

**Tunturipaljakan sammalyhteisöjen lajisto,
ominaisuudet ja toiminnallinen monimuotoisuus
lumenviipymägradientilla**

Biologia (Ekologia ja evoluutiobiologia)

Pro gradu -tutkielma

Salla Malkki

9.4.2026

Turku

Pro gradu -tutkielma

Koulutusohjelma, oppiaine: Biologia, ekologia ja evoluutiobiologia

Tekijä: Salla Malkki

Otsikko: Tunturipaljakan sammalyhteisöjen lajisto, ominaisuudet ja toiminnallinen monimuotoisuus lumenviipymägradientilla

Ohjaajat: Dos. Sanna Huttunen ja väitöskirjatutkija Inka Kuusisto

Sivumäärä: 94 sivua

Päivämäärä: 9.4.2026

Lajien ominaisuudet tarjoavat vaihtoehtoisen näkökulman sammalyhteisöjen tarkasteluun, sillä ne ovat usein vahvasti yhteydessä vallitseviin ympäristöoloihin ja vaikuttavat lajien sietoalueisiin. Myös toiminnallinen monimuotoisuus, eli yhteisöissä esiintyvät ominaisuusarvot ja niiden jakautuminen, voi vaihdella eri ympäristöissä. Sammalvaltaisissa ympäristöissä sammalten ominaisuuksien tarkastelu on tärkeää, vaikka nykyinen ominaisuustutkimus painottuukin vahvasti putkilokasveihin. Suomen tunturialueilla etenkin lumenviipymät, eli muuta ympäristöä myöhemmin sulavat paikat, ovat usein sammalvaltaisia. Siksi tutkin Pro gradu -työssäni, onko tunturipaljakan sammalyhteisöjen lajistossa, ominaisuuksissa ja toiminnallisessa monimuotoisuudessa eroavaisuuksia tunturikankaista lumenviipymiin sijoitetulla lumenviipymägradientilla. Lisäksi tarkastelin, vaikuttaako paikan korkeus, lumensulamisaikakohta tai putkilokasvien suhteellinen osuus yhteisöjen ominaisuuksiin tai toiminnalliseen monimuotoisuuteen. Tavoitteenani oli tuottaa tietoa tunturialueiden sammalyhteisöjen ekologiasta ja ominaisuuksista sekä selvittää ympäristön yhteyttä ominaisuuksiin. Käytin Suomen Lapista kerättyä valmista 42 tutkimuslinjasta koostuvaa kasvillisuusaineistoa, johon kuului yhteensä 334 tutkimusruutua. Kokosin ominaisuustiedot Euroopan sammallajiston ominaisuustietoja sisältävästä BET-tietokannasta ja kirjallisuudesta. Valitsin aineistooni pohjoisen sammallajiston ekologian kannalta olennaisilta vaikuttavilta rakenteellisilta, elinkierto- ja lisääntymiseen liittyviä ominaisuuksia. Tarkastelin sammalyhteisöjen lajistollista ja toiminnallista rakennetta monimuuttujamenetelmällä, ja käytin neljännen kulman malleja tutkiakseni yksittäisten ominaisuuksien yhteyttä ympäristöön. Tarkastelin yleistettyjen lineaaristen sekamallien ja toiminnallisen monimuotoisuuden indeksien avulla toiminnallisen monimuotoisuuden yhteyttä ympäristötekijöihin. Lumenviipymägradientilla sammalyhteisöjen lajistossa ja ominaisuuksissa oli rakenteellisia eroja. Myös paikan korkeus ja putkilokasvien osuus olivat yhteydessä yhteisöjen rakenteeseen. Lumenviipymäisillä ruuduilla tyynymäisesti kasvavat sammalet olivat yleisiä, mikä saattoi liittyä lämpötilaolosuhteisiin etuihin. Korkealla sijainneilla ruuduilla tyynymäinen kasvutapa, papillikkaat lehdet, kaksikotisuus ja kolonisoijalajeihin verrattuna lyhytikäinen satelliittistrategia olivat yleisiä. Myöskin sulaneilla paikoilla lehtien papillisuus ja jakaisuus tai liuskaisuus oli harvinaisempaa, mikä oletettavasti liittyi eroihin kosteusoloissa. Yhteisöjen ominaisuudet täyttivät toiminnallisen tilan lumenviipymissä tasaisesti korkealla ja tunturikankailla matalalla. Putkilokasvien vaikutus kyseiseen indeksiin oli enimmäkseen positiivinen, ja kasvoi korkeuden myötä. Tarkastelemillani ympäristötekijöillä ei ollut vaikutusta lajiston ominaisuuksien keskinäiseen erilaisuuteen, joka oli suhteellisen korkeaa kaikissa paljakan yhteisöissä. Tulosteni perusteella sammalyhteisöissä oli havaittavissa trendejä ympäristötekijöihin, kuten lumenviipymäisyyteen ja sulamisajankohtaan, liittyen. Ilmastonmuutos voi muuttaa paljakan kasvuolosuhteita, jolloin myös sammalyhteisöissä ja niiden ominaisuuksissa saattaa tapahtua muutoksia.

Avainsanat: sammalet, lumenviipymät, ominaisuudet, toiminnallinen monimuotoisuus

Sisällysluettelo

1	Johdanto	5
1.1	Ominaisuustutkimus sammalilla	5
1.2	Sammalten ominaisuuksien yhteys kasvuympäristöön	8
1.3	Toiminnallinen monimuotoisuus ja sen vaihtelu eri ympäristöissä	13
1.4	Tutkimusympäristönä lumenviipymät	14
1.5	Tutkimuskysymykset, hypoteesit ja työn tavoite	17
2	Aineisto ja menetelmät	19
2.1	Aineisto	19
2.1.1	Kasvillisuusaineisto	19
2.1.2	Ominaisuusaineisto	23
2.1.3	Kasvillisuusaineiston ja ominaisuustietokannan yhteensovittaminen	28
2.1.4	Tutkimusruutujen lämpötilaa kuvaava aineisto	30
2.2	Tilastomenetelmät	31
2.2.1	Ordinaatiomenetelmät (NMDS)	31
2.2.2	Neljännän kulman mallit	33
2.2.3	Toiminnallinen monimuotoisuus	36
3	Tulokset	39
3.1	Tutkimusruutukohtaiset ominaisuuksien painotetut keskiarvot vaihettumalinjoilla	39
3.2	Sammalyhteisöjen lajistollinen ja toiminnallinen rakenne vaihettumalinjoilla	43
3.3	Ominaisuuksien yhteys topoluokan, sulaluokan ja korkeuden vaihteluun	45
3.4	Toiminnallinen monimuotoisuus	49
3.4.1	FEve-malli	49
3.4.2	FDiv-malli	51
3.5	Lämpötilan vaihtelu ja lumipeitteen kesto tutkimusruuduilla	51
4	Tulosten tarkastelu	53
4.1	Sammalyhteisöjen lajistollinen ja toiminnallinen rakenne vaihettumalinjoilla	53
4.2	Ominaisuuksien yhteys topoluokan, sulaluokan ja korkeuden vaihteluun	54

4.3	Toiminnallinen monimuotoisuus	60
4.3.1	FEve-indeksi	60
4.3.2	FDiv-indeksi	63
4.4	Mahdollisia syitä lumensulamisaikojen vähäiselle ja topoluokan vaihtelevalla merkitykselle	64
4.5	Huomioita aineistosta	66
4.6	Yhteenveto ja johtopäätökset	69
	Kirjallisuus	73
	Liitteet	91
	Liite 1. Tutkimuslinjojen korkeusjakauma	91
	Liite 2. Puuttuvat ominaisuustiedot	91
	Liite 3. Tutkimusruutujen painotettujen keskiarvojen jakauma aineistossa	92
	Liite 4. Alueellinen jakauma lajiston ja ominaisuuksien NMDS-ordinaatioissa	94
	Liite 5. Lajiaineistoon perustuvan NMDS-ordinaation muut ulottuvuudet	94

1 Johdanto

1.1 Ominaisuustutkimus sammalilla

Ekologisessa tutkimuksessa on yhä yleisempää pyrkiä tarkastelemaan luonnon monimuotoisuutta, ekosysteemien toimintaa sekä ihmisen mahdollisia vaikutuksia niihin useista eri näkökulmista. Lajiston ja lajimonimuotoisuuden lisäksi eliöyhteisöjä voidaan lähestyä myös yhteisöissä esiintyvien lajien ominaisuuksien ja niiden monimuotoisuuden kautta. Ominaisuudet voivatkin tarjota vaihtoehdoisen näkökulman kasviyhteisöjen rakenteen ja toiminnan tarkasteluun (McGill ym. 2006), ja esimerkiksi sammalyhteisöjen muodostumiseen liittyviä prosesseja voidaan tarkastella ominaisuuksien kautta (Monteiro ym. 2023). Ominaisuuksien avulla voidaan myös muun muassa pyrkiä ennustamaan ilmastonmuutoksen mahdollisia vaikutuksia kasviyhteisöihin ja lajienvälisiin vuorovaikutuksiin (esim. Pellissier ym. 2018).

Ominaisuudelle (engl. trait) on olemassa useita määritelmiä, jotka eroavat toisistaan laajuutensa ja painotuksensa puolesta. Monissa määritelmissä toiminnallinen ominaisuus (engl. functional trait) erotetaan omaksi käsitteekseen. Esimerkiksi McGillin ja kumppaneiden (2006) määritelmän mukaan ominaisuus on hyvin määritelty, mitattavissa oleva eliön piirre, joka on yleensä mitattavissa yksilötasolla ja jota voidaan käyttää lajienvälisiin vertailuihin. Toiminnallinen ominaisuus puolestaan on ominaisuus, jolla on voimakas vaikutus organismin toimintaan ja kelpoisuuteen (engl. fitness) (McGill ym. 2006). Toiminnallisuutta ja ominaisuuksien merkitystä kelpoisuudelle voi kuitenkin olla haastavaa mitata (Shiple ym. 2016).

Ominaisuudelle on esitetty myös vaihtoehtoisia laajempia määritelmiä, jotka eivät erottele toiminnallisia ominaisuuksia muista eliön ominaisuuksista. Ominaisuuden voidaan esimerkiksi määritellä olevan mikä tahansa yksittäisen organismin mitattavissa oleva morfologinen, fenologinen, fysiologinen, kulttuurinen tai käyttäytymiseen liittyvä piirre, joka voidaan mitata joko yksilötasolla tai muulla soveltuvalla tasolla (Dawson ym. 2021). Sammalilla ominaisuus voi siis esimerkiksi olla kolonian kasvutapa tai jokin elinkiertoon liittyvä piirre.

Sammalten kannalta olennaista on, että käytetty määritelmä ei rajaa ominaisuuksia tiukasti yksilötasolle. Sammalilla yksilön määrittelemisen on ylipäätään haastavaa. Yhtenäiseltä näyttävä kasvusto voi koostua kokonaan samaa geneettistä alkuperää olevista klonaalisisista versoista, mutta yhtä hyvin kasvustossa voi olla mukana useita geneettisesti erillisiä yksilöitä ja niiden klonaalisia versoja. Vastaavasti erillisiltä näyttävät versot voivat olla samaa geneettistä alkuperää olevia klooneja, joiden väliltä kasvullinen yhteys on ajan myötä hävinnyt. Haasteeksi muodostuu siis se, mikä ylipäätään voidaan määrittellä yksittäiseksi yksilöksi, ja onko määritelmän taso esimerkiksi verso vai kasvusto. Lisäksi sammalilla toiminnallinen yksikkö voi olla jokin muu kuin yksittäinen verso, joten ominaisuudesta käytetyn määritelmän on katettava myös muut kuin yksittäisten versojen tasolla mitattavat ominaisuudet. Sammalet esimerkiksi muodostavat usein kolonioita, joissa veden varastointi ja kuljettaminen on tehokkaampaa yksittäisiin versoihin verrattuna (Bates 1998; Elumeeva ym. 2011). Siksi sammalilla kolonian käyttäminen toiminnallisena yksikkönä voi olla joissakin tapauksissa perustellumpaa kuin yhden verson tarkastelu (Bates 1998). Kolonioiden tasolla ominaisuutena voidaan käyttää esimerkiksi kolonian kasvutapaa.

Kasveilla ominaisuuksiin liittyvä tutkimus on vahvasti painottunut putkilokasveihin, ja sammalet ovat jääneet vähemmälle huomiolle (St. Martin & Mallik 2017). Osa putkilokasveilla tehdystä tutkimuksesta voi olla sovellettavissa myös sammalilla, jolloin tutkimuksen putkilokasvipainotteisuudella ei ole merkittävää vaikutusta. Esimerkiksi putkilokasveille kehitetyn Leaf Economics Spectrum -mallin (Wright ym. 2004) kuvaamat keskeisimmät valintatilanteet (engl. trade-off) hiilen ja ravinteiden varastointiin ja käyttöön liittyvien strategioiden välillä vaikuttavat pätevästi myös sammalilla (Grau-Andrés ym. 2022).

Sammalet kuitenkin eroavat putkilokasveista huomattavasti rakenteensa ja fysiologiansa perusteella, joten kaikki putkilokasveilla tehty ominaisuustutkimus ei välttämättä ole suoraan sovellettavissa sammalilla (Stanton & Coe 2021; Coe ym. 2024). Putkilokasveista poiketen esimerkiksi poikilohydrisyys on sammalille tyypillinen piirre: useimmat sammalet eivät juurikaan pysty aktiivisesti säätelemään veden haihtumista versosta, eivätkä siksi säätele vesitasapainoa samoin kuin putkilokasvit (katsauksia mm.

Proctor & Tuba 2002; Charron & Quatrano 2009). Kasvuston kosteus siis pääosin vaihtelee ympäristössä olevan kosteuden mukaan. Toinen poikilohydrisyteen liittyvä piirre on sammalten kyky sietää kuivumista ja palautua fysiologisesti aktiiviseen tilaan, kun vettä on taas saatavilla (Proctor & Tuba 2002; Charron & Quatrano 2009; Pointing ym. 2015). Poikilohydrisyteen ja kuivumisen kestoon liittyvät ominaisuuksien väliset valintatilanteet ovat sammalilla lähtökohtaisesti erilaisia verrattuna putkilokasveihin (Stanton & Coe 2021), joten ominaisuustutkimusta tarvitaan myös sammalilla.

Sammalten ja putkilokasvien välillä voi myös olla eroja niiden vasteissa ympäristön vaihteluun ja muutoksiin. Lajiston muutosten (Becker-Scarpitta ym. 2017) lisäksi myös ominaisuuksien ympäristövasteissa voi olla eroja. Esimerkiksi paikan korkeuden vaihtelu voi vaikuttaa eri tavalla sammal- ja putkilokasviyhteisöjen ominaisuuksiin. Norjassa tehdyssä tutkimuksessa putkilokasveilla lehtien paksuutta kuvaavassa muuttujassa (engl. specific leaf area, SLA) ei tapahtunut huomattavia muutoksia korkeuden kasvaessa, vaikka korkeammalla lehdet vaikuttivatkin olevan paksumpia (Roos ym. 2019). Sammalilla tulos oli päinvastainen (Roos ym. 2019). Putkilokasveilla saadut tulokset eivät siis välttämättä ole sovellettavissa sammalyhteisöihin.

Sammalilla ominaisuustutkimus on selvästi painottunut tiettyihin ympäristöihin ja ekosysteemeihin (Coe ym. 2024). Pohjoiselta pallonpuoliskolta on huomattavasti enemmän julkaistuja ominaisuusmittauksia eteläiseen pallonpuoliskoon verrattuna (Coe ym. 2024). Boreaaliset sekä temperaattiset ilmastovyöhykkeet ovat paremmin edustettuja esimerkiksi alpiinisiin ja merellisiin vyöhykkeisiin verrattuna (Coe ym. 2024). Kasvillisuustyyppien osalta tutkimus on painottunut etenkin temperaattisiin metsiin ja turvetta tuottaviin soihin (engl. peatlands) (Coe ym. 2024).

Fennoskandiassa sammalyhteisöjen ominaisuuksia ja niiden yhteyttä ympäristön vaihteluun on tutkittu jonkin verran Norjan ja Ruotsin vuoristoalueilla, mutta Suomen tunturialueilla ominaisuustutkimus on vähäistä (mutta kts. le Roux ym. 2012, jossa tarkasteltu myös joitakin ominaisuuksia). Toisaalta Suomen tuntureiden puuttomilla paljakka-alueilla kasviyhteisöt voivat paikoin olla hyvin sammalvaltaisia (Kuusisto ym. 2025), ja siten sammalten ekologinen merkitys tärkeä (Eldridge ym. 2023). Tutkimusta tulisikin

suunnata myös sammalten ja muiden perustuottajien ominaisuuksiin, jotta mahdollisia tulevia muutoksia voidaan ymmärtää (Roos ym. 2019; Asplund ym. 2022).

1.2 Sammalten ominaisuuksien yhteys kasvuympäristöön

Sammalilla ominaisuudet ovat usein vahvasti yhteydessä kasvupaikalla vallitseviin ympäristöoloihin, kuten kosteuteen, lämpötilaan, korkeuteen, kasvupaikan avoimuuteen ja valon määrään (mm. Bates 1998; Vittoz ym. 2010; Löbel ym. 2018; Spitale ym. 2020).

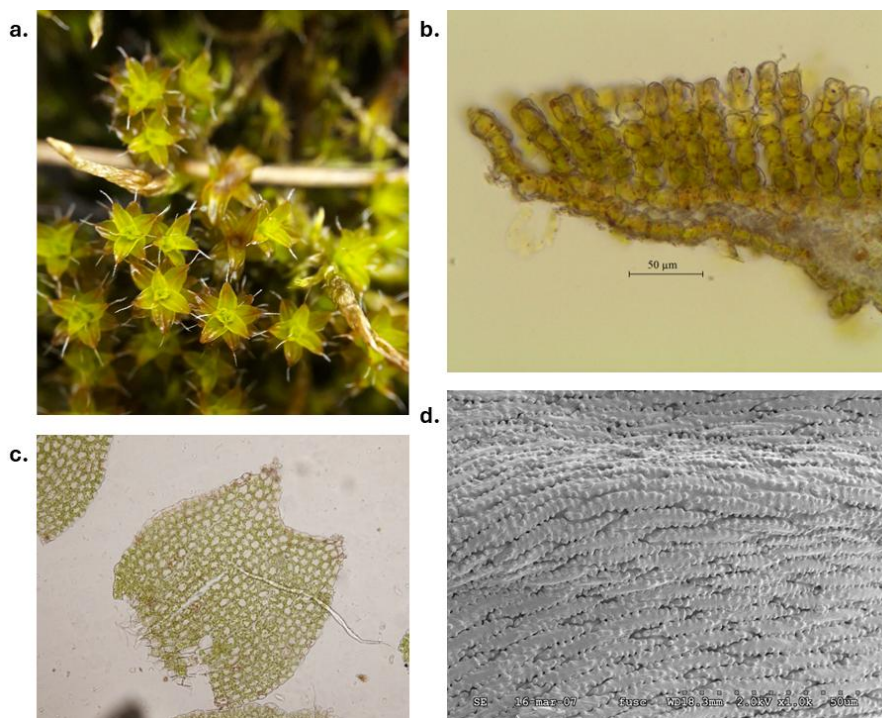
Ominaisuudet on yhdistetty myös lajien sietoalueisiin ja siihen, millaisissa ympäristöissä niitä tavataan (kts. esim. Širka ym. 2019; Piatkowski ym. 2021). Ominaisuuksien ja ympäristön yhteyttä tarkastellaan usein erilaisten ympäristögradienttien avulla. Tutkimusta löytyy etenkin korkeuden yhteydestä sammallajiston ominaisuuksiin (mm. Vittoz ym. 2010; Henriques ym. 2017; Roos ym. 2019; Asplund ym. 2022).

Sammalten poikilohydrisyuden vuoksi etenkin veden saatavuus on paikalla tavattavan lajiston ja niiden ominaisuuksien kannalta keskeinen kasvuympäristön piirre. Sammal-kasvuston kuivuminen vähentää kasvustossa tapahtuvan fotosynteesin määrää, ja kuivumisen jatkuessa fotosynteesi loppuu täysin (Proctor ym. 2007). Fotosynteettinen aktiivisuus kuitenkin yleensä palautuu, kun vettä on jälleen saatavilla (Proctor ym. 2007). Kasvuston pitäminen kosteana mahdollisimman pitkään auttaa pidentämään fotosynteettisesti aktiivista aikaa, ja sammalilla onkin useita vesitalouteen ja veden haihtumisen estoon liittyviä rakenteellisia ominaisuuksia. Esimerkiksi sammalkolonioiden tasolla elinmuoto (engl. life-form tai life form), eli se, miten kolonian muodostavat versot ovat järjestäytyneet, vaikuttaa kolonian vesitalouteen (Bates 1998). Elinmuodon on havaittu vaikuttavan veden haihtumisen nopeuteen (Gimingham & Smith 1971; Elumeeva ym. 2011; Cruz de Carvalho ym. 2019), ja tiiviimmät koloniat kuivuvat yleensä löyhempiä muotoja hitaammin (Elumeeva ym. 2011; Cruz de Carvalho ym. 2019).

Poikilohydrisyuden takia sammalten vesitalouteen liittyvien ominaisuuksien merkitys oletettavasti korostuu etenkin karummissa ja kuivemmissa ympäristöissä. Avoimilla ja kuivemmillä paikoilla pienikokoisista versoista muodostuvien tiiviiden kolonioiden on ehdotettu olevan eduksi, sillä veden haihtuminen on niistä hitaampaa ja siten kolonian fysiologisesti aktiivinen aika pidempi (Elumeeva ym. 2011). Tutkimusten perusteella esi-

merkiksi pystykasvuiset ja tiiviit tyynymäiset ja mattomaiset muodot (engl. mm. cushions, turfs) ovat usein yleisiä kuivilla, avoimilla ja valoisilla paikoilla (esim. Ah-Peng ym. 2014; Širka ym. 2019; Spitale ym. 2020). Toisaalta harvemmat vyyhtimäiset muodot (engl. dendroids, wefts) on yhdistetty varjoisiin ja siten kosteampiin ympäristöihin (esim. Ah-Peng ym. 2014; Širka ym. 2019).

Sammalilla myös yksittäisten versojen tasolla on vesitalouteen liittyviä ominaisuuksia, ja esimerkiksi lehtien rakenteelliset ominaisuudet voivat vaikuttaa lajin vesitalouteen. Lehtisammalilla lehtien karvakärjet (engl. hyaline hair points, kuva 1a) voivat lisätä vedenpidätyskykyä ja ehkäistä veden haihtumista kuivina aikoina (Tao & Zhang 2012). Maksasammalilla jakoisten tai liuskaisten lehdenkärkien (kuva 1c) on ehdotettu toimivan samaan tapaan karvakärkien kanssa (Ah-Peng ym. 2014). Lehtien pintojen soluissa olevat papillit, eli pienet nystymäiset ulokkeet (kuva 1d), voivat edesauttaa vedenottoa ja veden kulkeutumista luomalla kapillaarikanavia lehtien pinnoille (Dilks & Proctor 1979; Proctor 1979 s. 485–489, Proctor 1982 s. 338–341). Lehden pintojen lamellien (kuva 1b), eli ohuiden levymäisten ulokkeiden, puolestaan on ehdotettu fotosynteesin tehostamisen (Proctor 2005) ohella auttavan vähentämään veden haihtumista (Ah-Peng ym. 2014). Lisäksi niiden ajatellaan voivan osallistua kasvuston ulkopinnoilla tapahtuvaan veden kuljetukseen (Huttunen ym. 2018).



Kuva 1. Sammalten lehtien rakenteellisia ominaisuuksia: **a.** karvakärjet, **b.** lamellit, **c.** jakoiset tai liuskaiset lehdet ja **d.** papillit. Kuvassa **a.** on ketopartasammalen (*Syntrichia ruralis* (Hedw.) F. Weber & D. Mohr) vaaleita karvakärkisiä lehtiä. Kuva **b.** esittää poikkileikkauksen hiekkasammaliin (*Pogonatum*-suku) kuuluvan lajin lehdestä. Lamellit erottuvat soluriveinä. Kuvassa **c.** on *Lophozia*-suvun lajin lehti, jonka kärki haarautuu. Kuvassa **d.** näkyy *Cryptopapillaria fuscescens* (Hook.) M. Menzel -lajin papillikasta lehden pinta. Papillit erottuvat nystyinä pitkänomaisten lehden solujen pinnoilla. Kuvat a ja d: Sanna Huttunen, kuva b: Nguyen Thanh Luc ja kuva c: Inka Kuusisto. Kuvia on käytetty niiden omistajien luvalla.

Vesitalouteen liittyvät ominaisuudet voivat vaihdella myös jonkin muun ympäristögradientin sisällä, jos samalla kosteusoloissa tapahtuu muutoksia. Vesitalouteen liittyvissä ominaisuuksissa on havaittu eroja esimerkiksi eri korkeudella sijaitsevien sammalyhteisöjen välillä. Alpeilla tehdyssä tutkimuksessa korkeuden kasvaessa tyynymäisten elinmuotojen havaittiin korvanneen haarautuvasti kasvavista sammalista muodostuneet mattomaiset muodot (engl. mat) (Vittoz ym. 2010). Muutos yhdistettiin kolonioiden vesitalouteen ja kuivuuden lisääntymiseen korkeammalla (Vittoz ym. 2010). Norjassa tehdyssä tutkimuksessa puolestaan sammalten vedenpidätyskyvyn havaittiin laskevan korkeuden kasvaessa (Asplund ym. 2022). Myös Azoreilla tehdyssä tutkimuksessa havaittiin veden säästämiseen ja haihtumisen estoon liittyvien rakenteellisten ominaisuuksien vähentyneen korkeammalla (Henriques ym. 2017). Jälkimmäisessä tutkimuksessa tulos liittyi oletettavasti ilmaston vaihtumiseen kosteammaksi korkeammalle mentäessä (Henriques ym. 2017).

Kosteusolojen lisäksi myös valon määrä on sammalten kannalta olennainen ympäristötekijä, johon esimerkiksi verson pituuden on todettu olevan yhteydessä. Varjoisammissa ympäristöissä, kuten metsissä, löyhistä kolonioista ja suurikokoisista versoista on ehdotettu olevan etua valosta kilpailtaessa (Elumeeva ym. 2011). Tutkimuksissa pidemmät versot on metsäisissä ympäristöissä yhdistetty paikkoihin, joissa ruohovartinen kasvillisuus oli korkeampaa ja siten valoa vähemmän (Kutnar ym. 2023). Valon ohella verson pituus voi kuitenkin olla yhteydessä myös esimerkiksi ympäristöolojen suotuisuuteen, ja verson pituuden on havaittu kasvavan yhdessä syksyisen lämpötilan ja sademäärän kanssa (Löbel ym. 2018).

Valon ohella verson myös kilpailun määrä voi olla yhteydessä lajiston ominaisuuksiin. Verson pituuden on ehdotettu kuvaavan lajin kilpailukykyä (Virtanen, 2014), ja suuresta koosta on oletettavasti etua valosta ja kasvutilasta kilpailtaessa. Etenkin kilpailu putkilokasvien kanssa voi olla keskeinen paikan sammallajistoa (mm. Hanusch 2025; Lin ym. 2025; Mugnai ym. 2026), ja siten ominaisuuksia, määrittävä biottinen ympäristötekijä. Sammalten ajatellaan olevan putkilokasveja heikompia kilpailijoita, ja esimerkiksi alpiinisilla niittymäisillä kasvupaikoilla putkilokasvien ja sammalten välisen kilpailun on havaittu pienentävän sammallajiston monimuotoisuutta (Hanusch 2025; Lin ym. 2025). Kilpailu putkilokasvien kanssa voi liittyä etenkin valoon ja kasvutilaan. Putkilokasvien peittävyden, kasvillisuuden korkeuden sekä valo-olosuhteisiin vaikuttavan kasvillisuuden rakenteellisen monimuotoisuuden on todettu olevan negatiivisesti yhteydessä sammalten lajirunsauteen (Hanusch 2025; Lin ym. 2025; Mugnai ym. 2026). Putkilokasveilla voi kuitenkin olla myös positiivisia vaikutuksia (esim. Ingerpuu ym. 2005).

Sammalilla myös kasvuympäristön vakaus ja ympäristön vaihtelun määrä voivat olla yhteydessä etenkin elinkiertoon liittyviin ominaisuuksiin, kuten elinkierron pituuteen. Pitkikäiset lajit esiintyvät usein vakaammassa ympäristöissä, ja lyhytikäisyys on tyypillisempää häiriöalttiimmassa ympäristöissä (During 1979). Sammalilla sukupolven pituuden on havaittu myös olevan yhteydestä esimerkiksi sukkeksioon (Ódor ym. 2013). Sukkeksion edetessä joidenkin pitkikäisten lajien on todettu yleistyvän ja lyhytikäisten samalla harvinaistuvan (Ódor ym. 2013).

Myös lajien elinkiertostrategioiden oletetaan olevan vahvasti kytköksissä elinympäristöjen pitkäikäisyyteen, vaihteluun sekä vaihtelun ennustettavuuteen (During 1979). Elinkiertostrategia yhdistää useita elinkiertoon liittyviä ominaisuuksia, kuten eliniän pituuden, lisääntymisstrategian ja leviämien, esimerkiksi itiöiden tai itujuvästen (engl. gemmae), koon (During 1979). Yhteen osa-alueeseen käytetyt resurssit ovat pois jostain toisesta osa-alueesta, ja esimerkiksi eliniän ja lisääntymispanoksen välillä on vastakkainasettelu (During 1979). Myös itiöiden kokoon liittyy sammalilla useita kompromisseja. Suurempien itiöiden on todettu sietävän kuivuutta pieniä itiöitä paremmin, mutta toisaalta suuret itiöt itävät pieniä heikommin (Löbel & Rydin 2010). Pienikokoisista itiöistä voi olla etua myös levittäytymisessä uusille alueille, sillä itiön suuren koon on havaittu olevan negatiivisesti yhteydessä lajin esiintymiseen lähialueilla (Virtanen 2014). Edullisin yhdistelmä ominaisuuksia ja siten edullisin elinkiertostrategia riippuu vallitsevista ympäristöoloista.

Duringin (1979) elinkiertostrategioiden luokittelu kattaa kuusi strategiaa. Luokittelu on vanha, mutta edelleen käytössä sammaltutkimuksessa (kts. esim. Kutnar ym. 2023; van Zuijlen ym. 2024). Hyvin lyhytikäiset lajit (engl. fugitives) ovat esiintyvät yleensä lyhytikäisissä elinympäristöissä, joiden esiintymistä on erittäin haastavaa ennustaa (During 1979). Ne esiintyvät tyypillisesti sukkession alkuvaiheessa. Myös kolonisoijalajit (engl. colonists) ovat suhteellisen lyhytikäisiä, ja esiintyvät usein sukkession alkuvaiheessa (During 1979). Kolonisoijalajit panostavat tehokkaaseen lisääntymiseen. Lyhytikäiset satelliittilajit (engl. annual shuttle species) puolestaan esiintyvät yleensä lyhytikäisissä 1–2 vuotta kestävässä elinympäristöissä, jotka silti ennustettavasti ilmaantuvat uudelleen lähialueelle (During 1979). Lyhytikäiset satelliittilajit esiintyvät usein myös voimakkaasti vuodenaikojen mukaan vaihtelevissa ympäristöissä, joissa ne viettävät epäsuotuisan kauden pelkkinä itiöinä (During 1979).

Pitkäikäiset satelliittilajit (engl. perennial shuttle species) ovat nimensä mukaisesti pitkäikäisempiä. Ne esiintyvät usein melko vakaisissa ympäristöissä, jotka kuitenkin ennustettavasti häviävät tietyn ajan jälkeen (During 1979). Tyypillisiä kasvupaikkoja ovat esimerkiksi puiden rungot ja oksat. Duringin (1979) strategioista monivuotiset lajit (engl.

perennials) ovat pitkäikäisimpiä, ja esiintyvät yleensä hyvin vakaisissa ympäristöissä. Monivuotiset lajit sietävät kuitenkin säännöllistä ja ennustettavaa ympäristön vaihtelua (During 1979).

Rakenteellisten ja elinkierto-ominaisuuksien tavoin myös jotkin lisääntymiseen liittyvät ominaisuudet, kuten suvullisen ja suvuttoman lisääntymisen yleisyys, voivat olla yhteydessä kasvuympäristöön. Suvullinen lisääntyminen on keskimäärin vähäisempää pohjoisimmilla alueilla, ja esimerkiksi monet polaarialueiden sammalpopulaatiot lisääntyvät lähinnä kasvullisesti (Longton 1988). Suvullisen lisääntymisen ajatellaan olevan suvutonta lisääntymistä herkempää matalille lämpötiloille (mm. Löbel ym. 2018), mikä voi vaikuttaa sen yleisyyteen kylmemmillä alueilla. Esimerkiksi Norjassa suvullisen lisääntymisen havaittiin olleen yleisempää lauhkeilla mereisillä alueilla verrattuna mantereisiin alpiinisiin alueisiin (Austrheim ym. 2005). Suvullinen lisääntyminen ylläpitää geneettistä monimuotoisuutta, mutta äärevämmissä ympäristöissä kasvullisen lisääntymisen yleisyys voi olla tärkeä ominaisuus populaatioiden säilymisen kannalta. Osa lajeista myös tuottaa erillisiä kasvullisen lisääntymisen rakenteita, kuten itujuväsiä (engl. gemmae), joista voi olla etua korkean itämispotentiaalin vuoksi (Löbel & Rydin 2010).

1.3 Toiminnallinen monimuotoisuus ja sen vaihtelu eri ympäristöissä

Yhteisössä esiintyvien ominaisuuksien lisäksi voidaan tarkastella myös yhteisön toiminnallista monimuotoisuutta (engl. functional diversity). Se kuvaa, millaisia toiminnallisia ominaisuuksia ja ominaisuusarvoja yhteisössä esiintyy, ja kuinka paljon arvoissa on vaihtelua (Díaz & Cabido 2001). Toiminnallinen monimuotoisuus voi vaikuttaa ekosysteemien prosesseihin ja yhteisöjen toimintaan. Putkilokasveilla korkeampi monimuotoisuus on yhdistetty esimerkiksi nopeampaan karikkeen hajoamiseen (Yang ym. 2026), millä puolestaan voi olla vaikutusta hiilen kiertoon.

