

Pro Gradu -tutkielma

**Porolaidunnuksen vaikutus sammalten
monimuotoisuuteen tuottavilla ja vähätuottoisilla
tuntureilla pohjoisessa Fennoskandiassa**

Tuuli Lukkala



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja ympäristöhoito

30.4.2010

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Ekologia ja ympäristönhoito

LUKKALA, T.: Porolaidunnuksen vaikutus sammalten monimuotoisuuteen tuottavilla ja vähätuottoisilla tuntureilla pohjoisessa Fennoskandiassa
Pro Gradu -tutkielma: 46 s., 2 liitettä
Työn ohjaajat: FT Minna-Maarit Kytöviita, FT Sari Stark
Tarkastajat: Prof. Janne Kotiaho, prof. Mikko Mönkkönen
Huhtikuu 2010

Hakusanat: Bryophyta, lajimäärä, Marchantiophyta, *Rangifer tarandus*, spatiaalinen mittakaava, tundra

TIIVISTELMÄ

Laiduntajat vaikuttavat kasvillisuuteen useilla sekä suorilla että epäsuorilla mekanismeilla, joista epäsuorat voivat olla ekosysteemiprosessien kannalta tärkeämpiä. Vähätuottoisella tundralla kasvinsyöjien vaikutuksen kasvillisuuteen tiedetään olevan merkittävä, mutta suuri osa tutkimuksesta on keskittynyt laiduntajien ravintokasveihin. Tundralla sammalet muodostavat suuren osan kasvivyhteisöjen biomassasta ja monimuotoisuudesta, ja niiden on havaittu toimivan laiduntajien vaikutusten välittäjinä muuhun kasvillisuuteen ja maape-rään. Laidunnuksen vaikutuksia sammalyhteisöihin on kuitenkin tutkittu hyvin vähän. Tässä tutkimuksessa selvitettiin poron (*Rangifer tarandus tarandus* L.) laidunnuksen vaikutuksia sammalten lajimäärään ja monimuotoisuuteen kahdella tuottavuudeltaan erilaisella suuralueella pohjoisessa Suomessa ja Norjassa. Sammallajit ja niiden peittävyys selvitettiin viidellä eri tundra-alueella, joilla kullakin oli porot poissulkeva aitaus. Monimuotoisuuden muutosten spatiaalisen mittakaavan selvittämiseksi käytettiin hierarkkista otantamenetelmää, joka koostui alueista (100 m × 100 m), näytealoista (50 cm × 50 cm) ja ruuduista (5 cm × 5 cm). Lajimäärää tutkittiin tarkastelemalla eri mittakaavan tasojen lajikertymäkäyriä kummassakin laidunnuskäsittelyssä ja kummallakin tuottavuusalueella. Laidunnuksen vaikutusta lajimäärään ja Simpsonin diversiteetti-indeksiin testattiin myös yleistettyjen lineaaristen mallien ja pesiytettyjen varianssianalyysien avulla. Vaikka tilastollisesti merkitseviä tuloksia löydettiin vain vähän, tuloksissa näkyi selvä laidunnuksen ja tuottavuuden yhdysvaikutus. Laidunnus näytti kasvattavan sammalten monimuotoisuutta tuottavalla suuralueella ja vähentävän sitä vähätuottoisella suuralueella. Tämä vaikutus näkyi selvimmän näytealan mittakaavassa. Tulokset tukevat dynaamisen tasapainon mallin ennustetta laidunnuksen ja ekosysteemin tuottavuuden yhteisvaikutuksesta monimuotoisuuteen, joka on aiemmin saanut hyvin vähän tukea tundralla tehdyistä tutkimuksista. Monimuotoisuuden kasvu tai väheneminen näytti ilmenevän myös sammalyhteisöjen spatiaalisen heterogeenisuuden muutoksina keskisuudessa mittakaavassa. Havaitut muutokset sammalyhteisöissä voivat johtua laidunnuksen aiheuttamasta häiriöstä, mikroympäristöolojen muutoksista tai kasvivyhteisöjen kilpailusuhteiden muutoksista, joihin ravinteiden kierron muutokset vaikuttavat. Laidunnuksen vaikutuksia sammalten monimuotoisuuteen ja erityisesti lajistoon sekä vaikutusten mekanismeja tulee tutkia tarkemmin tundraekosysteemien monimutkaisten biottisten ja abioottisten vuorovaikutusprosessien ymmärtämiseksi.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science

Department of Biological and Environmental Science
Ecology and Environmental Management

LUKKALA, T.: Effects of reindeer grazing on bryophyte diversity in productive and unproductive tundra in northern Fennoscandia

Master of Science Thesis: 46 p., 2 appendices

Supervisors: PhD Minna-Maarit Kytöviita, PhD Sari Stark

Inspectors: Prof. Janne Kotiaho, Prof. Mikko Mönkkönen

April 2010

Key Words: Bryophyta, Marchantiophyta, *Rangifer tarandus*, spatial scale, species richness

ABSTRACT

Grazers affect vegetation through several direct and indirect mechanisms, of which the indirect effects may be more profound when considering the functioning of ecosystems. The effect of herbivores on plant communities is known to be substantial in unproductive tundra, but research has largely concentrated on the forage plants of grazers. Bryophytes constitute a considerable part of tundra plant communities in terms of biomass and diversity, and they have been discovered to function as mediators of the effects of grazing on other plants and soil. However, studies on the effects of grazing on bryophyte communities are few. We studied the effects of grazing by the semi-domesticated reindeer (*Rangifer tarandus tarandus* L.) on bryophyte species richness and diversity in two regions in northern Finland and Norway that differed in productivity. Bryophyte species and species covers were determined at five tundra sites, each with a reindeer exclosure fence. A hierarchical set of sampling units comprised of sites (100 m × 100 m), plots (50 cm × 50 cm), and subplots (5 cm × 5 cm) was used to study the spatial patterns of diversity. Species accumulation curves for all levels of sampling units were constructed for the two grazing treatments at the two levels of productivity. The data were also modelled by generalised linear models and nested analyses of variance. Although few statistically significant effects of grazing on species richness or Simpson's diversity index were found, there was an obvious interaction between grazing and productivity. Grazing appeared to increase diversity at sites of the productive region and decrease it at unproductive sites. The differences were most clearly demonstrated at the plot level. The results conform to the prediction of the dynamic equilibrium model that addresses the combined effect of grazing and ecosystem productivity upon diversity, which has previously gained very little support from studies of tundra ecosystems. The increase or decrease in diversity seemed to manifest itself also in changes of the spatial heterogeneity of bryophyte species assemblages on an intermediate scale. The observed changes in bryophyte communities may be a result of physical disturbances caused by grazing, changes in microenvironmental conditions, or changes in competitive relationships in the plant community, which are affected by changes in nutrient cycling. Further research on the effects of grazing on the diversity and particularly the species composition of bryophytes, as well as the mechanisms of these effects, is needed to better understand the intricate processes of biotic and abiotic interactions in tundra ecosystems.

