoja lumenviipymäisyysluokissa.

	Tieteellinen nimi	Suomenkielinen nimi	Uhanalaisuus	Wascore
Putkilokasvit	<i>Actostaphylos uva-ursi</i>	Sianpuolukka		
	<i>Andromeda polifolia</i>	Suokukka		3,9
	<i>Antennaria alpina</i>	Tunturikissankäpä		
	<i>Antennaria dioica</i>	Ahokissankäpä	NT	
	<i>Arctostaphylos alpina</i>	Riekonmarja		1,2
	<i>Avenella flexuosa</i>	Metsälauha		
	<i>Betula nana</i>	Vaivaiskoivu		3,2
	<i>Betula pubescens</i> ssp. <i>czerepanovii</i>	Tunturikoivu		
	<i>Bistorta vivipara</i>	Nurmitatar		6
	<i>Calamagrostis lapponica</i>	Lapinkastikka		3,3
	<i>Carex arctogena</i>	Tunturinuppisara		
	<i>Carex bigelowii</i>	Tunturisara		6,3
	<i>Carex brunnescens</i>	Polkusara		6,1
	<i>Carex lachenalii</i>	Riekonsara		7,8
	<i>Carex magellanica</i>	Riippasara		
	<i>Carex vaginata</i>	Tuppisara	NT	6,4
	<i>Cerastium alpinum</i>	Tunturihärkki		
	<i>Cornus suecica</i>	Ruohokannukka		2,8
	<i>Diapensia lapponica</i>	Uuvana		3
	<i>Diphasiastrum alpinum</i>	Tunturilieko		6,3
	<i>Diphasiastrum complanatum</i>	Keltalieko		
	<i>Empetrum nigrum</i> ssp. <i>hermaphroditum</i>	Pohjanvariksenmarja		3,9
	<i>Eriophorum scheuchzeri</i>	Suopursu		
	<i>Festuca ovina</i>	Lampaannata		3,2
	<i>Gnaphalium supinum</i>	Lumijäkkärä		7,4
	<i>Harrimanella hypnoides</i>	Sammalvarpio	NT	6,6
	<i>Hieracium alpina</i>	Tunturikeltanot -ryhmä		7,7
	<i>Hieracium subalpina</i>	Mustakeltanot -ryhmä		
	<i>Huperzia selago</i>	Ketunlieko		5,7
	<i>Juncus biglumis</i>	Kaksikkovihvilä		
	<i>Juncus filiformis</i>	Jouhivihvilä		
	<i>Juncus trifidus</i>	Tunturivihvilä		6
	<i>Juniperus communis</i>	Kataja		
	<i>Kalmia procumbens</i>	Sielikkö		4,6
<i>Linnaea borealis</i>	Vanamo		3,8	
<i>Luzula pilosa</i>	Kevätpiippo			
<i>Lycopodium annotinum</i>	Riidenlieko		2,8	
<i>Lycopodium clavatum</i>	Katinlieko		3,8	
<i>Lysimachia europaea</i>	Metsätähti		4,6	
<i>Nardus stricta</i>	Jäkki			

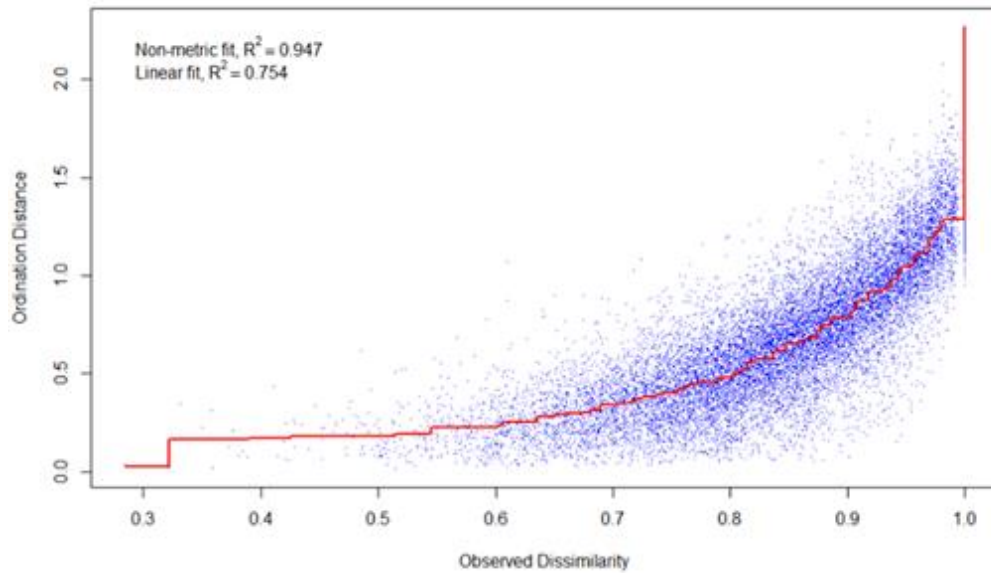
	<i>Omalotheca norvegica</i>	Ahojäkkärä		
	<i>Oxyria digyna</i>	Hapro		
	<i>Pedicularis lapponica</i>	Lapinkuusio		4,9
	<i>Phyllodoce caerulea</i>	Kurjenkanerva		4,5
	<i>Poa</i> sp.	Nurmikat -suku		6
	<i>Pyrola rotundifolia/minor</i>	Iso-/pikkutalvikki		