Toiminnallista monimuotoisuutta voidaan tarkastella joko yhtenä kokonaisuutena tai se voidaan jakaa erillisiin komponentteihin, jotka kuvaavat monimuotoisuutta eri näkökulmista. Eräs usein käytetty jako on Masonin ja kumppaneiden (2005) esittämä kokonaisuus, jossa toiminnallinen monimuotoisuus jaetaan kolmeen eri komponenttiin. Komponentit yhdessä kuvaavat yhteisöjen sisäistä monimuotoisuutta ja sitä, miten lajit ovat toiminnallisten ominaisuuksiensa näkökulmasta jakautuneet täyttämään käytössä

olevan ekolokerotilan (Mason ym. 2005). Laskennallisesti komponentteja voidaan mitata indeksien avulla (Villéger ym. 2008; Laliberté & Legendre 2010).

Masonin ja kumppaneiden (2005) komponenteista ensimmäinen kuvaa sitä, kuinka suuri osa toiminnallisesta ekolokerotilasta on yhteisön lajien käytössä (functional richness), ja vertautuu lajimonimuotoisuuden lajimääriä mittaavaan komponenttiin (engl. species richness). Toinen komponentti (functional evenness) puolestaan kuvaa, kuinka tasaisesti yhteisön lajien käytössä oleva ekolokerotila on täytetty. Se muistuttaa lajimonimuotoisuuden komponenttia, joka kuvaa kuinka tasaisesti yhteisön lajien runsaussuhteet ovat jakautuneet yhteisössä (Mason ym. 2005). Tulkinallisesti komponentti liittyy siihen, kuinka tehokkaasti ekolokerotila on lajien käytössä (Mason ym. 2005). Kolmas Masonin ja kumppaneiden (2005) komponenteista mittaa lajien ominaisuusarvojen poikkeavuutta toisistaan (functional divergence). Se siis liittyy siihen, kuinka erilaisia yhteisön lajien ekolokerot ovat keskenään (Mason ym. 2005).

Yksittäisten ominaisuuksien tavoin myös toiminnallinen monimuotoisuus voi vaihdella eri ympäristöissä. Sammalilla toiminnallista monimuotoisuutta on tutkittu etenkin suhteessa kasvupaikan korkeuteen. Esimerkiksi Norjassa tehdyssä tutkimuksessa sammalajiston keskinäinen toiminnallinen erilaisuus kasvoi korkeuden mukana (Asplund ym. 2022). Korkeammalla sijainneet sammalyhteisöt olivat siis toiminnallisilta ominaisuuksiltaan monimuotoisempia kuin matalammalla sijainneilla kasvupaikoilla. Azoreilla tehdyssä tutkimuksessa functional evenness -komponenttia mittaavan indeksin arvot puolestaan laskivat korkeuden kasvaessa, samoin lehtisammalten functional divergence -indeksin arvot (Henriques ym. 2017). Korkeammalla kasvavien yksittäisten sammalyhteisöjen lajisto oli siis yhteisöjen sisällä ominaisuuksiltaan samankaltaisempaa ja jakautunut täyttämään toiminnallisen ekolokerotilan epätasaisemmin verrattuna matalammalla kasvaviin yhteisöihin.

1.4 Tutkimusympäristönä lumenviipymät

Sammalten ominaisuuksien ja toiminnallisen monimuotoisuuden kannalta lumenviipymät ovat Suomessa kiinnostava tutkimuskohde, sillä niissä sammalten osuus voi paikoitellen olla suuri (Pääkkö ym. 2018; Kuusisto ym. 2025). Lumenviipymillä tarkoitetaan paikkoja, jotka vapautuvat lumesta huomattavasti muuta ympäristöä myöhemmin

(Pääkkö ym. 2018). Niissä lumi sulaa aikaisintaan kesäkuun loppupuolella ja viimeistään elokuun aikana (Pääkkö ym. 2018). Lumenviipymien paikoittaisen sammalvaltaisuuden vuoksi sammalten ekologinen merkitys voi olla niissä huomattava. Sammalten vaikutus voi heijastua esimerkiksi ekosysteemin toimintoihin. Pohjoisilla ja vuoristoisilla alueilla sammalten tiedetään vaikuttavan muun muassa ekosysteemien hiilen ja veden kiertoon sekä lämpötiloihin (Douma ym. 2007; Blok ym. 2011; Street ym. 2013; Jaroszynska ym. 2023; Nakatsubo ym. 2023).

Suomessa lumenviipymiä tavataan Lapin tunturialueilla (Pääkkö ym. 2018), mutta vastaavanlaisia kasvuympäristöjä (engl. snowbeds) esiintyy myös vuoristoisilla alueilla. Lumenviipymiä syntyy tavallisesti paikkoihin, joihin lunta kertyy talven aikana (Pääkkö ym. 2018). Suomalaisessa kasviyhteisöjen luokittelussa lumenviipymät muodostavat oman luontotyyppiryhmänsä, joka voidaan edelleen jakaa useampaan alatyyppiin (Pääkkö ym. 2018). Suomen tunturialueilla lumenviipymiä esiintyy puurajan yläpuolella kaikilla paljalkan, eli tunturien lakien puuttomien alueiden, vyöhykkeillä (Pääkkö ym. 2018). Lumenviipymät ovat yleisimpiä keski- ja yläpaljakalla, mutta joitakin tyyppisiä esiintyy paikallisesti myös hemioroarktisella vyöhykkeellä (Pääkkö ym. 2018). Se sijaitsee tunturipaljakan alapuolella mutta boreaalisen metsävyöhykkeen yläpuolella. Suomessa lumenviipymät ovat laajimmillaan ja monimuotoisimmillaan Käsivarren suurtunturialueella (Pääkkö ym. 2018). Muualla niitä esiintyy Utsjoen, Lemmenjoen ja Pallas-Yllästunturin alueella, Inarin pohjoisosissa sekä Urho Kekkosen kansallispuistoissa (Pääkkö ym. 2018).

Lumenviipymät ovat tyypillisesti ympäristöään kosteampia kasvupaikkoja. Osa lumenviipymätyypeistä säilyy kosteina koko kasvukauden ajan, osa puolestaan kuivuu kasvukauden edetessä (Pääkkö ym. 2018). Vuoristoalueiden lumenviipymissä etenkin aikaisemmin sulavilla paikoilla kasvillisuuden kokeman kuivuusstressin ajatellaan mahdollisesti lisääntyvän kasvukauden edetessä ja sulamisvesien ehtyessä (Björk & Molau 2007). Kosteuden lisäksi lumenviipymille on tyypillistä ympäröiviä alueita lyhyempi kasvukausi, sillä lumi säilyy maassa kauemmin (Pääkkö ym. 2018).

Lumenviipymien lajisto poikkeaa ympäröivien kasvupaikkojen lajistosta, ja kasvillisuus voi olla paikoitellen hyvin sammalvaltaista (Pääkkö ym. 2018; Kuusisto ym. 2025). Lumensulamisajankohta ja maaperän keskimääräinen maksimilämpötila määrittävät kasvillisuuden pienipiirteistä jakautumista ja peittävyttä lumenviipymäisillä kasvupaikoilla (Heegaard 2002; Schöb ym. 2009; Domènech ym. 2016). Lumensulamisajankohdan vaikutus kasvillisuuteen voi myös olla riippuvainen paikan korkeudesta (Heegaard 2002; Heegaard & Vandvik 2004). Lumenviipymiin erikoistuneet putkilokasvi- ja sammallajit voisivat usein kasvaa myös aikaisemmin lumesta vapautuvilla paikoilla (Heegaard 2002). Kilpailu paljakan muiden lajien kanssa voi kuitenkin estää niitä esiintymästä aikaisemmin sulavissa paikoissa (Heegaard 2002; Heegaard & Vandvik 2004). Sammalten kannalta etenkin kilpailu putkilokasvien kanssa on oletettavasti keskeinen paljakan lajistoa määrittävä tekijä, sillä sammalia pidetään putkilokasveja heikompina kilpailijoina (Hanusch 2025; Lin ym. 2025; Mugnai ym. 2026).

Suomessa lumenviipymät on määritetty äärimmäisen uhanalaiseksi luontotyyppiryhmäksi, ja yksittäiset lumenviipymätyypit on arvioitu joko äärimmäisen uhanalaisiksi tai uhanalaisiksi (Pääkkö ym. 2018). Ilmastonmuutos on tärkein syy uhanalaistumisen taustalla sekä suurin uhkatekijä lumenviipymien säilymiselle (Pääkkö ym. 2018). Jos Kansainvälisen ilmastopaneelin (IPCC) ilmastoskenaario RCP4.5 toteutuu, lumenviipymien esiintymisalueen ennustetaan pienenevän 76 prosenttia ja levinneisyysalueen jopa 84–95 prosenttia (Pääkkö ym. 2018). Tulevaisuudessa etenkin keväisin vesisateiden runsastuminen lumisateisiin nähden saattaa nopeuttaa lumen sulamista (Kivinen ym. 2012), mikä puolestaan voi olla uhka lumenviipymien ja niille tunnusomaisen kasvilisuuden säilymiselle. Ilmastonmuutoksen muodostamasta uhasta huolimatta ilmastomuutostutkimus lumenviipymiin liittyen on maailmanlaajuisesti vähäistä (Verrall & Pickering 2020).

1.5 Tutkimuskysymykset, hypoteesit ja työn tavoite

Pro gradu -työssäni tarkastelen, kuinka Suomen Lapin tunturipaljakan sammalyhteisöjen ominaisuudet ja toiminnallinen monimuotoisuus vaihtelevat lumenviipymästä tunturikankaalle sijoittuvalla lumenviipymägradientilla, ja onko mahdollinen vaihtelu yhteydessä kasvupaikan lumenviipymäisyteen, korkeuteen merenpinnasta, lumensulamisaikankohtaan tai putkilokasvien peittävyteen. Tutkimuskysymykseni ovat:

1. Esiintyykö tunturien sammalyhteisöjen lajistossa ja lajiston ominaisuuksissa eroja lumenviipymägradientilla?
2. Mitkä ympäristötekijät selittävät mahdollisia eroja sammalyhteisöjen ominaisuuksissa lumenviipymägradientilla?
3. Eroaako sammalyhteisöjen toiminnallinen monimuotoisuus paljakan sammalyhteisöjen välillä, ja mitkä ympäristötekijät ovat yhteydessä mahdollisiin eroihin?

Oletan, että tunturipaljakan sammalyhteisöjen lajisto ja täten ominaisuudet vaihtelevat lumenviipymägradientilla lumenviipymien ja tunturikankaiden poikkeavien ympäristöolojen vuoksi. Lumenviipymissä kasvukausi on tyypillisesti ympäröiviä tunturikankaita lyhyempi, ja ne ovat verrattain kosteita (Pääkkö ym. 2018). Lajien ominaisuudet ovat tärkeitä sopeutumisessa kasvuympäristöön (esim. Bates 1998) ja siksi niiden voi olettaa vaihtelevan lumenviipymägradientilla. Vaikutus saattaa näkyä esimerkiksi vesitalouteen liittyvissä ominaisuuksissa, kuten elinmuodoissa tai lehtien rakenteellisissa ominaisuuksissa. Esimerkiksi tiiviimmät tyynymäiset ja mattomaiset muodot vaikuttavat olevan yleisiä kuivemmissä ja löyhemmät vyyhtimäiset muodot kosteammissa ympäristöissä (Ah-Peng ym. 2014; Širka ym. 2019).

Oletan myös, että lumenviipymäisyyden ohella etenkin lumenviipymän lumensulamisaikankohdalla voi olla vaikutusta sammalyhteisöjen ominaisuuksiin. Lumensulamisaikankohda vaikuttaa keskeisesti kasvukauden pituuteen ja siten paikan kasvuoloihin, mikä oletettavasti heijastuu lajiston ominaisuuksiin. Lisäksi aikaisempien tutkimusten (mm. Asplund ym. 2022) perusteella oletan, että kasvupaikan korkeudella on vaikutusta ominaisuusarvoihin. Myös putkilokasvien on havaittu vaikuttavan paikalliseen sammallajis-

toon (Hanusch 2025; Lin ym. 2025; Mugnai ym. 2026), ja siksi oletan, että myös putkilokasvien peittävyydellä saattaa olla vaikutusta sammalten ominaisuuksiin. Vaikutus saattaa näkyä etenkin kilpailuun liittyvissä ominaisuuksissa, sillä sammalia pidetään putkilokasveja heikompina kilpailijoina (Hanusch 2025; Lin ym. 2025; Mugnai ym. 2026).

Myös toiminnallisessa monimuotoisuudessa oletettavasti esiintyy eroja lumenviipymägradientilla. Lumenviipymät ovat kasvuoloiltaan ääreviä, joten mahdollisesti ominaisuuksiltaan vain tietyntyyppiset lajit selviytyvät niissä. Aikaisempien tutkimusten perusteella toiminnallisessa monimuotoisuudessa voi olla eroja myös eri korkeuksilla sijaitsevilla tutkimuspaikoilla (Henriques ym. 2017; Asplund ym. 2022). Mahdollisen eron suunnasta kuitenkin on ristiriitaisia tuloksia, joten sen ennustaminen on haastavaa.

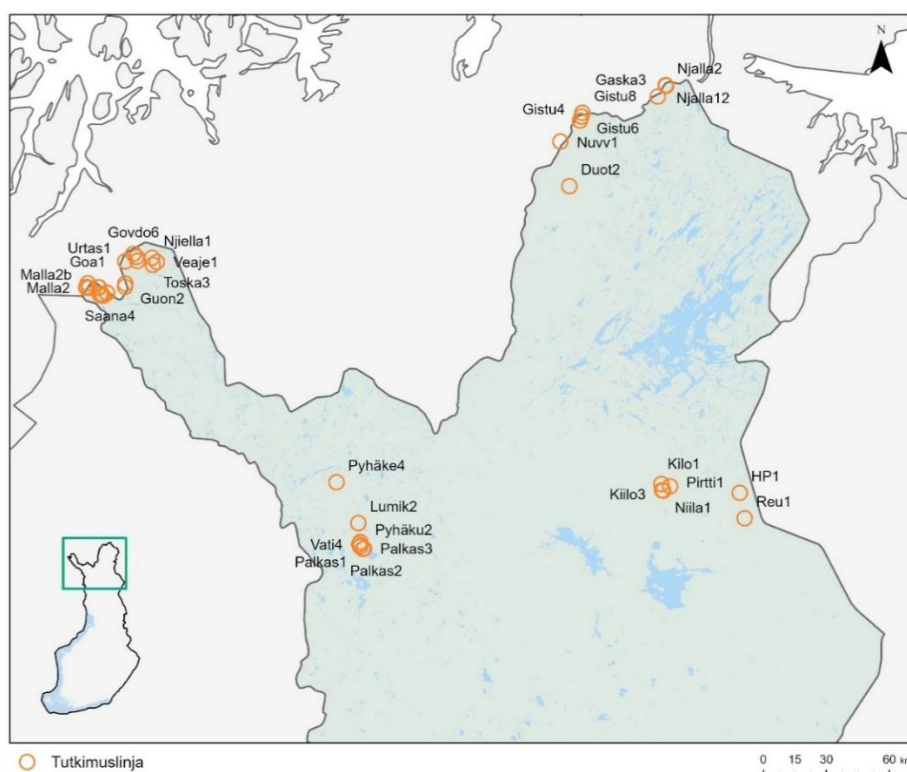
Pro Gradu -työni tavoitteena on tuottaa lisää tietoa tunturialueiden sammalyhteisöjen ekologiasta ja ominaisuuksista sekä selvittää miten paikan lumenviipymäisyys, lumen sulamisajankohta ja korkeus merenpinnasta vaikuttavat paljakan sammalyhteisöjen ominaisuuksiin. Lajien ominaisuuksilla on merkitystä sen kannalta, kuinka ne sopeutuvat ympäristöönsä sekä reagoivat mahdollisiin muutoksiin ympäristössään (esim. Bates 1998; Roos ym. 2019). Lisäksi yhteisöissä esiintyvien lajien ominaisuuksilla voi olla vaikutusta myös ekosysteemien toiminnan kannalta esimerkiksi veden (Gall ym. 2026), ravinteiden sekä hiilen kiertoon liittyen joko suoraan (Eldridge ym. 2023) tai mahdollisesti epäsuorasti (Piatkowski ym. 2021). Ominaisuuksia tarkastelemalla voidaan saada viitteitä siitä, miten lajit mahdollisesti vastaavat esimerkiksi ilmastonmuutoksen vaikutuksiin elinympäristössään.

2 Aineisto ja menetelmät

2.1 Aineisto

2.1.1 Kasvillisuusaineisto

Pro gradu -työssä käyttämäni kasvillisuusaineisto kerättiin *Lumenviipymien kasvillisuusyhteisöjen ja lajiston seurannat uhanalaisuusarvioinnin tukena* -hankkeen yhteydessä vuosina 2021–2022 (Puutteellisesti tunnettujen luontotyyppien ja lajien tutkimusohjelma; Huttunen ym. 2023). Sain aineiston käyttöni suhteellisen kokonaisuutena, mutta täydensin siihen joitakin tietoja. Aineisto kerättiin Pallas-Ounastunturien, Urho Kekkonen kansallispuiston ja Utsjoen alueelta sekä Enontekiön suurtunturialueelta (kuva 2). Aineistoa kerättiin satelliittikuvien perusteella myöhään lumesta vapautuvilta paikoilta, joissa havaittiin maastossa lumenviipymien kasvillisuustyppejä.



Kuva 2. Kartta aineiston tutkimuslinjoista (n=42). Tutkimuslinjat on merkitty oransseilla ympyröillä. Kuvan luettavuuden parantamiseksi kaikkien tutkimuslinjojen nimet eivät ole näkyvissä, mutta linjan merkinä olevat ympyrät ovat. Avointen kartta-aineistojen lähteet: Taustakartta © Natural Earth, *Admin 0 – Countries* 2009 (versio 5.1.1). Suomen valtion rajat © Maanmittauslaitos 2024, *Hallinnolliset aluejaot 1:10 000*. Vesistöaineistot © SYKE 2024, *Ranta10 – Järvet ja Ranta10 – Meret ja merisaaret*.

Kasvillisuusaineistoon kuului 42 tutkimuslinjaa, joiden varrelle sijoitettiin tasaisin välein kahdeksan 0,8 x 0,8 metrin kokoista kasvillisuusruutua. Tutkimuslinjat aseteltiin maastossa siten, että linjan toinen pää oli tunturikankaan tai -niityn puolella ja toinen pää varsinaisen lumenviipymän keskiosassa. Aineiston tutkimuslinjat olivat siis vaihettumalinjoja, joiden kasvillisuus muuttui linjan varrella tunturikankaasta tai -niitystä lumenviipymäkasvillisuudeksi. Suurikokoisimmilla lumenviipymillä tutkimuslinja kulki lumenviipymän keskiosasta vain sen laidalle saakka. Osa linjoista puolestaan ulottui lumenviipymästä niukkalumiselle tunturikankaalle tai -niitylle saakka.

Tutkimuslinjojen pituus vaihteli 15 ja 50 metrin välillä, ja kahden vierekkäisen ruudun välinen etäisyys oli vähintään 1,2 metriä. Lyhimpiä tutkimuslinjoja oli aineistossa vähän, joten suurimmalta osin ruutujen välinen etäisyys oli suurempi. Tunturikasvillisuudelle on tyypillistä pienipiirteisyys, ja paikallisella topografialla on havaittu olevan vaikutusta eri putkilokasvi- ja sammalryhmien lajirikkauteen (mm. Bruun ym. 2006). Aineistossani ruutujen kasvillisuus voi siis oletettavasti erota myös kahden suhteellisen lähekkäin olevan ruudun välillä. Myös Bruun ja kumppanit (2006) käyttivät vastaavanlaisia kahdeksasta ruudusta koostuvia tutkimuslinjoja. Heidän linjansa olivat aina 15 metriä pitkiä, mikä vastasi käyttämäni aineiston lyhimpiä tutkimuslinjoja.

Maastotöiden aikana aineiston kerääjät määrittivät kultakin kasvillisuusruudulta sammal-, putkilokasvi- ja jäkälälajiston sekä kunkin lajin suhteellisen peittävyden ruudun pinta-alasta. Sammalista ja jäkäläistä kerättiin maastotöiden aikana näytteet, jotka määritettiin myöhemmin mikroskoopin avulla. Suurin osa aineiston lajihavainnoista määritettiin lajitasolle saakka, mutta joidenkin haastavien lajien kohdalla jäätiin sukutasolle. Käytin työssäni ruutukohtaisia laji- tai sukutaso havaintoja sammalista. Käyttämäni sammalaineistoon kuului yhteensä 180 taksonia, joista 155 oli tarkkoja lajimäärytyksiä. Aineiston tarkat lajimäärytykset kuuluivat 89 sukuun. Ruutujen lajimäärä vaihteli kolmesta 25:een, ja lajimäärän ruutukohtainen keskiarvo oli $10,56 \pm 3,96$ lajia (keskiarvo \pm keskihajonta). Lisäksi käyttämäni kasvillisuusaineistoon kuului tieto putkilokasvien suhteellisesta osuudesta kasvillisuuden kokonaispeittävydestä.

Kahdelta tutkimuslinjalta puuttui sammalnäytteitä yksittäisiltä ruuduilta, joten epävarmoja maastomäärittäjiä oli mahdotonta tarkistaa jälkikäteen. Kyseisten ruutujen aineistoa ei voitu pitää täysin luotettavana, joten poistin tutkimuslinjoilta Gistu8 ja Nuvv1 kummaltakin yhden ruudun. Lopulliseen aineistooni kuului siis yhteensä 334 tutkimusruutua, joista 64 oli Pallas-Ounastuntureilta, 48 Saariselältä ja 62 Utsjoelta ja 160 Enontekiön suurtunturialueelta.

Kasvillisuustietojen lisäksi aineiston kerääjät määrittivät jokaiselta tutkimuslinjalta maastotöiden aikana kyseistä paikkaa kuvaavia ympäristömuuttujia. Ympäristötietojen kerääminen on esitetty tarkemmin Huttunen ym. (2023) raportissa. Käytössäni olevaan aineistoon kuului tieto paikan luontotyyppistä, korkeudesta metreinä merenpinnan yläpuolella, lumenviipymän keskimääräisestä lumensulamisaikajankohdasta sekä tunturi-
vyöhykkeestä, jolla kyseinen tutkimuslinja sijaitti. Lisäksi kullekin tutkimuslinjalle määritettiin kompassin avulla rinteiden suunta asteina. Aineistoon kuului myös ruudun paikka tutkimuslinjalla kuvaava topoluokka-niminen muuttuja. Se sai järjestyksessä arvot 1–8 siten, että linjan tunturikankaan tai -niityn päädyn ensimmäinen ruutu sai arvon 1 ja linjan toisessa päässä lumenviipymän keskiosaan sijoitettu ruutu sai arvon 8. Käytin lopullisissa analyyseissä ympäristömuuttujista topoluokkaa, paikan korkeutta, keskimääräistä lumensulamisaikajankohtaa ja tutkimusruutujen luontotyyppiä.

Kunkin tutkimuslinjan korkeus metreinä merenpinnasta oli määritetty käyttööni saamaani aineistoon Maanmittauslaitoksen tuottaman rasterimuotoisen kahden metrin korkeusmallin (korkeusmalli 2 m) avulla. Lopulliseen aineistoon korkeustiedot määritettiin metrin tarkkuudella tutkimuslinjan lumenviipymäisen pään koordinaattien mukaan. Tarkistin myös itse joitakin korkeustietoja. Korkeus oli tutkimuslinjakohtainen, sillä tutkimuslinjan sisäiset korkeuserot olivat useimmiten pieniä. Tutkimuslinjojen korkeus metreinä merenpinnasta vaihteli 274–1140 metrin välillä (keskiarvo 655,3 m ja keskihajonta 223,05 m). Keskimäärin korkeimmalla sijainneet tutkimuslinjat olivat Enontekiön suurtunturialueella ja matalimmalla sijainneet linjat Utsjoella (liite 1).

Lumensulamisaikajankohta oli määritetty käyttööni saamaani aineistoon Suomen Ympäristökeskuksen (SYKE) tuottaman keskimääräistä lumensulamisaikajankohtaa kuvaavan paikkatietoaineiston perusteella. SYKE:n paikkatietoaineisto on tuotettu vuosien 2018–

2021 Google Earth Engine Sentinel 2 -satelliittikuva-arkiston pohjalta. Alkuperäisessä aineistossa lumenviipymät oli jaettu lumensulamisaikojen perusteella kahdeksaan luokkaan, jotka oli muutettu numeerisiksi (Huttunen ym. 2023). Käyttämäni aineiston tutkimuslinjat kuuluivat sulaluokkiin 1–5, ja yleisin sulaluokka oli luokka 3 (taulukko 1). Aineiston yksittäisten lumenviipymien sulaluokat oli määritetty silmämääräisesti tutkimuslinjan kohdalla yleisimmän luokan mukaan. Linjan sulaluokka siis kerro kyseisen paikan absoluuttista sulamisajankohtaa, ja aikaisin sulavien paikkojen lähistöllä saattoi olla myös myöhään sulavia paikkoja (Huttunen ym. 2023). Käyttämässäni aineistossa sulaluokka oli tutkimuslinjakohtainen, sillä SYKE:n aineiston spatiaalinen resoluutio on 20 metriä, eikä yksittäisten ruutujen sulaluokkia ollut mahdollista määrittää luotettavasti.

Taulukko 1. Aineiston sulaluokat, niitä vastaavat lumensulamisaikojen kohdat, eri sulaluokkiin kuuluvien tutkimuslinjojen lukumäärät sekä sulaluokkiin kuuluvien tutkimusruutujen jakautuminen alueittain. Sulaluokkien määrittely perustuu Suomen Ympäristökeskuksen paikkatietoaineistoon. Lyhenne ”Pallas” tarkoittaa Pallas-Ounastunturien aluetta, ”UKK” Urho Kekkosen kansallispuistoa ja ”Enontekiö” Enontekiön suurtunturialuetta, toisin sanoen Käsivarren Lappia.

Sula-luokka	Sulamisaikajankohta	Tutkimuslinjoja	Utsjoki (ruutuja)	Pallas (ruutuja)	UKK (ruutuja)	Enontekiö (ruutuja)
1	1.6.–15.6.	3	14	0	0	0
2	8.6.–22.6.	10	24	16	8	32
3	15.6.–29.6.	16	24	24	24	56
4	22.6.–6.7.	7	0	24	8	24
5	29.6.–13.7.	6	0	0	0	48

Aineiston kerääjät määrittivät tutkimuspaikkojen luontotyypit maastossa Suomen Luontotyyppien Punaisen kirjan toisen osan (Pääkkö ym. 2018) mukaan tutkimuslinjan lumenviipymäisen pään kasvillisuuden perusteella. Aineiston luontotyypit vastasivat pääosin Suomen luontotyyppien uhanalaisuusarvioinneissa käytettävää luontotyyppiä. Mukana oli kuitenkin myös kolme lumenviipymätyyppiä (kiviset lumenviipymät, varpuiset lumenviipymät ja tunturivihvilä-maksasammallumenviipymät), jotka eivät vastanneet Suomen Luontotyyppien punaisen kirjan toisen osan (Pääkkö ym. 2018) kuvauksia. Alkuperäisessä aineistossa ne oli siksi erotettu omiksi lumenviipymätyypeikseen (Huttunen ym. 2023). Omassa aineistossani yhdistin joitakin luontotyyppiä toisiinsa niiden vähäisen määrän takia helpottaakseni analyyseni. Yhdistin varpuiset lumenviipymät (1

tutkimuslinja) ja tunturivihvilä-maksasammallumenviipymät (3 tutkimuslinjaa) matalasaraisiin ja -heinäisiin lumenviipymiin. Lisäksi yhdistin kiviset lumenviipymät (3 tutkimuslinjaa) ja jääleinikkilumenviipymät (3 tutkimuslinjaa) karuihin sammallumenviipymiin. Yhdistin myös ravinteiset pienruoholumenviipymät (5 tutkimuslinjaa) ja ravinteiset kangasmaiset lumenviipymät (1 tutkimuslinja) yhdeksi luokaksi, jota kutsuin nimellä ravinteiset lumenviipymät. Aineistoni luontotyypit on esitetty taulukossa 2.

Taulukko 2. Tutkimuslinjojen luontotyypit ja niihin kuuluvien tutkimuslinjojen ja -ruutujen lukumäärä.

Luontotyyppi	Tutkimuslinjoja	Tutkimusruutuja
Karut sammallumenviipymät	17	134
Matalasaraiset ja -heinäiset lumenviipymät	11	88
Ravinteiset lumenviipymät	6	48
Vaivaispajulumenviipymät	8	64

2.1.2 Ominaisuusaineisto

Kasvillisuusaineiston lisäksi käytin työssäni aineistoa sammallajien ominaisuuksista. Käyttämäni aineisto on suurimmaksi osaksi peräisin BET-tietokannasta (Bryophytes of Europe Traits), johon on koottu Euroopan sammallajien ominaisuusarvoja (van Zuijlen ym. 2023). Lisäksi täydensin ohjaajieni avustuksella tietokantaa kirjallisuuden pohjalta.

Valitsin työhöni pohjoisen sammallajiston ekologian kannalta olennaiselta vaikuttavia ominaisuuksia kirjallisuuden sekä ohjaajieni asiantuntemuksen perusteella. Pysin valitsemaan ominaisuuksia, joilla todennäköisesti on jokin yhteys vallitseviin ympäristöoloihin. Aineistooni kuului 1) yleisiä morfologisia ominaisuuksia (verson tai gametofyytin koko ja toiminnallinen ryhmä), 2) vesitalouteen yhdistettyjä lehden rakenteellisia ominaisuuksia (papillit, karvakärjet, lamellit ja jakoisuus/liuskaisuus), 3) elinkiertoon liittyviä ominaisuuksia (sukupolven pituus, elinkiertostrategia ja r/K-strategia), 4) lisääntymiseen liittyviä ominaisuuksia (lisääntymisstrategia, sporofyyttien yleisyys ja itiön koko, kasvullisen lisääntymisen rakenteet), 5) indikaattoriarvoja (Ellenberg-indikaattoriarvot valolle, lämpötilalle, kosteudelle, maaperän pH-arvolle ja ravinteisuudelle) ja 6) tieto lajin mahdollisesti tuottamista sekundaaripigmenteistä. Ominaisuudet sekä niiden luokat, mittayksiköt ja aineiston lähde on esitetty taulukossa 3.

Lopulliseen aineistooni kuului 19 ominaisuutta. Myös aikaisemmissa kasveilla tehdyissä tutkimuksissa on käytetty noin 15–20 ominaisuutta (kts. esim. Kutnar ym. 2023; Mastrogiani ym. 2021), ja jopa yli 20 ominaisuutta on tarkasteltu (Aguiar ym. 2013). BET-tietokannan ominaisuusaineistossa ei ole kaikkia ominaisuustietoja jokaiselle tietokannassa esiintyvälle lajille. 17,3 % ominaisuustiedoista puuttuu, eivätkä puuttuvat arvot ole jakautuneet tasaisesti ominaisuuksien välille (van Zuijlen ym. 2023). Sammalaineiston yleisimmille lajeille ominaisuusarvoja löytyi kuitenkin suhteellisen kattavasti. Valitsin aineistooni vain ominaisuuksia, joissa puutteita oli analyysien kannalta siedettävä määrä. Lopullisessa aineistossani 6 prosenttia lajien ominaisuustiedoista jäi puuttumaan. Puuttuvien ominaisuustietojen osuudet on esitetty tarkemmin liitteessä 2.

Taulukko 3. Työhöni valitut ominaisuudet sekä niiden mitta-asteikko, mahdolliset luokat ja aineiston lähde. Aineiston lähteistä on käytetty seuraavia lyhenteitä: 1 = BET-tietokanta, van Zuijlen ym. 2023; 2 = Lett ym. 2022; 3 = Damsholt 2002; Hallingbäck ym. 2006; Hallingbäck ym. 2008; Hedenäs ym. 2014; Lönnell ym. 2019.

Ominaisuus	Kategoria	Lisätieto	Lähde
Koko	Morfologinen, verso	Verson tai gametofyytin keskimääräinen koko millimetreinä (mm).	1
Toiminnallinen ryhmä	Morfologinen, kolonia	Kuusi luokkaa: LW (maksasammalet), Sp (rahkasammalet), Po (<i>Polytrichaceae</i> -heimo), CU (tyynymäiset), TR (mattomaiset) ja BR (haaroituneet).	2, mutta luokkia yhdistetty toisiinsa.
Papillit	Morfologinen, lehti	Onko lehden soluissa papilleja. 0 = ei ja 1 = kyllä.	3
Karvakärjet	Morfologinen, lehti	Onko lehden lavan päässä karvakärki. 0 = ei ja 1 = kyllä. Lehtisammalten ominaisuus.	3
Lamellit	Morfologinen, lehti	Onko lehdissä lamelleja. 0 = ei ja 1 = kyllä.	3
Jakoisuus/liuskaisuus	Morfologinen, lehti	Onko lajin lehti jakoinen tai liuskainen. 0 = ei ja 1 = kyllä. Maksasammalten ominaisuus.	3
Sukupolven pituus	Elinkierto	Kolmiluokkainen muuttuja, jonka luokat ovat 1 (3,3 vuotta), 2 (6,7 vuotta) ja 3 (16,7 vuotta).	1, jossa Bergamini ym. (2019) mukaan.
Elinkiertostrategia	Elinkierto	Lajin elinkiertostrategia: f (hyvin lyhytikäinen), a (yksivuotinen), c (kolonisoijalaji), l (pitkäikäinen satelliittilaji), s (lyhytikäinen satelliittilaji), p (monivuotinen).	1, jossa määritetty Duringin (1979) mukaan.
r- vai K-strategia	Elinkierto	Määritetty elinkiertostrategian perusteella: r (elinkiertostrat. = $a/c/f/s$), K (elinkiertostrat. = l/p). Analyysissä muutettu numeeriseksi niin, että 0 = r ja 1 = K.	1, jossa johdettu julkaisusta Dierssen 2001.