Sisältö

1. JOHDANTO	5
1.1. Laidunnuksen vaikutukset kasviyksilöön	5
1.2. Laidunnuksen vaikutukset kasvipopulaatioon	5
1.3. Laidunnuksen vaikutukset kasviyhteisöön	6
1.4. Laidunnuksen epäsuorat vaikutukset	7
1.5. Laidunnus arktisissa ympäristöissä	8
1.6. Porolaidunnus pohjoisessa Fennoskandiassa	9
1.7. Sammalten laidunnus arktisissa ympäristöissä	10
1.8. Laidunnuksen vaikutus sammalten monimuotoisuuteen	11
1.9. Tutkimuksen tarkoitus	12
2. AINEISTO JA MENETELMÄT	12
2.1. Tutkimusalueet	12
2.2. Koeasetelma ja aineiston keräys	14
2.3. Lajinmääritys.....	15
2.4. Aineiston käsittely ja analysointi	16
2.4.1. Otoksoon riittävyyden tarkasteleminen.....	16
2.4.2. Laidunnuksen vaikutus sammalten lajimäärään ja monimuotoisuuteen	17
3. TULOKSET.....	19
3.1. Lajihavainnot.....	19
3.2. Lajikertymät ja otoksoon riittävyys	19
3.3. Sammalten lajimäärä ja monimuotoisuus	25
4. TULOSTEN TARKASTELU	29
4.1. Laidunnuksen ja tuottavuuden vaikutus sammalten monimuotoisuuteen	29
4.1.1. Lajimäärä ja monimuotoisuus.....	29
4.1.2. Lajien peittävyyksien tasaisuus ja lajisto	30
4.1.3. Monimuotoisuuden vaihtelu	32
4.2. Laidunnuksen vaikutus sammalten peittävyteen	32
4.3. Mittakaavan merkitys sammalten monimuotoisuuden muutoksissa	33
4.4. Otoksoon riittävyys ja muut mahdolliset virhelähteet.....	35
4.5. Päätäntö.....	36
KIITOKSET.....	36
KIRJALLISUUS	38
 LIITTEET	

1. JOHDANTO

Lajienväliset vuorovaikutussuhteet ovat yksi ekologian peruskysymyksistä. Hyvin keskeinen on pedon ja saaliin välinen suhde, jonka yksi muoto on laidunnus. Laidunnuksessa peto käyttää useita saalisyksilöitä ja syö niistä vain osan, jolloin saalis jää eloon. Laidunnus on useimmiten, joskaan ei aina, kasvinsyöntiä (Harper 1994). Laidunnuksen vaikutus saaliiseen vaihtelee suuresti, mutta on kuitenkin yleensä haitallinen. Suorien vaikutusten lisäksi laidunnuksella on monia epäsuoria vaikutuksia sekä usein yhteisvaikutuksia muiden tekijöiden, kuten lajienvälisen kilpailun, kanssa (Crawley 1983, Louda ym. 1990). Syyseuraus-suhteet voivat siksi olla monimutkaisia ja lopputulokset vaikeita ennustaa. Laidunnus voi vaikuttaa saalisyksilöön ja -populaatioon hyvin eri tavoilla, lisäksi sillä on usein yhteisö- ja ekosysteemitason vaikutuksia (ks. esim. Paine 1966, Grime 1973a, Lubchenco 1978, Hixon & Brostoff 1983).

1.1. Laidunnuksen vaikutukset kasviyksilöön

Kasveille on tyypillistä, että ne pystyvät jäämään eloon ja kasvamaan uudelleen, vaikka menettäisivät suurenkin osan biomassastaan laidunnuksessa. Kasvinsyönti harvoin tappaa kasvia välittömästi, mutta heikentää sen kasvua, eloonjäämistodennäköisyyttä tai lisääntymismenestystä (Rausher & Feeny 1980, Crawley 1983, Louda 1983, Harper 1994). Usein kasvinsyönti altistaa vahingoittuneen kasvin monille muille stressi- ja uhkatekijöille (Bach 1994, Jackson & Bach 1999), ja voi esimerkiksi heikentää kasvin kilpailukykyä muiden kasvien kanssa (Bentley & Whittaker 1979, Silvertown ym. 1994).

Laidunnuksen aiheuttama haitta kasvin kelpoisuudelle ei useinkaan ole suoraviivaisesti sama kuin menetetyt biomassan määrä, sillä kasvit vastaavat laidunnukseen usein kompensoimisella, esimerkiksi tehostamalla yhteyttämistä tai aktivoimalla uusia kasvupisteitä, korvatakseen menetettyä biomassaa (Crawley 1983, 1997). Kompensointi ei yleensä ole täydellistä, mutta jotkin kasvilajit näyttävät sopeutuneen sietämään laidunnusta hyvin ja voivat jopa ylikompensoida eli menestyä paremmin laidunnettuina (McNaughton 1983, Lennartsson ym. 1998, Strauss & Agrawal 1999). Erityisen hyvin ovat sopeutuneet monet heinä- ja sarakasvit, joiden kasvupisteet sijaitsevat lähellä maanpintaa turvassa monilta laiduntajilta (Crawley 1983, Wright & Illius 1995). Kompensoinnista huolimatta kasvinsyönnistä on lähes aina haittaa syödyille kasviyksilöille vahingoittumattomiin yksilöihin verrattuna (Crawley 1997).

1.2. Laidunnuksen vaikutukset kasvipopulaatioon

Huolimatta laidunnuksen haitallisuudesta kasviyksilölle sen vaikutukset kasvipopulaatioon eivät välttämättä ole negatiiviset. Populaation tiheyttä pienentämällä kasvinsyönti vaikuttaa muihin populaatioita sääteleviin tiheydestä riippuviin tekijöihin, usein erityisesti lajinsisäiseen kilpailuun resursseista (Crawley 1983). Laidunnuksen vaikutukset riippuvat paljon kasvin elinkierron vaiheesta, laidunnuksen ajankohdasta ja voimakkuudesta suhteessa muiden tekijöiden aiheuttamaan kuolleisuuteen (Louda 1983). Seuraukset ovat myös erilaiset kasvipopulaatioissa, jotka kasvavat nopeasti ja kompensoivat hyvin, ja populaatioissa, joissa kasvit panostavat laidunnuksen välttämiseen esimerkiksi puolustusainein ja ovat hidaskasvuisia (Crawley 1997, Strauss & Agrawal 1999). Nopeakasvuisten kasvien perustuotanto kasvaa usein kasvinsyönnin vaikutuksesta, tietyissä olosuhteissa jopa siinä määrin, että kasvin ja kasvinsyöjän välistä suhdetta voidaan kutsua mutualistiseksi (Vickery 1972, McNaughton 1979, Leriche ym. 2001, de Mazancourt ym. 2001, Yamauchi & Yamamura 2004).

Ravintoketjujen eri trofiatasojen välisistä säätelysuhteista on ollut jo pitkään kiivasta keskustelua kahden näkemyksen kannattajien välillä, joista ensimmäiset pitävät kaikkien trofiatasojen eliöitä ravintonsa laadun tai määrän rajoittamina, ja toiset näkevät ravintoketjuissa vaikuttavan voimia myös ylhäältä alaspäin, jolloin kuluttajat säätelevät kuluttamaansa resurssia (Power 1992). Ensimmäinen näkökulma vastaa ajatusta siitä, että pedot pitävät kasvinsyöjäpopulaatiot niin pieninä, etteivät ne pysty vaikuttamaan suuresti ravintokasviensa populaatioihin (Hairston ym. 1960, Lawton & Strong 1981, Bernays & Graham 1988). Jälkimmäisen mukaan taas kasvien ilmeinen menestys johtuu siitä, että suurin osa kasvimateriaalista on syömäkeltontonta, ja kilpailu laadukkaasta ravinnosta pitää kasvinsyöjäpopulaatiot pieninä (Ohgushi & Sawada 1985, Schultz 1988). Molemmat mallit pitävät kasvinsyöjiä melko merkityksettöminä kasvipopulaatioille. Kysymys kasvipopulaatioita ja kasvinsyöjäpopulaatioita säätelevistä tekijöistä ei kuitenkaan ole osoittautunut yksiselitteiseksi, ja kasvinsyöjien tiedetään olevan usein hyvin tärkeä kasvipopulaatioihin vaikuttava tekijä (Crawley 1985, Ginzburg & Akçakaya 1992, Hunter & Price 1992, Power 1992, Strong 1992, Crawley 1997, Jefferies 1999).