	<i>Ranunculus pygmaeus</i>	Pikkuleinikki	NT	
	<i>Rubus chamaemorus</i>	Hilla		
	<i>Salix glauca</i>	Tunturipaju		
	<i>Salix herbacea</i>	Vaivaispaju	NT	7,2
	<i>Saxifraga stellaris</i>	Tähtirikko	NT	
	<i>Sibbaldia procumbens</i>	Närvänä	NT	7,1
	<i>Solidago virgaurea</i>	Kultapiisku		5,4
	<i>Taraxacum</i> sp.	Voikukat		
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	Mustikka		5
	<i>Vaccinium uliginosum</i>	Juolukka		4,7
	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	Puolukka		3,1
	<i>Vahlodea atropurpurea</i>	Lapinlauha		6,8
	<i>Viola palustris</i>	Suo-orvokki		
Sammalet	<i>Andreae blyttii</i>	Tunturikarstasammal	VU	
	<i>Andreae obovata</i>	Lapinkarstasammal		
	<i>Anthelia juratzkana</i>	Paljakkakuurasammal		7,8
	<i>Arctoa fulvella</i>	Paljakkapanasammal	VU	
	<i>Aulacomnium turgidum</i>	Tunturihuopasammal		
	<i>Barbilophozia hatcheri</i>	Kivipykäsammal		3,9
	<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	Vaarapykäsammal		5,1
	<i>Barbilophozia sudetica</i>	Pohjanlovisammal		
	<i>Bartramia ithyphylla</i>	Kiilto-omenasammal		
	<i>Blepharostoma trichophyllum</i>	Seittisammal		
	<i>Calypogeiasp.</i>	Paanusammalet-suku		
	<i>Cephalozia ambigua</i>	Tunturipihtisammal		
	<i>Cephalozia bicuspidata</i>	Saksipihtisammal		
	<i>Cephalozia</i> sp.	Pihtisammalet-suku		
	<i>Cephaloziella rubella</i>	Rusorahtusammal		8
	<i>Cephaloziella</i> sp.	Rahtusammalet-suku		
	<i>Ceratodon purpureus</i>	Metsäkulosammal		
	<i>Conostomum tetragonum</i>	Särmäsammal		7,8
	<i>Dicranella crispa</i>	Tuppinukkasammal		
	<i>Dicranella grevilleana</i>	Uurrenukkasammal	NT	
	<i>Dicranoweisia crispula</i>	Rantapörrösammal		
	<i>Dicranum acutifolium</i>	Taigakynsisammal		
	<i>Dicranum elongatum</i>	Tunturikynsisammal		
	<i>Dicranum flexicaule</i>	Karhunkynsisammal		5,1
	<i>Dicranum fuscescens</i>	Turkkikynsisammal		3,6
	<i>Dicranum polysetum</i>	Kangaskynsisammal		
	<i>Dicranum scoparium</i>	Kivikynsisammal		4,4
	<i>Diphyscium foliosum</i>	Munasammal		
	<i>Diplophyllum taxifolium</i>	Kalliokielisammal		5,4

<i>Ditrichum heteromallum</i>	Piennarkarvasammal		
<i>Fuscocephaloziopsis albescens</i>	Kirsisammal		7,5