Ominaisuus	Kategoria	Lisätieto	Lähde
Lisääntymisstrategia	Lisääntymisen, suvullinen	Tuottaako lajin yksittäinen gametofyytti vain koiras- tai naarassukusoluja (kaksikotinen, D), molempia (yksikotinen, M) vai voiko strategia vaihdella (M/D).	1
Sporofyyttien yleisyys	Lisääntymisen, suvullinen	Neljä luokkaa: 0 (sporofyyttejä ei tavattu Euroopassa), 1 (harvinaisia), 2 (toisinaan) ja 3 (yleisiä).	1
Itiön koko	Lisääntymisen, suvullinen	Itiön keskimääräinen halkaisija mikrometreinä (μm).	1
Kasvullinen lisääntyminen	Lisääntymisen, suvuton	Tuottaako laji kasvullisen lisääntymisen rakenteita, kuten itusilmuja. 0 = ei ja 1 = kyllä.	1
Ellenberg-indikaattoriarvot	Indikaattori	Ellenberg-indikaattoriarvo valolle (L), lämpötilalle (T), kosteudelle (F), maaperän pH-arvolle (R) ja ravinteisuudelle (N).	1
valo (L)		Asteikko 1–9, hyvin varjoisasta täyteen valoon.	
lämpötila (T)		Asteikko 1–9, kylmästä äärimmäiseen kuumuuteen.	
kosteus (F)		Asteikko 1–9, äärimmäisestä kuivuudesta kosteiden kasvupaikkojen indikaattorilajeihin.	
maaperän pH (R)		Asteikko 1–9, happamasta emäksiseen.	
ravinteisuus (N)		Asteikko 1–9, ravinneköyhistä runsasravinteisiin.	
Pigmentti		Tuottaako laji punaista tai mustaa sekundaaripigmenttiä. 0 = ei ja 1 = kyllä.	3

1) Morfologiset ominaisuudet. Valitsin morfologisista ominaisuuksista työhöni verson tai gametofyytin pituuden ja lajin elinmuodon (engl. life-form tai life form), sillä niillä voi olla yhteyttä esimerkiksi kasvupaikan kosteuteen ja valon määrään. Koko on sammalilla yleisesti käytetty ominaisuus eri aihepiireihin liittyvissä ominaisuustutkimuksissa (esim. Löbel ym. 2018; Širka ym. 2019; van Zuijlen ym. 2024). Samoin elinmuotoa (toiminnallinen ryhmä) on käytetty useissa aikaisemmissa tutkimuksissa (kts. esim. Ah-Peng ym. 2014; Löbel ym. 2018; Spitale ym. 2020), mutta käytetty luokitus vaihtelee.

Poikkesin työssäni BET-tietokannasta löytyvästä elinmuotoluokittelusta, sillä sen mukaan maksasammalia ei eroteta lehtisammalista. Oman aineistoni kannalta oli luontevampaa käyttää Lett ym. (2022) esittämää jakoa, jossa maksa- ja lehtisammalet luokitellaan eri ryhmiin, sillä ne eroavat toisistaan monilta toiminnallisilta ominaisuuksiltaan. Aineistoni runsaimpien lajien joukossa esiintyi myös maksasammalia, joten maksa- ja

lehtisammalten erottaminen toisistaan varmisti, ettei joidenkin ruutujen selkeä maksasammalvaltaisuus jäänyt huomaamatta analyyseissa. Käyttämäni luokittelun etuna on myös se, että elinmuodon ohella se kertoo myös sammalkasvuston vedenpidätyskyvystä (Lett ym. 2022). Lett ja kumppanit (2022) käyttävät kyseisestä luokittelustaan nimeä toiminnallinen ryhmä (engl. functional group), ja vastaisuudessa noudatan omassa työssäni samaa terminologiaa.

Yhdistin analyyseja varten Lett ym. (2022) luokkia toisiinsa, sillä aineistossani useammassa luokassa oli vain muutamia havaintoja. Pyrin mukailemaan yhdistelmissä Lett ym. (2022) vaiheittaista luokittelua niin, etten yhdistänyt toisiinsa selvästi erillisiä luokkia. Yhdistin maksasammalten luokat LL (lehdelliset maksasammalet) ja Th (sekovarrelliset) toisiinsa, sillä luokkaan Th kuului aineistossani hyvin vähän havaintoja. Samoin yhdistin alkuperäisen luokittelun suuret (LC) ja pienet (SC) tyynymäiset muodot samaan ryhmään. Yhdistin toisiinsa myös haarautumattomat korkeat (TU) ja matalat (SU) mattomaiset muodot. Viimeisen yhdistelmäluokan muodostivat haarautuneet muodot, joihin kuuluivat haarautuneet mattomaiset muodot (BT), maata pitkin kasvavat mattomaiset muodot (Ma), palmumaiset pystykasvuiset muodot (De) ja vyyhtimäiset muodot (We). Jätin rahkasammalet (*Sphagnum*-suku, Sp) ja *Polytrichaceae*-heimon (Po) omiksi luokikseen alkuperäisen luokittelun mukaisesti, sillä kumpikaan niistä ei yhdistynyt luontevasti muihin luokkiin.

2) Lehden rakenteelliset ominaisuudet. Kasvumuodon lisäksi käytin työssäni myös neljää vesitalouteen liitettyä lehden rakennetta: papilleja, lehden karvakärkiä, lamelleja ja lehden jakoisuutta tai liuskaisuutta. Mukailin näiden osalta Ah-Peng ym. (2014) ominaisuusvalintoja. Kosteusolot todennäköisesti vaihtelevat lumenviipymien ja tunturikankaiden välillä, mikä voi heijastua vesitalouteen liittyviin lehden rakenteellisiin ominaisuuksiin.

3) Elinkierto-ominaisuudet. Valitsin aineistooni lajin elinkiertoon liittyvistä ominaisuuksista sukupolven pituuden, r- tai K-strategian ja elinkiertostrategian. Elinkiertostrategioiden ja sukupolven pituuden (During 1979) tavoin myös lajin status r- tai K-strategina voi olla yhteydessä ympäristön vaihteluun. R-strategit menestyvät usein runsashäiriöisemmissä ympäristöissä, sillä niiden nopea ja tehokas lisääntyminen ja lyhyt

elinkierto voivat mahdollistaa vapaiden kasvupaikkojen tehokkaan valtaamisen (Gadgil & Solbrig 1972). Hitaampi ja omaan selviytymiseen panostava K-strategia puolestaan voi olla eduksi etenkin suhteellisen vakaissa ympäristöissä, joissa kilpailu on voimakasta (Gadgil & Solbrig 1972). Käytin työssäni elinkiertostrategioista Duringin (1979) kuusiluokkaista jakoa, jonka perustana on vastakkainasettelu pitkäikäisyyden ja lisääntymispanoksen välillä sekä lisääntymisyksiköiden määrän ja koon välillä (During 1979). Etenkin elinkiertostrategia on sammalilla yleisesti tarkasteltu ominaisuus (Austrheim ym. 2005; Löbel ym. 2018; Kutnar ym. 2023; Mišíková & Mišík 2024), mutta käytetyt luokitukset vaihtelevat. Myös r- ja K-strategioita on käytetty sammalilla aikaisemmissa tutkimuksissa (esim. Herzs Schuh ym. 2025).

4) Lisääntymiseen liittyvät ominaisuudet. Valitsin aineistooni suvullisen lisääntymisen yleisyyttä kuvaavan sporofyyttien, eli sammalilla itiöitä tuottavan elinkierron vaiheen, yleisyyden ja tiedon siitä, tuottaako laji jotakin kasvullisen lisääntymisen rakenteita, kuten itujuväsiä (engl. gemmae). Lisäksi valitsin aineistooni tiedon lajin yksi- tai kaksikotisuudesta (tuottaako molempia vai vain toisia sukusoluja) ja itiöiden keskimääräisestä koosta. Lisääntymiseen liittyvät ominaisuudet, kuten suvullisen ja suvuttoman lisääntymisen yleisyys, voivat olla yhteydessä ympäristön vakauteen ja ympäristöolojen suotuisuuteen. Suvullisen lisääntymisen on havaittu myös olevan yleisempää yksikotisilla lajeilla kaksikotisiin verrattuna (esim. Austrheim ym. 2005; Maciel-Silva ym. 2012). Itiön koon puolestaan on ehdotettu olevan keskeinen ominaisuus, jos suvullinen lisääntyminen on paikallisesti merkittävä lisääntymisstrategia (Austrheim ym. 2005).

5) Indikaattoriarvot. Edellä mainittujen ominaisuuksien ohella hyödynsin työssäni myös lajien Ellenberg-indikaattoriarvoja (Ellenberg ym. 1991), jotka kuvaavat lajin affiniteettiä jollekin tietylle ympäristötekijälle. Yksittäisten indikaattoriarvojen asteikko vaihtelee, mutta useimmat niistä saavat arvoja väliltä 1–9. Asteikon ääripäiden arvot kuvaavat indikoitavan ympäristötekijän gradientin ääripäitä, ja esimerkiksi maaperän kosteuden indikaattoriarvo 1 tarkoittaa lajin suosivan äärimmäisen kuivia ympäristöjä ja arvo 9 viittaa lajin olevan kosteimpien paikkojen suosija.

Valitsin työhöni indikaattoriarvot valolle, pH-arvolle, lämpötilalle, kosteudelle ja ravinteisuudelle, sillä niiden voi olettaa olevan olennaisia aineistonkeruupaikkojen ja niiden

lajiston kannalta. Valon indikaattoriarvo voi kuvastaa putkilokasvien varjostusta ruudulla. Maaperän pH:n indikaattoriarvo puolestaan voi auttaa erottelemaan Käsivarren Lapin kalkkipitoisia ja maaperältään emäksisempiä alueita muista tutkimusalueista. Lämpötilan, kosteuden ja ravinteisuuden indikaattoriarvot taas saattavat heijastaa lumenviipymien ja ympäröivien alueiden erilaisia kasvuolosuhteita. Indikaattoriarvoja on käytetty sammalilla erilaisissa ympäristöissä tehdyissä ominaisuustutkimuksissa (Kutnar ym. 2023; Mayo de la Iglesia ym. 2024; Mišíková & Mišík, 2024).

6) Sekundaaripigmentit. Valitsin aineistooni myös tiedon siitä, tuottaako laji tummia tai punaoransseja sekundaaripigmenttejä Ah-Peng ym. (2014) ominaisuusvalintoja mukailleen. Punaoranssia väriä tuottavien karotenoidien ja UVB-säteilyä suodattavien sekundaaripigmenttien määrän on havaittu olevan yhteydessä kasvupaikan saaman UVB-säteilyn määrään (Newsham ym. 2002; Newsham 2003). Sammalsukujen ja -lajien välillä on myös eroja erilaisten UV-säteilyä absorboivien yhdisteiden määrissä ja vasteissa UV-säteilyyn (Arróniz-Crespo ym. 2011; Hespanhol ym. 2014). UV-säteilyn yhteys sekundaaripigmentteihin ei kuitenkaan aina ole suoraviivainen, ja myös muut ympäristötekijät, kuten kosteus, voivat vaikuttaa niihin (Arróniz-Crespo ym. 2011). UV-säteilyltä suojaavista sekundaaripigmenteistä voisi olla hyötyä etenkin tunturipaljakan avoimemmilla kasvupaikoilla.

2.1.3 Kasvillisuusaineiston ja ominaisuustietokannan yhteensovittaminen

BET-tietokannassa (van Zuijlen ym. 2023) käytettävä nimistö ei täysin vastaa eurooppalaista sammalten lajilistaa (Hodgetts ym. 2020), jonka nimistöä myös Suomen lajilista (Pihlaja ym. 2025) noudattaa. Joidenkin lajien nimistöä ja taksonomiaa on päivitetty, ja tietokanta sisältää osin vanhaa nimistöä. Lisäksi joistakin lajeista käytetään BET-tietokannassa niiden synonyyminimeä, joka ei ole yleisesti käytössä suomalaisella lajilistalla. Analyysien mahdollistamiseksi muutin kasvillisuusaineiston nimistöä vastaamaan BET-tietokannan nimistöä, jotta aineistojen yhdistäminen oli mahdollista. Käyttämäni nimistö ei siis täysin vastaa Suomessa käytössä olevaa uusinta lajilistaa.

Joitakin kasvillisuusaineistossa esiintyviä lajeja täytyi yhdistää toisiinsa, sillä aikaisemmin yhtenä lajina nähty kokonaisuus on sittemmin jaettu useammaksi lajiksi tai lajien

erillisyydestä on epäselvyyttä. *Lophozia debiliformis* R. M. Schust. & Damsh. ja *Barbilophozia sudetica* (Nees ex Huebener) L. Söderstr., De Roo & Hedd. yhdistettiin, sillä kyseisten lajien taksonomiassa on epäselvyyksiä. Yhdistin samaan kokonaisuuteen myös kasvillisuusaineistossa olleen synonyymilajin *Protolophozia debiliformis* (Nees ex Huebener) L. Söderstr., De Roo & Hedd. Käytin yhdistelmästä nimeä *B. sudetica*.

Meesia minutissima Hedenäs, *Meesia minor* Brid. sekä *Meesia uliginosa* Hedw. yhdistettiin yhdeksi lajiksi *Meesia uliginosa*, koska kyseinen laji on sittemmin jaettu edellä mainituiksi kolmeksi lajiksi. Yhdistin samaan kokonaisuuteen myös sukutasolle määritetyn *Meesia*-lajin, sillä haasteet määrittämisessä liittyivät edellä mainittuun tihkunuijasammalen (*M. uliginosa*) jakamiseen useammaksi lajiksi.

Yhdistin myös *Tortella*-suvun lajeja toisiinsa BET-tietokannan käytön mahdollistamiseksi. Tietokannan käyttämä *Tortella tortuosa* (sensu lato) on myöhemmin jaettu useammaksi lajiksi, joten yhdistin lajiaineistossani esiintyneet havainnot *Tortella robusta* (Pfeff.) Köckinger & Hedenäs ja *T. tortuosa* toisiinsa ja käytin yhdistelmärajista nimeä *Tortella tortuosa*. Samoin *Polytrichastrum*-suvun lajeista *Polytrichastrum altaicum* Ignatov & G.L. Merr., *Polytrichastrum septentrionale* (Sw. ex Brid.) E.I. Ivanova, N.E. Bell & Ignatov ja *Polytrichastrum sexangulare* (Brid.) G.L. Sm. yhdistettiin vastaavin perustein. Käytin yhdistelmästä nimeä *Polytrichastrum sexangulare*.

Ominaisuustietokannan käyttöä varten poistin lajiaineistosta sukutasolle määritetyt havainnot, joita ei voitu edellä kuvatun mukaisesti yhdistää muihin lajikokonaisuuksiin. Poikkeuksena oli kuitenkin *Lophozia* spp., joka esiintyi runsaana lajiaineistossa. *Lophozia*-suvun lajien tarkka määrittäminen on vaikeaa, mutta suvun lajien yleisyyden vuoksi niiden jättäminen pois ominaisuuksia tarkastelevista analyyseistä olisi voinut vääristää tuloksia.

Käytin *Lophozia* spp. -havainnon ominaisuusarvojen laskemiseen kahden *Lophozia*-lajin (*Lophozia savicziae* Schljakov ja *Lophozia wenzelii* (Nees) Steph.) ominaisuustietoja, sillä kyseiset lajit ovat oletettavasti yleisiä tutkimusalueellani. Niitä on kuitenkin mahdollista erottaa toisistaan ilman öljykappaleita, jotka tuhoutuvat näytteistä nopeasti. Määritin numeeristen ominaisuuksien arvot *Lophozia* spp. -havainnolle laskemalla keskiarvon kahden edellä mainitun lajin ominaisuusarvoista silloin, jos kummallakin lajilla oli

jokin arvo kyseiselle ominaisuudelle. Käyttämieni *Lophozia*-lajien ominaisuustiedot ovat suhteellisen samanlaisia, joten oletettavasti keskiarvoihin perustuva menettelytapani oli tässä tapauksessa toimiva. Toiselta lajeista (*L. savicziae*) puuttui tieto gametofyytin koosta, itiön keskimääräisestä halkaisijasta sekä indikaattoriarvoista. Annoin näille ominaisuuksille arvot perustuen *L. wenzelii* -lajin ominaisuusarvoihin, jotta välttyisin puuttuvien arvojen aiheuttamilta ongelmilta tilastanalyseissa. *Lophozia*-suvun lajit (eli määrittäminen *Lophozia* spp.) olivat aineistoni runsain ryhmä, joten huomattava määrä puuttuvia ominaisuusarvoja olisi voinut vääristää ominaisuuksien ruutukohtaisia painotettuja keskiarvoja.

Luokkamuotoisten ominaisuuksien kohdalla käyttämilläni verrokkilajeilla oli pääsääntöisesti sama ominaisuusarvo, jonka annoin myös *Lophozia* spp. -havainnolle. Poikkeuksena tähän oli lisääntymisstrategia, joka puuttui toiselta lajeista (*L. savicziae*). Annoin edellä mainitusta syystä lisääntymisstrategialle silti arvon (D) toisen verrokkilajin (*L. wenzelii*) mukaan. Lisääntymisstrategia oli sama kaikilla BET-tietokannassa esiintyvillä *Lophozia*-lajeilla, joilta kyseinen ominaisuustieto löytyi, joten pidin perusteltuna täydentää sen myös *Lophozia* spp. -havainnolle.

2.1.4 Tutkimusruutujen lämpötilaa kuvaava aineisto

Aineistoni kuudella tutkimuslinjalla oli kolme TOMST:in valmistamaa TMS-STD-tiedonkeruulaitetta. TMS-laitteet (Temperature-Moisture-Sensor) keräävät tietoa lämpötilasta ja maaperän kosteudesta kasvillisuuden kannalta oleellisessa mittakaavassa (Wild ym. 2019). Laite mittaa lämpötilaa kolmesta pisteestä: 15 cm maanpinnan yläpuolelta, maanpinnalta 2 cm korkeudelta sekä 8 cm maanpinnan alapuolelta (Wild ym. 2019). Lisäksi laite mittaa maaperän kosteutta noin 14 senttimetrin syvyydeltä (Wild ym. 2019). Aineistoni tutkimuslinjoilla TMS-laitteet oli säädetty tekemään mittauksia 15 minuutin välein.

Tiedonkeruulaitteita oli maastossa tutkimuslinjoilla Gistu8, Njalla12, Malla2, Kjeahkas3, Pyhäkuru2 ja Niila1. Linjat Malla2 ja Kjeahkas2 sijaitsivat Käsivarren Lapissa, Gistu8 ja Njalla12 Utsjoella, Pyhäkuru2 Pallaksella ja Niila1 Saariselällä. Laitteet oli sijoitettu kunkin tutkimuslinjan ensimmäiselle, neljännelle ja kahdeksannelle eli viimei-

selle ruudulle. Tiedonkeruulaitteet vietiin maastoon heinäkuussa 2023 ja niiden keräämä aineisto luettiin vuoden 2024 heinä-elokuun aikana. Pitkien välimatkojen ja muiden käytännön järjestelyiden vuoksi laitteet vietiin maastoon ja niiden aineisto luettiin hieman eri aikoihin. Rajasin kuitenkin mittauskauden kaikille samaksi (1.7.2023–1.8.2024). Sulaluokkien perusteella aineistooni kuuluvat tutkimuspaikat vapautuvat lumesta viimeistään heinäkuun aikana, joten pyrin ottamaan mukaan myös heinäkuun 2024 mittaukset. Tutkimuslinjojen Niila1 ja Kjeahkas2 sekä linjan Njalla12 keskimmäisen ruudun TMS-laitteiden aineisto oli luettu jo ennen elokuun 2024 alkua (19.7.2024, 29.7.2024 ja 1.7.2024), joten kyseisiltä paikoilta ei ole lämpötila- ja kosteusaineistoa aivan elokuulle saakka. Linjan Pyhäkuru2 keskimmäinen tiedonkeruulaite oli vahingoittunut mittauskauden aikana, eikä sen aineistoa saatu luettua.

Käytin TMS-laitteiden keräämää aineistoa havainnollistamaan eroja tutkimuslinjojen päätyjen välillä ja varmistamaan, että lumenviipymien ja tunturikankaiden- ja niittyjen välillä todellisuudessa on eroja lämpötilassa ja lumensulamisaikojen kohdassa. Käytin TMS-laitteiden keräämän aineiston käsittelemiseen niille tarkoitettua R-ohjelmiston myClim-pakettia (Man ym. 2023).

2.2 Tilastomenetelmät

Tein kaikki tilastoanalyysit käyttäen R-ohjelmistoa (versio 4.4.2) (R Core Team, 2024). Käytin kuvaajien tuottamiseen pääasiassa ggplot2-pakettia (Wickham 2016). Lineaaristen sekamallien kuvaajien tuottamiseen käytin ggplot2-paketin lisäksi sjPlot-pakettia (Lüdecke 2024).

2.2.1 Ordinaatiomenetelmät (NMDS)

Käytin moniulotteista skaalausta (engl. non-metric multidimensional scaling, NMDS) havainnollistamaan eroja tutkimusruutujen lajistossa ja lajiston ominaisuuksissa. Tuotin ordinaatiokuvaajat erikseen laji- ja ominaisuusaineistoille. Käytin molemmille aineistoille NMDS:n pohjana kvantitatiivista Bray-Curtisin indeksiä. Tuotin NMDS-ordinaatiot vegan-paketin metaMDS-funktiolla (Oksanen ym. 2025).

NMDS on iteraatioon perustuva menetelmä, joka ei ole kovin herkkä mahdollisten ympäristögradienttien tuottamalle hevosenkenkäefektille. Tämän vuoksi se sopii hyvin aineistolleni, jonka taustalla on gradientti lumensulamisasajankohdassa. Käyttämäni Bray-Curtisin indeksi mittaa otosyksiköiden välistä erilaisuutta lajien runsaussuhteiden perusteella, ja painottaa aineistossa yleisiä lajeja harvinaisia lajeja enemmän (Ricotta & Podani 2017). Oletettavasti runsaammilla lajeilla on suurempi ekologinen merkitys yhteisön kannalta, joten yleisempiä lajeja painottava indeksi sopii käyttötarkoitukseeni ja on linjassa ominaisuusanalyseissä käyttämieni menetelmien kanssa. Bray-Curtis on ekologisessa tutkimuksessa yleisesti käytetty indeksi, jota on käytetty myös sammalilla (mm. Roos ym. 2019; Kutnar ym. 2023; Mayo de la Iglesia ym. 2024).

Käytin lajiaineistolle kolmea NMDS-ulottuvuutta, jotta ordinaation stressiarvo (0,17) oli alle suositellun 0,2 raja-arvon (Clarke 1993). Käyttämässäni aineistossa oli tarkkojen lajimääritysten ohella mukana myös sukutasolle määritetyt lajit, jotta tutkimusruutujen koko lajisto tulisi huomioitua.

Käytin ominaisuusaineistolle kahta ulottuvuutta (stressiarvo 0,14). Sisällytin analyysiin yhtä poikkeusta lukuun ottamatta vain tarkat lajimääritykset, jolloin aineistosta jäi pois 24 sukutasolle määritettyä havaintoa. Niille olisi ollut haastavaa saada yksiselitteistä ominaisuusarvoa etenkin tapauksissa, joissa suvun lajien ominaisuusarvoissa on eroja suvun sisällä. Poikkeuksen muodostivat sukutasolle määritetyt *Lophozia*-lajit (*Lophozia* spp.), jotka sisällytin ordinaatioon niiden yleisyyden vuoksi. *Lophozia* spp. -havainnon ominaisuusarvojen määrittäminen on kuvattu osiossa 2.1.3.

Ominaisuusaineistoon perustuvaa NMDS-ordinaatiota varten laskin ensin kullekin ominaisuudelle tutkimusruutukohtaisen lajien suhteellisella runsaudella painotetun keskiarvon, jotta lajien keskinäiset runsaussuhteet ruuduilla tulivat huomioiduksi. Yleisten tai hallitsevien lajien ominaisuuksilla ajatellaan olevan harvinaisia lajeja suurempi vaikutus yhteisön toimintaan (Grime 1998). Siksi ominaisuuksista käytetään usein koko yhteisölle laskettuja painotettuja keskiarvoja, joissa ominaisuuden lajikohtaisen arvon lisäksi huomioidaan kunkin lajin suhteellinen runsaus (Garnier ym. 2004). Lajien runsau-

della painotetut keskiarvot eivät ole erityisen herkkiä lajien runsauden arvioimiseen käytetylle menetelmälle, mutta peittävyksien käyttäminen vaikuttaa tuottavan käyttökelpoisen karkean arvion painotetuista keskiarvoista (Lavorel ym. 2008).

Aineistoni sisälsi myös luokka-asteikolla mitattuja ominaisuuksia, joiden painotetuksi keskiarvoksi määritettiin kyseisen ominaisuuden kunkin luokan ruutukohtainen suhteellinen osuus. Luokittelevien ominaisuuksien painotetut keskiarvot olivat siis välillä 0–1. Vastaavaa tapaa on käytetty aikaisemminkin kasviyhteisöjen ominaisuuksia tarkasteltaessa (esim. Mastrogianni ym. 2021). Muunsin myös jatkuvien ominaisuuksien painotetut keskiarvot välille 0–1 vegan-paketin `decostand`-funktiolla (Oksanen ym. 2025), jotta vältyin eri mitta-asteikkojen ja vaihteluvälien aiheuttamilta mahdollisilta ongelmilta. Käytin painotettujen keskiarvojen laskemiseen FD-paketin `functcomp`-funktiota ja valintaa `CWM.type = "all"` (Laliberté & Legendre 2010; Laliberté ym. 2014).

Käytin permutaatioon perustuvaa vegan-paketin `envfit`-funktiota (Oksanen ym. 2025) tarkastellakseni topoluokan, paikan korkeuden, sulaluokan ja putkilokasvien ruutukohtaisen suhteellisen osuuden yhteyttä ordinaatioihin. Testasin permutaatiotestillä (999 permutaatiota) ympäristömuuttujien merkitsevyyden yhteisöjen rakenteen kannalta ja havainnollistin kuviin vain tilastollisesti merkitsevät ympäristötekijät. Tein analyysit erikseen lajiaineistolle ja ominaisuusaineistolle. Lisäksi vertasin lajiordinaation kahta ensimmäistä ulottuvuutta ja ominaisuuksiin perustuvaa ordinaatiota toisiinsa permutaatioon perustuvan vegan-paketin `procrustes`- ja `protest`-funktioiden (Oksanen ym. 2025) avulla nähdäkseni, korreloivatko ordinaatiot keskenään. Käytin 999 permutaatiota.

2.2.2 Neljännen kulman mallit

Tarkastelin lajien ominaisuuksien yhteyttä ympäristömuuttujiin ja yksittäisten lajien esiintymiseen tutkimusruuduilla neljännen kulman mallien (engl. *fourth-corner models*) avulla. Mallien avulla voidaan yhdistää tutkimuspaikalta kerätty lajiaineisto lajien ominaisuuksien ja ympäristömuuttujien kanssa sekä tarkastella ominaisuuksien ja ympäristön yhdysvaikutuksia. Käytin mallien sovittamiseen R-ohjelmiston `gllmv`-pakettia (Niku ym. 2019, 2021; Niku ym. 2025). Paketin `gllvm`-funktion avulla voidaan sovittaa aineistolle yleistettyjä lineaarisia sekamalleja muistuttavia neljännen kulman malleja.

Käytin malleissa kasvillisuusaineistoa, joka sisälsi ainoastaan tarkat lajimääritykset ja sukutasolle määritetyt *Lophozia*-lajit, jotta ominaisuusaineiston ja kasvillisuusaineiston käyttö yhdessä oli mahdollista. Poistin kuitenkin aineistosta joitakin harvinaisina esiintyneitä lajeja, joiden poikkeavat ja harvinaiset ominaisuusarvot ylikorostuivat analyyseissa. Poistin lajiaineistosta ainoastaan yhdellä ruudulla harvinaisena esiintyneen kalliokaviosammalen (*Buxbaumia aphylla* Hedw.), sillä se oli aineiston ainoa laji, jolla oli elinkiertostrategiana f (hyvin lyhytikäiset lajit). Samoin poistin aineistosta kolme *Sphagnum*-suvun lajia, joista oli aineistossa yhteensä vain neljä havaintoa, ja jotka olivat niin ikään peittävyysien perusteella harvinaisia. Näin vältyin toiminnallisen ryhmän Sp (rahasammalet) huomattavalta korostumiselta tuloksissa.

Kaikissa tekemissäni malleissa vastemuuttujana oli läsnäolo-poissaolo-muotoinen kasvillisuusaineisto. Tuotin sen peittävyysien perusteella suurimmasta peittävydestä pienimpään järjestetystä kasvillisuusaineistosta, sillä lajien järjestys saattaa vaikuttaa tuloksiin. Käytin malleissa läsnäolo-poissaolo-muotoista aineistoa peittävyysaineiston sijaan, koska sillä mallien residuaalit olivat silmämääräisen tarkastelun perusteella hyväksyttävät. Peittävyysaineistolla tuotetuissa malleissa oli residuaaleissa poikkeamia. Käytin binomijakaumaa ja probit-linkkifunktiota.

Pyrin valitsemaan malleihini kiinteiksi selittäviksi tekijöiksi mahdollisimman rajatun määrän ominaisuuksia ja ympäristötekijöitä, jotta välttiin suurelta määrältä yhdysvaikutuksia. Käytin kaikissa malleissa kiinteinä selittävinä ympäristötekijöinä topoluokkaa, paikan korkeutta ja sulaluokkaa. Olin pääasiallisesti kiinnostunut kyseisistä kolmesta ympäristömuuttujasta, sillä niillä voi olettaa olevan ekologista merkitystä lajiston ja ominaisuuksien kannalta. Normitin käyttämäni ympäristömuuttujat scale-funktiolla ennen mallien sovittamista, jotta käytetyt mitta-asteikot eivät vaikuttaneet tuloksiin. Tarkistin myös ympäristömuuttujien korreloimisen keskenään Spearmanin järjestyskorrelaatioiden avulla ennen niiden sisällyttämistä malleihin. Käytin Spearmanin järjestyskorrelaatiota, sillä se soveltuu myös ordinaalisella asteikolla mitatuille muuttujille, kuten aineistoni topoluokalle. En havainnut korrelaatiokertoimia, jotka olisivat ylittäneet yleisesti käytetyn raja-arvon $|r| > 0,7$ (Dormann ym. 2013).

Sisällytin analyyseihin vain ominaisuudet, joissa ei ollut puuttuvia arvoja, koska käyttämäni gllvm-funktio ei osaa käsitellä niitä. Valitsin alustavasti malleihin kiinteiksi selittäviksi tekijöiksi lajin toiminnallisen ryhmän, elinkiertostrategian, r/K-strategian, lisääntymisstrategian, verson tai gametofyytin koon sekä viisi lehden ominaisuutta (karvakärjet, lamellit, papillit, lehden jakaisuus tai liuskaisuus ja sekundaaripigmenttien tuottaminen). Löbelin ja kumppaneiden (2018) tapaan jaoin käyttämäni ominaisuudet kahteen ryhmään, joille tein aluksi erilliset mallit. Näin yhdysvaikutusten määrä pysyi maltillisena. Ensimmäinen malli sisälsi lehden rakenteelliset ominaisuudet ja toinen malli lajin elinkiertoon ja kasvutapaan liittyvät ominaisuudet. Molemmissa malleissa oli mukana myös ominaisuuksien yhdysvaikutukset ympäristötekijöiden kanssa. Käsittelin r/K-strategiaa ja lehden ominaisuuksia kaksiluokkaisina muuttujina, joiden mahdolliset luokkatasot olivat 0 ja 1. Verson koko oli ainoa jatkuva numeerinen muuttuja, ja normitin sen scale-funktiolla. Tarkistin jatkuvien ja ordinaalisten numeeristen muuttujien korreloimisen Spearmanin järjestyskorrelaatioiden avulla.

Kaikissa malleissa oli lisäksi mukana rivikohtaisina satunnaisvaikutuksina alue, tutkimuslinja, tutkimusruutu ja luontotyyppi. Käsittelin tutkimusaluetta satunnaistekijänä, koska en ollut ensisijaisesti kiinnostunut alueen vaikutuksesta ominaisuuksiin ja lajistoon, vaikka ominaisuuksissa ja lajistossa voikin esiintyä alueellista vaihtelua. Pysin huomioimaan aineiston keräystavan mahdolliset vaikutukset käyttämällä tutkimuslinjaa ja -ruutua satunnaistekijöinä. Aineiston tutkimuslinjat kuuluivat eri luontotyyppeihin, joiden välillä voi olla huomattavia eroja kasvuolosuhteissa. Siksi käytin myös luontotyyppiä satunnaistekijänä tämän vaihtelun huomioimiseksi. Lisäksi kaikissa malleissa oli mukana randomX-lauseke, jonka tarkoitus oli huomioida valittujen ominaisuuksien ulkopuolelle jäävä lajikohtainen vaihtelu vasteissa topoluokkaan, korkeuteen ja sulamisajankohtaan.

Löbelin ja kumppaneiden (2018) tapaan valitsin lopulliseen malliin ominaisuudet, jotka omissa malleissaan parhaiten selittävät havaittua vaihtelua lajien ympäristövasteissa. Tein valinnat perustuen mallin neljännen kulman termeihin, jotka kertovat kunkin ominaisuuden ja ympäristömuuttujan yhteyden voimakkuudesta. Laskin ensin yhteen kunkin ominaisuuden itseisarvot eri ympäristömuuttujien suhteen, jotta näin kyseisen ominaisuuden vaikutuksen voimakkuuden koko mallissa. Jos ominaisuudella oli useita

luokkia, valitsin niistä suurimman itseisarvon. Sisällytin kaikkien itseisarvojen suuruuden perusteella lopulliseen malliin vain ominaisuudet, joiden itseisarvo oli suurempi kuin 0,2.