1.3. Laidunnuksen vaikutukset kasviyhteisöön

Laidunnus on keskeinen kasviyhteisöjä muokkaava tekijä. Se vaikuttaa sekä lajistoon, lajimäärään ja lajien suhteellisiin runsauksiin että yhteisön fyysiseen rakenteeseen, lajien jakaantumiseen tilassa ja sukkessioon (Crawley 1983). Vaikutuksia on vaikea yleistää, sillä ne riippuvat mm. laiduntajasta tai laiduntajista (Ritchie & Olf 1999, Cumming & Cumming 2003), laidunnuksen voimakkuudesta (Austrheim ym. 2008), ympäristön ominaisuuksista kuten tuottavuudesta (Proulx ym. 1996, Proulx & Mazumder 1998, Huisman ym. 1999, Austrheim & Eriksson 2001), ilmastosta ja alueen evolutiivisesta historiasta (Milchunas ym. 1988) sekä alueen mahdollisesta kolonisoijalajistosta (Zobel 1997). Laidunnuksen vaikutukset riippuvat myös tarkastelun sekä ajallisesta että paikallisesta mittakaavasta (Steinauer & Collins 1995, Olf & Ritchie 1998, Austrheim & Eriksson 2001, Olofsson ym. 2005, Olofsson 2006b, Austrheim ym. 2008).

Kasvinsyönti vaikuttaa kasvien lajienvälisen kilpailun lopputulokseen (Silvertown ym. 1994). Laiduntajat valikoivat ravintoaan aina vähintään jossain määrin ja usein hyvin tarkasti (Bryant & Kuropat 1980, Cooper & Owen-Smith 1985, Bryant ym. 1991), joten kasvilajit, jotka pystyvät välttämään tai sietämään laidunnusta, menestyvät paremmin (Strauss & Agrawal 1999, Bråthen & Oksanen 2001, Evju ym. 2009). Eri yhteisöissä kasvinsyönnin on havaittu kasvattavan joko laidunnusta välttävien, kemiallisesti puolustautuvien kasvien tai laidunnusta sietävien, nopeakasvuisten lajien osuutta (Augustine & McNaughton 1998).

Laiduntajien toiminta, niin syöminen, tallaaminen kuin lannoittaminenkin, jakautuu epätasaisesti maisemaan, joten laiduntajat vaikuttavat myös kasvillisuuden heterogeenisuuteen monessa mittakaavassa (Day & Detling 1990, Frank & McNaughton 1992, Adler ym. 2001). Lisäksi laidunnus vaikuttaa kasvillisuuden vaihteluun paitsi paikassa myös ajassa. Laiduntajat voivat hidastaa, nopeuttaa tai muuttaa sukkessiokehitystä riippuen mm. siitä, minkä sukkession vaiheen kasveja ne syövät sekä kasvien reaktiosta laidunnukseen (Watt 1981, Davidson 1993).

Kasvinsyönnin vaikutuksista kasviyhteisön monimuotoisuuteen on useita malleja, joista tunnetuin lienee keskitasoisen häiriön hypoteesi (Connell 1978, Fox 1979, Hixon & Brostoff 1983); kasvinsyönnin voidaan ajatella olevan häiriö, sillä se avaa yhteisöön aukkoja, joihin eliöt voivat kolonisoitua. Kun laidunnuspaine on keskitasoinen, kasviyhteisössä on usein enemmän lajeja kuin kokonaan laiduntamattomassa tai raskaasti laidunnutussa yhteisössä (Grime 1973a, 1973b, Mwendera ym. 1997, Olf & Ritchie 1998). Vaikutus kuitenkin riippuu monista tekijöistä, mm. kasvinsyöjän valikoivuudesta, kasvila-

jien välisistä kilpailusuhteista ja kasvinsyönnin voimakkuuden vaihtelusta ajassa ja paikassa (Lubchenco 1978, Pacala & Crawley 1992, Olf & Ritchie 1998). Esimerkiksi jos laiduntaja syö valikoidusti heikompaa kilpailijalajia, lajimäärä pienenee laidunnuspaineen kasvaessa. Suurten kasvinsyöjien tallaaminen vaikuttaa usein kasvillisuuteen ja maaperään jopa yhtä voimakkaasti kuin itse laidunnus. Kasvillisuuden kannalta tallausta voidaan erityisen selvästi ajatella häiriönä (Crawley 1983, Hester ym. 2006, Hobbs 2006).

Dynaamisen tasapainon malli (Huston 1979) yleistää kilpailun, saalistuksen, häiriön ja tuottavuuden vaikutukset monimuotoisuuteen tarkastelemalla yhteisön populaatioiden kasvunopeuksia ja populaatiokokojen pienennyksien tiheyttä. Laidunnukseen malli on sovellettavissa siten, että tuottavissa yhteisöissä, joissa populaatioiden kasvunopeudet ovat suuria, monimuotoisuus on suurin, kun laidunnus on voimakasta, jolloin hyvät kilpailijalajit eivät ehdi syrjäyttää heikompia kilpailijoita. Vähätuottoisissa yhteisöissä sen sijaan kevyt laidunnus kasvattaa monimuotoisuutta, mutta laidunnuspaineen kasvu vähentää sitä jälleen, sillä populaatiot eivät ehdi toipua laidunnuksen aiheuttamista populaatiokoon pienennyksistä.

1.4. Laidunnuksen epäsuorat vaikutukset

Kasvinsyönnin suorat ja epäsuorat vaikutukset abioottiseen ympäristöön ja kasvillisuuteen ovat merkittäviä myös ekosysteemiprosessien kannalta (Hobbs 1996). Kasvillisuuden maanpäällisen osan ja maaperän hajottajayhteisön välillä on voimakkaita palautemekanismeja, jotka sitovat ekosysteemin bioottiset vuorovaikutukset tiukasti osiksi kokonaisuutta ravinteiden kierron ja energiavirtojen kanssa (Bardgett ym. 1998, Bardgett & Wardle 2003).

Kasvinsyöjien toiminta rikkoo usein maanpintaa ja aiheuttaa siten maaperämuutoksia ja eroosiota varsinkin kuivissa ympäristöissä ja jyrkissä rinteissä (Boelhouwers & Scheepers 2004, Golodets & Boeken 2006). Suurten kasvinsyöjien tallaaminen voi myös tiivistää maaperää (Crawley 1983). Nämä maaperämuutokset sekä laidunnuksen aiheuttamat muutokset kasvien biomassassa ja lajisuhteissa sekä kasvien fysiologiset ja kemialliset vasteet laidunnukseen voivat muuttaa kasvillisuuden ja maaperän vesitaloutta (Wraith ym. 1987, Day & Detling 1994, Aguiar ym. 1996, Bremer ym. 2001). Muutokset kasvillisuudessa voivat myös vaikuttaa kasvillisuuden läpäisevän säteilyn määrään (Collins 1961) ja maaperän lämpötilaan (Olofsson ym. 2004a, van der Wal & Brooker 2004, Gornall ym. 2007) sekä vähentää maahan kertyvää kariketta (Bazely & Jefferies 1989, McInnes ym. 1992, van Wijnen ym. 1999, Virtanen 2000), mikä vaikuttaa maanpinnan ja kasvillisuuden mikroilmasto-olosuhteisiin (Merrill ym. 1994) ja veden imeytymiseen maaperään (Kelly & Walker 1976, Walker ym. 1981). Myös karikkeen laatu muuttuu: laiduntajille mieluisten ravintokasvien, jotka ovat myös helpommin hajoavia, osuus karikkeesta yleensä pienenee, ja laidunnettujen kasvien syömättä jääneiden osien ja juuriston kemiallinen koostumus muuttuu (Seastedt ym. 1988, Bryant ym. 1991, Findlay ym. 1996, Bardgett ym. 1998). Laiduntajien virtsan ja ulosteiden mukana maahan palaa ravinteita yleensä kasvimateriaalia nopeammin hajoavassa muodossa (Ruess & McNaughton 1987, Pastor ym. 1993, Day & Detling 1990, Hobbs 1996).