<i>Gymnomitrium brevissimum</i>	Paljakkapussisammal		7,8
<i>Gymnomitrium concinnatum</i>	Tunturihopeasammal		7,3
<i>Gymnomitrium corallioides</i>	Korallihopeasammal		
<i>Hylocomium splendens</i>	Metsäkerrossammal		
<i>Jungermannia</i> sp.	Korvasammalet -suku		
<i>Kiaeria glacialis</i>	Paljakka-ahmansammal	VU	8
<i>Kiaeria starkei</i>	Tunturiahmansammal	NT	7,5
<i>Lophozia ventricosa</i>	Kantolovisammal		
<i>Lophozia wenzelii</i>	Kalliolovisammal		
<i>Marsupella apiculata</i>	Suippuhopeasammal	NT	7,7
<i>Marsupella boeckii</i>	Tunturipussisammal		
<i>Marsupella condensata</i>	Lapinpussisammal	VU	7,2
<i>Neoorthocaulis attenuatus</i>	Kantopykäsammal		
<i>Neoorthocaulis binsteadii</i>	Suopykäsammal		5,5
<i>Neoorthocaulis floerkei</i>	Pohjanpykäsammal		6,3
<i>Oligotrichum hercynicum</i>	Naalinsammal		7,8
<i>Pleurozium schreberi</i>	Seinänsammal		3
<i>Pohlia crucoides</i>	Pahtavarstasammal	VU	
<i>Pohlia nutans</i>	Nuokkuvarstasammal		6,8
<i>Pohlia obtusifolia</i>	Lapinvarstasammal	VU	8
<i>Polytrichastrum alpinum</i>	Vuorikarhunsammal		7,7
<i>Polytrichastrum sexangulare</i>	Tunturikarhunsammal	NT	7,8
<i>Polytrichum commune</i>	Korpikarhunsammal		7,7
<i>Polytrichum hyperboreum</i>	Lapinkarhunsammal		3,7
<i>Polytrichum juniperinum</i>	Kangaskarhunsammal		4,2
<i>Polytrichum piliferum</i>	Karvakarhunsammal		3,6
<i>Polytrichum strictum</i>	Rämekarhunsammal		
<i>Ptilidium ciliare</i>	Isokorallisammal		2,3
<i>Racomitrium fasciculare</i>	Kimpputierasammal		
<i>Racomitrium lanuginosum</i>	Kalliotierasammal		
<i>Racomitrium microcarpon</i>	Kivitierasammal		7,9
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i>	Lettolehväsammal		
<i>Sanionia uncinata</i>	Metsäkamppisammal		6,9
<i>Scapania hyperborea</i>	Lapinkinnassammal		
<i>Scapania</i> sp.	Kinnassamalet sp.		
<i>Schljakovia kunzeana</i>	Aapapykäsammal		
<i>Sphagnum capillifolium</i>	Kangasrahkassammal		
<i>Sphagnum compactum</i>	Paakkurahkassammal		4,7
<i>Sphenolobus minutus</i>	Pikkuraippasammal		6,4
<i>Tetralophozia setiformis</i>	Louhisammal		
Jäkälät			
<i>Alectoria ochroleuca</i>	Rakkaluppo		1,3
<i>Cetraria ericetorum</i>	Pikkuhirvenjäkäliä		2,6