Lopullisessa mallissa vastemuuttujana oli läsnäolo-poissaolotietoja sisältävä lajiaineisto. Selittävinä tekijöinä mallissa oli topoluokka, paikan korkeus, sulamisajankohta, toiminnallinen ryhmä, elinkiertostrategia, lisääntymisstrategia, lehden jakaisuus ja papillit. Lisäksi malli sisälsi edellä kuvatut rivi- ja lajikohtaiset satunnaisvaikutukset.

2.2.3 Toiminnallinen monimuotoisuus

Tarkastelin ominaisuuksien toiminnallista monimuotoisuutta tunturikankaiden ja lumenviipymien välisillä vaihettumalinjoilla Masonin ja kumppaneiden (2005) komponenttien avulla. Komponentteja voidaan mitata kolmella komplementaarisella keskenään korreloimattomalla indeksillä (Villéger ym. 2008; Laliberté & Legendre 2010). Functional divergence -indeksi (FDiv) ja functional evenness -indeksi (FEve) eivät korreloi lajirunsauden kanssa, mutta functional richness -indeksi (FRic) on vahvasti yhteydessä lajirunsauteen (Villéger ym. 2008).

Käytin työssäni FDiv- ja FEve-indeksejä, sillä ne mahdollistavat lajimäärältään erilaisten yhteisöjen vertailemisen (Villéger ym. 2008). Aineistossani etenkin joidenkin lumenviipymäruutujen lajimäärä on alhainen muuhun aineistoon verrattuna. Vaihteleva lajimäärä eri topoluokkien ruuduilla luultavasti vaikuttaisi huomattavasti FRic-indeksin tuloksiin, eikä ruutujen tai topoluokkien vertaileminen sen avulla olisi ollut mielekäästä. FDiv ja FEve-indeksien arvot ovat välillä 0–1. Indeksien arvo on sitä suurempi, mitä suurempi sen mittaaman komponentin arvo on yhteisössä.

Indeksien laskemista varten kullekin tarkasteltavalle yhteisölle täytyy tuottaa toiminnallinen tila (engl. functional space). Toiminnallinen tila kuvaa yhteisössä esiintyvien ominaisuuksien jakautumista suhteessa yhteisön muihin ominaisuuksiin (Maire ym. 2015). Moniulotteinen toiminnallinen tila tuotetaan monimuuttujamenetelmien avulla: aineistosta lasketaan etäisyysmatriisi, jonka perusteella tehdään PCoA-analyysi (principal coordinate analysis) (Maire ym. 2015). PCoA:n lopputuloksena on otosyksiköiden lajimäärästä riippuvainen määrä akseleita (ts. ulottuvuuksia), jotka selittävät havaittua

vaihtelua. Valittujen ominaisuuksien määrä ei vaikuta huomattavasti toiminnallisen tilan laatuun, mutta käytettyjen ulottuvuuksien määrällä on vaikutusta (Maire ym. 2015). Seitsemän ulottuvuuden, eli seitsemän PCoA-akselin, toiminnallinen tila oli laadullisesti paras 23 testissä 32:sta, ja seuraavaksi paras tulos saavutettiin neljällä ulottuvuudella (Maire ym. 2015).

Käytin indeksien tuottamiseen neljää ulottuvuutta, sillä se sopi aineistolleni parhaiten. Koska ulottuvuuksien, eli PCoA-akseleiden, määrä on riippuvainen lajimäärästä ($n - 1$), karsin aineistosta ruudut, joiden lajimäärä oli alle viisi (yht. 8 ruutua). Seitsemää ulottuvuutta varten aineistosta olisi täytynyt karsia huomattavasti enemmän ruutuja, jotka eivät olisi jakautuneet tasaisesti eri topoluokkien kesken. Käytin indeksien tuottamiseen FD-paketin DbFD-funktiota (Laliberté & Legendre 2010; Laliberté ym. 2014), joka normittaa numeeriset muuttujat ja tuottaa toiminnallisen tilan PCoA:n avulla ennen indeksien laskemista. Käytin indeksien laskemiseen ominaisuuksien lajirunsaudella painotettuja keskiarvoja osiossa 2.2.1 kuvatulla tavalla. Koska DbFD-funktion tuottama etäisyysmatriisi ei ollut euklidinen, käytin sille Cailliezin korjausta, joka lisää pienen luvun erilaisuusmatriisin arvoihin.

Käytin yleistettyjä lineaarisia sekamalleja (GLMM) tarkastellakseni kuinka FDiv- ja FEve-indeksien arvot muuttuvat tutkimuslinjojen gradientilla lumenviipymistä tunturikankaille tai -niityille. Sovitin mallit glmmTMB-paketin avulla (Brooks ym. 2017). Tein erilliset mallit FDiv- ja FEve-indeksien ruutukohtaisille arvoille, joita käytin malleissa vastemuuttujana. FDiv-indeksin mallissa käytin beta-jakaumaa ja logit-linkkifunktiota, ja FEve-mallissa normaalijakaumaa sekä identity-linkkifunktiota.

Käytin molemmissa malleissa kiinteinä selittävinä tekijöinä tutkimusruudun topoluokkaa, sulaluokkaa, paikan korkeutta ja putkilokasvien suhteellista peittävyttä tutkimusruuduilla. Lisäksi sisällytin malleihin aluksi kiinteinä selittävinä tekijöinä topoluokan ja korkeuden toisen asteen termit sekä seuraavat yhdysvaikutukset: topoluokka*sulaluokka, topoluokka*korkeus, korkeus*sulaluokka, topoluokka*putkilokasvien peittävyys ja korkeus*putkilokasvien peittävyys. Sievensin malleja Akaiken informaatiokriteerien (engl. Akaike Information criterion, AIC) perusteella pyrkien yksinkertaisimpaan riit-

tävän kuvaavaan malliin (engl. minimal adequate model). Käytin pienille otoksille korjattua AICc-arvoa. Pidin malleissa mukana topoluokan, sulaluokan, korkeuden ja putkilokasvien peittävyden, koska olin kiinnostunut etenkin niiden vaikutuksesta. Jätin muita ei-merkitseviä termejä pois malleista, jos mallin AICc-arvo parani vähintään kahdella tai jos termin poistaminen ei merkittävästi huonontanut mallia. Lopullisten mallien muut kiinteät selittävät tekijät ja yhdysvaikutukset on esitetty taulukossa 4.

Käytin molemmissa malleissa satunnaistekijöinä aluetta, tutkimuslinjaa ja luontotyyppiä. Normitin ympäristömuuttujat scale-funktiolla ennen mallien sovittamista, jotta erimitta-asteikot eivät vaikuttaneet tuloksiin. Varmistin silmämääräisesti residuaalien normalisuuden sekä homoskedastisuuden DHARMA-paketin avulla tuottamistani kuvajista (Hartig 2024). Lisäksi tarkistin VIF-arvojen (engl. variation inflation factor) avulla, ettei mallissa esiintynyt kollineaarisuutta (performance-paketti; Lüdecke ym. 2021).

Taulukko 4. Lopullisten FDiv- ja FEve-mallien sisältämät muuttujat. Mallissa mukana olleet termit on merkitty taulukkoon x-kirjaimella. Malleissa oli taulukossa esitettyjen muuttujien ohella aina kiinteinä selittävinä tekijöinä myös topoluokka (topo), sulaluokka (sula), paikan korkeus (korkeus) ja putkilokasvien ruutukohtainen suhteellinen peittävyys (putk.).

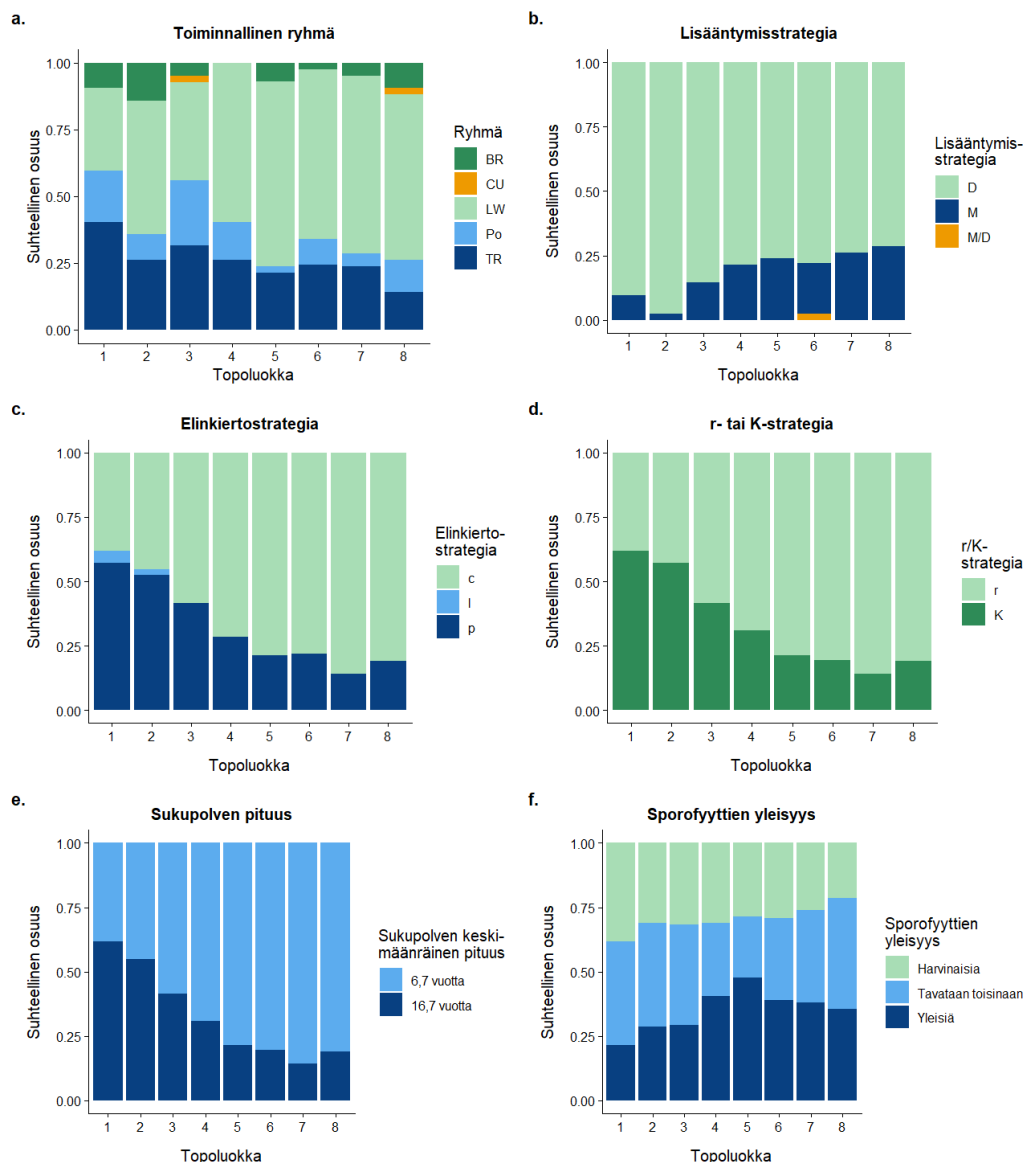
	topo ²	korkeus ²	topo* sula	topo* korkeus	sula* korkeus	topo* putk.	korkeus* putk.
FDiv		x			x		
FEve		x		x			x

3 Tulokset

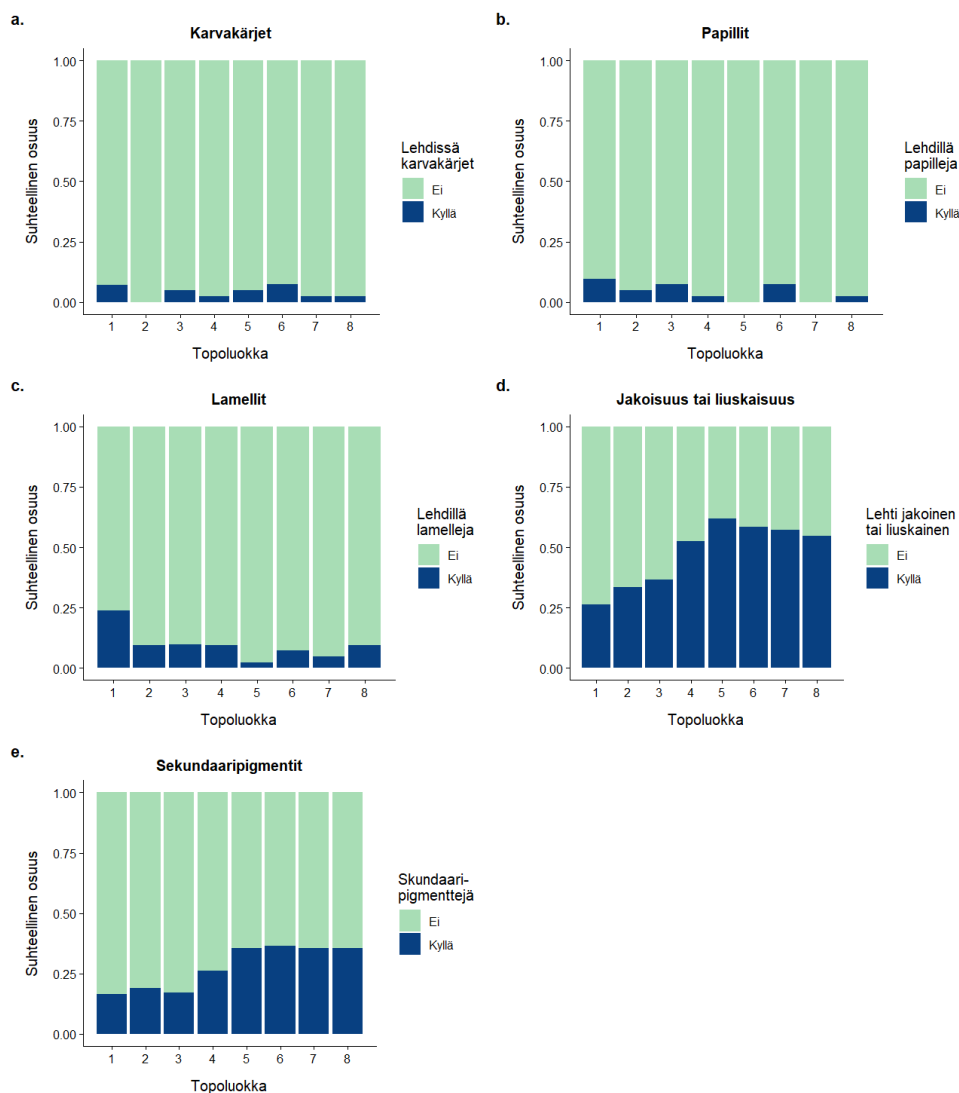
3.1 Tutkimusruutukohtaiset ominaisuuksien painotetut keskiarvot vaihettumalinjoilla

Silmämääräisesti tarkasteltuna ruutukohtaisissa lajien suhteellisella runsaudella painotetuissa keskiarvoissa oli jonkin verran vaihtelua eri topoluokissa (kuvat 3–6). Toiminnallisista ryhmistä maksasammalet (LW) olivat kohtalaisen yleisiä kaikissa topoluokissa (kuva 3a). Kaksikotiset lajit olivat yleisimpiä kaikissa topoluokissa, mutta yksikotisten lajien osuus kasvoi lumenviipymäisillä ruuduilla (kuva 3b). Monivuotiset lajit (p) olivat yleisiä tutkimuslinjojen tunturikankaan tai -niityn päässä, mutta lumenviipymän päässä yleisin painotettu keskiarvo oli c, eli kolonisoijalajit (kuva 3c). R-strategit vaikuttivat olevan yleisempiä tunturikankaiden- ja niittyjen ruuduilla, ja K-strategit lumenviipymien ruuduilla (kuva 3d). Lajin keskimääräinen elinikä vaikutti kasvavan lumenviipymiin päin (kuva 3e). Sporofyyttien tuottamisessa ei ollut suuria eroja topoluokkien välillä (kuva 3f).

Lehden ominaisuuksista karvakärkien, papillien ja lamellien puuttuminen oli painotettujen keskiarvojen perusteella yleistä kaikissa topoluokissa (kuvat 4a–4c). Tutkimuslinjan tunturikankaan pään ensimmäisillä ruuduilla lamellien esiintyminen oli kuitenkin hieman yleisempää kuin muissa topoluokissa (kuva 4c). Lehden jakoisuus tai liuskaisuus vaikutti olevan yleisempää linjan keskiosan ja lumenviipymien ruuduilla (kuva 4d). Myös sekundaaripigmentit yleistyivät painotettujen keskiarvojen perusteella lumenviipymien ruuduilla, vaikka niiden puuttuminen olikin yleisintä kaikissa topoluokissa (kuva 4e). Ominaisuuksien painotettujen keskiarvojen jakauma koko aineiston tasolla on esitetty liitteessä 3.



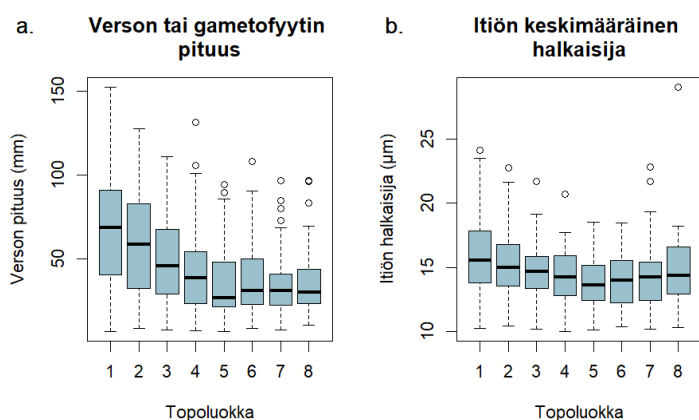
Kuva 3. Luokittelevien ominaisuuksien eri luokkien suhteellinen osuus topoluokittain. Suhteelliset osuudet on laskettu ruutukohtaisten painotettujen keskiarvojen perusteella, ja painotetut keskiarvot on määritetty niin, että yksittäisen ruudun arvo on sen yleisin ominaisuusluokka. X-akselilla on ruudun paikkaa vaihettumalinjalla kuvaava topoluokka (1 = tutkimuslinjan tunturikankinen pääty ja 8 = lumenviipymän keski-osa). Y-akselilla on tietyn painotetun keskiarvon saaneiden ruutujen suhteellinen osuus kaikista tutkimusruuduista (156 kpl). Kuvassa **a.** toiminnallisia ryhmiä on kuvattu seuraavin lyhentein: BR = haaroittuneet, CU = tyynymäiset, LW = maksasammalet, Po = *Polytrichaceae*-heimo ja TR = mattomaiset. Kuvan **b.** lyhenteet ovat D = kaksikotiset, M = yksikotiset ja M/D = vaihteleva strategia. Kuvassa **c.** elinkiertostrategioiden lyhenteet ovat seuraavat: c = kolonisoijalajit, l = pitkäikäiset satelliittilajit ja p = monivuotiset.



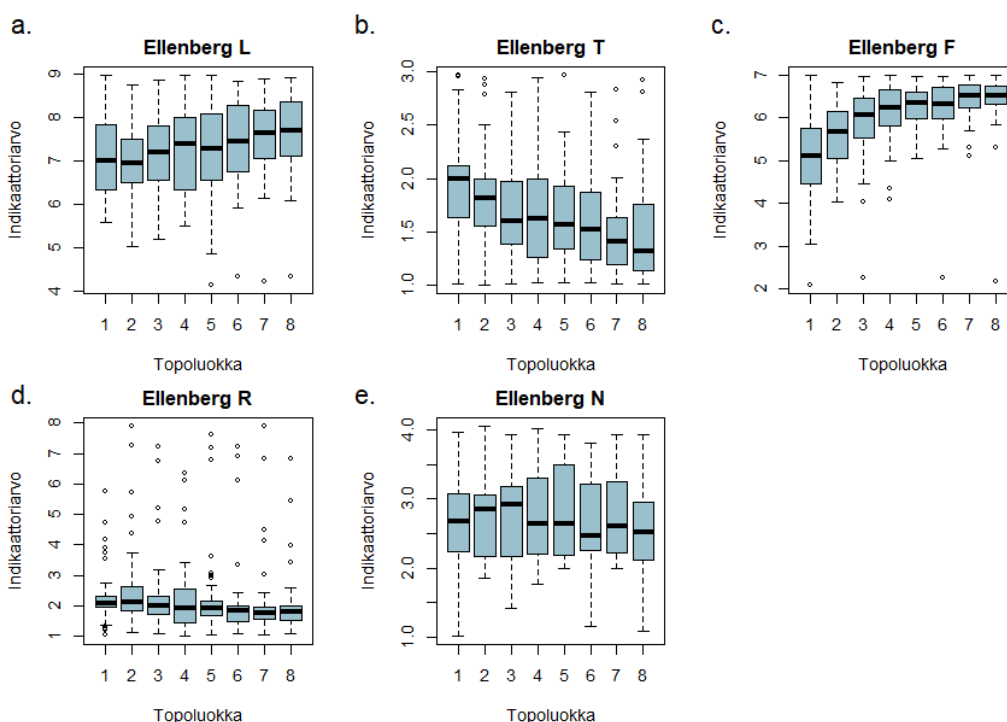
Kuva 4. Lehden ominaisuuksien painotettujen keskiarvojen jakautuminen topoluokissa **a.** karvakärkien, **b.** lehden solujen papillien, **c.** lamellien, **d.** lehden jakoisuuden tai liuskaisuuden ja **e.** sekundaaripigmenttien osalta. Y-akselilla on tietyn painotetun keskiarvon saaneiden ruutujen suhteellinen osuus kaikista tutkimusruuduista (156 kpl) ja x-akselilla topoluokka. Topoluokka 1 tarkoittaa tutkimuslinjan tunturikankaista ruutua ja luokka 8 lumenviipymän keskiosan ruutua.

Jatkuvista ominaisuuksista verson tai gametofyytin pituus vaikutti olevan painotettujen keskiarvojen perusteella hieman suurempi tunturikankaan päässä tutkimuslinjaa (kuva 5a). Itiön keskimääräisen halkaisijassa ei kuvaajien perusteella ollut selkeää eroa topoluokkien välillä (kuva 5b). Ellenberg-indikaattoriarvojen ruutukohtaiset painotetut keskiarvot olivat valon (L), maaperän pH:n (R) ja ravinteisuuden (N) osalta suhteellisen samanlaiset kaikissa topoluokissa (kuva 6). Lämpötilan indikaattoriarvojen (T) painotettu keskiarvo vaikutti olevan hieman alhaisempi lumenviipymien ruuduilla (kuva 6b). Kosteuden indikaattoriarvojen (F) ruutukohtainen painotettu keskiarvo näytti olevan hieman

alhaisempi linjan tunturikankankaisessa päässä (topoluokat 1 ja 2), ja kasvavan kohti lumenviipymien ruutuja (kuva 6c).



Kuva 5. Verson tai gametofyytin keskimääräinen pituus millimetreinä (**a.**) ja itiöiden keskimääräinen halkaisija mikrometreinä (**b.**) kussakin topoluokassa. Huomaa y-akselien toisistaan poikkeavat asteikot. Molemmissa kuvissa x-akselilla on topoluokka (luokka 1 = tutkimuslinjan tunturikankainen ruutu ja luokka 8 = lumenviipymän keskiosan ruutu). Sinisen suorakulmion sisällä on 50 % havainnoista, ja musta viiva kuvaa mediaaniarvoa. Vaihteluväli pienimmän ja suurimman arvon välillä on kuvattu katkoviivoilla ja ympyrät osoittavat poikkeavat arvot.

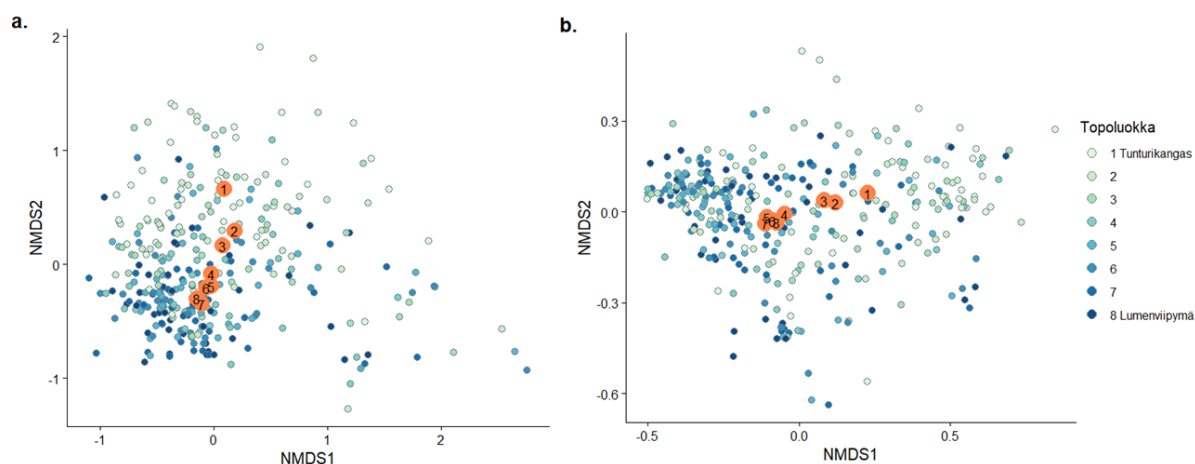


Kuva 6. Ellenberg-indikaattoriarvot topoluokittain **a.** valolle (Ellenberg L), **b.** lämpötilalle (Ellenberg T), **c.** kosteudelle (Ellenberg F), **d.** maaperän pH-arvolle (Ellenberg R) ja **e.** ravinteisuudelle (Ellenberg N). X-akselilla on topoluokka (8 = lumenviipymän keskiosan ruutu ja 1 = tutkimuslinjan tunturikankainen ruutu). Y-akselilla on indikaattoriarvo kyseiselle ympäristökijälle. Huomaa y-akselin vaihteleva asteikko. Sinisen suorakulmion sisällä on 50 % havainnoista ja musta viiva kertoo mediaanin. Hajontatikka esittää vaihteluvälin ja ympyrät osoittavat poikkeavat arvot.

3.2 Sammalyhteisöjen lajistollinen ja toiminnallinen rakenne vaihettumalinjoilla

NMDS-ordinaatiokuvaajien perusteella tutkimusruutujen lajistossa ja ominaisuuksissa oli eroja vaihettumalinjoilla tunturikankaista lumenviipymiin (kuva 7). Kuvaajien perusteella ruutujen lajisto ja ominaisuudet olivat keskenään samankaltaisempaa lumenviipymäisillä ruuduilla kuin tunturikankaiden ja -niittyjen ruuduilla (kuva 7). Lumenviipymäisemmät tutkimusruudut (topoluokat 4–8) erottuivat myös luokkakeskustensa perusteella muista topoluokista. Luokkakeskukset kuvaavat topoluokkien ruutujen keskimääräistä sijaintia ordinaatiossa. Lumenviipymienkään ruudut eivät kuitenkaan olleet keskenään täysin samanlaisia etenkin ominaisuuksien perusteella (kuva 7). Myös tutkimuslinjan tunturikankaan ja -niityn päädyn ruudut (topoluokka 1) erottuivat luokkakeskuksiltaan muista topoluokista molemmissa ordinaatiossa (kuva 7). Topoluokkien 2 ja 3 luokkakeskukset muodostivat kummassakin ordinaatioissa kolmannen erillisen ryhmän (kuva 7), mikä viittaa niiden eronneen lajistoltaan ja ominaisuuksiltaan sekä tunturikankaiden että lumenviipymien ruuduista.

Silmämääräisen tarkastelun perusteella havaituista eroista huolimatta lajistoon ja ominaisuuksiin perustuvat ordinaatiot korreloivat keskenään permutaatiotestin mukaan ($r = 0,5$; Procrustes neliösumma $m^2 = 0,75$ ja $p = 0,001$). Korkean neliösumman perusteella yhteisöjen rakenteet olivat kuitenkin vain löyhästi yhteneviä, ja ominaisuuksiin perustuva NMDS tavoittaa siis vain osan lajiyhteisöjen rakenteesta. Lajiston ordinaatiossa oli havaittavissa myös selkeämpiä eroja tutkimusalueiden välillä, mutta ominaisuuksissa vastaavaa trendiä ei erottunut (liite 4).

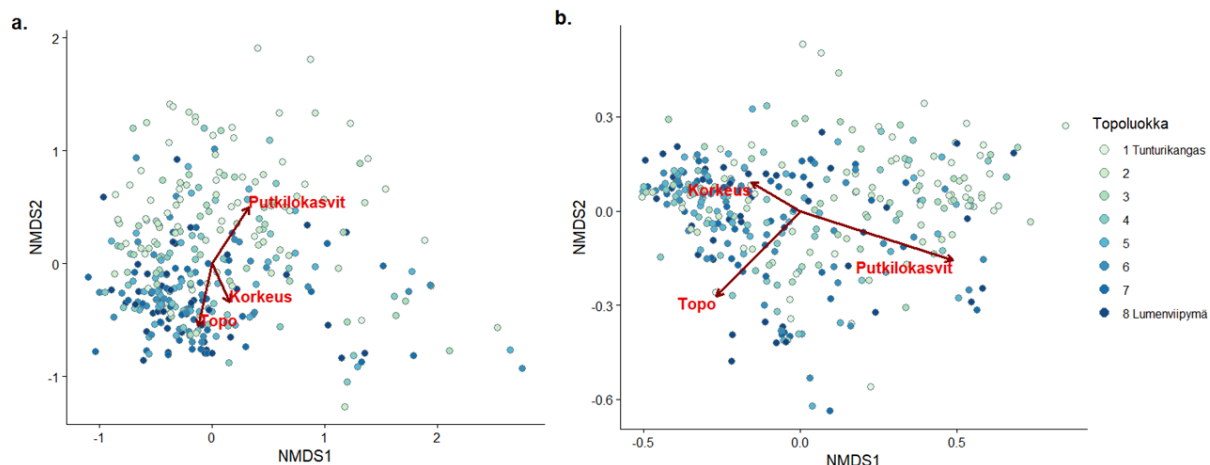


Kuva 7. Topoluokkien luokkakeskukset eli topoluokkaan kuuluvien tutkimusruutujen keskimääräinen sijainti **a.** lajistoon perustuvassa NMDS-ordinaatiossa ja **b.** ominaisuuksiin perustuvassa ordinaatiossa. Luokkakeskukset on kuvattu oransseilla ympyröillä, joiden numero kertoo minkä topoluokan luokkakeskusta kyseinen ympyrä kuvaa. Sinivihreät pienemmät ympyrät esittävät yksittäiset tutkimusruudut. Ruudun lumenviipymäisyyttä kuvaava topoluokka on havainnollistettu sinivihreillä väreillä niin, että tummin sininen kuvaa lumenviipymän keskiosan ruutuja ja vaalein vihreä tunturikankaan ruutuja. Kuvaan **a.** on piirretty ensimmäiset kaksi NMDS-akselia, jotka selittävät suurimman osan vaihtelusta. Kolmas ordinaatioakseli on esitetty yhdessä NMDS1- ja NMDS2-akselien kanssa liitteessä 5.

Envfit-permutaatiotestin perusteella topoluokka, paikan korkeus ja putkilokasvien suhteellinen peittävyys olivat tilastollisesti merkitsevästi yhteydessä lajistoon ja ominaisuuksiin perustuviin ordinaatioihin (taulukko 5). Topoluokan vaikutus kasvoi samaan suuntaan ruudun lumenviipymäisyyden kanssa (kuva 8). Paikan korkeuden vaikutus oli molemmissa ordinaatioissa pienempi, ja kasvoi samaan suuntaan topoluokan kanssa (kuva 8). Putkilokasvien ruutukohtainen peittävyys kasvoi tutkimuslinjan tunturikankaan tai -niityn pään ruutuja kohti (kuva 8). Sulaluokka ei ollut tilastollisesti merkitsevästi yhteydessä lajistoon tai ominaisuuksiin perustuvaan ordinaatioon (taulukko 5).

Taulukko 5. Envfit-permutaatiotestin tulokset ympäristömuuttujien yhteydestä laji- (lajisto) ja ominaisuusaineistoihin (omin.) perustuviin ordinaatioihin. Taulukossa on esitetty NMDS1- ja NMDS2-akseleiden arvot, selitysasteet (R^2) sekä p-arvot topoluokalle, paikan korkeudelle, putkilokasvien suhteelliselle osuudelle (putkilokasvit) ja sulaluokalle.