Vesitasapainon, lämpötilan, karikkeen määrän ja laadun ja ravinnetasapainon kautta laidunnus vaikuttaa maaperäeliöstön toimintaan, runsauteen, lajistoon ja aktiivisuuteen, ja sitä kautta karikkeen hajoamisnopeuteen ja ravinteiden mineralisoitumisnopeuteen (Bazely & Jefferies 1989, Pastor ym. 1993, Väre ym. 1996, Bardgett ym. 1998, Frank & Groffman 1998, Stark ym. 2000, Stark & Grellmann 2002, Stark ym. 2002, Stark ym. 2007) ja siten ekosysteemin ravinteiden kierronopeuteen. Kasvien vasteet ravinteiden saatavuuteen ovat erilaiset, joten kierronopeus vaikuttaa osaltaan kasvillisuuteen, sen lajikoostumukseen ja perustuotantoon (Hik & Jefferies 1990). Esimerkiksi heinäkasvien on usein todettu pysty-

vän käyttämään ravinteita nopeasti hyväkseen, joten ne hyötyvät nopeasta ravinteiden kierrosta muiden lajien kustannuksella (McKendrick ym. 1980, Shaver & Chapin 1986, van der Wal ym. 2004). Koska kasvinsyöjät valikoivat ravintoaan, laidunnus johtaa usein palautekehään, joka voi muuttaa kasvillisuutta eri suuntiin (Bryant ym. 1983, Chapin 1991, Noy-Meir 1993). Muutoksen suunta riippuu yhtä aikaa toimivien mekanismien suhteellisista vahvuuksista ja erityisesti kasvilajisuhteiden muutoksista (Augustine & McNaughton 1998). Jos laidunnus yleistää ravintona heikkolaatuisia ja hitaasti hajoavia kasvilajeja, ravinteiden kierto hidastuu ja kasvillisuus muuttuu yhä vähemmän kasvinsyöjiä houkuttelevaksi (Pastor & Cohen 1997). Jos taas laidunnus saa mieluisat ravintokasvit yleistymään, kuten usein käy heinäkasvien tapauksessa, ravinteiden kierto nopeutuu ja tuottavuus lisääntyy (Bardgett & Wardle 2003). Myös eniten laidunnettu kasvi voi olla yhteisössä valtalajina, jos se sietää laidunnusta hyvin ja kärsii siten vähemmän kuin yhteisön muut kasvit (Bazely & Jefferies 1989, van der Wal & Brooker 2004).

Kavinsyönti vaikuttaa kasvillisuuteen epäsuorasti lukuisien muidenkin mekanismien kautta. Esimerkiksi lehtikarikkeen määrän väheneminen vaikuttaa suuresti taimien selviämiseen ja pohjakerroksen sammalten kasvuun (Tilman 1993, Špačková ym. 1998, Eskelinen & Virtanen 2005, Máriaigeteti ym. 2009).

1.5. Laidunnus arktisissa ympäristöissä

Arktisen alueen kasvillisuus on vähätuottoista ja pienten kasvunopeuksien takia herkkää muutoksille. Laidunnuksen vaikutuksia arktisella alueella on tutkittu paljon, mutta erityisen kiinnostuneita niistä ollaan nyt, kun voimistuvat ihmistoiminnot vaikuttavat alueeseen mm. ilmastonmuutoksen ja ylilaidunnusongelmien kautta.

Arktinen alue tarkoittaa maapallon pohjoisimpia alueita pohjoisnavan ympärillä, ja sen etelärajana voidaan pitää esimerkiksi pohjoista napapiiriä tai puurajaa (Arktinen keskus 2010). Alueelle ovat tyypillisiä matalat lämpötilat ja lyhyt kasvukausi sekä päivänvalon määrän suuret vaihtelut eli valoisa kesä ja talven kaamos. Kasvillisuus on yleensä puutonta, karua ja vähälajista (Chapin & Körner 1995, Oksanen & Virtanen 1995). Lajisto on ankariin olosuhteisiinsa sopeutunutta. Pohjoisen Fennoskandian arktisille ja subarktisille alueille tyypillisiä ovat vuoristokasvillisuus, alavampi puuton tundra sekä suot. Ilmaston mereisyys tai mantereisuus vaikuttaa suuresti kasvillisuuteen (Väre 2001). Mantereisilla alueilla kasvillisuus koostuu pääosin jäkälistä ja ikivihreistä varvuista, mereisillä alueilla taas vallitsevat lehtensä pudottavat varvut, ruohot ja heinät.

Arktisissa ja subarktisissa oloissa perustuotanto ei riitä pitämään yllä pitkiä ravintoketjuja. Kasvinsyöjiä rajoittavia petoja ei ole, ja pohjoisimmilta, olosuhteiltaan äärimmäisiltä alueilta kasvinsyöjät ja lopulta itse kasvitkin puuttuvat (Bliss 1981). Oksanen ym. (1981) laajensivat Hairstonin ym. (1960) teoriaa ottamaan huomioon ekosysteemin tuottavuuden, ja heidän hypoteesinsa (exploitation ecosystems hypothesis, EEH) mukaan petojen puuttuessa kasvinsyöjäpopulaatioita säätelee alhaaltapäin kilpailu ravinnosta ja kasvipopulaatioita ylhäältäpäin kasvinsyöjien laidunnus. Jefferiesin ym. (1994) mukaan kasvinsyöjien vaikutus pohjoisen kasvivyhteisöihin on alueellisella tasolla ja pitkällä aikavälillä merkityksettömän pieni, mutta useissa tutkimuksissa on todettu laiduntajien päinvastoin muokkaavan kasvillisuutta suuresti myös laajemmassa mittakaavassa. EEH on saanut tukea erityisesti selkärankaislaiduntajien tapauksessa, eikä laidunnusta näin ollen voi arktisilla alueilla jättää huomiotta kasvipopulaatioita säätelevänä ja kasvivyhteisöjen koostumusta muokkaavana tekijänä (Lundberg & Oksanen 1993, Moen ym. 2000, Virtanen 2000, Grellmann 2002, Bråthen et al. 2007, Aunapuu ym. 2008, Eskelinen 2008, mutta ks. myös Wegener & Odasz-Albrigtsen 1998).

Laidunnuksen vaikutusmekanismeja arktisiin kasvivyhteisöihin ovat paitsi mieluisimpien ravintokasvilajien määrän vähentäminen (Virtanen ym. 1997, Bråthen & Oksanen

2001, Grellmann 2002) ja tallaus (Olofsson ym. 2001, Kitty ym. 2009, Sørensen ym. 2009), myös muutokset ravinteiden saatavuudessa (Bazely & Jefferies 1985, 1989, Stark & Grellmann 2002, Pajunen ym. 2008) ja kilpailusuhteisiin vaikuttaminen (Mulder & Ruess 1998, Olofsson ym. 2002).

Arktisissa ympäristöissä ravinteiden saatavuus rajoittaa suuresti tuottavuutta (Haag 1974, Shaver & Chapin 1980, 1986, Jonasson ym. 1999). Laidunnuksen aiheuttamat muutokset ekosysteemin ravinteiden kiertonopeudessa ja kasveille käyttökelpoisessa muodossa olevien ravinteiden määrässä voivat näin ollen vaikuttaa voimakkaasti perustuotannon määrään ja kasvillisuuden rehevyyteen (Cargill & Jefferies 1984, Olofsson ym. 2001, Olofsson & Oksanen 2002, Stark ym. 2002, Olofsson ym. 2004a). Laidunnuksen aiheuttama kasvibiomassan ja karikkeen määrän väheneminen lisää maanpinnan saavuttavan säteilyn määrää (Foster & Gross 1998), millä on arktisissa oloissa suuri merkitys. Karikkeen ja sammalkerros toimivat eristeinä, ja niiden paksuus vaikuttaa maaperän lämpötilaan ja roudan yläpuolella olevan sulan aktiivisen maakerroksen syvyyteen (Dowding ym. 1981, Gornall ym. 2007, R. van der Wal, julkaisematon, ks. van der Wal & Brooker 2004).