<i>Cetraria islandica</i> ssp. <i>crispiformis</i>	Sirohirvenjäkäliä		5,5
<i>Cetraria muricata</i>	Pikkuokajäkäliä		
<i>Cetraria nigricans</i>	Tunturihirvenjäkäliä		
<i>Cetrariella delisei</i>	Suohirvenjäkäliä	NT	6,5

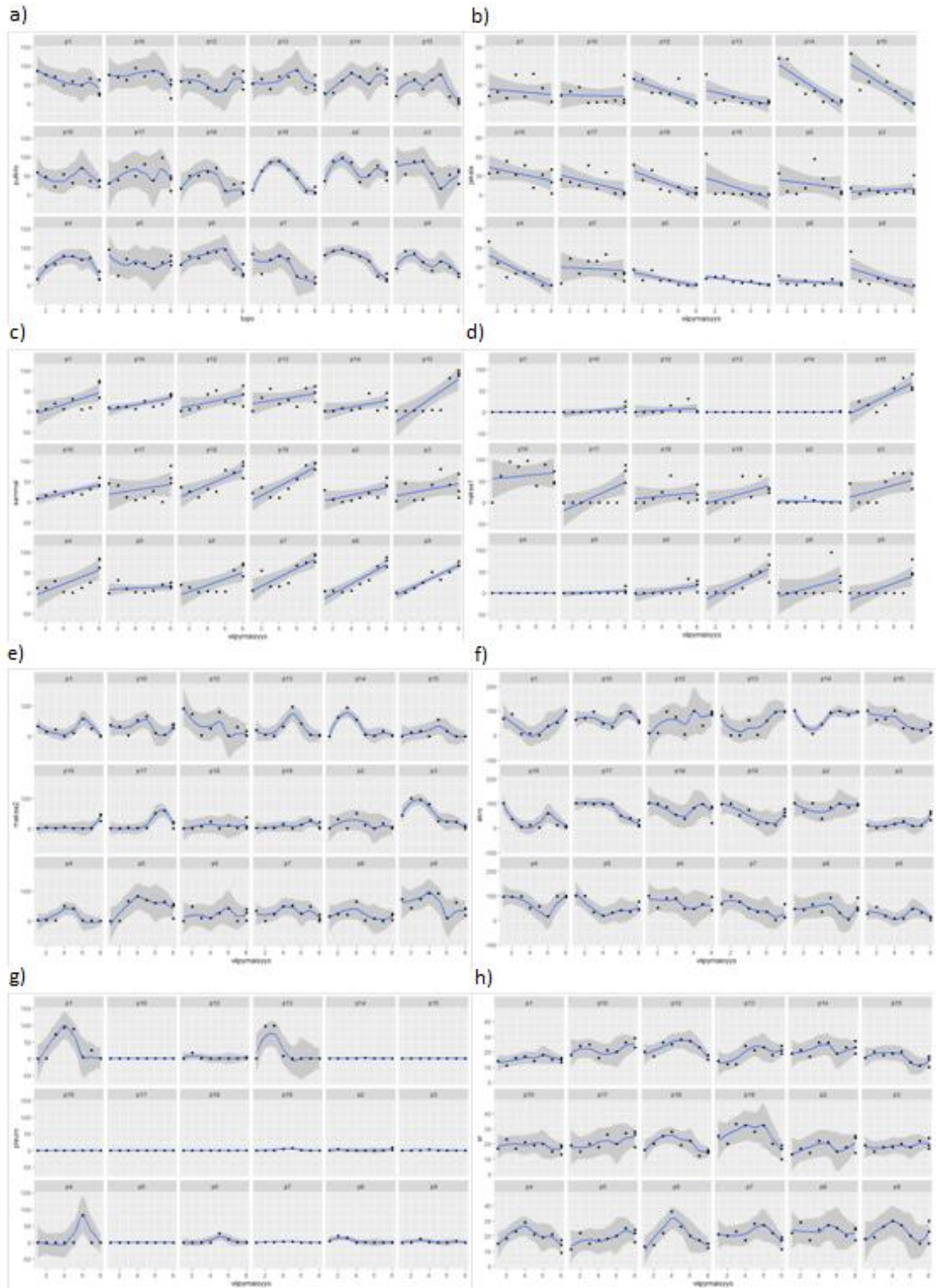
<i>Cladonia amaurocraea</i>	Louhikkotorvijäkälä		2,3
<i>Cladonia arbuscula/mitis</i>	Valko-/mietoporonjäkäkä		4,6
<i>Cladonia bellidiflora</i>	Koreatorvijäkälä		5,6
<i>Cladonia borealis</i>	Kalliotorvijäkälä		4,4
<i>Cladonia cariosa</i>	Törmätorvijäkälä		
<i>Cladonia carneolea</i>	Kruunutorvijäkälä		5,1
<i>Cladonia chlorophaea</i>	Jauhetorvijäkälä		4,8
<i>Cladonia coccifera</i>	Punatorvijäkälä		3,3
<i>Cladonia coniocraea</i>	Äimätorvijäkälä		
<i>Cladonia crispata</i>	Tähtitorvijäkälä		3,3
<i>Cladonia decorticata</i>	Ketotorvijäkälä	VU	6,9
<i>Cladonia deformis</i>	Harmaatorvijäkälä		3,3
<i>Cladonia digitata</i>	Kantotorvijäkälä		
<i>Cladonia fimbriata</i>	Pikkutorvijäkälä		5,9
<i>Cladonia gracilis ssp. elongata</i>	Pohjantorvijäkälä		5
<i>Cladonia macrophylla</i>	Paakkutorvijäkälä		
<i>Cladonia maxima</i>	Isotorvijäkälä		6,4
<i>Cladonia merochlorophaea</i>	Mantutorvijäkälä		
<i>Cladonia metacorallifera</i>	Vihertorvijäkälä		4,7
<i>Cladonia novochloprophaea</i>	Kunttorvijäkälä		
<i>Cladonia phyllophora</i>	Täplätorvijäkälä		
<i>Cladonia pleurota</i>	Suppilotorvijäkälä		3,6
<i>Cladonia pyxidata</i>	Ruskotorvijäkälä		4,2
<i>Cladonia rangiferina</i>	Harmaaporonjäkäkä		3,6
<i>Cladonia squamosa</i>	Suomotorvijäkälä		
<i>Cladonia stellaris</i>	Palleroporonjäkäkä		5,4
<i>Cladonia stricta</i>	Tundratorvijäkälä	DD	
<i>Cladonia subfurcata</i>	Suotorvijäkälä		
<i>Cladonia sulphurina</i>	Keltatorvijäkälä		2,4
<i>Cladonia trassii</i>	Sarvitorvijäkälä		
<i>Cladonia uncialis ssp. uncialis</i>	Okatorvijäkälä		4,2
<i>Flavocetraria cucullata</i>	Kourulumijäkälä	NT	
<i>Flavocetraria nivalis</i>	Lapalumijäkälä		1,5
<i>Fuscopannaria sp.</i>	Limijäkälät -suku		
<i>Gowardia nigricans</i>	Tunturiluppo		1,4
<i>Ichmadophila ericetorum</i>	Turvejäkäkä		5,2
<i>Nephroma arcticum</i>	Pohjankorvajäkälä		2,8
<i>Ochrolechia frigida</i>	Tunturikermajäkälä		2,3
<i>Ochrolechia sp.</i>	Kermajäkälät -suku		
<i>Parmelia saxatilis</i>	Kallioisokarve		