Ympäristötekijä	NMDS1		NMDS2		R^2		p-arvo	
	Lajisto	Omin.	Lajisto	Omin.	Lajisto	Omin.	Lajisto	Omin.
topoluokka	-0,22	-0,70	0,98	0,51	0,32	0,14	0,001	0,001
korkeus	0,41	-0,86	0,91	0,51	0,14	0,03	0,001	0,005
putkilokasvit	0,55	0,95	-0,83	-0,31	0,36	0,26	0,001	0,001
sulaluokka	-0,10	-0,26	0,99	0,97	0,02	0,009	0,08	0,22



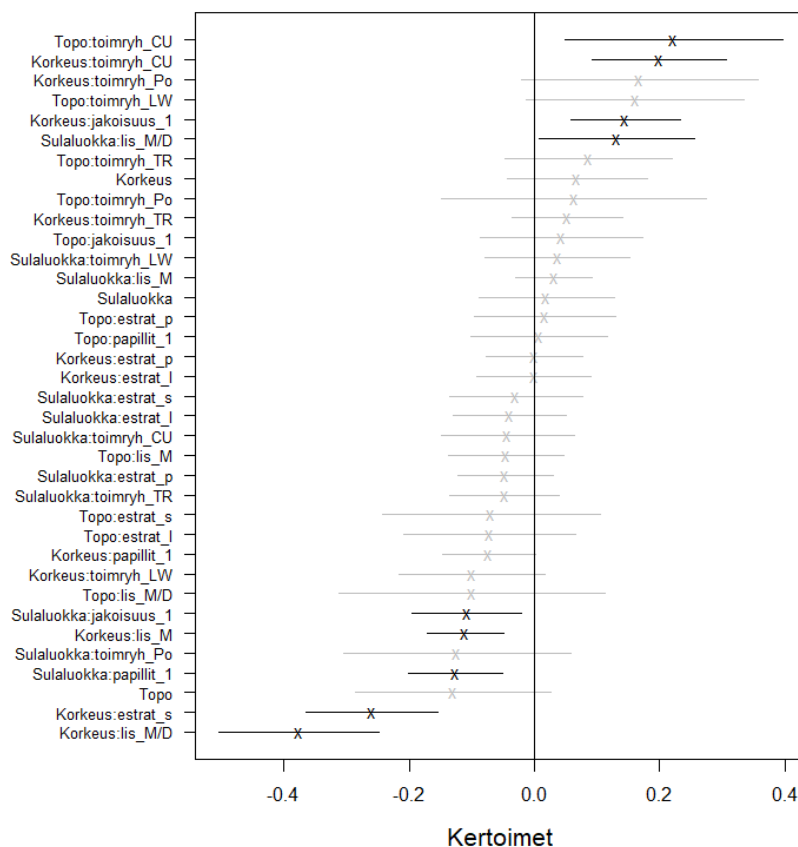
Kuva 8. Topoluokan, paikan korkeuden ja putkilokasvien ruutukohtaisen suhteellisen osuuden (putkilokasvit) yhteys **a.** lajiordinaatioon ja **b.** ominaisuuksien ordinaatioon. Kuvissa on esitetty vain permutaatiotestin perusteella ordinaatioihin merkitsevästi yhteydessä olleet ympäristömuuttujat (taulukko 5). Nuolen pituus kuvaa vaikutuksen voimakkuutta ja nuolen suunta sitä, mihin suuntaan kyseisen ympäristötekijän vaikutus kasvaa.

3.3 Ominaisuuksien yhteys topoluokan, sulaluokan ja korkeuden vaihteluun

Neljännän kulman mallin mukaan ympäristön ja ominaisuuksien välillä oli yhdeksän tilastollisesti merkitsevää yhdysvaikutusta (kuva 9, taulukko 6). Havaitut ympäristövaikutteet olivat kuitenkin voimakkuudeltaan melko pieniä (kuva 10).

Neljännän kulman mallin mukaan lehden jakoisuus ja papillit olivat tilastollisesti merkitsevästi yhteydessä paikan sulamisajankohtaan ja jakoisuus myös korkeuteen. Lajit, joilla oli jakoiset tai liuskaiset lehdet, esiintyivät epätodennäköisemmin myöhemmin sulavilla kasvupaikoilla verrattuna lajeihin, joilla lehdet eivät olleet jakoiset tai liuskaiset (kuva 10). Lisäksi ne esiintyivät todennäköisemmin korkeammalla sijainneilla paikoilla. Vastaavasti lajit, joiden lehdillä oli papilleja, esiintyivät epätodennäköisemmin myöhemmin sulavilla paikoilla verrattuna lajeihin, joilla papilleja ei ollut (kuva 10). Vaikutukset eivät kuitenkaan olleet kovin voimakkaita.

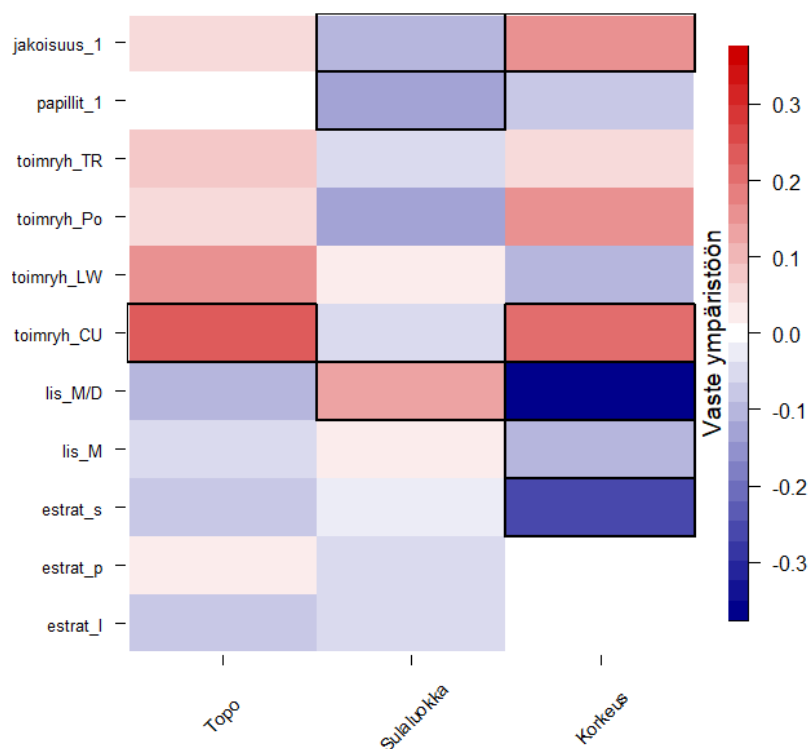
Toiminnallisista ryhmistä ainoastaan tyynymäisesti kasvavat lajit (CU) poikkesivat ympäristövasteiltaan tilastollisesti merkittävästi verrokkiryhmästä, eli haaroittuneesta kasvutavasta (BR). Tyynymäisesti kasvavat lajit olivat haaroittuneita todennäköisempiä korkeammalla sijainneilla tutkimusruuduilla sekä tutkimuslinjan lumenviipymien päässä sijainneilla tutkimusruuduilla (kuva 10).



Kuva 9. Neljännen kulman mallin kertoimet ympäristökijöiden ja ominaisuuksien välisille yhdysvaikutustermeille. X kuvaa estimaattia ja viivat 95 % luottamusväliä. Tilastollisesti merkitsevät yhdysvaikutukset on kuvattu mustalla (luottamusväli ei ylitä nollaa) ja ei-merkitsevät vaaleanharmaalla (luottamusväli ylittää nollaa). X-akselilla on vaikutuksen voimakkuus ja suunta. Ominaisuuksia on kuvattu seuraavilla lyhenteillä: toimryh = toiminnallinen ryhmä (CU = tyynymäiset, Po = *Polytrichaceae*-heimo, LW = maksasammalet, TR = mattomaiset), lis = lisääntymisstrategia (M = yksikotiset, D = kaksikotiset ja M/D = vaihteleva strategia), estrat = elinkiertostrategia (c = kolonisoijalaji, l = pitkäikäinen satelliittilaji, s = lyhytikäinen satelliittilaji ja p = monivuotinen), jakoisuus = lehden jakoisuus tai liuskaisuus.

Yksikotiset lajit esiintyivät kaksikotisia todennäköisemmin korkeammalla sijainneilla tutkimusruuduilla, mutta vaste oli suhteellisen heikko (kuva 10). Vaihtelevan strategian lajeja esiintyi aineistossa vain viisi, ja ne esiintyivät kaksikotisiin verrattuna epätodennäköisemmin korkealla ja todennäköisemmin myöhemmin sulavilla paikoilla (kuva 10). Vaihtelevan lajien vähäisen määrän vuoksi tulos ei välttämättä ole kovin luotettava.

Elinkiertostrategioista lyhytikäiset satelliittilajit (strategia s) olivat epätodennäköisempiä korkealla sijainneilla tutkimusruuduilla verrattuna kolonisoijalajeihin (strategia c). Muita tilastollisesti merkitseviä eroja elinkiertostrategioiden ja niiden ympäristövasteiden välillä ei ollut (kuva 10).



Kuva 10. Lehden papillien, jakoisuuden tai liuskaisuuden, lajin toiminnallisen ryhmän (toimryh), lisääntymisstrategian (lis) ja elinkiertostrategian (estrat) yhteys paikan topoluokkaan (topo), sulaluokkaan ja korkeuteen. Ruudun väri kuvaa ympäristövasteen suuntaa ja voimakkuutta. Punainen väri tarkoittaa positiivista ja sininen negatiivista vastetta ympäristötekijän arvojen kasvuun, ja tummempi väri tarkoittaa voimakkaampaa vastetta. Ominaisuuksien luokat on kuvattu seuraavilla lyhenteillä: CU= tyynymäiset, Po = *Polytrichaceae*-heimo, LW = maksasammalet, TR = mattomaiset, M = yksikotiset, D = kaksikotiset, M/D = vaihteleva strategia, l = pitkäikäinen satelliittilaji, s = lyhytikäinen satelliittilaji ja p = monivuotinen, jakoisuus = lehden jakoisuus tai liuskaisuus ja papillit = lehden pinnan solujen papillit. Musta reunus osoittaa tilastollisesti merkitsevät vasteet. Jokaista ominaisuuden luokkaa verrataan johonkin toiseen luokkaan. Lehden jakoisuutta tai liuskaisuutta ja papilleja verrataan niiden puuttumiseen. Toiminnallista ryhmää verrataan haarautuneeseen muotoon (BR), lisääntymisstrategian verrokkiryhmä on kaksikotiset lajit (D) ja elinkiertostrategian vertailukohtana on strategia c (kolonisoijalajit).

Ruudun topoluokka selitti 37 prosenttia koko mallin selittämästä vaihtelusta, korkeus 26,2 prosenttia vaihtelusta ja sulaluokka 7,8 prosenttia vaihtelusta. Satunnaistekijöistä tutkimuslinja selitti 8,7 prosenttia mallin selittämästä vaihtelusta ja luontotyyppi 20,4 prosenttia vaihtelusta. Alue ei selittänyt havaittua vaihtelua.

Taulukko 6. Neljännen kulman mallin tulokset. Taulukossa on esitetty topoluokan, sulaluokan ja paikan korkeuden sekä ympäristön ja ominaisuuksien yhdysvaikutustermien estimaatit, keskivirheet, testisuureet (z-arvo) ja p-arvot. Tilastollisesti merkitsevät termit ($p < 0,05$) on lihavoitu. Lyhenteet: estrat = elinkier-tostrategia, lis = lisääntymisstrategia ja toimryh = toiminnallinen ryhmä.

Muuttuja	Estimaatti	Keskivirhe	z-arvo	p-arvo
topoluokka	-0,13	0,08	-1,63	0,1
sulaluokka	0,02	0,06	0,35	0,72
korkeus	0,07	0,06	1,19	0,23
topo*estrat_l	-0,07	0,07	-1,03	0,3
topo*estrat_p	0,02	0,06	0,30	0,76
topo*estrat_s	-0,07	0,09	-0,78	0,44
topo*lis_M	-0,04	0,04	-0,94	0,35
topo*lis_M/D	-0,1	0,11	-0,92	0,36
topo*toimryh_CU	0,22	0,09	2,52	0,012
topo*toimryh_LW	0,16	0,09	1,81	0,07
topo*toimryh_Po	0,06	0,11	0,59	0,56
topo*toimryh_TR	0,09	0,07	1,28	0,2
topo*papillit_1	0,007	0,06	0,13	0,9
topo*jakoisuus_1	0,04	0,07	0,64	0,52
sulaluokka*estrat_l	-0,04	0,05	-0,86	0,39
sulaluokka*estrat_p	-0,05	0,04	-1,20	0,23
sulaluokka*estrat_s	-0,03	0,05	-0,54	0,59
sulaluokka*lis_M/D	0,13	0,06	2,07	0,039
sulaluokka*toimryh_CU	-0,04	0,05	-0,79	0,43
sulaluokka*toimryh_LW	0,04	0,06	0,63	0,53
sulaluokka*toimryh_Po	-0,12	0,09	-1,33	0,18
sulaluokka*toimryh_TR	-0,05	0,04	-1,06	0,29
sulaluokka*papillit_1	-0,13	0,04	-3,31	0,0009
sulaluokka*jakoisuus_1	-0,11	0,04	-2,44	0,015
korkeus*estrat_l	-0,0004	0,05	-0,01	0,99
korkeus*estrat_p	0,0003	0,04	0,01	0,99
korkeus*estrat_s	-0,26	0,05	-4,86	<0,001
korkeus*lis_M	-0,11	0,03	-3,48	<0,001
korkeus*lis_M/D	-0,38	0,07	-5,77	<0,001
korkeus*toimryh_CU	0,20	0,05	3,65	<0,001
korkeus*toimryh_LW	-0,10	0,06	-1,67	0,095
korkeus*toimryh_Po	0,17	0,10	1,74	0,082
korkeus*toimryh_TR	0,05	0,05	1,15	0,25
sulaluokka*lis_M	0,03	0,03	1,00	0,32

Muuttuja	Estimaatti	Keskivirhe	z-arvo	p-arvo
korkeus*papillit_1	-0,07	0,04	-1,91	0,056
korkeus*jakoisuus_1	0,15	0,04	3,24	0,0012

3.4 Toiminnallinen monimuotoisuus

3.4.1 FEve-malli

Yleistettyjen lineaaristen sekamallien mukaan putkilokasvien suhteellinen osuus, korkeuden toisen asteen termi, topoluokan ja korkeuden välinen yhdysvaikutus sekä korkeuden ja putkilokasvien osuuden välinen yhdysvaikutus olivat tilastollisesti merkitsevästi yhteydessä FEve-indeksin (engl. functional evenness) arvoihin (taulukko 7). Indeksien arvojen vaste edellä mainittuihin tekijöihin oli positiivinen (taulukko 7).

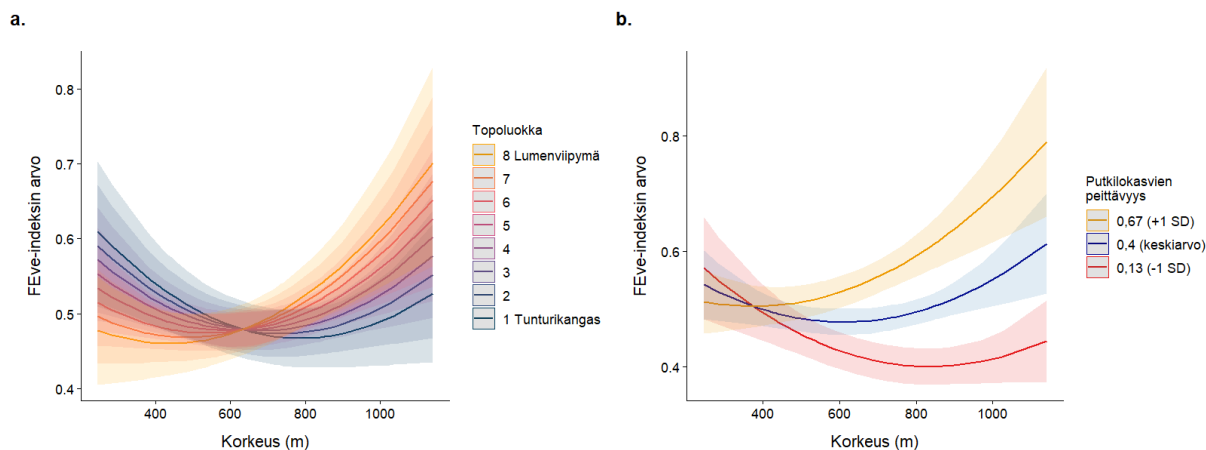
Taulukko 7. FEve-mallin tulokset. FEve-indeksin arvoihin tilastollisesti merkitsevästi ($p < 0,05$) yhteydessä olevat muuttujat on lihavoitu. Putkilokasvien suhteellisesta osuudesta käytetään lyhennettä putk. Malli perustui identity-linkkifunktioon, joka käyttää normaalijakaumaa.

Muuttuja	Estimaatti	Keskivirhe	z-arvo	p-arvo
vakiotermi	0,48	0,03	19,24	<0,001
topoluokka	0,001	0,01	0,06	0,95
sulaluokka	-0,001	0,01	-0,10	0,92
korkeus	0,01	0,02	0,80	0,55
putkilokasvit	0,06	0,01	5,17	<0,001
korkeus²	0,03	0,01	2,23	0,026
korkeus*topoluokka	0,02	0,001	2,39	0,017
korkeus*putk.	0,05	0,01	3,59	<0,001

FEve-indeksin arvojen vaste korkeuteen ei ollut lineaarinen, minkä lisäksi se vaihteli topoluokan ja putkilokasvien suhteellisen peittävyden mukaan (kuva 11). Indeksien arvo kasvoi korkeuden mukana tutkimuslinjojen lumenviipymäisillä ruuduilla (topoluokka 8), kun taas tutkimuslinjojen kankaisessa päässä (topoluokka 1) indeksi sai pienimmät arvonsa hieman yli 800 metrin korkeudella sijainneilla paikoilla (kuva 11). Lumenviipymäisillä tutkimusruuduilla indeksin arvo, eli ominaisuuksien jakautumisen tasaisuus, oli pienimmillään matalalla sijainneissa lumenviipymissä ja suurimmillaan korkealla sijainneissa lumenviipymissä. Tunturikankaisilla ruuduilla indeksin arvot puolestaan olivat

suurimpia matalalla sijainneilla kankailla, ja pienivät korkeuden kasvaessa aina hie-
man yli 800 metriin saakka. Tunturikankailla indeksin arvot kasvoivat pienimmän arvon
saavutettuaan, mutta korkeammalla sijainneilla kankailla indeksien arvot olivat silti ma-
talalla sijainneita paikkoja alhaisemmat (kuva 11).

Myös korkeuden ja putkilokasvien ruutukohtaisen suhteellisen osuuden välillä oli tilas-
tollisesti merkitsevä yhdysvaikutus (taulukko 7). Matalalla sijainneilla tutkimusruuduilla
erot FEve-indeksin arvoissa eri putkilokasvien osuuksilla olivat pieniä, mutta erot kas-
voivat korkeuden merenpinnasta kasvaessa (kuva 11). Yleisesti ottaen putkilokasvien
osuudella oli positiivinen vaikutus indeksin arvoihin paikan korkeuden kasvaessa mata-
limmalla sijainneita paikkoja lukuun ottamatta. Indeksi sai pienimmät arvonsa noin 900
metrin korkeudella merenpinnasta sijainneilla tutkimusruuduilla, joilla putkilokasveja
oli vähän. Vastaavasti korkeimmat arvonsa FEve-indeksi saavutti korkealla sijainneilla
tutkimusruuduilla, joilla putkilokasvien suhteellinen osuus oli suuri (kuva 11). Putkilo-
kasvien osuudella oli kuitenkin positiivinen vaikutus indeksin arvoihin myös ilman yh-
dysvaikutusta paikan korkeuden kanssa (taulukko 7).



Kuva 11. FEve-mallin yhdysvaikutukset **a.** korkeuden ja topoluokan ja **b.** korkeuden ja putkilokasvien suh-
teellisen osuuden välillä. Molemmissa kuvissa y-akselilla on FEve-indeksin ennustettu arvo tutkimusruu-
dulla ja x-akselilla tutkimuspaikan korkeus metreinä merenpinnan yläpuolella. Kuvassa **a.** indeksin arvo-
jen vaste korkeuteen on havainnollistettu topoluokittain 95 % luottamusvälien kanssa. Topoluokka 1 (sini-
sellä) tarkoittaa tunturikankaan tai -niityn pään ensimmäisiä ruutuja ja luokka 8 (oranssilla) tutkimuslinjan
lumenviipymän pään ruutuja. Kuva **b.** esittää indeksin arvojen vastetta korkeuteen keskimääräisillä putki-
lokasvien peittävyksillä (sinisellä) sekä yhden keskihajonnan (0,27) päässä keskiarvon ylä- ja alapuolella
(oranssilla ja punaisella). Kuvaan on piirretty 95 % luottamusvälit indeksin ennustetuille arvoille.

3.4.2 FDiv-malli

Yleistettyjen lineaaristen sekamallien mukaan mikään tarkastelluista ympäristömuuttujista ei ollut tilastollisesti merkitsevästi yhteydessä tutkimusruutujen ominaisuuksien keskinäistä erilaisuutta kuvaavan FDiv-indeksin (engl. functional divergence) arvoihin (taulukko 8). Toisin sanoen tutkimusruudun topoluokka, sulaluokka, paikan korkeus, putkilokasvien osuus tai niiden yhdysvaikutukset eivät vaikuttaneet tutkimusruutujen lajiston ominaisuuksien keskinäiseen erilaisuuteen. Indeksien arvojen keskiarvo kaikilla tutkimusruuduilla oli 0,86 ja keskihajonta 0,12 (arvojen vaihteluväli 0,33–0,997). Koko aineiston tasolla lajien ominaisuudet olivat siis keskimäärin suhteellisen erilaisia keskenään tutkimusruudun sisällä.

Taulukko 8. FDiv-mallin tulokset. Esitetyt luvut ovat mallin logit-linkkifunktion mukaisesti logaritmisella nollassa ja yhden väliin sidotulla asteikolla. Putkilokasvien suhteellisesta osuudesta on käytetty lyhennettä putk.

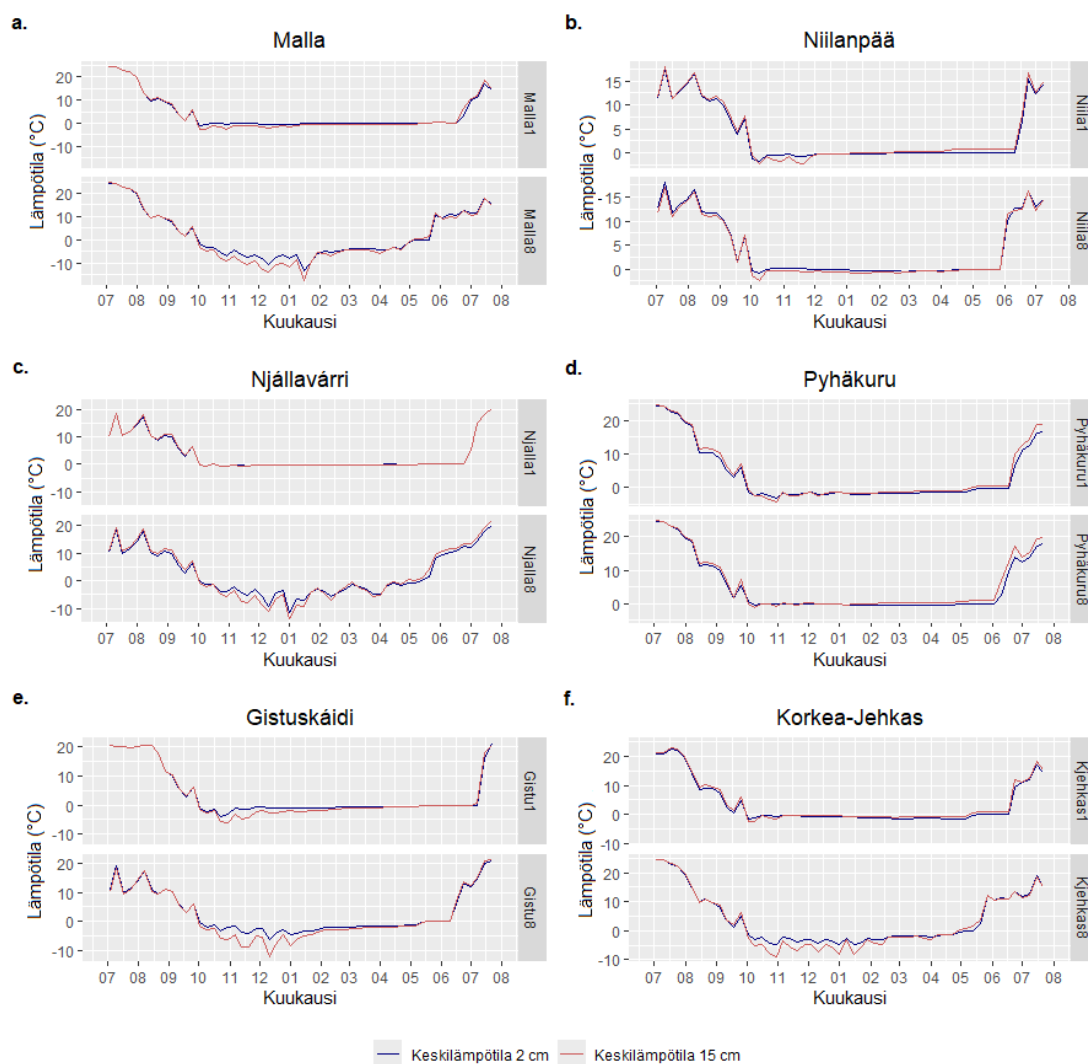
Muuttuja	Estimaatti	Keskivirhe	z-arvo	p-arvo
vakiotermi	1,75	0,10	17,33	< 0,001
topoluokka	0,02	0,06	0,32	0,75
sulaluokka	-0,02	0,06	-0,38	0,71
korkeus	0,11	0,08	1,42	0,16
putkilokasvit	-0,05	0,07	-0,72	0,47
korkeus ²	0,11	0,06	1,88	0,06
sulaluokka*korkeus	-0,13	0,07	-1,87	0,061

3.5 Lämpötilan vaihtelu ja lumipeitteen kesto tutkimusruuduilla

Tutkimusruutujen lämpötilaa kuvaavan aineiston perusteella tutkimuslinjojen tunturikankaisten ja lumenviipymäisten päiden lumensulamisaikojen kohdat ja talvilämpötilat erosivat toisistaan. Talven aikainen lämpötila pysyi tasaisena noin nollassa Celsius-asteissa lumenviipymien tutkimusruuduilla, mutta tunturikankaiden ruuduilla lämpötilassa esiintyi selkeää vaihtelua osalla kuudesta tutkimuslinjasta (kuvat 12a, 12c ja 12e).

Tutkimuslinjojen päätyjen välillä oli myös eroa siinä, milloin lämpötila alkoi kohoamaan kevätkaudella ja siten lumipeite sulamaan tutkimusruuduilta. Lumenviipymien ruuduilla

lämpötila pysyi tasaisena lähellä nollaa astetta kauemmin kuin tunturikankaiden ruuduilla (kuva 12). Lämpötilan nousun ajankohta vaihteli eri tutkimuslinjoilla, ja samoin myös tutkimuslinjojen päätyjen välinen ero siinä, milloin lämpötila kääntyi nousuun, vaihteli eri linjojen välillä.



Kuva 12. Viikoittainen keskilämpötila kuudella tutkimuslinjalla lumenviipymän (kuvaparin ylempi kuva, topoluokka 8, eli tutkimuslinjan ruutu numero 1) ja tunturikankaan (kuvaparin alempi kuva, topoluokka 1 eli ruutu numero 8) päädyissä tutkimuslinjaa. Jokaisessa kuvassa on esitetty x-akselilla mittauskuukausi ja y-akselilla lämpötila (°C). Sininen käyrä kuvaa viikoittaista keskilämpötilaa lähellä maanpintaa 2 senttimetrin korkeudella ja punainen käyrä 15 senttimetrin korkeudella maanpinnasta. Huomaa y-akselin vaihteleva asteikko.

4 Tulosten tarkastelu

4.1 Sammalyhteisöjen lajistollinen ja toiminnallinen rakenne vaihettumalinjoilla

NMDS-ordinaation mukaan tutkimusruutujen lajistossa ja ominaisuuksissa oli havaittavissa eroja vaihettumalinjoilla tunturikankaista lumenviipymiin, mikä vastasi odotuksiani. Laji- ja ominaisuusaineiston ordinaatiot korreloivat keskenään, eli yhteisöjen lajistoissa ja ominaisuuksissa oli joitakin rakenteellisia samankaltaisuuksia vaihettumalinjoilla. Visuaalisen tarkastelun perusteella lumenviipymien lajisto ja ominaisuudet olivat keskenään samankaltaisempia kuin tunturikankaiden ruutujen lajisto ja ominaisuudet. Odotusteni mukaisesti tutkimusruudun lumenviipymäisyyttä kuvaava topoluokka ja paikankorkeus olivat yhteydessä molempiin ordinaatioihin. Myös putkilokasvien suhteellinen osuus tutkimusruudulla oli yhteydessä ordinaatioihin. Vastoin odotuksiani sula-luokka ei ollut yhteydessä yhteisöjen lajistolliseen tai toiminnalliseen rakenteeseen.

Ordinaatioiden perusteella putkilokasveja oli enemmän tunturikankaisilla tutkimusruuduilla, mikä vastasi aikaisempaa käsitystä tunturikankaiden putkilokasvivaltaisuudesta (mm. Oksanen & Virtanen 1995; Pääkkö ym. 2018) ja lumenviipymien sammalvaltaisuudesta (Kuusisto ym. 2025). Topoluokkien gradientti ei kuitenkaan täysin korreloinut putkilokasvien määrän kanssa, mikä viittaa putkilokasvien vaikuttaneen ordinaatioihin myös itsenäisesti.

Tutkimusruuduilta kerätyn lämpötila-aineiston perusteella tutkimuslinjojen tunturikankaiden ja lumenviipymien päätyjen välillä oli eroa talvenaikaisissa lämpötiloissa ja lumensulamisaikakohdissa. Lumenviipymien ruuduilla lämpötila pysyi talvella suhteellisen tasaisena lähellä nollaa (kuva 12) lumipeitteen suojaavan vaikutuksen ansiosta. Osalla tunturikankaiden ruuduista lämpötilassa oli lumenviipymiä enemmän vaihtelua. Tulos vastasi aikaisempia mittauksia vastaavanlaisista ympäristöistä (mm. Björk & Molau 2007; Kudo ym. 2010; Crepez ym. 2024). Lumenviipymien ruuduilla lämpötila myös pysyi kauemmin lähellä nollaa kasvukauden alkupuolella, mikä viittaa myöhäisempään lumensulamisaikakohtaan. Osalla tunturikankaiden ruuduista 15 senttimetrin korkeudelta mitattu lämpötila oli välillä selvästi alhaisempi kuin maanpinnasta mitattu lämpötila. Lumipeite oli siis joillakin tunturikankaiden ruuduista ohuempi kuin saman linjan

lumenviipymien ruudulla. Erot topoluokissa olivat siis lämpötila-aineiston perusteella yhteydessä oikeisiin eroihin ympäristössä.

Paikan korkeuden vaikutus ordinaatioihin oli putkilokasveja heikompi, ja kasvoi samaan suuntaan topoluokan kanssa. Korkealla olleet tunturikankaiset paikat siis olivat aineistossa suhteellisen samankaltaisia lumenviipymien kanssa, ja gradientti topoluokkien välillä oli korkealla vähemmän selkeä. Tulos voi selittyä sillä, että yläoroarktisella vyöhykkeellä on usein vähän putkilokasveja, ja myös lumenviipymien ulkopuolella voi esiintyä lunta suosivia lajeja (Oksanen & Virtanen 1995).

4.2 Ominaisuuksien yhteys topoluokan, sulaluokan ja korkeuden vaihteluun

Neljännän kulman mallin mukaan lajit, joilla ei ollut lehtien soluissa papilleja, olivat yleisempiä myöhemmin sulavilla kasvupaikoilla papillilehtisiin lajeihin (kuva 10). Papillit voivat tehostaa vedenottoa ja kulkeutumista muodostamalla lehden pinnalle kanavia, joita pitkin vesi voi kulkeutua kapillaarisesti (Dilks & Proctor 1979; Proctor 1979 s. 485–489, 1982 s. 338–341). Tulos saattaa siis liittyä eroihin kasvupaikan kosteusoloissa. Myöhemmin sulavat lumenviipymätyypit säilyvät useimmiten kosteina koko kasvukauden, mutta aikaisemmin sulavista osa kuivuu kasvukauden edetessä (Pääkkö ym. 2018). Papillikkaat lehden solut saattavat olla eduksi aikaisemmin sulavilla ja kasvukauden edetessä mahdollisesti kuivuvilla kasvupaikoilla. Kosteimmilla kasvupaikoilla papillikkaista soluista voi jopa olla haittaa, sillä kosteissa oloissa ne voivat vaikuttaa negatiivisesti fotosynteesiin (Waite & Sack 2010). Lehden pinnalle muodostuva vesikalvo voi hidastaa hiilidioksidin diffuusiota ja siten alentaa fotosynteesin tehokkuutta (Rice & Giles 1996; Waite & Sack 2010). Mitä paksumpi vesikalvo on, sitä enemmän se vaikuttaa nettofotosynteesiin (Rice & Giles 1996).

Topoluokalla itsellään ei ollut vaikutusta papillikkaiden lehtien yleisyyteen, vaikka myös tunturikankaiden ja lumenviipymien välillä oletettavasti voi olla eroja kosteusoloissa. Topoluokkien muodostama gradientti saattoi olla sulaluokkaa heterogeenisempi kosteusolojen suhteen, sillä tutkimuslinjojen sijoittelussa lumenviipymägradientille esiintyi vaihtelua. Samaan aikaan sulaneilla paikoilla gradientit kosteusoloissa saattoivat olla yhtenevämmät, ja sulaluokan vaikutus ehkä korostui topoluokkaa enemmän.

Aikaisemmassa Azoreilla tehdyssä tutkimuksessa lajit, joilla oli lehtien soluissa papilleja, harvinaistuivat korkeuden kasvaessa (Henriques ym. 2017). Tulos yhdistettiin muutokseen kosteusoloissa, sillä tutkimusalueella ilmasto vaihtuu korkeuden kasvaessa kosteammaksi ja viileämmäksi (Henriques ym. 2017). Omassa työssäni en havainnut vastaavaa yhteyttä paikan korkeuden ja papillilehtisten lajien välillä. Henriquesin ja kumppaneiden (2017) tulos kuitenkin viittaa siihen, että papillit ovat yhteydessä juuri kosteusoloihin. Omassa aineistossani kosteusgradientti oli korkeuden sijaan eri aikoihin sulavien paikkojen välillä.