Nämä mekanismit voivat arktisissa oloissa olla kyllin voimakkaita saamaan aikaan suuria kasvillisuustyyppimuutoksia. Zimov ym. (1995) esittivät suurten kasvinsyöjien häviämisen vaikuttaneen Beringian kasvillisuusmuutokseen arosta tundraksi pleistoseenikauden lopulla. Hypoteesille on löytynyt tukea useissa tutkimuksissa, joiden tulokset viittaavat siihen, että laidunnus voi aiheuttaa kasvillisuustyyppin muuttumisen jäkälävaltaisesta tundrasta sammalvaltaisesta ja sammalvaltaisesta heinä- ja saravaltaiseen tundraan. Alueen kasvillisuuden tila riippuu laidunnuspaineen voimakkuudesta, ja laidunnuspaineen kasvu aiheuttaa siirtymän yhdestä vakaasta kasvillisuustilasta toiseen. Laidunnuspaineen poistuessa muutos toiseen suuntaan on hitaampaa (Olofsson ym. 2001, van der Wal & Brooker 2004, Olofsson 2006b, van der Wal 2006, ks. myös Wilson & Agnew 1992, mutta ks. myös Bråthen ym. 2007).

Lajistomuutosten lisäksi laidunnus voi kuitenkin aiheuttaa muutoksia myös kasviyhteisöjen monimuotoisuudessa. Tulokset arktisilta alueilta ovat vaihtelevia: laidunnuksen on usein havaittu lisäävän monimuotoisuutta (Fox 1985, Oksanen & Virtanen 1995, Väre ym. 1995, Suominen & Olofsson 2000, Olofsson ym. 2001), mutta se voi myös pienentää monimuotoisuutta (Löffler & Pape 2008), tai sillä ei ole vaikutusta lajimäärään tai monimuotoisuuteen (Olofsson & Oksanen 2005, Austrheim ym. 2007). Helle & Aspi (1983) totesivat monimuotoisuuden olevan suurimmillaan, kun laidunnuspaine on keskitasoinen. Vaikutus riippuu yleensä paljon mm. paikasta ja tarkasteltavasta lajiryhmästä. Koska eri lajiryhmät voivat vallita kasviyhteisössä laidunnuspaineen voimakkuudesta riippuen, voidaan odottaa jäkäläiden, sammalten ja putkilokasvien lajimäärien reagoivan laidunnuspaineen muutoksiin eri tavoin (van der Wal 2006).

Tuottavammissa ekosysteemeissä laidunnus usein lisää monimuotoisuutta, vähätuottoisissa taas vähentää (Huston 1979, Proulx ym. 1996, Proulx & Mazumder 1998). Austrheim & Eriksson (2001) ehdottivat, että arktisilla alueilla laidunnus kasvattaa monimuotoisuutta tuottavissa yhteisöissä, kasvattaa sitä aluksi mutta voimistuessaan pienentää sitä vähemmän tuottavissa yhteisöissä, ja pienentää monimuotoisuutta kaikkein karuimmissa yhteisöissä. Tutkimustuloksia on vain vähän, ja osa tukee (Löffler & Pape 2008), osa ei tue hypoteesia (Olofsson ym. 2001).

1.6. Porolaidunnus pohjoisessa Fennoskandiassa

Peura (*Rangifer tarandus* L.) on arktisten alueiden laiduntaja, joka esiintyy useana alalajina sekä Euraasiassa että Pohjois-Amerikassa. Pohjoisen Fennoskandian ainoa yleinen suuri nisäkäslaiduntaja on tunturipeurasta (*Rangifer tarandus tarandus*) kesytetty poro. Poro käyttää eri vuodenaikoina erilaista ravintoa: kesällä mm. koivujen ja pajujen lehtiä

sekä ruohoja, heiniä ja saroja ja syksyllä erityisesti sieniä, talvella taas poron pääasiallisena ravintona ovat jäkälät (Skogland 1984, Kumpula ym. 2004). Tunturipeura on esiintynyt pohjoisessa Fennoskandiassa aina jääkauden lopusta lähtien, ja poronhoitoa on harjoitettu jo satoja vuosia, Suomessa ainakin 300 vuotta. Puolikesyynä paimennetut laiduntajat ovat muokanneet maisemaa voimakkaasti. Aiemmin porot ovat luontaisesti siirtyneet kesäksi rannikolle laiduntamaan ja talveksi sisämaahan jäkälälaidunalueille kulkien näin vuoden mittaan pitkiäkin matkoja eri laidunalueidensa välillä (Oksanen ym. 1995, Nieminen 2006).

Suomessa yli kolmanneksen koko maan pinta-alasta kattava poronhoitoalue on jaettu paliskuntiin, jotka toimivat poronhoitoyksikköinä. Porot eivät liiku vapaasti paliskunnan alueelta toiselle, vaan paliskuntien alueet on erotettu toisistaan aidoin. Joissakin pohjoisimman Suomen paliskunnissa on laidunkiertojärjestelmä, eli kesä- ja talvilaidunalueet on erotettu toisistaan poroaidoin paliskunnan sisällä (Kumpula ym. 2004). Pohjois-Norjassa porojen liikkuminen muistuttaa vielä luontaista kulkurytmiä rannikon ja sisämaan välillä. Porot käyttävät Finnmarkin mantereisia osia talvilaitumena, ja kesälaitumet sijaitsevat mereisillä rannikkoalueilla. Talvilaidun- ja muuttoalueet on suojattu kesälaidunnukselta poroaitojen avulla (Suominen & Olofsson 2000, Olofsson ym. 2001, Riseth ym. 2004). Porojen liikkuminen valtioiden välillä on nykyään estetty (Oksanen ym. 1995).

Poromäärä on kasvanut sekä Suomessa että Norjassa voimakkaasti 1900-luvun jälkipuoliskon aikana. Viime vuosikymmeninä kasvu on hieman tasaantunut, ja Suomessa poroja on noin 200 000, Norjassa noin 150 000 (Suominen & Olofsson 2000, Rantamäki-Lahtinen 2008). Pohjoisimmassa Suomessa porotiheys oli poronhoitovuosina 1995/95–2005/06 keskimäärin 2,3 poroa/km², talvilaidunalueilla keskimäärin 12 poroa/km² (maalaa kohti) (Rantamäki-Lahtinen 2008). Tiheydet vaihtelevat suuresti paliskunnittain, koko maa-alaa kohti välillä 1,6–3,3 poroa/km² ja talvilaidunalueilla 2–26 poroa/km² (Rantamäki-Lahtinen 2008, Kumpula ym. 2009). Pohjois-Norjassa porojen tiheydet kesälaitumilla ovat suurempia kuin Suomessa, paikoin jopa yli 50 poroa/km² (Oksanen ym. 1995). Porotiheyden on arvioitu olevan liian suuri laidunten luontaiseen kantokykyyn nähden, mistä kertoo myös Suomessa jo vakiintunut lisäruokinnan harjoittaminen. Suositusten mukaan porotiheyden tulisi olla vain 7–9 poroa/km² talvilaitumilla ja 2,5–3,5 poroa/km² ympärivuotisilla laitumilla (Solberg ym. 2005), Suomessa alle 5–7 poroa/km² talvilaitumilla (Kumpula ym. 2000).

Porolaidunnuksen merkitystä pohjoisten metsien ja tundran kasvillisuudelle on tutkittu paljon ja sen on todettu olevan suuri. Laidunnus muuttaa merkittävästi pohjakerroksen lajisuhteita, ja jäkälien määrän yleinen väheneminen on silmännähtävää (esim. Helle & Aspi 1983, Oksanen & Virtanen 1995, Väre ym. 1996, Suominen & Olofsson 2000). Vaikka muutokset jäkälälaidunalueilla ovat tarkimmin tunnettuja, kesälaidunnus ja tallaus vaikuttavat selvästi myös putkilokasvien määriin ja lajistoon (Suominen & Olofsson 2000, Olofsson ym. 2001). Laidunnuksen voidaan laajoilla alueilla sanoa suorastaan muuttavan alueen kasvillisuustyypin toiseksi (Oksanen & Virtanen 1995, Olofsson ym. 2001, den Herder ym. 2003, Olofsson 2006b). Porolaidunnus vaikuttaa kasvillisuuden lisäksi voimakkaasti myös maaperäprosesseihin (Väre ym. 1996, Stark & Grellmann 2002, Stark ym. 2002, 2007).