<i>Peltigera aphthosa</i>	Pilkkunahkajäkälä		
<i>Peltigera frippii</i>	Turjannahkajäkälä	VU	
<i>Peltigera leucophlebia</i>	Ahonahkajäkälä		
<i>Peltigera malacea</i>	Anturanahkajäkälä	NT	
<i>Peltigera rufescens</i>	Ruskonahkajäkälä		
<i>Peltigera scabrosa</i>	Himmeänahkajäkälä		5,2
<i>Pertusaria sp.</i>	Laikkajäkälät -suku		
<i>Sphaerophorus globosus</i>	Isokorallijäkälä		1,2

<i>Stereocaulon alpinum</i>	Tunturitinajäkälä		3,9
<i>Stereocaulon cumulatum</i>	Pakuratinajäkälä		
<i>Stereocaulon paschale</i>	Kangastinajäkälä		
<i>Stereocaulon rivulorum</i>	Purotinajäkälä	NT	
<i>Stereocaulon tomentosum</i>	Huopatinajäkälä		4
	Rupijäkälät -ryhmä		5,7

Liite 3. Stressifunktio, eli niin sanottu Shepardin kuvaaja (engl. Shepard plot) paikkojen etäisyyksistä kaksiulotteisessa NDMS-ordinaatiossa ja paikkojen välillä havaituista todellisista Bay-Curtisin indeksillä lasketuista etäisyyksistä. Stressifunktio kuvaa, kuinka hyvin paikkojen alkuperäiset erilaisuusmatriisiin perustuvat etäisyydet onnistuttiin säilyttämään kaksiulotteisessa ordinaatiossa: mitä lähemmäs regressioviivaa arvot ovat hajaantuneet sitä paremmin ordinaatio kuvaa paikkojen välisiä todellisia etäisyyksiä.



Liite 4. Lumenviipymäisyysluokka ja a) putkilokasvien, b) jäkälien ja c) sammalten prosentuaalinen osuus kasvillisuuden kokonaispeittävydestä sekä d) ryhmän 1 maksasammalten, e) ryhmän 2 maksasammalten, f) kärkipesäkkeisten sammalten ja g) kylkipesäkkeisten sammalten prosentuaalinen osuus sammalten kokonaispeittävydestä, h) kokonaislajimäärä. Kukin pienistä kuvaajista kuvaa eri paikkaa. Tummennetut alueet viivojen ympärillä kuvaavat 95 prosentin luottamusvälejä.



Liite 5. Tulokset sekamalleista lumenviipymäisyyden ollessa kategorinen muuttuja. Paikka on mukana malleissa satunnaismuuttujana. Selitettävissä muuttujissa _% tarkoittaa ryhmien prosentuaalisia osuuksia joko kasvillisuuden tai sammalten kokonaispeittävydestä, _lm tarkoittaa lajimäärää. Selitettävissä muuttujissa Lv = lumenviipymäisyysluokka (1 = niukkaluminen paikka, 8 = lumenviipymäinen paikka), sula = lumenviipymän lumensulamisaikajankohda, ala = lumenviipymän pinta-ala.