Mallin mukaan myös lajit, joilla oli jakoiset tai liuskaiset lehdet, olivat harvinaisempia myöhemmin sulavilla kasvupaikoilla ehytlehtisiin lajeihin verrattuna. Lehden jakoisuuden tai liuskaisuuden on ehdotettu vähentävän veden haihtumista ja lisäävän vedenpidätyskykyä (Ah-Peng ym. 2014). Yhteys sulaluokkaan saattaa siis selittyä kosteusoloilla. Myöhemmin sulavilla ja kosteammilla paikoilla veden haihtumisen estämisellä ei ehkä ole yhtä suurta merkitystä kuin aikaisemmin sulavilla ja monesti kuivemmilla paikoilla.

Mallin mukaan myös korkeuden kasvaessa lajit, joilla oli jakoiset tai liuskaiset lehdet, yleistyivät. Jakoiset tai liuskaiset lehdet ovat maksasammalten ominaisuuksia, ja aikaisemmissa tutkimuksissa maksasammalten on havaittu yleistyvän korkeuden kasvaessa (Bruun ym. 2006). Tämä voisi selittää niiden lehden ominaisuuksien yleistymistä korkeammalla, mutta omassa aineistossani yhteys maksasammalten ja korkeuden välillä ei ollut kovin selkeä. Myös jakoisten tai liuskaisten lehtien yhteys paikan kosteusolojen vaihteluun korkeusgradientilla oli epäselvä. Jos jakoisten tai liuskaisten lehtien yleistymisen korkealla olisi johtunut kuivuuden lisääntymisestä, myös papillikkaiden lehden solujen olisi voinut olettaa yleistyvän korkealla. Näin ei kuitenkaan ollut. Vedenottoa tehostavat rakenteet eivät siis yleistyneet korkeuden kasvaessa, vaikka vedenpidätyskykyyn liitetty lehden jakoisuus yleistyi.

Mallin mukaan tyynymäisesti kasvavat lajit esiintyivät haarautuneita muotoja todennäköisemmin lumenviipymien tutkimusruuduilla. Tulos vastasi odotuksiani siitä, että toiminnallisissa ryhmissä voi olla eroja lumenviipymägradientilla. Tyynymäisten muotojen yleisyys lumenviipymissä saattaa liittyä lämpötalouteen, sillä sulava lumi voi kostutta-

misen (Pääkkö ym. 2018) ohella viilentää ympäristöä kasvukauden alkupuolella. Putkilokasveilla vastaavien tyynymäisten mättäiden sisällä keskilämpötilat voivat olla muuta ympäristöä korkeampia etenkin viileissä oloissa (Kjær ym. 2018). Lisäksi mätäsmäiset muodot voivat tasata maksimi- ja minimilämpötiloja (mm. Cavieres ym. 2007; Kjær ym. 2018). Myös sammalilla tyynymäisestä muodosta ajatellaan olevan hyötyä viileissä oloissa, jossa sammaltyynyjen sisällä lämpötila voi säilyä ympäristöä kauemmin nollan yläpuolella (Glime 2017, s. 18). Tiiviiden kasvustojen pintalämpötila voi myös päiväsai-kaan nousta ilman lämpötilaa korkeammaksi jopa hyvin viileissä oloissa (Perera-Castro ym. 2020). Parempi lämmönpidätyskyky ja korkeampi lämpötila voivat tehostaa yhteyttämistä. Sammalet kykenevät yhteyttämään melko alhaisissa lämpötiloissa, mutta jopa Etelämantereella kasvavilla lajeilla on havaittu suhteellisen korkeita optimilämpötiloja fotosynteesille (Perera-Castro ym. 2020). Parempi lämmönpidätyskyky saattaa siis tehostaa yhteyttämistä pitämällä kasvuston lämpötilan lähempänä kyseisen lajin optimia, tai ainakin nollan yläpuolella.

Havaittu ero juuri tyynymäisten ja haarautuneiden muotojen välillä saattaa liittyä kilpailuun. Sammalilla pleurokarppisten haarautuneesti kasvavien lajien ajatellaan olevan tehokkaita kilpailijoita (Peters ym. 2018), ja myös pystykasvuilla harvakseltaan haaroilla lajeilla suurempi haarojen määrä on yhdistetty mahdollisiin kilpailuetuihin (Bu ym. 2011; Hugonnot 2017). Tunturikankaat ovat yleensä suhteellisen putkilokasvivaltaisia (Oksanen & Virtanen 1995; Pääkkö ym. 2018), ja putkilokasveja pidetään sammalia parempina kilpailijoina (mm. Hanusch 2025; Lin ym. 2025; Mugnai ym. 2026). Haarautuneesta kasvutavasta saattaa siis olla hyötyä tunturikankailla, koska kilpailu putkilokasvien kanssa on luultavasti voimakkaampaa. Lumenviipymät taas voivat usein olla melko sammalvaltaisia (Kuusisto ym. 2025), joten kilpailua putkilokasvien kanssa on todennäköisesti vähemmän. Sammalten ei siis ehkä tarvitse panostaa kilpailuun yhtä voimakkaasti, ja myös muut muodot voivat olla yleisiä. Myös sammaltenvälinen kilpailu on oletettavasti voimakkaampaa tunturikankailla lumenviipymien äärevien ympäristöolojen vuoksi. Äärevämmissä ympäristöissä kilpailun määrän ja merkityksen ajatellaan usein olevan suhteellisen vähäinen (esim. Monteiro ym. 2023).

Lisäksi monet aineiston haarautuneesti kasvavista lajeista olivat metsien pohjakerroksessa yleisiä boreaalisia lajeja, mikä voi myös selittää niiden vähäisyyttä lumenviipymissä tyynymäisiin muotoihin verrattuna. Aineiston boreaalisia lajeja olivat esimerkiksi seinäsammal (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid.) Mitt.) ja metsäkerrossammal (*Hylocomium splendens* (Hedw.) Schimp.). Ne eivät välttämättä siedä lumenviipymien äärevämpiä ympäristöoloja, eivätkä siksi ole yleisiä niissä. Monet boreaaliset lajit saattavat myös olla sopeutuneita lumenviipymiä varjoisampiin ympäristöihin.

Neljännän kulman mallin mukaan tyynymäisesti kasvavat lajit esiintyivät haaroittuneesti kasvavia yleisemmin myös korkeammalla sijainneilla tutkimusruuduilla. Vastaava tyynymäisten muotojen yleistymisen korkeuden kasvaessa havaittiin myös Sveitsin Alpeilla tehdyssä tutkimuksessa, vaikka kyseisellä alueella mattomainen muoto (engl. turf) olikin kaikista yleisin kasvumuoto (Vittoz ym. 2010). Myös La Réunionin saarella vuoristoisessa ympäristössä tehdyssä tutkimuksessa tyynymäisten ja mattomaisten muotojen havaittiin yleistyvän korkeuden kasvaessa (Ah-Peng ym. 2014).

Vittoz ja kumppanit (2010) yhdistivät tyynymäisten muotojen yleistymisen niiden tuulelta suojaavaan vaikutukseen ja putkilokasvien vähenemiseen korkeammalla. Putkilokasvien vähentyessä myös niiden tarjoama tuulensuoja vähenee, jolloin tyynymäisestä muodosta voi olla etua (Vittoz ym. 2010). Sama mekanismi saattaa selittää saamiani tuloksia. Suhteellisen sileäpintaiset ja tiiviit tyynymäiset muodot saattavat suojata tuulelta ja sen aiheuttamalta veden haihtumiselta löyhempiä muotoja paremmin, mistä voi olla etua korkeuden, ja täten tuulenvoimakkuuden, kasvaessa. Sammalkasvustojen pinnalla on vaihtelevan paksuinen tyynen tai suhteellisen tyynen ilman kerros (engl. boundary layer), jonka paksuus vaikuttaa haihtuvan veden määrään (Rice ym. 2001; Rice & Schneider 2004). Kasvuston pinnan sileyden tai karkeuden on havaittu vaikuttavan siihen, miten ilma virtaa pinnan yli ja vuorovaikuttaa tyynen ilmakerroksen kanssa (Rice ym. 2001; Rice & Schneider 2004). Karkeampi pinta voi lisätä turbulenttisia virtauksia kasvuston pinnan tuntumassa ja siten nopeuttavan veden haihtumista (Rice ym. 2001). Sileämmät tyynymäiset muodot taas saattavat vaikuttaa suhteellisen vähän kasvuston yli kulkeviin ilmavirtoihin, mikä voi hidastaa veden haihtumista (Rice ym. 2001). Tällöin vettä on mahdollisesti kauemmin saatavilla fotosynteesiin verrattuna lajeihin, joiden kasvutapa ei suojaa tuulen kuivattavalta vaikutukselta yhtä tehokkaasti.

Lyhytikäiset satelliittilajit olivat neljännen kulman mallin mukaan harvinaisempia korkealla sijainneilla kasvupaikoilla verrattuna kolonisoijalajeihin. Havaitut erot saattavat liittyä ympäristöolojen äärevyyteen etenkin korkealla. Lyhytikäisiä satelliittilajeja oli kuitenkin aineistossa vain 11, joten tulosta ja seuraavaa pohdintaa ei ole mielekäästä yleistää. Kolonisoijalajit ovat usein sukcession alkuvaiheen suhteellisen lyhytikäisiä lajeja, jotka panostavat tehokkaaseen lisääntymiseen ja kasvutilan valtaamiseen (During 1979). Lyhytikäiset satelliittilajit puolestaan esiintyvät usein paikoissa, joissa esiintyy huomattavaa vuodenaikaista vaihtelua kasvuolosuhteiden suotuisuudessa. Ne välttävät stressiä ja viettävät epäsuotuisan ajan itiöinä (During 1979). Kolonisoijalajeista poiketen lyhytikäiset satelliittilajit häviävät ympäristöstä säännöllisesti, mutta ilmaantuvat takaisin samalle paikalle tai lähialueelle (During 1979). Voikin olla, että korkeammalla sijainneiden tutkimuspaikkojen ympäristöolosuhteet olivat liian ääreviä, eikä lyhytikäinen satelliittistrategia menestynyt, koska suotuisan kauden pituus oli liian lyhyt tai se puuttui kokonaan.

Äärevämmissä ympäristöissä kasvilajiston kuitenkin ajatellaan usein olevan pitkäikäisempää (esim. Nobis & Schweingruber 2013). Mallin mukaan kolonisoijalajien ja niitä pitkäikäisempien lajien (pitkäikäiset satelliittilajit, monivuotiset lajit) välillä ei kuitenkaan ollut vastaavaa eroa eri korkeudella sijainneiden kasvupaikkojen suhteen. Voi siis olla, että korkeuden kasvaessa ympäristöolot eivät muuttuneet niin ääreviksi, että ne olisivat karsineet pois myös muita lyhytikäisempiä lajeja.

Aineistoni lyhytikäisistä satelliittilajeista etenkin kiilto-omenasammal (*Bartramia ithyphylla* Brid.) todennäköisesti vaikutti tuloksiin, sillä se oli aineistossa suhteellisen yleinen. Laji esiintyy yleensä alapaljakalla, mikä voi selittää satelliittilajien harvinaistumista korkealla. Lyhytikäisiin satelliittilajeihin kuului myös kosteiden paikkojen lajeja, kuten näistä 11 lajista seuraavaksi yleisin lettonauhasammal (*Aneura pinguis* (L.) Dumort.). Korkeammalla ei ehkä esiintynyt tarpeeksi kosteita elinympäristöjä, mikä mahdollisesti korostui tuloksissa lyhytikäisten satelliittilajien pienen lukumäärän vuoksi.

Mallin mukaan myös yksikotiset lajit esiintyivät kaksikotisia epätodennäköisemmin korkeammalla sijainneilla paikoilla. Sammalilla kaksikotisuus on yksikotisuutta yleisempää (Vanderpoorten & Goffinet 2009), ja myös käyttämässäni aineistossa kaksikotisia lajeja

oli noin kaksinkertainen määrä yksikotisiin verrattuna. Lisääntymisen ollessa epävarmaa yksikotisuus saattaa olla suvullisen lisääntymisen kannalta hyödyllinen strategia. Yksikotisilla lajeilla hedelmöitymisen todennäköisyys on luultavasti suurempi, koska koiras- ja naarassukusolut ovat samassa kasvissa. Kaksikotisilla lajeilla suvullinen lisääntyminen voi olla rajoittunutta lisääntymiskumppanien puutteen tai etäisyyden vuoksi (Bisang ym. 2004). Yksikotisuuden olisi siis voinut olettaa olevan yleisempää korkeammalla, missä ympäristöolot usein ovat äärevämmät. Saamani tulos oli kuitenkin päinvastainen.

Korkeammalla sijainneilla kasvupaikoilla saattoi esiintyä enemmän kaksikotisia lajeja, jotka lähtökohtaisesti lisääntyivät suvuttomasti esimerkiksi lyhyen kasvukauden rajoitteiden vuoksi. Suvullinen lisääntyminen on ylipäätään harvinaisempaa kaksikotisilla lajeilla (Austrheim ym. 2005; Maciel-Silva ym. 2012). Tulos voi kuitenkin selittyä myös lajien fylogeneettisellä asemalla, jonka merkitys voi korostua pienemmissä aineistoissa. Joissakin sammalryhmissä lisääntymisstrategia on voimakkaasti kytköksissä lajin taksonomiseen asemaan, minkä seurauksena yksi- tai kaksikotisuus voi olla yleisempää tietyissä suvuissa. Näin on esimerkiksi monissa *Brachytheciaceae*-heimon suvuissa (Ignatov & Huttunen 2002). Jos korkeammalla esiintyneet kaksikotiset lajit sattuiivat kuulumaan yleisesti kaksikotiseen sukuun, se on voinut vaikuttaa saamaani tulokseen.

Myös vaihtelevan strategian lajeilla oli tilastollisesti merkitseviä yhdysvaikutuksia neljännen kulman mallissa. Ne esiintyivät todennäköisemmin myöhään sulavilla paikoilla ja epätodennäköisemmin korkealla sijainneilla kasvupaikoilla verrattuna kaksikotisiin lajeihin. Kyseisiä lajeja oli kuitenkin aineistossa vain 5, joten niiden perusteella ei voi vetää luotettavia johtopäätöksiä.

Neljännen kulman mallin tuloksia tulkittaessa on hyvä huomioida, että malli perustui läsnäolo-poissaolo-muotoiseen aineistoon, eli se ei kerro, millaiset lajit ovat peittävyyksien perusteella runsaita tarkastelluilla paikoilla. Sen sijaan malli kuvaa sitä, millaisista lajeista on paljon havaintoja tietynlaisilla tutkimuspaikoilla. Lukumäärältään yleisten lajien peittävyudet voivat kuitenkin olla pieniä. Lisäksi ympäristövasteet olivat ylipäätään melko pieniä.

4.3 Toiminnallinen monimuotoisuus

4.3.1 FEve-indeksi

Tutkimusruutujen lajiston ominaisuuksien jakautumisen tasaisuutta toiminnallisessa tilassa kuvaavan FEve-indeksin (engl. functional evenness) arvot olivat yhteydessä paikan korkeuteen ei-lineaarisesti. Tulos vastasi odotuksiani siitä, että korkeus voi vaikuttaa toiminnalliseen monimuotoisuuteen. Yleisellä tasolla indeksin arvot aluksi laskivat korkeuden kasvaessa, mutta kääntyivät nousuun pienimmän arvon saavutettuaan. FEve-indeksin vaste korkeuteen muuttui paikan topoluokan mukana. Lumenviipymien lajisto täytti toiminnallisen ekolokerotilan tasaisimmin korkealla, mikä indeksin tulkinnan mukaan viittaa siihen, että korkealla sijainneissa lumenviipymissä resurssit olivat mahdollisesti tehokkaammin lajien käytössä kuin matalammalla sijainneissa lumenviipymissä. Tunturikankaisilla ruuduilla lajisto täytti toiminnallisen tilan tasaisemmin matalalla sijainneissa paikoissa. Tunturikankailla lajit siis mahdollisesti hyödynsivät resursseja tehokkaammin matalalla sijainneilla paikoilla. On kuitenkin tärkeä huomioida, että kyseinen tulkinta pätee vain, jos resurssien saatavuudessa ei ole eroja ekolokerotilan sisällä. Tarkastellut tutkimusruudut olivat suhteellisen pieniä, joten niissä ei todennäköisesti ollut ainakaan suuria systemaattisia eroja.

Lumenviipymien FEve-indeksin arvon kasvaminen korkeuden mukana voi ehkä viitata siihen, että korkealla lumenviipymätyyppien sisällä esiintyy enemmän vaihtelua, jolloin myös lajisto on mahdollisesti ominaisuuksiltaan monimuotoisempaa. Erilaiset lajit voivat mahdollisesti hyödyntää hieman eri osia toiminnallisesta ekolokerotilasta ja siten täyttää sen tasaisemmin. Matalalla lumenviipymien kasvuoloissa taas on vähemmän vaihtelua ja yhteisöjä hallitsevat samankaltaiset lajit. Tunturikankaissa tilanne vaikuttaa olevan päinvastainen: korkeuden kasvaessa ympäristöolosuhteet muuttuvat äärevämmiksi esimerkiksi lämpötilan suhteen (kts. esim. Roos ym. 2019), mikä saattaa rajoittaa toiminnallisen tilan täyttymistä siten, että vain tietyn tyyppiset lajit menestyvät korkealla sijaitsevilla kankailla. FEve-indeksi ei kuitenkaan kerro minkä kokoinen toiminnallinen tila on, joten havaittu tulos saattoi johtua myös ympäristön suodattavista vaikutuksista (engl. environmental filtering), kuten Komac ym. (2015) esittivät. Tällöin ympäristöolot karsivat lajistoa niin, että vain tietynlaiset lajit pärjäävät, mutta niiden ominaisuudet

täyttävät toiminnallisen tilan tasaisesti. Vastoin hypoteesiani, topoluokka ei yksinään vaikuttanut FEve-indeksin arvoihin.

FEve-indeksin arvojen vaste korkeuteen vaihteli myös putkilokasvien osuuden mukaan. Korkeuden kasvaessa indeksin arvot laskivat ruuduilla, joilla putkilokasveja oli vähän ja nousivat ruuduilla, joilla putkilokasveja oli paljon. Havaittu yhdysvaikutus saattaa liittyä fasilitaatioon, eli ilmiöön, jossa muut paikalla esiintyvät lajit mahdollistavat jonkin toisen lajin kasvun paikoilla, joissa se ei yksinään menestyisi. Mahdolliseen fasilitaatioon viittaa se, että hieman yleistäen yhteisöjen toiminnallinen tasaisuus oli melkein aina korkeampaa, jos putkilokasveja oli enemmän. Putkilokasveista saattoi siis olla jotakin hyötyä sammalille, mikä mahdollisesti heijastui FEve-indeksin arvoihin.

Putkilokasvit saattoivat suojata pohjakerroksessa kasvavia sammalia ääreviltä ympäristöolosuhteilta. Tyynymäisten putkilokasvimättäiden on havaittu tasaavan sekä alhaisia että korkeita lämpötiloja (esim. Cavieres ym. 2007; Kjær ym. 2018), mikä saattaa päteä myös muiden kuin tyynymäisten kasvustojen kohdalla. Putkilokasvien latvuksen alla on myös mitattu paljasta maata alhaisempia lämpötiloja, mikä voi parantaa kosteusoloja latvuksen alla (Ingerpuu ym. 2005). Sammalet todennäköisesti hyötyvät lisääntyneestä kosteudesta (Ingerpuu ym. 2005). Lisäksi putkilokasvien fasilitatiivisen vaikutuksen on ehdotettu liittyvän parantuneeseen ravinnetilanteeseen (Ingerpuu ym. 2005).

Putkilokasvien ääreviltä ympäristöoloilta suojaava vaikutus saattaa heijastua sammalten toiminnallisten ominaisuuksien tasaisempaan jakautumiseen. Putkilokasvien suojaamissa yhteisöissä mahdollisesti esiintyi myös lajeja, joita ei muuten olisi tavattu kyseisellä paikalla. Tämä saattoi vaikuttaa toiminnalliseen tasaisuuteen ja ekolokerotilan hyödyntämiseen, sillä fasilitaatiosta hyötyneet lajit mahdollisesti käyttivät hieman eri osaa ekolokerotilasta kuin paikalla joka tapauksessa pärjäävät lajit. Tähän viittaa ainakin osin se, että putkilokasvien puuttuessa tasaisuus aleni korkeuden kasvaessa ja ympäristön äärevyyden lisääntyessä. Äärevämissä oloissa lajit olivat siis FEve-indeksin mukaan kasaantuneet tiettyihin osiin ekolokerotilaa, kun taas matalammalla suotuisammassa oloissa ja korkeammalla putkilokasvivaltaisemmilla ruuduilla jakauma oli tasaisempi. Matalalla sijainneilla tutkimuspaikoilla putkilokasvien puuttumisesta saattoi toisaalta olla hyötyä, sillä kilpailua saattoi olla vähemmän.

Havaitsemani korkeuden vaikutus vastasi osittain aikaisempia tutkimuksia. Henrigues ja kumppanit (2017) tarkastelivat sammalten toiminnallista monimuotoisuutta korkeusgradientilla Azoreilla, ja havaitsivat FEve-indeksin arvojen laskevan korkeuden kasvaessa. Yhteys korkeuden ja FEve-indeksin arvojen välillä oli kuitenkin lineaarinen, toisin kuin omassa työssäni. Omassa työssäni korkeudella oli myös positiivisia vaikutuksia.

Functional evenness -indeksiä kohtaan on esitetty kritiikkiä siitä, että joissakin tapauksissa indeksin arvojen kasvaminen ei oikeasti tarkoita kasvanutta tasaisuutta toiminnallisen tilan täyttämässä (Legras & Gaertner 2018; Kosman ym. 2020). Myös indeksin teoreettista taustaa on kyseenalaistettu (Kosman ym. 2020). FEve-indeksi perustuu pienimpien etäisyyksien puuhun (engl. minimum spanning tree), joka yhdistää lajit toisiinsa mahdollisimman lyhyillä janoilla (engl. branches) moniulotteisessa toiminnallisessa tilassa (Villéger ym. 2008). Indeksillä mitataan todellisuudessa kahta eri asiaa: janojen pituussuhteiden säännöllisyyttä ja lajirunsauden jakautumisen säännöllisyyttä puun sisällä. Tämä voi toisinaan aiheuttaa ongelmia indeksin tuottamissa arvoissa (Legras & Gaertner 2018). Indeksillä voi tietyissä tilanteissa saada arvon 1 (täydellinen tasaisuus), vaikka lajien välisessä toiminnallisessa etäisyydessä tai lajien runsaussuhteissa olisi todellisuudessa epätasaisuutta. Indeksillä voi myös joskus tuottaa saman arvon kahdelle yhteisölle, joissa toiminnalliset etäisyydet ovat jakautuneet samalla tavalla, mutta joissa lajien runsaussuhteissa on eroja (Legras & Gaertner 2018). Indeksillä arvo voi myös tietyissä tapauksissa kasvaa samalla, kun yhteisön lajien runsaussuhteet muuttuvat epätasaisemmiksi (Legras & Gaertner 2018).

Kritiikistä huolimatta FEve-indeksiä käytetään edelleen laajasti ekologisessa tutkimuksessa (kts. esim. Bärnmann ym. 2025; Balestra ym. 2026; Díaz ym. 2026; Kenedy-Siqueira ym. 2026). Legras ja Gaertner (2018) kuitenkin kehottavat varovaisuuteen ja huolellisuuteen indeksin käytössä ja tulkitsemisessa. Käytin FEve-indeksiä työssäni sen yleisyyden vuoksi, mutta pyrin huomioimaan sen heikkoudet tuloksia tarkastellessani. Ongelmat korostuvat etenkin, jos tehdään johtopäätöksiä FEve-indeksin muodostavista komponenteista yhteisössä. Pyrin siksi käsittelemään indeksiä kokonaisuutena, enkä ottanut kantaa siihen, johtuvatko erot indeksin arvoissa toiminnallisesta etäisyydestä vai lajien runsaussuhteista. Vastaisuudessa harkitsisin kuitenkin tarkkaan FEve-indeksin käyttöä. Todennäköisesti en enää käyttäisi kyseistä indeksiä, tai vähintäänkin ottaisin

sen rinnalle vaihtoehtoisia toiminnallisen monimuotoisuuden indeksejä. Nyt saamiini tuloksiin on tärkeä suhtautua kriittisesti ja muistaa indeksin mahdolliset ongelmat tuloksia tulkittaessa.

4.3.2 FDiv-indeksi

Vastoin odotuksiani aineistossani ei esiintynyt vaihtelua FDiv-indeksin (engl. functional divergence) arvoissa tutkittujen ympäristömuuttujien suhteen. Korkeuden toisen asteen termin sekä korkeuden ja sulaluokan välisen yhdysvaikutuksen tulos oli kuitenkin mallin mukaan lähellä tilastollisesti merkitsevää. Korkeuden toisen asteen termin vaikutus indeksin arvoihin oli positiivinen ja yhdysvaikutuksen negatiivinen.

FDiv-indeksi käytännössä kertoo, miten erilaisia tutkimusruutujen yleisten lajien ominaisuudet ovat keskenään. Indeksien arvot olivat yleisesti korkeat aineiston tutkimusruuduilla (keskiarvo $0,86 \pm$ keskihajonta $0,12$), mikä viittaa tutkimusruutujen yleisimpien lajien olleen ominaisuusarvoiltaan melko erilaisia (Mason ym. 2005; Villéger ym. 2008). Indeksien tulkinnan perusteella tulos voi viitata ekolokeroiden huomattavaan erilaistumiseen (Mason ym. 2005) sekä tunturikankaiden ja -niittyjen että lumenviipymien sammalyhteisöissä. Vastoin oletuksiani tunturikankaisten ja lumenviipymäisten ruutujen välillä ei kuitenkaan näyttänyt olevan eroa siinä, miten samanlaisia tai erilaisia yhteisön lajien ominaisuusarvot olivat keskenään.

Tunturipaljakan suhteellisen äärevät ympäristöolosuhteet ja niiden yhteys bioottisiin tekijöihin saattavat selittää korkeita FDiv-indeksien arvoja. Äärevät olosuhteet eivät yksin riitä selittämään tulosta, sillä sammalilla ympäristöolosuhteista johtuva lajiston karsuutuminen (engl. environmental filtering) on yhdistetty keskenään samankaltaisempiin ominaisuuksiin (Monteiro ym. 2023). Ympäristön suodattavien vaikutusten on havaittu korostuvan etenkin äärevissä ympäristöissä (Monteiro ym. 2023). Aineistoni perusteella tunturipaljakan lajisto oli kuitenkin ominaisuuksiltaan suhteellisen erilaista.

Kilpailu voi joissain tilanteissa johtaa ominaisuuksien ja siten ekolokeroiden suurempaan keskinäiseen erilaisuuteen (Kraft ym. 2015; Chalmandrier ym. 2017). Keskenään erilaisemmat lajit eivät kilpaile samoista resursseista ja voivat siten esiintyä yhdessä. Äärevämissä ympäristöissä kilpailun määrän ja merkityksen kuitenkin usein ajatellaan

olevan vähäisempi ominaisuuksien ja yhteisöjen rakenteen kannalta (mm. Chalmardrier ym. 2017; Monteiro ym. 2023). Poikkeavia tuloksia kilpailun merkityksestä lajistolle on kuitenkin esitetty (Lyu & Alexander 2022). Lisäksi jotkin kilpailun muodot, kuten yhden lajin dominoimiseen johtava kilpailu, voivat erilaistumisen sijaan johtaa ominaisuuksien konvergoitumiseen (Butterfield & Callaway 2013). Voimakas kilpailu ei siis ehkä ainakaan yksinään riitä selittämään paljakan lajiston keskenään melko erilaisia ominaisuuksia. Etenkin lumenviipymissä kilpailu on oletettavasti vähäisempää ääreämpien ympäristöolojen vuoksi.

Ekolokeroiden keskimääräinen erilaisuus saattaa kilpailun sijaan liittyä fasilitaatioon. Putkilokasveilla fasilitaation on havaittu voivan vaikuttaa positiivisesti yhteisön ominaisuuksien jakaumiin ja keskinäiseen erilaisuuteen (Schöb ym. 2012; Butterfield & Callaway 2013). Äärevissä ympäristöissä fasilitaatio voi johtaa kilpailun vaikutuksia tai vähemmän ääreviä ympäristöoloja vastaavaan lopputulokseen (Schöb ym. 2012; Chalmardrier ym. 2017). Tällöin fasilitaation seurauksena yhteisön lajien ominaisuudet voivat olla keskenään erilaisemmat kuin ympäristöolosuhteiden perusteella voisi olettaa. Sama mahdollisesti pätee sammalten kohdalla ja voisi selittää, miksi aineistoni ruutujen lajiston ominaisuudet olivat selkeästi keskenään erilaisia, vaikka paljakan kasvuolosuhteet ovat usein melko ääreviä ja ympäristön suodattava vaikutus oletettavasi suuri.

Myös Henriques ja kumppanit (2017) havaitsivat Azoreilla tehdyssä tutkimuksessa FDiv-indeksin arvojen olleen ylipäättään melko korkeita. Kyseisessä tutkimuksessa FDiv-indeksin arvot laskivat korkeuden kasvaessa merkitsevästi vain lehtisammalilla, mutta jos maksa- ja lehtisammalia tarkasteltiin yhdessä kuten omassa työssäni, indeksin arvojen ja korkeuden välillä ei havaittu yhteyttä (Henriques ym. 2017). Saamani tulos siis vastaa osittain aikaisempia tutkimuksia, jos tarkastellaan lehti- ja maksasammalia yhdessä.

4.4 Mahdollisia syitä lumensulamisasajankohdan vähäiselle ja topoluokan vaihtelevalle merkitykselle

Hypoteesistani poiketen lumensulamisasajankohdalla ei ollut kovin suurta vaikutusta tunturipaljakan sammalyhteisöjen lajistoon, ominaisuuksiin tai toiminnalliseen monimuotoisuuteen. Lumensulamisasajankohta ei ollut tilastollisesti merkitsevästi yhteydessä kumpaankaan toiminnallisen monimuotoisuuden indeksiin, ja myös neljännen kulman

mallissa vasteet sulamisajankohtaan olivat heikkoja. Sulamisajankohdan olisi kuitenkin voinut olettaa olevan yhteydessä lajiston ominaisuuksiin lajiston itsensä kautta. Lumensulamisajankohdan ja siihen yhteydessä olevan maaperän lämpötilan on havaittu vaikuttavan kasvillisuuden pienipiirteiseen jakautumiseen vuoristoalueiden lumenviipymiä vastaavissa kasvuympäristöissä (Schöb ym. 2009).

Lumensulamisajankohdan määrittäminen aineistossa voi selittää sitä, miksi sen vaikutus oli odottamaani vähäisempi. Sulamisajankohta oli topoluokasta ja putkilokasvien osuudesta poiketen tutkimuslinjakohtainen, ei tutkimusruutukohtainen. Sulamisajankohdan vaikutus kasvillisuuteen on usein pienipiirteistä (Schöb ym. 2009), joten siitä olisi ehkä tarvittu ruutukohtaista aineistoa. Lisäksi lumensulamisajankohta oli määritetty aineistoon tutkimuslinjan alueella yleisimmän sulamisajankohdan mukaan, mikä on voinut häivyttää pienipiirteistä vaihtelua. Sulamisajankohdan määrittämiseen käytetty SYKE:n aineisto ei kuitenkaan mahdollistanut suurempaa resoluutiota, sillä siinä yhden pikselin spatiaalinen resoluutio oli 20 metriä. Lumensulamisajankohdan tarkempi arvioiminen kyseisen aineiston perusteella olisi voinut lisätä virheellisten tulkintojen riskiä.

Tutkimuslinjoille asetettujen tiedonkeruulaitteiden mukaan lämpötilassa, ja lämpötilakäyrien perusteella myös lumensulamisajankohdassa, oli eroja tutkimuslinjan lumenviipymän ja tunturikankaan tai -niityn pään välillä. Laitteita ei ollut aineiston jokaisella linjalla, joten niiden keräämän aineiston käyttäminen analyyseissa ei ollut mahdollista. Laitteilla kerätty paikallinen lämpötila- ja lumiaineisto olisi kuitenkin voinut tuoda esiin tutkimuslinjojen sisäisiä ympäristöeroja ja antaa käyttämääni lumensulamisajankohdaluokitusta tarkempaa tietoa sulamisajankohdan vaikutuksista sammalien ominaisuuksiin ja toiminnalliseen monimuotoisuuteen.

Sulamisajankohdan tavoin lumenviipymäisyyden (topoluokka-muuttuja) vaikutus tutkimuslinjojen lajiston ominaisuuksiin ja toiminnalliseen monimuotoisuuteen ei ollut analyyseissa yhtä selkeä kuin oletin. Neljännen kulman malleissa topoluokan ja tarkasteltujen ominaisuuksien välillä oli vain yksi tilastollisesti merkitsevä yhdysvaikutus. FEve-mallissa topoluokka yksinään ei ollut tilastollisesti merkitsevästi yhteydessä indeksin arvoihin, vaikka se oli mukana merkitsevässä yhdysvaikutuksessa. FDiv-mallissa topoluokka ei vaikuttanut indeksin arvoihin ollenkaan.

Neljännän kulman malleissa tarkasteltujen ominaisuuksien määrä oli tarkoituksella rajoitettu pieneksi, joten topoluokka olisi saattanut vaikuttaa joihinkin muihin kuin malliin sisällytettyihin ominaisuuksiin. Se ei kuitenkaan selitä topoluokan suhteellisen vähäistä vaikutusta toiminnalliseen monimuotoisuuteen, sillä käytin kaikkia aineiston ominaisuuksia indeksien tuottamiseen. Sen sijaan tutkimuslinjojen pituus on saattanut vaikuttaa topoluokan vaikutuksen selkeyteen. Käyttämässäni aineistossa osa linjoista ulottui todellisuudessa vain lumenviipymän keskiosasta sen reunalle lumenviipymän suuren koon vuoksi. Osa linjoista ei siis kuvannut koko vaihettumaa lumenviipymästä tunturikankaalle. Jos tällaisia linjoja oli aineistossa paljon, se on saattanut vaikuttaa topoluokan merkitykseen ympäristömuuttujana. Toisaalta topoluokka oli evfit-permutaatiotestin mukaan tilastollisesti merkitsevästi yhteydessä ordinaatioihin ja FEve-mallissa osallisena merkitsevässä yhdysvaikutuksessa. Edellä kuvattu linjojen vajavainen gradientti ei siis luultavasti ollut huomattavan suuri ongelma aineistossa ja analyyseissa.