1.7. Sammalten laidunnus arktisissa ympäristöissä

Sammalet ovat aina viime aikoihin asti jääneet kasvillisuuden tutkimuksessa vaille ansaitsemaansa huomiota mm. pienen kokonsa ja lajintunnuksensa työläyden takia. Kylmissä, vähätuottoisissa ympäristöissä sammalet muodostavat kuitenkin merkittävän osan kasvi-biomassasta ja myös kasvivyhteisön monimuotoisuudesta, ja monet lajit voivat peittää maata laajoina, paksuina mattoina (Longton 1982). Sammalkerroksen ominaisuuksilla on

huomattavia vaikutuksia maaperän ominaisuuksiin sekä maaperäeliöstöön ja sitä kautta koko kasviyhteisön rakenteeseen (van der Wal & Brooker 2004, Gornall ym. 2007). Sammalet voivat tundralla runsaasti esiintyessään olla tärkein ravinteita ekosysteemissä pidättävä kasvilajiryhmä (Shaver 1995).

Laidunnusta tutkittaessa sammalet sivuutetaan usein myös matalan ravintoarvonsa takia. Sammalia ravintonaan käyttäviä kasvinsyöjiä kuitenkin on, ja erityisesti arktisella tundralla sammalet muodostavat merkittävän osan monen selkärangattoman ruokavaliosta. Myös nisäkkäät syövät sammalia eri määriä muusta ravintolanteesta riippuen (Prins 1982, Glime 2006, van der Wal 2006). Sopulien ja myyrien sammalaidunnus on erityisesti populaatiohuippujen aikaan merkittävää (Moen ym. 1993, Oksanen & Virtanen 1995, Virtanen ym. 1997, Olofsson ym. 2004b).

Vaikka suuret nisäkäslaiduntajat käyttävät sammalia ravintonaan harvemmin, niiden laidunnuksella on monia vaikutuksia, jotka kohdistuvat myös sammaliin. Mm. tallaaminen ja ravinnelisiä voivat vaikuttaa sammaliin suoraan. Koska sammalet ottavat veden ja ravinteet ilman juuria suoraan solukkoihinsa, on versojen välittömän ympäristön mikroilmasto ja erityisesti kosteus niille äärimmäisen tärkeä (Skre & Oechel 1979, 1981, Rydin 2009). Laidunnus muuttaa ympäröivän kasvillisuuden rakennetta, joka vaikuttaa mm. sen kosteudenpidättämiskykyyn ja siten sammalten mikroilmastoon. Kasvillisuusmuutokset vaikuttavat myös sammalten kilpailutilanteeseen muiden kasvien kanssa.

Huippuvuortenpeuran (*R. tarandus platyrhynchus* Vrolik) laidunnusta tutkittaessa on havaittu tallaamisen ohentavan sammalkerrosta (van der Wal & Brooker 2004). Sammalkerroksen paksuus puolestaan vaikuttaa maaperäeliöstön määrään ja aktiivisuuteen, mistä syystä ohuemman sammalkerroksen alla maaperä on lämpimämpi ja kosteampi ja sisältää enemmän kasveille käyttökelpoista tyyppiä (Gornall ym. 2007). Tämä suo paremmat olosuhteet putkilokasvien, erityisesti heinien, kasvuille. Näin sammalet välittävät nisäkäslaiduntajan vaikutukset maaperään ja koko kasviyhteisön rakenteeseen (Virtanen 1996, van der Wal & Brooker 2004).

Sammalet ovat myös merkittäviä karikkeenmuodostajia, ja karikkeen laatu vaikuttaa maaperäeliöstöön ja kasvillisuuteen. Sammalkarike on hyvin hitaasti hajoavaa ja vähäravinteista verrattuna putkilokasvien muodostamaan karikkeeseen. Se on hajoamisnopeudeltaan ja ravinnepitoisuudeltaan verrattavissa jäkäläkarikkeeseen tai voi olla sitäkin hitaammin hajoavaa (Moore 1984, Hobbie & Gough 2004, Lang ym. 2009). Sammalkerroksen oheneminen voi siis parantaa karikkeen laatua ja nopeuttaa siten ravinteiden kiertoa.

Sammalilla onkin keskeinen osa Zimovin ym. (1995) esittämässä laidunnuspaineen muuttumisen myötä tapahtuvissa kasvillisuustyyppimuutoksissa. Muutos jäkälävaltaisesta tundrasta sammalvaltaiseksi tundraksi johtuu pääasiassa siitä, että jäkälää laidunnetaan enemmän kuin sammalia, sekä sammalten jäkälää paremmasta tallaamisen sietokyvystä. Muutoksessa sammalvaltaisesta heinävaltaiseen tundraan keskeistä on eristävän sammalkerroksen oheneminen ja sitä seuraavat muutokset maaperässä ja ravinnetilanteessa, jotka parantavat putkilokasvien kasvuedellytyksiä ja heikentävät sammalten asemaa kilpailussa (Špačková ym. 1998, Otsus & Zobel 2004, van der Wal & Brooker 2004, van der Wal ym. 2005, van der Wal 2006).

1.8. Laidunnuksen vaikutus sammalten monimuotoisuuteen

Laidunnuksen vaikutuksia arktisella alueella on tutkittu pääasiassa sammaliin lajiryhmänä tai sammalkerroksen ominaisuuksiin, mutta lajikohtaista tietoa laidunnuksen vaikutuksista ei juurikaan ole. Porolaidunnus voi kuitenkin vaikuttaa paitsi poron ravintokasvien myös sammalten monimuotoisuuteen ja yhteisörakenteeseen tallaamisen sekä epäsuorien mekanismien kautta. Porolaidunnuksen vaikutusten selvittäminen sammalten monimuotoisuuteen on tärkeää sammalten ekosysteemitason merkittävyyden vuoksi sekä myös siksi, että

intensiivisenä ja laaja-alaisena ihmistoimintana porolaidunnus voi toimia osana ihmisen aiheuttamaa sukupuuttoaaltoa.

Mekanismeja, joilla porolaidunnus voi vaikuttaa sammalten monimuotoisuuteen, on useita. Laidunnus voi lisätä monimuotoisuutta häiriöteorian (Grime 1973b, Connell 1978, Fox 1979) mukaisesti luomalla aukkoja uusia kolonisoitajia varten ja estämällä muutaman lajin dominointia. Liian intensiivinen häiriö voi kuitenkin vähentää monimuotoisuutta erityisesti vähätuottoisissa ekosysteemeissä (Huston 1979, Proulx & Mazumder 1998). Sammalet häviävät useimmille putkilokasveille kilpailussa valosta. Ravinteista taas sammalet ja putkilokasvit eivät välttämättä kilpaile ollenkaan erilaisten ravinteidenottotapojensa vuoksi, mutta vähäravinteisissa ekosysteemeissä sammalilla voi olla kilpailuetu, sillä niiden ravinnevaatimukset ovat yleensä pienet ja ne ottavat ravinteet käyttöönsä suoraan sadevedestä ja muusta laskeumasta (Oechel & Van Cleve 1986, Glime 2007, Pouliot ym. 2009). Laidunnuksen aiheuttama varjostavien putkilokasvien ja karikkeen määrän väheneminen voi muuttaa kilpailutasapainoa valokilpailusta ravinnekilpailun suuntaan, jolloin tilanne muuttuu sammalille edullisemmaksi. Ravinnetilanteen paraneminen ja kasvillisuuden muuttuminen rehevämmäksi voi kuitenkin myös huonontaa sammalten kilpailuasemaa putkilokasveja vastaan ja vähentää siten sekä sammalten lajimäärää että biomassaa (Jonasson 1992, Chapin ym. 1995, van der Wal ym. 2004, 2005, van der Wal 2006).