Selitettävä	Selittävä	Estimaatti	Keskivirhe	Vapausasteet	t-arvo	p-arvo
Sammal_%	Lv1*sula	-7,91	6,99	105,7	-1,13	0,2603
	Lv2*sula	5,12	8,60	148	0,60	0,5528
	Lv3*sula	6,36	8,60	148	0,74	0,4610
	Lv4*sula	9,33	8,60	148	1,09	0,2797
	Lv5*sula	9,55	8,60	148	1,11	0,2685
	Lv6*sula	7,49	8,60	148	0,87	0,3849
	Lv7*sula	29,19	8,60	148	3,39	0,0009
	Lv8*sula	15,56	7,02	148	2,22	0,0282
	Lv1*ala	1,04	5,08	106,4	0,21	0,8378
	Lv2*ala	-0,55	6,27	148	-0,09	0,9307
	Lv3*ala	-5,16	6,27	148	-0,82	0,4123
	Lv4*ala	-1,11	6,27	148	-0,18	0,8595
	Lv5*ala	-3,91	6,27	148	-0,62	0,5337
	Lv6*ala	-5,91	6,27	148	-0,94	0,3471
	Lv7*ala	5,38	6,27	148	0,86	0,3925
	Lv8*ala	4,76	5,12	148	0,93	0,3538
Jäkälä_%	Lv1*sula	1,79	5,05	126,3	0,35	0,7242
	Lv2*sula	-3,64	6,48	148	-0,56	0,5754
	Lv3*sula	5,08	6,48	148	0,79	0,4337
	Lv4*sula	-7,63	6,48	148	-1,18	0,2406
	Lv5*sula	-5,76	6,48	148	-0,89	0,3749
	Lv6*sula	-15,20	6,48	148	-2,35	0,0203
	Lv7*sula	-3,44	6,48	148	-0,53	0,5959
	Lv8*sula	-0,22	5,29	148	-0,04	0,9669
	Lv1*ala	-1,62	3,69	132	-0,44	0,6613
	Lv2*ala	0,23	4,78	148	0,05	0,9625
	Lv3*ala	4,31	4,78	148	0,90	0,3684
	Lv4*ala	2,22	4,78	148	0,46	0,6431
	Lv5*ala	-1,50	4,78	148	-0,31	0,7539
	Lv6*ala	0,08	4,78	148	0,02	0,9870
	Lv7*ala	-2,13	4,78	148	-0,45	0,6570
	Lv8*ala	-0,17	3,90	148	-0,04	0,9649
Putkilo_%	Lv1*sula	6,12	7,36	139,2	0,83	0,4070
	Lv2*sula	-1,48	9,67	148	-0,15	0,8785
	Lv3*sula	-11,44	9,67	148	-1,18	0,2386
	Lv4*sula	-1,70	9,67	148	-0,18	0,8606
	Lv5*sula	-3,79	9,67	148	-0,39	0,6958
	Lv6*sula	7,70	9,67	148	0,80	0,4270

	Lv7*sula	-25,75	9,67	148	-2,66	0,0086
	Lv8*sula	-15,34	7,89	148	-1,94	0,0539
	Lv1*ala	0,58	5,45	142,8	0,11	0,9160
	Lv2*ala	0,32	7,21	148	0,04	0,9646
	Lv3*ala	0,84	7,21	148	0,12	0,9070
	Lv4*ala	-1,11	7,21	148	-0,15	0,8781
	Lv5*ala	5,41	7,21	148	0,75	0,4537
	Lv6*ala	5,84	7,21	148	0,81	0,4192
	Lv7*ala	-3,25	7,21	148	-0,45	0,6526
	Lv8*ala	-4,59	5,88	148	-0,78	0,4365
Akro_ %	Lv1*sula	-7,26	11,03	123,8	-0,66	0,5115
	Lv2*sula	-1,95	14,08	148	-0,14	0,8898
	Lv3*sula	6,43	14,08	148	0,46	0,6487
	Lv4*sula	7,63	14,08	148	0,54	0,5888
	Lv5*sula	-2,48	14,08	148	-0,18	0,8602
	Lv6*sula	0,56	14,08	148	0,04	0,9682
	Lv7*sula	-8,04	14,08	148	-0,57	0,5690
	Lv8*sula	-14,25	11,49	148	-1,24	0,2169