On myös mahdollista, että korkeus on topoluokkaa merkittävämpi sammallajiston ominaisuuksiin vaikuttava ympäristötekijä. Fennoskandiassa tehdyssä lajirunsautta tarkastelleessa tutkimuksessa korkeuden havaittiin olleen pääasiassa topoluokkaa parempi ennustaja tutkimuspaikan lajirunsaudelle (Bruun ym. 2006). Käytetty topoluokka vastasi oman aineistoni muuttujaa. Voi siis olla, että korkeudella on topoluokkaa suurempi vaikutus myös lajiston ominaisuuksiin ainakin tarkastelemassani mittakaavassa.

4.5 Huomioita aineistosta

Käyttämäni aineiston alueellinen jakauma ei ollut tasainen, vaan tutkimuslinjat olivat painottuneet etenkin Enontekiön suurtunturialueelle Käsivarren Lappiin. Lumenviipymien alueellinen jakauma Suomen Lapissa on kuitenkin luonnostaan epätasainen, ja laajimmat ja runsaslukuisimmat lumenviipymät löytyvät Käsivarren suurtunturialueelta (Pääkkö ym. 2018). Tästä syystä tutkimusalue vaikutti luultavasti jonkin verran saamiini tuloksiin, vaikka alueelliset erot eivät olleet Pro gradu -työni päämielenkiinnonkohteena. Eri puolilla Lappia ympäristöolosuhteet ovat voineet olla hieman erilaiset, minkä seurauksena alueelliset erot saattoivat korostua aineistossa. Pyrin kuitenkin huomioimaan alueen vaikutuksen tekemissäni analyyseissa, vaikka en käsitellytkään alueen vaikutuksia työssäni sen tarkemmin.

Tarkastelemistani ympäristömuuttujista etenkin paikan korkeus oli yhteydessä tutkimusalueeseen Suomen topografian vuoksi. Korkeimmat tunturialueet löytyvät Käsivarren Lapista, mikä näkyi myös käyttämäni aineiston korkeusjakaumassa (liite 1). Korkeuden osalta voikin pohtia, kuinka paljon aineiston aluejakauma vaikutti saatuihin tuloksiin, ja oliko osa korkeuden vaikutuksesta oikeasti kytköksissä alueeseen. Pysin kuitenkin huomioimaan alueen mahdollisen vaikutuksen käyttämällä sitä tilastomalleissa satunnaistekijänä. Lisäksi aikaisemmissa tutkimuksissa paikan korkeuden on havaittu vaikuttavan lajiston ominaisuuksiin (esim. Vittoz ym. 2010; Ah-Peng ym. 2014; Roos ym. 2019) ja toiminnalliseen monimuotoisuuteen (Henriques ym. 2017; Asplund ym. 2022). Siksi pidän epätodennäköisenä, että havaittu yhteys korkeuteen johtuisi pelkästään alueesta. Alueen ja korkeuden vaikutuksia on kuitenkin mahdotonta täysin erottaa toisistaan käyttämässäni aineistossa.

Aineistossani myös sulaluokkien ja tutkimusalueen välillä oli yhteys. Myöhimpään sulavat lumenviipymät esiintyivät yksinomaan Käsivarren Lapissa, ja kaikista aikaisimmin sulavat lumenviipymät olivat keskittyneet erityisesti Utsjoelle, vaikka joitakin niistä esiintyi myös Urho Kekkosen kansallispuiston alueella (taulukko 1). Käsivarren alueella esiintyi kuitenkin myös suhteellisen varhain sulavia lumenviipymiä. Lisäksi sulamisajan kohdaltaan ääripäitä edustavia paikkoja oli aineistossa lukumäärällisesti vähiten. Sulaluokkien alueellinen jakauma siis on voinut vaikuttaa saamiini tuloksiin jonkin verran, mutta en usko vaikutuksen olleen kovin suuri.

Aineistoni topoluokissa ei esiintynyt merkittävää lukumäärällistä vaihtelua eri alueiden välillä, sillä jokainen tutkimuslinja kahta poikkeusta lukuun ottamatta sisälsi kaikki kahdeksan topoluokkaa. Topoluokissa saattoi kuitenkin esiintyä satunnaista vaihtelua siinä, miten hyvin tutkimuslinjat ja siten topoluokat kattoivat koko kasvillisuuden vaihtuman tunturikankailta lumenviipymiin. Tätä vaihtelua oli vaikea huomioida analyyseissa, ja siksi se on saattanut vaikuttaa tuloksiin. Satunnainen vaihtelu topoluokissa kuitenkin luultavasti lähinnä lisäsi aineistoon satunnaista vaihtelua, joka jäi mallin selittämän vaihtelun ulkopuolelle.

Työni tuloksia tarkasteltaessa on myös hyvä muistaa, että ominaisuuksissa voi esiintyä lajienvälisen vaihtelun ohella vaihtelua myös saman lajin yksilöiden välillä (esim. Roos

ym. 2019). Lajinsisäinen vaihtelu voi tuottaa epävarmuutta tietokantojen käyttöön lajien ominaisuuksia määritettäessä, sillä mahdollista vaihtelua ominaisuusarvoissa ei havaita. Lisäksi se, että käyttämäni ominaisuusaineistoa ei ole kerätty Suomen tunturi-alueelta, voi lisätä epävarmuutta tulosten tulkintaan. BET-tietokanta kattaa Euroopassa esiintyvien sammallajien ominaisuuksia, ja aineistoa siihen on koottu useista eri lähteistä (van Zuijlen ym. 2023). Jos ominaisuuksissa on huomattavaa vaihtelua esimerkiksi pohjoisten ja eteläisempien alueiden välillä, se voi lisätä epävarmuutta tietokantojen käyttöön ja siten vaikuttaa saamiini tuloksiin. Käyttämistäni ominaisuuksista lajinsisäisen vaihtelun kannalta ongelmallisia saattoivat olla etenkin gametofyytin tai verson koko, Ellenberg-indikaattoriarvot ja sporofyyttien yleisyys.

Tietokantoja on kuitenkin käytetty sammalilla myös aikaisemmissa ominaisuustutkimuksissa (esim. Henriques ym. 2017; Löbel ym. 2018; Monteiro ym. 2023; van Zuijlen ym. 2024) ja niiden käyttö myös esimerkiksi putkilokasveilla on melko yleistä. Lisäksi suuressa osassa käyttämistäni ominaisuuksista ei oletettavasti esiinny merkittävää vaihtelua lajin sisällä. Monet käyttämistäni ominaisuuksista olivat rakenteellisia tai pysyvämpiä elinkiertoon liittyviä ominaisuuksia, joissa vaihtelun voi olettaa olevan vähäistä. Esimerkiksi lehden rakenteissa lajinsisäinen vaihtelu on oletettavasti mittakaavaltaan niin pientä, ettei sillä ole merkittävää vaikutusta. Myös esimerkiksi elinkierrostrategiat ovat oletettavasti suhteellisen samanlaisia saman lajin yksilöillä.

Lisäksi aikaisemmissa tutkimuksissa sammalilla lajienvälisen vaihtelun on havaittu olevan lajinsisäistä vaihtelua merkittävämpää. Esimerkiksi korkeuden kasvaessa muutosten tarkastelluissa sammallajiston ominaisuuksissa havaittiin johtuneen lähinnä lajiston muutoksista (Roos ym. 2019). Vastaavasti ilmastonmuutoksen vaikutuksia simuloineessa lämmityskokeessa sammalyhteisöjen ominaisuuksien muutokset johtuivat pääosin lajiston korvautumisesta (van Zuijlen ym. 2022). Molemmissa tutkimuksissa tarkasteltiin muutamia kemiallisia ominaisuuksia, lehden tai verson paksuutta sekä vedenpidätyskykyä. Ainakaan osa sammalten ominaisuuksista ei siis vaihtelee huomattavasti lajin sisällä eri ympäristöissä. Tietokantojen käyttö mahdollisti alustavan katsauksen tunturipaljakan sammallajiston ominaisuuksiin, ja nyt käyttämäni aineistoa vas-

taavan ominaisuusaineiston kerääminen tutkimusalueelta ei olisi ollut mahdollista tämän työn puitteissa. Tulevaisuudessa myös lajinsisäistä vaihtelua tulisi kuitenkin tarkastella.

4.6 Yhteenveto ja johtopäätökset

Pro gradu -työni perusteella ja odotusteni mukaisesti tunturipaljakan sammalyhteisöjen lajistossa ja lajiston ominaisuuksissa esiintyi vaihtelua lumenviipymägradientilla tunturikankaista lumenviipymiin. Monimuuttujamenetelmien perusteella lumenviipymissä lajisto ja ominaisuudet olivat keskenään samankaltaisempia kuin tunturikankaiden tutkimusruuduilla. Lajistoon ja ominaisuuksiin perustuvat ordinaatiot korreloivat vain osittain keskenään, eli ominaisuuksia tarkastelemalla paljakan sammalyhteisöjen toiminnallisesta rakenteesta voidaan saada tietoa, jota pelkkä lajiston tarkasteleminen ei tuota.

Neljännän kulman malleissa etenkin korkeuden vaikutus sammalten ominaisuuksiin korostui. Tyynymäisesti kasvavat lajit olivat yleisempiä korkeammalla sijainneilla tutkimusruuduilla haarautuneesti kasvaviin verrattuna, mikä saattaa liittyä parantuneeseen tuulensuojaan (Rice ym. 2001; Rice & Schneider 2004). Lisäksi korkeammalla kaksikotiset lajit olivat yksikotisia yleisempiä, ja lyhytikäiset satelliittilajit harvinaistuivat kolonisoijalajeihin verrattuna. Myös lumensulamisaikakohta vaikutti lajiston ominaisuuksiin. Lehden papillikkaat solut ja maksasammalten jakoiset tai liuskaiset lehdet olivat harvinaisempia myöhään sulavilla paikoilla esiintyneillä lajeilla, mikä luultavasti liittyy eroihin kosteusoloissa. Hieman yllättäen topoluokalla oli pienin vaikutus ominaisuuksiin: vain tyynymäisesti kasvavat lajit yleistyivät lumenviipymäisemmällä tutkimusruuduilla haarautuneisiin muotoihin verrattuna. Tyynymäisestä kasvutavasta saattaa olla etua esimerkiksi lämpötilouden kannalta.

Korkeuden kasvaessa FEve-indeksin (engl. functional evenness) arvot kasvoivat lumenviipymissä ja laskivat tunturikankailla. Myös korkeuden ja putkilokasvien osuuden välillä oli positiivinen yhdysvaikutus: tasaisuus kasvoi korkeuden myötä eniten putkilokasvivaltaisemmilla ruuduilla. Korkeammalla putkilokasveilla on mahdollisesti fasilitatiivinen vaikutus sammallajistoon, mikä saattoi heijastua indeksin arvoihin. Vastoin odotuksiani, ominaisuuksien keskinäistä erilaisuutta kuvaava FDiv-indeksi ei ollut yhteydessä

tarkastelemini ympäristömuuttujiin. Indeksien arvot olivat keskimäärin korkeita, eli yleisimpien lajien ominaisuudet olivat suhteellisen erilaisia keskenään ja siten ekolokeroiltaan melko erilaistuneita. Äärevämissä ympäristöissä etenkin fasilitaatio saattaa tuottaa vastaavan tuloksen.

Kaiken kaikkiaan lumenviipymäisyyden (topoluokka-muuttuja) vaikutus tunturipaljakan sammallajistoon, ominaisuuksiin ja toiminnalliseen monimuotoisuuteen oli vaihteleva. Topoluokka vaikutti selkeämmin yhteisötasolla: se oli yhteydessä lajistoon, koko yhteisöjen ominaisuuksiin sekä toiminnalliseen monimuotoisuuteen, mutta ei juurikaan yksittäisiin ominaisuuksiin. Sen sijaan korkeuden vaikutus korostui sekä yhteisöjen, toiminnallisen monimuotoisuuden että yksittäisten ominaisuuksien kohdalla. Sulaluokan vaikutus oli odottamaani pienempi ja kohdistui lähinnä yksittäisiin ominaisuuksiin.

Pro gradu -työni perusteella tunturipaljakan sammallajiston ominaisuuksissa ja osittain myös toiminnallisessa monimuotoisuudessa oli havaittavissa trendejä ympäristön suhteen. Paljakan sammalyhteisöjen ominaisuuksissa saattaa siis tulevaisuudessa tapahtua muutoksia ilmastonmuutoksen myötä. Monissa pohjoisissa ympäristöissä ennustetaan tapahtuvan muutoksia esimerkiksi lämpötilassa, kosteusoloissa ja lumensulamisaikankohdassa, millä voi olla huomattavia vaikutuksia kasvillisuuteen (mm. Kivinen ym. 2012; Maliniemi ym. 2018; Stewart ym. 2018). Pohjoisilla alueilla sammalilla ja niiden ominaisuuksilla voi olla paikoin huomattava vaikutus ekosysteemitason prosesseihin, kuten hiilen (Street ym. 2013; Eldridge ym. 2023; Nakatsubo ym. 2023) ja veden (Douma ym. 2007; Blok ym. 2011; Gall ym. 2026) kiertoon. Jos ilmastonmuutos vaikuttaa ympäristötekijöihin, joihin sammalyhteisöjen lajisto ja ominaisuudet ovat yhteydessä, myös yhteisöjen ominaisuuksissa ja toiminnassa saattaa tapahtua muutoksia.

Lumensulamisaikankohta oli yhteydessä tyynymäiseen kasvumuotoon ja vesitalouteen liittyviin lehtien rakenteellisiin ominaisuuksiin. Tunturialueilla keväisen lumensulamisaikankohdan ennustetaan aikaistuvan (Kivinen ym. 2012), millä voi olla vaikutusta etenkin vesitalouteen liittyviin ominaisuuksiin. Aikaisempi lumensulamisaikankohta saattaa johtaa kuivempiin kasvuoloihin etenkin paikoissa, joissa sulava lumi normaalisti kostuttaisi ympäristöä kasvukauden edetessä. Vuoristoalueiden vastaavissa ympäristöissä on

putkilokasveilla saatu viitteitä siitä, että lumenviipymät ovat kuivempia kuin aikaisemmin (Liberati ym. 2019). Jos kuivumista tapahtuu myös tunturialueiden lumenviipymissä, se saattaa heijastua kosteuteen liitettyihin lajiston ominaisuuksiin ja niiden yleisyyteen. Kuivempien paikkojen lajisto saattaa yleistyä ja kosteimpien harvinaistua, ja niiden mukana yhteisöjen ominaisuuksissa voi tapahtua muutoksia.

Mahdollinen lumensulamisasajankohdan aikaistuminen (Kivinen ym. 2012) voi johtaa myös tunturikankaisemman lajiston yleistymisen entisillä lumenviipymäisemmällä kasvupaikoilla. Vastaavanlaisista lajiston muutoksista on jo viitteitä vuoristoalueiden lumenviipymäisillä paikoilla (Liberati ym. 2019). Tunturikankaiden lajiston mahdollinen yleistymisen saattaa lisätä kilpailun määrää, mikä voi vaikuttaa sammalyhteisöjen ominaisuuksiin. Analyysieni perusteella tyynymäiset muodot olivat haarautuneita muotoja yleisempiä lumenviipymissä, ja ero juuri haarautuneisiin muotoihin saattoi liittyä kilpailuun. Jos tulevaisuudessa lumenviipymiä muuttuu tunturikankaisemmiksi ja kilpailu kasvaa, myös toiminnallisten ryhmien runsaussuhteissa saattaa tapahtua muutoksia. Muutosten merkitys paljakan kasviyhteisöjen toiminnan kannalta riippuu siitä, onko esimerkiksi eri toiminnallisten ryhmien välillä eroa siinä, miten ne vaikuttavat ympäristöön.

Ilmastonmuutoksen vaikutukset saattavat heijastua myös toiminnalliseen monimuotoisuuteen. Putkilokasveilla tehdyn mallinnuksen mukaan lämpötilojen kohotessa ja lumipeitteen keston vähentyessä yhteisöjen toiminnallisessa monimuotoisuudessa voi tapahtua muutoksia (Niittynen ym. 2020). Keskimääräisen toiminnallisen monimuotoisuuden ennustetaan kasvavan, mutta yhteisöjen välisten erojen ja toiminnallisen tasaisuuden (engl. functional evenness) pienentyvän. Ero liitettiin etenkin lumenviipymäisten ympäristöjen häviämiseen (Niittynen ym. 2020). Omassa työssäni lumensulamisasajankohta ei ollut tilastollisesti merkitsevästi yhteydessä FEve-indeksiin, mutta topoluokka oli osana merkitsevää yhdysvaikutusta. FDiv-indeksin kohdalla sulaluokan ja korkeuden välinen yhdysvaikutus oli lisäksi lähellä merkitsevää. Voi siis olla, että myös sammalilla toiminnallisessa monimuotoisuudessa saattaa tapahtua muutoksia tulevaisuudessa.

Ilmastonmuutoksen myötä myös putkilokasviyhteisöissä ennustetaan tapahtuvan muutoksia pohjoisilla alueilla (Pääkkö ym. 2019; Stewart ym. 2018). Fennoskandian puutto-

milla alueilla on jo nyt havaittu kasvillisuuden muuttuneen samankaltaisemmaksi (Maliniemi ym. 2018; Maliniemi ym. 2025). Analyysieni perusteella myös putkilokasvien määrällä on vaikutusta paljakan sammalyhteisöjen toiminnalliseen rakenteeseen ja osittain myös toiminnalliseen monimuotoisuuteen. Muutokset paljakan putkilokasviyhteisöissä saattavat siis heijastua myös sammalyhteisöjen toiminnalliseen rakenteeseen ja monimuotoisuuteen.

Mahdolliset muutokset yhteisöjen lajistossa ja ominaisuuksissa voivat heijastua myös takaisin ympäristöön. Sammalet voivat vaikuttaa esimerkiksi kosteusoloihin (esim. Gall ym. 2026) ja maanpinnan sekä maaperän lämpötiloihin (esim. Blok ym. 2007; Jaroszynska ym. 2023). Eristävän vaikutuksensa kautta sammalet voivat mahdollisesti vaikuttaa myös roudan sulamiseen. Esimerkiksi toiminnallisten ryhmien välillä saattaa olla kasvuston tiiviyydestä johtuvia eroja siinä, miten ne vaikuttavat lämpötiloihin ja kosteuteen. Toiminnallisten ryhmien runsaussuhteiden mahdolliset muutokset siis saattavat joissain tapauksissa heijastua laajemmin koko elinympäristöön, mutta aiheesta tarvitaan lisää tutkimustietoa.

Pro gradu -työni tuotti alustavan katsauksen tunturipaljakan sammalyhteisöjen ominaisuuksiin, toiminnalliseen monimuotoisuuteen sekä niiden vaihteluun erilaisilla ympäristögradieniteilla. Sammalten ominaisuuksista kuitenkin tiedetään edelleen huomattavasti vähemmän kuin esimerkiksi putkilokasvien ominaisuuksista. Lisää tutkimusta sammalten ominaisuuksista siis tarvitaan etenkin pohjoisilla alueilla, jos halutaan ennustaa mahdollisia tulevia muutoksia paikoin hyvin sammalvaltaisissa tunturipaljakan kasvuympäristöissä.

Kiitokset

Haluan kiittää Sanna Huttusta ja Inka Kuusistoa Pro gradu -työni ohjaamisesta sekä käyttööni saamastani kasvillisuus- ja ympäristöaineistosta. Erityiskiitos Inka Kuusistolle avusta aineiston analysoimisessa. Haluan kiittää myös Societas pro Fauna et Flora Fennica -seuraa työni tukemisesta apurahalla.

Kirjallisuus

- Aguiar, F. C., Cerdeira, J. O., Martins, M. J., & Ferreira, M. T. (2013). Riparian forests of Southwest Europe: Are functional trait and species composition assemblages constrained by environment? *Journal of Vegetation Science*, *24*, 628–638. <https://doi.org/10.1111/jvs.12009>
- Ah-Peng, C., Flores, O., Wilding, N., Bardat, J., Marline, L., Hedderson, T. A. J., & Strasberg, D. (2014). Functional diversity of subalpine bryophyte communities in an oceanic island (La Réunion). *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *46*, 841–851. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.841>
- Arróniz-Crespo, M., Gwynn-Jones, D., Callaghan, T. V., Núñez-Olivera, E., Martínez-Abaigar, J., Horton, P., & Phoenix, G. K. (2011). Impacts of long-term enhanced UV-B radiation on bryophytes in two sub-Arctic heathland sites of contrasting water availability. *Annals of Botany*, *108*, 557–565. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr178>
- Asplund, J., van Zuijlen, K., Roos, R. E., Birkemoe, T., Klanderud, K., Lang, S. I., & Wardle, D. A. (2022). Divergent responses of functional diversity to an elevational gradient for vascular plants, bryophytes and lichens. *Journal of Vegetation Science*, *33*, e13105. <https://doi.org/10.1111/jvs.13105>
- Austrheim, G., Hassel, K., & Mysterud, A. (2005). The role of life history traits for bryophyte community patterns in two contrasting alpine regions. *The Bryologist*, *108*, 259–271. <https://doi.org/10.1639/0007>
- Balestra, S., Manuzi, V., Ceresa, E., Gatti, P., Pirtilahti, R. A., Hodecek, J., Adatte, T., Bomou, B., Gabrieli, P., Grand, S., & Losapio, G. (2026). Long-term ecological impacts of Norway spruce plantations on biodiversity and microhabitat conditions. *Ecosystems*, *29*, 34. <https://doi.org/10.1007/s10021-026-01048-0>
- Bates, J. W. (1998). Is ‘life-form’ a useful concept in bryophyte ecology? *Oikos*, *82*, 223–237. <https://doi.org/10.2307/3546962>
- Becker-Scarpitta, A., Bardat, J., Lalanne, A., & Vellend, M. (2017). Long-term community change: Bryophytes are more responsive than vascular plants to nitrogen deposition and warming. *Journal of Vegetation Science*, *28*, 1220–1229. <https://doi.org/10.1111/jvs.12579>

- Bergamini, A., Bisang, I., Hodgetts, N., Lockhart, N., van Rooy, J., & Hallingbäck, T. (2019). Recommendations for the use of critical terms when applying IUCN red-listing criteria to bryophytes. *Lindbergia*, 2019, 1–6. <https://doi.org/10.25227/linbg.01117>
- Bisang, I., Ehrlén, J., & Hedenäs, L. (2004). Mate limited reproductive success in two dioicous mosses. *Oikos*, 104, 291–298. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.12853.x>
- Björk, R. G., & Molau, U. (2007). Ecology of Alpine snowbeds and the impact of global change. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 39, 34–43. [https://doi.org/https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2007\)39\[34:EOASAT\]2.0.CO;2](https://doi.org/https://doi.org/10.1657/1523-0430(2007)39[34:EOASAT]2.0.CO;2)
- Blok, D., Heijmans, M. M. P. D., Schaepman-Strub, G., van Ruijven, J., Parmentier, F. J. W., Maximov, T. C., & Berendse, F. (2011). The cooling capacity of mosses: Controls on water and energy fluxes in a Siberian tundra site. *Ecosystems*, 14, 1055–1065. <https://doi.org/10.1007/s10021-011-9463-5>
- Brooks, M E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Maechler, M., & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R Journal*, 9, 378–400. doi: 10.32614/RJ-2017-066
- 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. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02421.x>
- Butterfield, B. J., & Callaway, R. M. (2013). A functional comparative approach to facilitation and its context dependence. *Functional Ecology*, 27, 907–917. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12019>
- Bu, Z.-J., Rydin, H., & Chen, X. (2011). Direct and interaction-mediated effects of environmental changes on peatland bryophytes. *Oecologia*, 166, 555–563. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1880-1>
- Bärman, L., Kaufmann, S., Klingenfuss, S., Scherer-Lorenzen, M., & Hauck, M. (2025). The presence of alternative tree species in European beech forests drives change in functional diversity and composition of forest floor plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 36, e70058. <https://doi.org/10.1111/jvs.70058>

- Cavieres L. A., Badano, E. I., Sierra-Almeida, A., & Molina-Montenegro, M. A. (2007). Microclimatic modifications of cushion plants and their consequences for seedling survival of native and non-native herbaceous species in the High Andes of Central Chile. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *39*, 229–236.
DOI:10.1657/1523-0430(2007)39[229:MMOCPA]2.0.CO;2
- Chalmandrier, L., Münkemüller, T., Colace, M.-P., Renaud, J., Aubert, S., Carlson, B. Z., Clément, J.-C., Legay, N., Pellet, G., Saillard, A., Lavergne, S., & Thuiller, W. (2017). Spatial scale and intraspecific trait variability mediate assembly rules in alpine grasslands. *Journal of Ecology*, *105*, 277–287.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12658>
- Charron, A. J., & Quatrano, R. S. (2009). Between a rock and a dry place: The water-stressed moss. *Molecular Plant*, *2*, 478–486. doi:10.1093/mp/ssp018
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, *18*, 117–143.
<https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Coe, K., Carter, B., Slate, M., & Stanton, D. (2024). Moss functional trait ecology: Trends, gaps, and biases in the current literature. *American Journal of Botany*, *111*, e16288. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16288>
- Crepaz, H., Quaglia, E., Lombardi, G., Lonati, M., Rossi, M., Ravetto Enri, S., Dullinger, S., Tappeiner, U., & Niedrist, G. (2024). Phenological responses of alpine snow-bed communities to advancing snowmelt. *Ecology and Evolution*, *14*, e11714.
<https://doi.org/10.1002/ece3.11714>
- Cruz de Carvalho, R., Maurício, A., Pereira, M. F., Marques da Silva, J., & Branquinho, C. (2019). All for one: The role of colony morphology in bryophyte desiccation tolerance. *Frontiers in Plant Science*, *10*, 1360.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01360>
- Damsholt, K. (2002). *Illustrated flora of Nordic liverworts and hornworts*. Nordic Bryological Society, Lund.
- Dawson, S. K., Carmona, C. P., González-Suárez, M., Jönsson, M., Chichorro, F., Mallen-Cooper, M., Melero, Y., Moor, H., Simaika, J. P., & Duthie, A. B. (2021). The traits of "trait ecologists": An analysis of the use of trait and functional trait terminology. *Ecology and Evolution*, *11*, 16434–16445. <https://doi.org/10.1002/ece3.8321>

- Díaz, C. G., González, G., Agosto, R., Garay, G., Rivera, M. M., Robles, H., Velásquez Román, L. E., & Hulshof, C. M. (2026). Functional trait adaptations drive enhanced post-hurricane resilience on serpentine soils. *Journal of Vegetation Science*, 37, e70130. <https://doi.org/10.1111/jvs.70130>
- Díaz, S., & Cabido, M. (2001). Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646–655. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02283-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02283-2)
- Dierssen, K. (2001). Distribution, ecological amplitude and phyto-sociological characterization of European bryophytes. *Bryophytorum Bibliotheca*, 56, 1–289.
- Dilks, T. J. K., & Proctor, M. C. F. (1979). Photosynthesis, respiration and water content in bryophytes. *The New Phytologist*, 82, 97–114. <http://www.jstor.org/stable/2485080>
- Domènech, M., Komac, B., Peñuelas, J., & Conesa, J. A. (2016). Site-specific factors influence the richness and phenology of snowbed plants in the Pyrenees. *Plant Biosystems*, 150, 741–749. <https://doi.org/10.1080/11263504.2014.990941>
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., García Marquéz, J. R., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013). Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36, 27–46. <https://doi.org/doi:10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Douma, J. C., Van Wijk, M. T., Lang, S. I., & Shaver, G. R. (2007). The contribution of mosses to the carbon and water exchange of arctic ecosystems: Quantification and relationships with system properties. *Plant, Cell and Environment*, 30, 1205–1215. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01697.x>
- During, H. J. (1979). Life strategies of bryophytes: A preliminary review. *Lindbergia*, 5, 2–18. <http://www.jstor.org/stable/20149317>
- Eldridge, D. J., Guirado, E., Reich, P. B., Ochoa-Hueso, R., Berdugo, M., Sáez-Sandino, T., Blanco-Pastor, J. L., Tedersoo, L., Plaza, C., Ding, J., Sun, W., Mamet, S., Cui, H., He, J.-Z., Hu, H.-W., Sokoya, B., Abades, S., Alfaro, F., Bamigboye, A. R., Bastida, F., de los Ríos, A., Durán, J., Gaitan, J. J., Guerra, C. A., Grebenc, T., Illán, J. G., Liu, Y.-R., Makhalanyane, T. P. Mallen-Cooper, M., Molina-Montenegro, M. A.,

- Moreno, J. L., Nahberger, T. U., Peñaloza-Bojacá, G. F., Picó, S., Rey, A., Rodríguez, A., Siebe, C., Teixido, A. L., Torres-Díaz, C., Trivedi, P., Wang, J., Wang, L., Wang, J., Yang, T., Zaady, E., Zhou, X., Zhou, X.-Q., Zhou, G., Liu, S., & Delgado-Baquerizo, M. (2023). The global contribution of soil mosses to ecosystem services. *Nature Geoscience*, *16*, 430–438. <https://doi.org/10.1038/s41561-023-01170-x>
- Ellenberg, H., Weber, H.E., Düll, R., Wirth, V., Werner, W., & Paulissen, D. (1991). Zeiger von pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica*, *18*, 1–248.
- Elumeeva, T. G., Soudzilovskaia, N. A., During H. J., & Cornelissen, J. H. C. (2011). The importance of colony structure versus shoot morphology for the water balance of 22 subarctic bryophyte species. *Journal of Vegetation Science*, *22*, 152–164. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01237.x>
- Gadgil, M., & Solbrig, O. T. (1972). The concept of r- and K-selection: Evidence from wild flowers and some theoretical considerations. *The American Naturalist*, *106*, 14–31. <http://www.jstor.org/stable/2459833>
- Gall, C., Beschorner, A., Ehmann, J., Gries, P., Nebel, M., Scholten, T., & Seitz, S. (2026). Linking moss structural and functional traits to soil water fluxes and soil erosion. *AoB PLANTS*, *18*, plag011. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plag011>
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., & Toussaint, J.-P. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, *85*, 2630–2637. <https://doi.org/10.1890/03-0799>
- Gimingham, C. H., & Smith, R. I. L. (1971). Growth form and water relations of mosses in the maritime Antarctic. *British Antarctic Survey Bulletin*, *25*, 1–21.
- Glime, J. M. (2017). Chapter 10 – Temperature: Cold. Teoksessa: *Bryophyte ecology volume 1: Physiological ecology*. Michigan Technological University & the International Association of Bryologists. <<https://digitalcommons.mtu.edu/bryophyte-ecology1/9>>. Viitattu 12.3.2026.
- Grau-Andrés, R., Kardol, P., & Gundale, M. J. (2022). Trait coordination in boreal mosses reveals a bryophyte economics spectrum. *Journal of Ecology*, *110*, 2493–2506. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13965>

- Grime, J. P. (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910. <https://doi.org/10.1046/J.1365-2745.1998.00306.X>
- Hallingbäck, T., Lönnell, N., Weibull, H., Hedenäs, L., & von Knorring, P. (2006). *Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Bladmossor: sköldmossor – blåmossor. Bryophyta: Buxbaumia – Leucobryum*. ArtDatabanken, Sveriges lantbruksuniversitet, Uppsala.
- Hallingbäck, T., Lönnell, N., Weibull, H., von Knorring, P., Korotynska, M., Reisborg, C., & Birgersson, M. (2008). *Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Bladmossor: Kompaktmossor – kapmossor. Bryophyta: Anoetangium – Orthodontium*. ArtDatabanken, Sveriges lantbruksuniversitet, Uppsala.
- Hanusch, M. (2025). Vegetation structural complexity uniquely captures competition between vascular plants and bryophytes over succession. *Journal of Ecology*, 113, 2515–2525. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.70110>
- Hartig, F. (2024). DHARMA: Residual diagnostics for hierarchical (multi-level / mixed) regression models. Versio 0.4.7. <<https://CRAN.R-project.org/package=DHARMA>>.
- Hedenäs, L., Reisborg, C., & Hallingbäck, T. (2014). *Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Bladmossor: Skirmossor – baronmossor: Bryophyta. Hookeria – Anomodon*. ArtDatabanken, Sveriges lantbruksuniversitet, Uppsala.
- Heegaard, E. (2002). A model of alpine species distribution in relation to snowmelt time and altitude. *Journal of Vegetation Science*, 13, 493–504. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02076.x>
- Heegaard, E., & Vandvik, V. (2004). Climate change affects the outcome of competitive interactions – An application of principal response curves. *Oecologia*, 139, 459–466. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1523-5>
- Henriques, D. S. G., Rigal, F., Borges, P. A. V., Ah-Peng, C., & Gabriel, R. (2017). Functional diversity and composition of bryophyte water-related traits in Azorean native vegetation. *Plant Ecology and Diversity*, 10, 127–137. <https://doi.org/10.1080/17550874.2017.1315839>
- Herzschuh, U., Liu, Y., Liu, S., Stoof-Leichsenring, K.R., Porada, P., Courtin, J., Farkas, L.Z., Böhmer, T., Biskaborn, B.K., Diekmann, B., Huang, Y., Kaufman, D., Melles, M., Meyer, H., Pestryakova, L.A., Russell, J.M., & Wagner, B. (2025). Arctic-boreal