Vain muutamassa pohjoisen laidunnustutkimuksessa on huomioitu myös sammalla-jisto. Laidunnuksen on havaittu pienentävän dominoivien sammalten biomassaa (Moen ym. 1993, Virtanen ym. 1997, Virtanen 2000) tai kasvattavan sitä (Väre ym. 1995, Grellmann 2002). Paljasta maata tehokkaasti kolonisoivat lajit (esim. *Dicranum* spp., *Pohlia* spp.) ja pienikokoiset maksasammalet näyttäisivät hyötyvän laidunnuksesta ilmeisesti sen luomien pienkasvupaikkojen kautta (Moen ym. 1993, Väre ym. 1995, Grellmann 2002), minkä vuoksi laidunnus saattaa lisätä sammalten monimuotoisuutta (Virtanen ym. 1997, Jasmin ym. 2008). Laidunnuksen vaikutuksissa sammalten biomassaan ja monimuotoisuuteen voi myös esiintyä voimakasta aluekohtaista vaihtelua (Olofsson ym. 2001).

Sammalia tutkittaessa on tärkeää ottaa huomioon tarkastelun spatiaalinen mittakaava, sillä sammalten pienen koon vuoksi esimerkiksi lajienvälinen kilpailu saattaa olla merkittävää ainoastaan senttimetrien mittakaavassa, kun taas suuremmilla mittakaavan tasoilla lajienväliset positiiviset vuorovaikutukset ovat voimakkaampia (Økland 1994, Rydin 2009). Myös monimuotoisuuden muutokset voivat näkyä vain tietyllä mittakaavan tasolla, mikä antaa tietoa lajiston spatiaalisesta jakautumisesta (Mills & Macdonald 2004, Olofsson ym. 2005, Jasmin ym. 2008).

1.9. Tutkimuksen tarkoitus

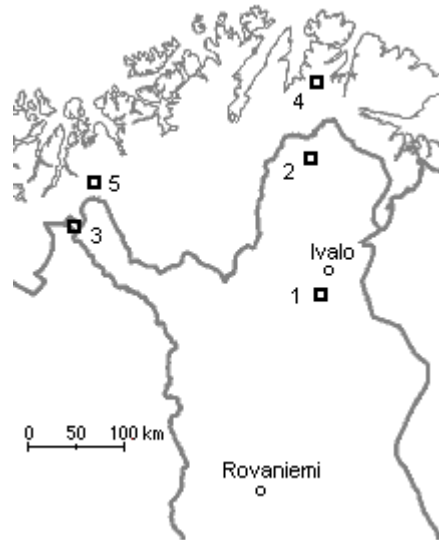
Tämän tutkimuksen tarkoituksena on selvittää, miten porolaidunnus vaikuttaa sammalten lajimäärään ja monimuotoisuuteen vähätuottoisilla ja tuottavilla alueilla pohjoisessa Fenoskandiassa. Tutkimuksessa testataan hypoteesia, jonka mukaan monimuotoisuus laskee laidunnuksen myötä vähätuottoisilla ja kasvaa tuottavilla alueilla (Huston 1979, Proulx & Mazumder 1998). Tutkimuksessa selvitetään myös, millä spatiaalisen mittakaavan tasolla mahdolliset vaikutukset ovat nähtävissä.

2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1. Tutkimusalueet

Tutkimuksessa käytettiin viittä tutkimusaluetta Suomen ja Norjan Lapissa (Kuva 1.). Alueista kaksi sijoittui vähätuottoiselle mantereiselle kasvillisuusalueelle ja kaksi tuottavalle

mereisemmälle kasvillisuusalueelle (Oksanen & Virtanen 1995, Väre 2001, Wielgołaski 2001). Tutkimusalueet sijaitsivat tunturien lailla tai rinteissä lukuunottamatta yhtä (Jehkas). Alueiden sijainnit on ilmoitettu ETRS-TM35FIN-koordinaatteina.



Kuva 1. Tutkimusalueiden sijainti pohjoisessa Suomessa ja Norjassa. 1: Alajoenpää, 2: Jesnalvaara, 3: Jehkas, 4: Eaštoraivi, 5: Gahperus.

Alajoenpää (Vyelijuvuáiváš) (7594895:8514662) sijaitsee Inarin kunnassa lähellä Saariselän kylää. Mantereisella kasvillisuusalueella (C1, ks. Wielgołaski 2001) oleva tutkimusalue kuuluu pohjoisboreaaliseen kasvillisuusvyöhykkeeseen, Metsä-Lappiin, ja on Inarin Lapin eliömaakuntaa (Rassi ym. 2001). Tunturin laki (408 m mpy) on noin puurajan korkeudessa (Wielgołaski 2005), ja sitä vallitsee varpukasvillisuus (*Betula nana*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis-idaea*). Laiduntamattomalla alueella kasvaa runsaasti jäkäliä (mm. *Cetraria* spp., *Cladonia* spp.). Laella on porojen laidunnuksen estävä 25 m × 25 m tutkimusaitaus, joka on rakennettu vuonna 1994. Aitauksen ulkopuolella porot laiduntavat vapaasti. Alue kuuluu Ivalon paliskuntaan ja on entistä Metsäntutkimuslaitoksen Laanilan koeluetta.

Jesnalvaara (Jiesnalvárrri) (7740654:8498129) sijaitsee Utsjoen kunnassa Kevon luonnonpuistossa lähellä Turun yliopiston Lapin tutkimuslaitos Kevoa. Alue kuuluu pohjoisboreaaliseen vyöhykkeeseen (Tunturi-Lappiin), mantereiseen C1-kasvillisuusalueeseen (Rassi ym. 2001, Wielgołaski 2001) ja Inarin Lapin eliömaakuntaan. Huipun laella (327 m mpy) kasvaa varpuja (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Arctostaphylos alpina*) sekä paikoitellen tunturikoivua (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*). Laiduntamattomalla alueella vallitsevat lapalumijäkälä (*Cetraria nivalis*) sekä poronjäkälet (mm. *Cladonia mitis* ja *C. stellaris*). Alueella sijaitseva 50 m × 50 m tutkimusaitaus on rakennettu vuonna 1968. Alue kuuluu Paistunturin paliskuntaan.

Jehkas (Jiehkkaš) (7676627:8252984) sijaitsee Enontekiön kunnassa lähellä Helsingin yliopiston Kilpisjärven biologista asemaa. Alue kuuluu pohjoisboreaaliseen kasvillisuusvyöhykkeeseen (Tunturi-Lappiin) ja mereisen ja mantereisen kasvillisuusalueen väliin siirtymäalueeseen (OC) eli on kasvillisuudeltaan edellisiä alueita mereisempi (Rassi ym. 2001, Wielgołaski 2001). Alue on Enontekiön Lapin eliömaakuntaa. Vuonna 1999 rakennettu tutkimusaitaus, jonka koko on noin 10 m × 25 m, sijaitsee subarktisella jokiniityllä (597 m mpy) noin puurajan korkeudessa (Virtanen ym. 1997). Alueella kasvaa valtalajeina heiniä (*Deschampsia flexuosa*, *Festuca ovina*) sekä myös ruohoja (*Solidago virgaurea*, *Trollius europaeus*), jonkin verran varpuja (*Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis-idaea*) ja aitauksen sisäpuolella pajuja (*Salix glauca*, *S. lapponum*). Pohjakerroksen valta-

lajina on metsäkerrossammal (*Hylocomium splendens*); jäkäliä ei juurikaan ole. Alue kuuluu Käsivarren paliskuntaan.

Eaštoroaivi (7815614:8512342) sijaitsee Norjassa, Finnmarkin läänissä, Lebesbyn kunnassa, lähellä Ifjordin kylää. Alue kuuluu hemiarktiseen kasvillisuusvyöhykkeeseen ja mereisyys-mantereisyys-gradientilla OC-alueeseen (Oksanen & Virtanen 1995, Wielgołaski 2001). Tunturin rinteessä kulkee 1960-luvulla rakennettu poroaita, joka erottaa kesälaidunalueen talvilaidunalueesta. Laidunnuspaine talvilaidunalueella lähellä aita on hyvin pieni. Tutkimusalue sijoittuu noin 310–320 metrin korkeuteen mpy, puurajan yläpuolelle (Wielgołaski 2005). Alueen kasvillisuus on varvikkoa (*Betula nana*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*), ja kesälaidunalueella kasvaa paljon heiniä ja saroja (mm. *Deschampsia flexuosa*). Pohjakerrosta vallitsevat kynsisammalet (*Dicranum* spp.).