	Lv1*ala	0,48	7,85	100,8	0,06	0,9513
	Lv2*ala	1,55	9,56	148	0,16	0,8712
	Lv3*ala	19,49	9,56	148	2,04	0,0434
	Lv4*ala	18,98	9,56	148	1,99	0,0490
	Lv5*ala	0,94	9,56	148	0,10	0,9222
	Lv6*ala	-1,53	9,56	148	-0,16	0,8733
	Lv7*ala	-5,62	9,56	148	-0,59	0,5581
	Lv8*ala	-8,91	7,81	148	-1,14	0,2558
Pleuro_ %	Lv1*sula	-1,90	6,96	148	-0,27	0,7850
	Lv2*sula	-10,21	6,96	148	-1,47	0,1444
	Lv3*sula	-12,78	6,96	148	-1,84	0,0682
	Lv4*sula	-9,98	6,96	148	-1,43	0,1536
	Lv5*sula	-2,04	6,96	148	-0,29	0,7694
	Lv6*sula	-3,28	6,96	148	-0,47	0,6384
	Lv7*sula	-0,75	5,68	148	-0,13	0,8951
	Lv8*sula	-0,09	3,82	137,3	-0,02	0,9808
	Lv1*ala	-3,86	5,01	148	-0,77	0,4417
	Lv2*ala	-8,35	5,01	148	-1,67	0,0976
	Lv3*ala	-4,85	5,01	148	-0,97	0,3342
	Lv4*ala	-0,32	5,01	148	-0,06	0,9498
	Lv5*ala	-0,86	5,01	148	-0,17	0,8638
	Lv6*ala	-1,07	5,01	148	-0,21	0,8306
	Lv7*ala	0,04	4,09	148	0,01	0,9924
	Lv8*ala	5,08	8,46	119,4	0,60	0,5500
Maksa1_ %	Lv1*sula	-1,08	8,02	68,1	-0,14	0,8929
	Lv2*sula	8,70	8,87	148	0,98	0,3286
	Lv3*sula	10,43	8,87	148	1,18	0,2418
	Lv4*sula	6,03	8,87	148	0,68	0,4976
	Lv5*sula	6,30	8,87	148	0,71	0,4786
	Lv6*sula	10,42	8,87	148	1,17	0,2421
	Lv7*sula	26,78	8,87	148	3,02	0,0030
	Lv8*sula	13,75	7,24	148	1,90	0,0597

	Lv1*ala	-1,80	5,95	57,7	-0,30	0,7641
	Lv2*ala	1,25	6,27	148	0,20	0,8429
	Lv3*ala	-1,24	6,27	148	-0,20	0,8435
	Lv4*ala	-3,24	6,27	148	-0,52	0,6065
	Lv5*ala	-5,36	6,27	148	-0,86	0,3941
	Lv6*ala	3,98	6,27	148	0,63	0,5269
	Lv7*ala	8,31	6,27	148	1,32	0,1874
Maksa2_%	Lv8*ala	9,11	5,12	148	1,78	0,0774
	Lv2*sula	-2,58	10,71	148	-0,24	0,8100
	Lv3*sula	2,27	10,71	148	0,21	0,8330
	Lv4*sula	8,99	10,71	148	0,84	0,4030
	Lv5*sula	-13,58	10,71	148	-1,27	0,2070
	Lv6*sula	-13,00	10,71	148	-1,21	0,2270
	Lv7*sula	4,25	8,75	148	0,49	0,6280
	Lv8*sula	2,22	6,10	116,1	0,36	0,7173
	Lv1*ala	0,62	7,68	148	0,08	0,9361
	Lv2*ala	-9,90	7,68	148	-1,29	0,1993
	Lv3*ala	-11,56	7,68	148	-1,51	0,1345
	Lv4*ala	4,32	7,68	148	0,56	0,5747
	Lv5*ala	0,81	7,68	148	0,11	0,9163
	Lv6*ala	-2,31	7,68	148	-0,30	0,7636
	Lv7*ala	-0,98	6,27	148	-0,16	0,8757
	Lv8*ala	9,11	5,12	148	1,78	0,0774
Kokonais_lm	Lv1*sula	0,07	0,09	16	0,77	0,4534
	Lv2*sula	0,12	0,11	148	1,11	0,2674
	Lv3*sula	0,02	0,11	148	0,23	0,8182
	Lv4*sula	0,00	0,11	148	-0,04	0,9713