- bryophyte dynamics since the last glacial inferred from ancient DNA metabarcoding. *Journal of Biogeography*, 52, e70015. <https://doi.org/10.1111/jbi.70015>
- Hespanhol, H., Fabón, G., Monforte, L., Martínez-Abaigar, J., & Núñez-Olivera, E. (2014). Among- and within-genus variability of the UV-absorption capacity in saxicolous mosses. *The Bryologist*, 117, 1–9. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-117.1.001>
- Hodgetts, N. G., Söderström, L., Blockeel, T. L., Caspari, S., Ignatov, M. S., Konstantinova, N.A., Lockhart, N., Papp, B., Schröck, C., Sim-Sim, M., Bell, D., Bell, N. E., Blom, H. H., Bruggeman-Nannenga, M. A., Brugués, M., Enroth, J., Flatberg, K. I., Garilleti, R., Hedenäs, L., Holyoak, D. T., Hugonnot, V., Kariyawasam, I., Köckinger, H., Kučera, J., Lara, F., & Porley, R. D. (2020). Annotated checklist of bryophytes of Europe, Macaronesia and Cyprus. *Journal of Bryology*, 42, 1–116. <https://doi.org/10.1080/03736687.2019.1694329>
- Hugonnot, V. (2017). Comparative investigations of niche, growth rates and reproduction between the native moss *Campylopus pilifer* and the invasive *C. introflexus*. *Journal of Bryology*, 39, 79–84. <https://doi.org/10.1080/03736687.2016.1210871>
- Huttunen, S., Bell, N., & Hedenäs, L. (2018). The evolutionary diversity of mosses – Taxonomic heterogeneity and its ecological drivers. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 37, 128–174. <https://doi.org/10.1080/07352689.2018.1482434>
- Huttunen S., Kuusisto I., Anttila S., Johanson N., Kotilainen A., Leskinen S., Laaka-Lindberg S., Mattanen S., Metsämäki S., Pihlaja K. & Virtanen R. (2023). Lumenviipymien kasvillisuusyhteisöjen ja lajiston seurannat uhanalaisuusarvioinnin tukena. Putte2 – Lumenviipymät -hankkeen loppuraportti. <https://www.researchgate.net/publication/367335963_Lumenviipymien_kasvillisuusyhteisöjen_ja_lajiston_seurannat_uhanalaisuusarvioinnin_tukena>.
- Ignatov, M., & Huttunen, S. (2002). *Brachytheciaceae (Bryophyta)* – family of sibling genera. *Arctoa*, 11, 245–296. DOI:10.15298/arctoa.11.20
- Ingerpuu, N., Liira, J., & Pärtel, M. (2005). Vascular plants facilitated bryophytes in a grassland experiment. *Plant Ecology*, 180, 69–75. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-2508-0>
- Jaroszyńska, F., Althuizen, I., Halbritter, A. H., Klanderud, K., Lee, H., Telford, R. J., & Vandvik, V. (2023). Bryophytes dominate plant regulation of soil microclimate in alpine grasslands. *Oikos*, 2023, e10091. <https://doi.org/10.1111/oik.10091>

- Kenedy-Siqueira, W., Justino, W. S., Oki, Y., Paiva, D. C., Figueiredo, J. C. G., Yuan, Z., Chen, Y., Negreiros, D., & Fernandes, G. W. (2026). Basin-wide disruption of ecological strategies of woody species induced by a dam breach in Brazil. *Plant Ecology*, *227*, 45. <https://doi.org/10.1007/s11258-026-01616-3>
- 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. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/3/034024>
- Kjær, U., Olsen, S. L., & Klanderud, K. (2018). Shift from facilitative to neutral interactions by the cushion plant *Silene acaulis* along a primary succession gradient. *Journal of Vegetation Science*, *29*, 42–51. <https://doi.org/10.1111/jvs.12584>
- Komac, B., Pladevall, C., Peñuelas, J., Conesa, J. V., & Domènech, M. (2015). Variations in functional diversity in snowbed plant communities determining snowbed continuity. *Plant Ecology*, *216*, 1257–1274. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0506-4>
- Kosman, E., Scheiner, S. M., & Gregorius, H. (2021). Severe limitations of the FEve metric of functional evenness and some alternative metrics. *Ecology and Evolution*, *11*, 123–132. <https://doi.org/10.1002/ece3.6974>
- Kraft, N. J. B., Godoy, O., & Levine, J. M. (2015). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *112*, 797–802. <https://doi.org/10.1073/pnas.1413650112>
- Kudo, G., Kimura, M., Kasagi, T., Kawai, Y., & Hirao, A. S. (2010). Habitat-specific responses of alpine plants to climatic amelioration: Comparison of fellfield to snowbed communities. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, *42*, 438–448. <https://doi.org/10.1657/1938-4246-42.4.438>
- Kutnar, L., Kermavnar, J., & Sabovljević, M. S. (2023). Bryophyte diversity, composition and functional traits in relation to bedrock and tree species composition in close-to-nature managed forests. *European Journal of Forest Research*, *142*, 865–882. <https://doi.org/10.1007/s10342-023-01560-1>

- Kuusisto, I., Huttunen, S., & Virtanen, R. (2025). Tundra plant communities along the mesotopographic gradient in NE Finland. *Nordic Journal of Botany*, 2025, e04430. <https://doi.org/10.1111/njb.04430>
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Laliberté, E., Legendre, P., & Shipley, B. (2014). FD: Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. Versio 1.0-12.3.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N. S. G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., & Bonis, A. (2008). Assessing functional diversity in the field – Methodology matters! *Functional Ecology*, 22, 134–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>
- Legras, G., & Gaertner, J.-G. (2018). Assessing functional evenness with the FEve index: A word of warning. *Ecological Indicators*, 90, 257–260. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.03.020>
- le Roux, P. C., Virtanen, R., Heikkinen, R. K., & Luoto, M. (2012). Biotic interactions affect the elevational ranges of high-latitude plant species. *Ecography*, 35, 1048–1056. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07534.x>
- Lett, S., Jónsdóttir, I. S., Becker-Scarpitta, A., Christiansen, C. T., During H., Ekelund, F., Henry, G. H. R., Lang, S. I., Michelsen, A., Rousk, K., Alatalo, J. M., Betway, K. R., Rui, S. B., Callaghan, T., Carbognani, M., Cooper, E. J., Cornelissen, J. H. C., Dorrepaal, E., Egelkraut, D., Elumeeva, T. G., Haugum, S. V., Hollister, R. D., Jägerbrand, A. K., Keuper, F., Klanderuf, K., Lévesque, E., Liu, X., May, J., Michel, P., Mörsdorf, M., Petraglia, A., Rixen, C., Robroek, B. J. M., Rzepczynska, A. M., Soudzilovskaia, N. A., Tolvanen, A., Vandvik, V., Volkov, I., Volkova, I., & van Zuijlen, K. (2022). Can bryophyte groups increase functional resolution in tundra ecosystems? *Arctic Science*, 8, 609–637. <https://doi.org/10.1139/as-2020-0057>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s00035-019-00223-5>

- Lin, M., Bergamini, A., Pichon, N. A., Allan, E., & Boch, S. (2025). Nitrogen enrichment and vascular plant richness loss reduce bryophyte richness. *Scientific Reports*, *15*, 4049. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-88425-2>
- Longton, R. E. (1988). Reproductive biology and evolution. Teoksessa: *The biology of polar bryophytes and lichens*, s. 310–341. Studies in Polar Research. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lüdecke, D., Ben-Shachar, M. S., Patil, I., Waggoner, P., & Makowski, D. (2021). performance: An R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *Journal of Open Source Software*, *6*, 3139. <https://doi.org/10.21105/joss.03139>
- Lüdecke, D. (2024). sjPlot: Data visualization for statistics in social science. Versio 2.8.17. <<https://CRAN.R-project.org/package=sjPlot>>.
- Lyu, S., & Alexander, J. M. (2022). Competition contributes to both warm and cool range edges. *Nature Communications*, *13*, 2502. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-30013-3>
- Löbel, S., Mair, L., Lönnell, N., Schröder, B., & Snäll, T. (2018). Biological traits explain bryophyte species distributions and responses to forest fragmentation and climatic variation. *Journal of Ecology*, *106*, 1700–1713. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12930>
- Löbel, S., & Rydin, H. (2010). Trade-offs and habitat constraints in the establishment of epiphytic bryophytes. *Functional Ecology*, *24*, 887–897. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01705.x>
- Lönnell, N., Hallingbäck, T., & Reisborg, C. (2019). *Nationalnyckeln till Sveriges flora och fauna. Bladmossor: Vitmossor – knappålmossor. Bryophyta: Sphagnum – Tetrodontium*. ArtDatabanken, Sveriges lantbruksuniversitet, Uppsala.
- Maciel-Silva, A. S., Marques Valio, I. F., & Rydin, H. (2012). Altitude affects the reproductive performance in monoicous and dioicous bryophytes: Examples from a Brazilian Atlantic rainforest. *AoB PLANTS*, *2012*, pls016. <https://doi.org/10.1093/aobpla/pls016>

- Maire, E., Grenouillet, G., Brosse, S., & Villéger, S. (2015). How many dimensions are needed to accurately assess functional diversity? A pragmatic approach for assessing the quality of functional spaces. *Global Ecology and Biogeography*, *24*, 728–740. <https://doi.org/10.1111/geb.12299>
- 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. <https://doi.org/10.1111/jvs.12630>
- Maliniemi, T., Kiilunen, P., Bråthen, K. A., Kapfer, J., Bockelie Rosendal, T., Grytnes, J. A., Saccone, P., & Virtanen, R. (2025). Long-term homogenization of Fennoscandian heathland and tundra vegetation is connected to the expansion of an allelopathic dwarf shrub. *Ecography*, *2025*, e07921. <https://doi.org/10.1002/ecog.07921>
- Man, M., Kalčík, V., Macek, M., Brůna, J., Hederová, L., Wild, J., & Kopecký, M. (2023). myClim: Microclimate data handling and standardised analyses in R. *Methods in Ecology and Evolution*, *14*, 2308–2320. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14192>
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., Wilson, J. B., & Setälä, H. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, *111*, 112–118. DOI:10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x
- Mastrogianni, A., Chytrý, M., Kallimanis, A. S., & Tsiripidis, I. (2021). Plant trait filtering is stronger in the herb layer than in the tree layer in Greek mountain forests. *Ecological Indicators*, *131*, 108229. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2021.108229>
- Mayo de la Iglesia, R., Miserere, L., Vust, M., Theurillat, J.-P., Randin, C., & Vittoz, P. (2024). Divergent responses of alpine bryophytes and lichens to climate change in the Swiss Alps. *Journal of Vegetation Science*, *35*, e13292. <https://doi.org/10.1111/jvs.13292>
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, *21*, 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>

- Mišíková, K., & Mišík, M. (2024). Bryophytes in managed lowland forests of Slovakia (Central Europe): Looking into species diversity across different forest types. *Biodiversity and Conservation*, *33*, 4195–4213. <https://doi.org/10.1007/s10531-024-02946-2>
- Monteiro, J., Vieira, C., & Branquinho, C. (2023). Bryophyte assembly rules across scales. *Journal of Ecology*, *111*, 1531–1544. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.14117>
- Mugnai, M., Di Nuzzo, L., Beltramini, A., Balzani, P., Frasconi Wendt, C., Ferretti, G., Misuri, A., Benesperi, R., Viciani, D., & Lazzaro, L. (2026). Interactions among vascular plants, bryophytes, and lichens in grassland communities along elevational gradients. *The Science of Nature*, *113*, 2. <https://doi.org/10.1007/s00114-025-02049-0>
- Nakatsubo, T., Hirota, M., Kishimoto-Mo, A. W., Oura, N., & Uchida, M. (2023). Carbon exchange and primary production in a High-Arctic peatland in Svalbard. *Polar Research*, *42*, 8541. <https://doi.org/10.33265/polar.v42.8541>
- Newsham, K. K. (2003). UV-B radiation arising from stratospheric ozone depletion influences the pigmentation of the Antarctic moss *Andreaea regularis*. *Oecologia*, *135*, 327–331. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1191-x>
- Newsham, K. K., Hodgson, D. A., Murray, A. W. A., Peat, H. J., & Lewis Smith, R. I. (2002). Response of two Antarctic bryophytes to stratospheric ozone depletion. *Global Change Biology*, *8*, 972–983. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00509.x>
- Niittynen, P., Heikkinen, R., & Luoto, M. (2020). Decreasing snow cover alters functional composition and diversity of Arctic tundra. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *117*, 21480–21487. <https://doi.org/10.1073/pnas.2001254117>
- Niku, J., Brooks, W., Herliansyah, R., Hui, F. K. C., Korhonen, P., Taskinen, S., van der Veen, B., & Warton, D. I. (2025). gllvm: Generalized linear latent variable models. Versio 2.0.5.
- Niku, J., Hui, F. K. C., Taskinen, S., & Warton, D. I. (2019). gllvm: Fast analysis of multivariate abundance data with generalized linear latent variable models in R. *Methods in Ecology and Evolution*, *10*, 2173–2182. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13303>

- Niku, J., Hui, F. K. C., Taskinen, S., & Warton, D. I. (2021). Analyzing environmental-trait interactions in ecological communities with fourth-corner latent variable models. *Environmetrics*, *32*, e2683. <https://doi.org/10.1002/ENV.2683>
- Nobis, M.P., & Schweingruber, F.H. (2013). Adult age of vascular plant species along an elevational land-use and climate gradient. *Ecography*, *36*, 1076–1085. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00158.x>
- Ódor, P., Szurdoki, E., Botta-Dukát, Z., & Papp, B. (2013). Spatial pattern and temporal dynamics of bryophyte assemblages in saline grassland. *Folia Geobotanica*, *48*, 189–207. <https://doi.org/10.1007/s12224-012-9140-2>
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Borman, T., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M., Lahti, L., Martino, C., McGlenn, D., Ouellette, M., Ribeiro Cunha, E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C., & Weedon, J. (2025). *vegan: Community ecology package*. Versio 2.7-1. <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>.
- 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.
- Pellissier, L., Descombes, P., Hagen, O., Chalmandrier, L., Glauser, G., Kergunteuil, A., Defosse, E., & Rasmann, S. (2018). Growth-competition-herbivore resistance trade-offs and the responses of alpine plant communities to climate change. *Functional Ecology*, *32*, 1693–1703. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13075>
- Perera-Castro, A. V., Waterman, M. J., Turnbull, J. D., Ashcroft, M. B., McKinley, E., Watling, J. R., Bramley-Alves, J., Casanova-Katny, A., Zuniga, G., Flexas, J., & Robinson, S. A. (2020). It is hot in the sun: Antarctic mosses have high temperature optima for photosynthesis despite cold climate. *Frontiers in Plant Science*, *11*, 1178. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01178>
- Peters, K., Gorzolka, K., Bruehlheide, H., & Neumann, S. (2018). Seasonal variation of secondary metabolites in nine different bryophytes. *Ecology and Evolution*, *8*, 9105–9117. <https://doi.org/10.1002/ece3.4361>

- Piatkowski, B. T., Yavitt, J. B., Turetsky, M. R., & Shaw, A. J. (2021). Natural selection on a carbon cycling trait drives ecosystem engineering by *Sphagnum* (peat moss). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288, 20210609. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0609>
- Pihlaja, K., Huttunen, S., Ulvinen, T., & He, X. (2025). Sammalet – *Anthocerophyta*, *Bryophyta*, *Marchantiophyta*. Julkaisussa: *Suomen Lajitietokeskus 2025. Lajiluetelo 2024*. Suomen Lajitietokeskus, Luonnontieteellinen keskusmuseo, Helsingin yliopisto, Helsinki.
- Pointing, S. B., Büdel, B., Convey, P., Gillman, L. N., Körner, C., Leuzinger, S., & Vincent, W. F. (2015). Biogeography of photoautotrophs in the high polar biome. *Frontiers in Plant Science*, 6, 692. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00692>
- Proctor, M.C.F. (1979). Structure and eco-physiological adaptation in bryophytes. Teoksessa: *Bryophyte systematics* (Clarke, G.C.S., & Duckett, J.G., toim.), s. 479–509. Academic Press, Lontoo.
- Proctor, M. C. F. (1982). Physiological ecology: Water relations, light and temperature responses, carbon balance. Teoksessa: *Bryophyte ecology* (Smith, A. J. E., toim.), s. 333–381. Chapman and Hall, Lontoo.
- Proctor, M. C. F. (2005). Why do *Polytrichaceae* have lamellae? *Journal of Bryology*, 27, 221–229. <https://doi.org/10.1179/174328205X69968>
- Proctor, M. C. F., Ligrone, R., & Duckett, J. G. (2007). Desiccation tolerance in the moss *Polytrichum formosum*: Physiological and fine-structural changes during desiccation and recovery. *Annals of Botany*, 99, 75–93. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm098>
- Proctor, M. C. F., & Tuba, Z. (2002). Poikilohydry and homoihydry: Antithesis or spectrum of possibilities? *New Phytologist*, 156, 327–349. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2002.00526.x>
- 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. Julkaisussa: *Suomen luontotyyppien uhanalaisuus 2018. Luontotyyppien punainen kirja – Osa 2: luontotyyppien kuvaukset* (Kontula, T., & Rautio, A., toim.), s. 832–846. Suomen ympäristö 5/2018. Suomen ympäristökeskus & ympäristöministeriö, Helsinki.

- R Core Team. (2024). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Wien, Itävalta. Versio 4.4.2. <<https://www.R-project.org/>>.
- Rice, S. K., Collins, D., & Anderson, A. M. (2001). Functional significance of variation in bryophyte canopy structure. *American Journal of Botany*, 88, 1568–1576. <https://doi.org/10.2307/3558400>
- Rice, S. K., & Giles, L. (1996). The influence of water content and leaf anatomy on carbon isotope discrimination and photosynthesis in *Sphagnum*. *Plant, Cell and Environment*, 19, 118–124. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1996.tb00233.x>
- Rice, S. K., & Schneider, N. (2004). Cushion size, surface roughness, and the control of water balance and carbon flux in the cushion moss *Leucobryum Glaucum* (*Leucobryaceae*). *American Journal of Botany*, 91, 1164–1172. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.8.1164>
- Ricotta, C., & Podani, J. (2017). On some properties of the Bray-Curtis dissimilarity and their ecological meaning. *Ecological Complexity*, 31, 201–205. <https://doi.org/10.1016/J.ECOCOM.2017.07.003>
- Roos, R. E., van Zuijlen, K., Birkemoe, T., Klanderud, K., Lang, S. I., Bokhorst, S., Wardle, D. A., & Asplund, J. (2019). Contrasting drivers of community-level trait variation for vascular plants, lichens and bryophytes across an elevational gradient. *Functional Ecology*, 33, 2430–2446. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13454>
- Schöb, C., Butterfield, B. J., & Pugnaire, F. I. (2012). Foundation species influence trait-based community assembly. *New Phytologist*, 196, 824–834. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04306.x>
- 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. <https://doi.org/10.1007/s11258-008-9435-9>
- Shiple, B., De Bello, F., Cornelissen, J. H. C., Laliberté, E., Laughlin, D. C., & Reich, P. B. (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 180, 923–931. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3549-x>
- Širka, P., Galváněk, D., Turisová, I., & Sabovljević, M. (2019). What are the main drivers affecting the pattern of bryophyte life history traits at two contrasting spoil

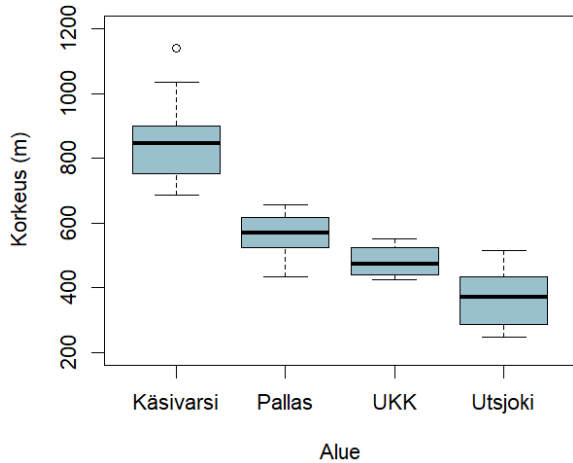
- heaps? *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 253, 17–26.
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2019.02.004>
- Spitale, D., Mair, P., & Nascimbene, J. (2020). Patterns of bryophyte life-forms are predictable across land cover types. *Ecological Indicators*, 109, 105799.
<https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2019.105799>
- Stanton, D. E., & Coe, K. K. (2021). 500 million years of charted territory: Functional ecological traits in bryophytes. *Bryophyte Diversity and Evolution*, 43, 234–251.
<https://doi.org/10.11646/bde.43.1.17>
- 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.
<https://doi.org/10.1111/jbi.13434>
- St. Martin, P., & Mallik, A. U. (2017). The status of non-vascular plants in trait-based ecosystem function studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 27, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.04.002>
- Street, L. E., Subke, J.-A., Sommerkorn, M., Sloan, V., Ducrotoy, H., Phoenix, G. K., & Williams, M. (2013). The role of mosses in carbon uptake and partitioning in arctic vegetation. *New Phytologist*, 199, 163–175.
<https://doi.org/10.1111/nph.12285>
- Tao, Y., & Zhang, Y. M. (2012). Effects of leaf hair points of a desert moss on water retention and dew formation: Implications for desiccation tolerance. *Journal of Plant Research*, 125, 351–360. <https://doi.org/10.1007/s10265-011-0449-3>
- Vanderpoorten, A., & Goffinet, B. (2009). *Introduction to bryophytes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- van Zuijlen, K., Bisang, I., Nobis, M. P., & Bergamini, A. (2024). Extinction risk of European bryophytes predicted by bioclimate and traits. *Biological Conservation*, 293, 110584. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2024.110584>
- van Zuijlen, K., Klanderud, K., Dahle, O. S., Hasvik, Å., Knutsen, M. S., Olsen, S. L., Sundsbø, S., & Asplund, J. (2022). Community-level functional traits of alpine vascular plants, bryophytes, and lichens after long-term experimental warming. *Arctic Science*, 8, 843–857. <https://doi.org/10.1139/as-2020-0007>

- van Zuijlen, K., Nobis, M. P., Hedenäs, L., Hodgetts, N., Calleja Alarcón, J. A., Albertos, B., Bernhardt-Römermann, M., Gabriel, R., Garilleti, R., Lara, F., Preston, C. D., Simmel, J., Urmi, E., Bisang, I., & Bergamini, A. (2023). Bryophytes of Europe traits (BET) data set: A fundamental tool for ecological studies. *Journal of Vegetation Science*, *34*, e13179. <https://doi.org/10.1111/jvs.13179>
- Verrall, B., & Pickering, C. M. (2020). Alpine vegetation in the context of climate change: A global review of past research and future directions. *Science of the Total Environment*, *748*, 141344. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141344>
- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, *89*, 2290–2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- Virtanen, R. (2014). Diaspore and shoot size as drivers of local, regional and global bryophyte distributions. *Global Ecology and Biogeography*, *23*, 610–619. <https://doi.org/10.1111/geb.12128>
- Vittoz, P., Camenisch, M., Mayor, R., Misere, L., Vust, M., & Theurillat, J.-P. (2010). Sub-alpine-nival gradient of species richness for vascular plants, bryophytes and lichens in the Swiss inner Alps. *Botanica Helvetica*, *120*, 139–149. <https://doi.org/10.1007/s00035-010-0079-8>
- Waite, M., & Sack, L. (2010). How does moss photosynthesis relate to leaf and canopy structure? Trait relationships for 10 Hawaiian species of contrasting light habitats. *New Phytologist*, *185*, 156–172. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03061.x>
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant graphics for data analysis*. Springer-Verlag, New York. ISBN 978-3-319-24277-4. <<https://ggplot2.tidyverse.org>>.
- Wild, J., Kopecký, M., Macek, M., Šanda, M., Jankovec, J., & Haase, T. (2019). Climate at ecologically relevant scales: A new temperature and soil moisture logger for long-term microclimate measurement. *Agricultural and Forest Meteorology*, *268*, 40–47. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2018.12.018>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P. K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B. B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J. J., Navas, M.-L., Niinemets, Ü., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H.,

- Poot, P., Prior, L., Pyankov, V. I., Roumet, C., Thomas, S. C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E. J., & Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, *428*, 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Yang, B.-Y., Fang, X.-C., Cornelissen, J. H. C., Zheng, L.-T., Bao, D.-F., Zhang, L., Zhao, Z., Zhao, C.-L., Mao, H.-J., Yu, Z.-P., Ou, D.-Y., Cadotte, M. W., & Yan, E.-R. (2026). Functionally diverse stands promote leaf litter decomposition irrespective of litter species' resource acquisition strategy. *Functional Ecology*, *40*, 706–719. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.70273>

Liitteet

Liite 1. Tutkimuslinjojen korkeusjakauma



Tutkimuslinjojen korkeusjakauma metreinä merenpinnan yläpuolella Enontekiön suurtunturialueella (Käsivarsi), Pallas-Ounastunturien alueella (Pallas), Urho Kekkonen kansallispuiston alueella (UKK) ja Utsjoen alueella. Vaaleansinisen laatikon sisällä on 50 % havainnoista, ja musta viiva esittää mediaaniarvon. Hajontatikut esittävät vaihteluvälin. Enontekiön alueella tutkimuslinjojen korkeuden keskiarvo ja keskihajonta olivat 856 ± 115 m, Pallaksella 564 ± 67 m, Urho Kekkonen kansallispuiston alueella 481 ± 45 m ja Utsjoella 366 ± 86 m.

Liite 2. Puuttuvat ominaisuustiedot

Ominaisuus	Puuttuvien tietojen määrä (kpl)	Osuus ominaisuuden kaikista arvoista (%)
Koko	0	0
Toiminnallinen ryhmä	0	0
Papillit	0	0
Karvakärjet	0	0
Lamellit	0	0
Jakoisuus/liuskaisuus	0	0
Sukupolven pituus	0	0
Elinkiertostrategia	0	0
r- vai K-strategia	0	0
Lisääntymisstrategia	0	0
Sporofyyttien yleisyys	16	10,3
Itiön koko	4	2,6
Kasvullinen lisääntyminen	1	0,6
Ellenberg-indikaattoriarvot		
valo (L)	29	18,6

Ominaisuus	Puuttuvien tietojen määrä (kpl)	Osuus ominaisuuden kaikista arvoista (%)
lämpötila (T)	43	27,6
kosteus (F)	27	17,3
maaperän pH (R)	21	13,5
ravinteisuus (N)	42	26,9
Pigmentti	0	0

Liite 3. Tutkimusruutujen painotettujen keskiarvojen jakauma aineistossa

Taulukko 1. Luokittelevien ominaisuuksien luokkatasojen yleisyys aineistossa ruutukohtaisten painotettujen keskiarvojen perusteella. Painotetut keskiarvot on laskettu yleisimmän lajin mukaan niin, että ruudun painotetuksi keskiarvoksi tulee kyseisellä ruudulla yleisimmän lajin ominaisuusarvo. Taulukossa on esitetty prosentteina kuinka suuri osa aineiston kaikista tutkimusruuduista (yht. 156 kpl) sai painotetuksi keskiarvokseen tietyn ominaisuusarvon. Selkeyden vuoksi taulukossa ei ole esitetty niitä ominaisuuksien luokkatasoja, jotka eivät olleet minkään ruudun painotettuja keskiarvoja.

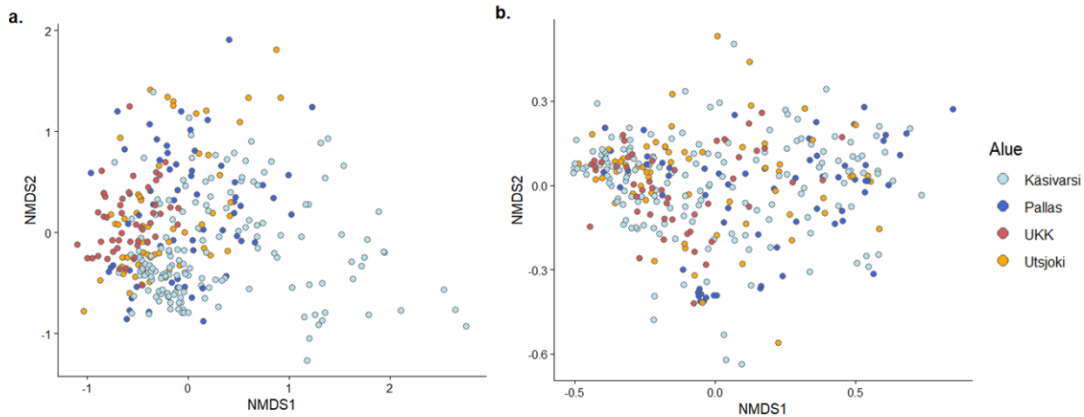
Painotettu keskiarvo	Osuus tutkimusruuduista (%)
Elinkiertostrategia	
kolonisoijalaji (c)	67
monivuotinen (p)	32
pitkäikäinen satelliittilaji (l)	1
Elinkierron pituus	
keskipitkä	67
pitkä	33
Lisääntymisstrategia	
kaksikotinen (D)	81
yksikotinen (M)	18
vaihteleva (M/D)	<1
Sporofyyttien yleisyys	
tavataan toisinaan	35
yleisiä	35
harvinaisia	30
r- tai K-strategia	
r-strategia	67
K-strategia	33
Toiminnallinen ryhmä	
maksasammalet (LW)	55
mattomaiset (TR)	26
<i>Polytrichaceae</i> -heimo (Po)	12

Painotettu keskiarvo	Osuus tutkimusruuduista (%)
haaroittuneet (BR)	7
tyynymäiset (CU)	<1
Karvakärjet	
ei	96
kyllä	4
Papillit	
ei	96
kyllä	4
Lamellit	
ei	90
kyllä	10
Jakoisuus tai liuskaisuus	
ei jakoisia tai liuskaisia lehtiä	52
jakoiset tai liuskaiset lehdet	48
Pigmentti	
ei esiinny	72
esiintyy	28

Taulukko 2. Jatkuvien numeeristen ominaisuuksien painotettujen keskiarvojen tilastollisia tunnuslukuja.

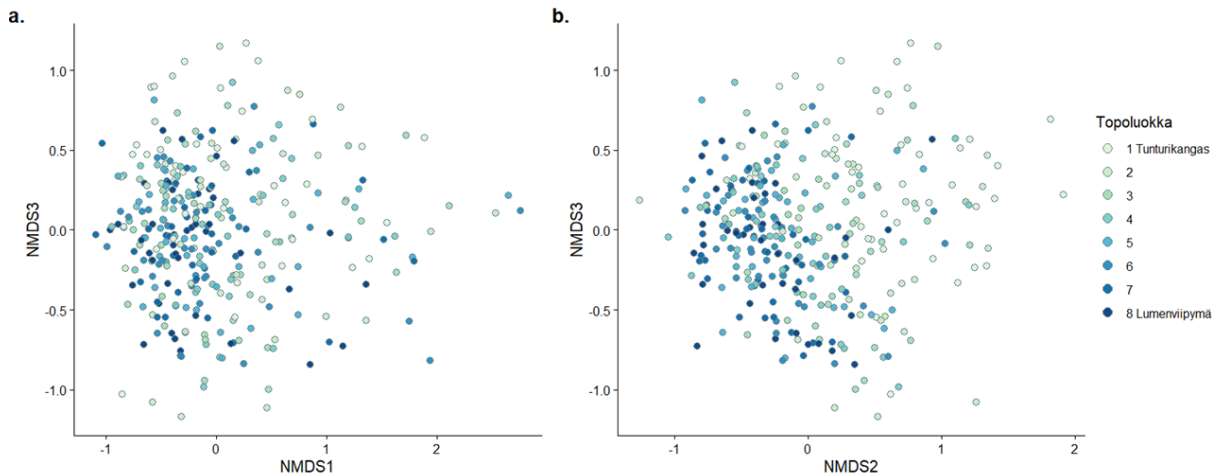
Ominaisuus	Keskiarvo	Keskihajonta	Vaihteluväli
Gametofyytin koko	46,6 mm	29,0 mm	6,8–152,2 mm
Itiön koko	14,7 µm	2,6 µm	10,0–29,1 µm
Ellenberg-indikaattoriarvo			
valo (L)	7,3	0,9	4,2–9,0
lämpötila (T)	1,7	0,5	1,0–3,0
kosteus (F)	6,0	0,8	2,1–7,0
maaperän pH (R)	2,3	1,3	1,0–8,0
ravinteisuus (N)	2,7	0,6	1,0–4,2

Liite 4. Alueellinen jakauma lajiston ja ominaisuuksien NMDS-ordinaatioissa



Tutkimusalueen yhteys **a.** lajiaineiston ja **b.** ominaisuusaineiston NMDS-kuvaajiin. Kuvassa **a.** on esitetty ensimmäiset kaksi ordinaatioakselia, jotka selittävät suurimman osan vaihtelusta. Lajiordinaatioissa (kuva a.) Urho Kekosen kansallispuiston tutkimusruudut (UKK, punainen), Pallas-Ounastunturien alueen tutkimusruudut (Pallas, tummansininen) ja Utsjoen ruudut (oranssinkeltainen) ovat suhteellisen hajallaan. Enontekiön suurtunturialueen ruuduissa (Käsivarsi, vaaleansininen) on myös paljon hajontaa, mutta osa niistä muodostaa selkeämmän ryhmittymän. Osalla Käsivarren alueen ruuduista lajisto oli siis suhteellisen samankaltaista. Lajiston ominaisuuksissa (kuva b.) esiintyi paljon hajontaa alueiden sisällä.

Liite 5. Lajiaineistoon perustuvan NMDS-ordinaation muut ulottuvuudet



Lajistoon perustuvan NMDS-ordinaation ordinaatioakselit 1 ja 3 (**a.**) sekä 2 ja 3 (**b.**). Ympyrät kuvaavat tutkimusruutuja ja sinivihreä väri topoluokkien muodostamaa gradienttia. Tummimman siniset ympyrät ovat tutkimuslinjan lumenviipymän pään ruutuja (topoluokka 8) ja vaaleimman vihertävät tunturikankaan pään ruutuja (topoluokka 1).