	Lv5*sula	0,01	0,11	148	0,12	0,9057
	Lv6*sula	-0,02	0,11	148	-0,22	0,8286
	Lv7*sula	-0,13	0,11	148	-1,22	0,2230
	Lv8*sula	-0,09	0,09	148	-0,99	0,3258
	Lv1*ala	0,01	0,06	16	0,22	0,8286
	Lv2*ala	-0,03	0,08	148	-0,39	0,6951
	Lv3*ala	0,07	0,08	148	0,87	0,3884
	Lv4*ala	0,03	0,07	148	0,36	0,7184
	Lv5*ala	0,07	0,07	148	0,92	0,3577
	Lv6*ala	0,00	0,08	148	0,06	0,9560
	Lv7*ala	0,01	0,08	148	0,08	0,9364
	Lv8*ala	-0,07	0,07	148	-1,13	0,2605
Sammal_lm	Lv1*sula	0,41	0,16	16	2,52	0,0225
	Lv2*sula	-0,18	0,19	148	-0,94	0,3509
	Lv3*sula	-0,20	0,19	148	-1,07	0,2842
	Lv4*sula	-0,21	0,18	148	-1,17	0,2451
	Lv5*sula	-0,21	0,18	148	-1,17	0,244
	Lv6*sula	-0,23	0,19	148	-1,24	0,2179

	Lv7*sula	-0,27	0,18	148	-1,53	0,1292
	Lv8*sula	-0,28	0,16	148	-1,77	0,0786
	Lv1*ala	0,11	0,11	16	1,04	0,3122
	Lv2*ala	-0,12	0,13	148	-0,91	0,3662
	Lv3*ala	0,04	0,12	148	0,31	0,7573
	Lv4*ala	-0,07	0,12	148	-0,56	0,5757
	Lv5*ala	0,03	0,12	148	0,25	0,8019
	Lv6*ala	-0,02	0,12	148	-0,15	0,8825
	Lv7*ala	-0,05	0,12	148	-0,45	0,6517
	Lv8*ala	-0,02	0,10	148	-0,16	0,8766
Jäkälä_Im	Lv1*sula	-0,06	0,13	16	-0,47	0,6476
	Lv2*sula	0,28	0,16	148	1,75	0,082
	Lv3*sula	0,07	0,16	148	0,45	0,6517
	Lv4*sula	-0,08	0,16	148	-0,50	0,6186
	Lv5*sula	-0,09	0,16	148	-0,54	0,5887
	Lv6*sula	-0,16	0,17	148	-0,93	0,3514
	Lv7*sula	-0,27	0,18	148	-1,48	0,1404
	Lv8*sula	-0,09	0,14	148	-0,63	0,5303
	Lv1*ala	-0,05	0,10	16	-0,52	0,6069
	Lv2*ala	0,04	0,11	148	0,38	0,7072
	Lv3*ala	0,11	0,11	148	1,00	0,3207
	Lv4*ala	0,03	0,11	148	0,27	0,7894
	Lv5*ala	0,13	0,11	148	1,15	0,2526
	Lv6*ala	-0,04	0,12	148	-0,36	0,7186
	Lv7*ala	-0,06	0,13	148	-0,42	0,6772
	Lv8*ala	-0,21	0,11	148	-1,92	0,0573
Putkilo_Im	Lv1*sula	0,05	0,14	16	0,37	0,7195
	Lv2*sula	0,06	0,18	148	0,37	0,7154
	Lv3*sula	0,05	0,17	148	0,28	0,7815
	Lv4*sula	0,11	0,16	148	0,65	0,5141
	Lv5*sula	0,10	0,16	148	0,64	0,5235
	Lv6*sula	0,08	0,16	148	0,52	0,6059
	Lv7*sula	-0,13	0,16	148	-0,83	0,4088
	Lv8*sula	-0,15	0,14	148	-1,05	0,2951
	Lv1*ala	0,05	0,10	16	0,46	0,6483
	Lv2*ala	-0,09	0,13	148	-0,70	0,4839
	Lv3*ala	0,01	0,12	148	0,05	0,964
	Lv4*ala	0,05	0,11	148	0,45	0,6521
	Lv5*ala	0,00	0,11	148	-0,04	0,9688
	Lv6*ala	0,00	0,11	148	0,00	0,9983
	Lv7*ala	0,02	0,11	148	0,14	0,8894
	Lv8*ala	-0,17	0,10	148	-1,65	0,1019