Gahperus (7719497:8278380) sijaitsee Norjassa, Tromssan läänissä, Nordreisan kunnassa, lähellä Bilton kylää ja Reisan kansallispuistoa. Alue on pohjoisboreaalista kasvillisuusvyöhykettä ja kuuluu kahden edellisen tutkimusalueen tavoin OC-alueeseen (Oksanen & Virtanen 1995, Wielgołaski 2001). Tunturin rinteeseen 1960-luvulla rakennettu aita erottaa porojen kesälaidunalueen alueesta, joka on laidunnuskäytössä vain lyhyen ajan vuodesta kevät- ja syysmuuttojen aikana, ja laidunnuspaine lähellä aita on hyvin pieni. Tutkimusalue on noin 485–495 metrin korkeudessa mpy. Kasvillisuus on puutonta, mutta alue on kuitenkin puurajan alapuolella (Olofsson ym. 2001, Wielgołaski 2005). Kasvillisuutta vallitsevat varpukasvit (*Betula nana*, *Empetrum nigrum*, *Vaccinium* spp.), ja kesälaidunnetulla alueella esiintyy myös paljon heiniä (mm. *Calamagrostis* spp., *Festuca ovina*) ja saroja (*Carex* spp.). Pohjakerroksessa on paljon sammalia (*Dicranum* spp., *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Ptilidium ciliare*) sekä myös jäkäliä (mm. *Nephroma arcticum*, *Cladonia gracilis*).

2.2. Koeasetelma ja aineiston keräys

Laidunnuksen vaikutuksia tutkittiin laiduntajat pois sulkevien aitausten avulla. On kuitenkin huomattava, että sulkemalla laiduntajat pois alueelta, joka on ollut satoja vuosia jatkuvan porolaidunnuksen alaisena, ei pystytä tutkimaan porolaidunnuksen vaikutusta koskevat kasvillisuuteen, vaan aitaamisen vaikutusta laidunnetun alueen kasvillisuuteen. Aitauksen ikä on tärkeä tekijä arvioitaessa aitaamisen vaikutuksia. Kun laidunnus lakkaa, kasvillisuus muuttuu sukkession myötä merkittävästi ajan funktiona (Grellmann 2002, Olofsson ym. 2007).

Tutkimuksessa käytetyt viisi aluetta luokiteltiin kasvillisuuden tuottavuuden mukaan kahteen suuralueeseen (vähätuottoinen ja tuottava), ja kukin alue jaettiin kahteen eri käsittelyyn (laidunnettu ja laiduntamaton). Laidunnettu alue toimi kontrollialueena ja laiduntamaton alue koealueena. Tutkimuksessa käytettiin hierarkkista otantaa, jossa oli neljä tasoa: suuralue, alue, näyteala ja ruutu. Mittakaavaltaan pienempi otantayksikkö sisältyi aina tasoa ylempään, mittakaavaltaan suurempaan yksikköön (ruutu näytealaan, näyteala alueeseen ja alue suuralueeseen). Hierarkkisella otannalla voidaan selvittää, missä spatiaalisessa mittakaavassa käsittelyn mahdollinen vaikutus on nähtävissä.

Alueista Alajoenpää ja Jesnalvaara kuuluivat vähätuottoiseen suuralueeseen (manteisempi C1) ja Jehkas, Eaštoroaivi ja Gahperus tuottavaan suuralueeseen (mereisempi OC). Käsittelyllä on vain kaksi tasoa, koska tutkimusalueiden laidunnuspaineen mittaaminen on ongelmallista. Esimerkiksi paliskuntien ja poronhoitoyksiköiden keskimääräiset porotiheydet eivät kuvaa tutkituille alueille kohdistuvan laidunnuspaineen intensiteettiä eivätkä vuodenaikaista ajoittumista. Oletamme kuitenkin laidunnuspaineen olevan pohjoisimman Fennoskandian suurten poromäärien perusteella voimakas ja likimäärin samansuuruisuinen kaikilla alueilla.

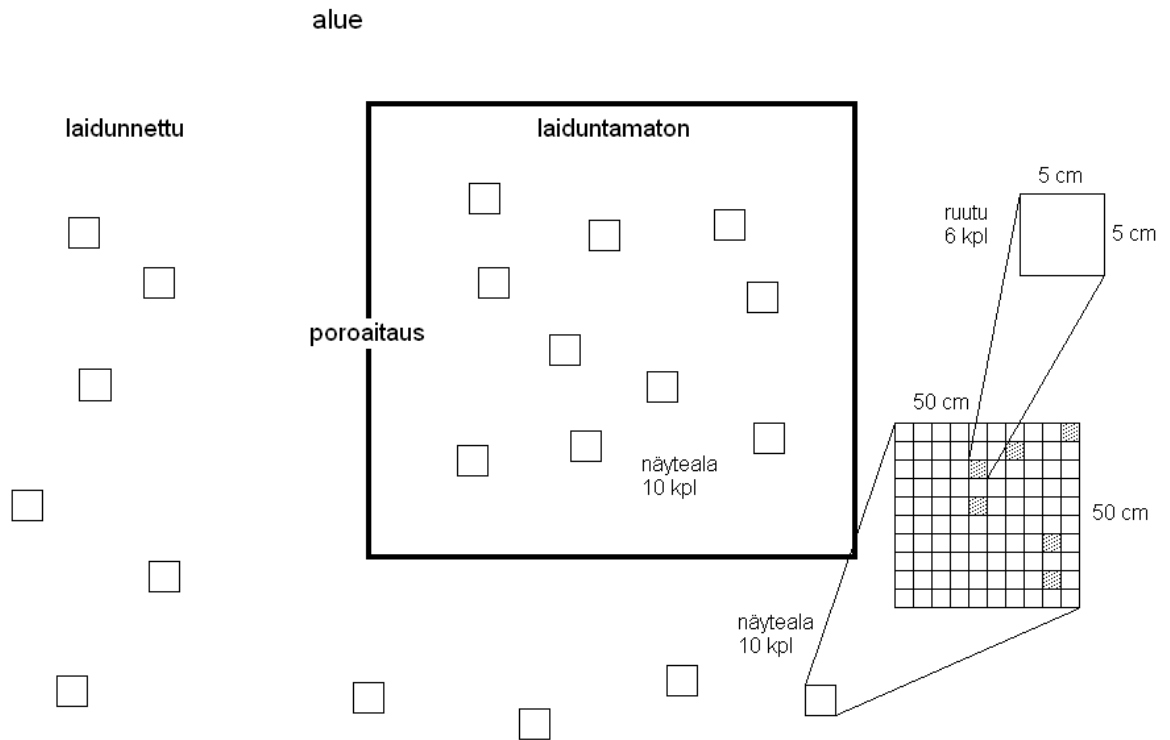
Kullakin tutkimusalueella oli poroaita, jonka toisella puolella laidunnuspaine on merkittävästi suurempi kuin toisella puolella. Kolmessa tapauksessa (Suomen tutkimusalueet) aita oli suljettu tutkimusaitaus, jonka sisäpuolelle porot eivät pääse laiduntamaan. Kahdella alueella (Norjan tutkimusalueet) aita erottaa porojen raskaasti laiduntamat kesälaidunalueet talvilaidun- tai muuttoalueista, joilla laidunnuksen aiheuttama häiriö on hyvin pieni lumen suojaavan vaikutuksen ja laidunnuksen lyhytaikaisuuden takia. Sekä suljettujen tutkimusaitausten rajaamia alueita että Norjan tutkimusalueiden talvilaidunalueita kutsutaan laiduntamattomiksi, ja suljettujen aitausten ulkopuolisia alueita ja Norjan kesälaidunalueita vastaavasti laidunnetuiksi alueiksi.

Kullekin tutkimusalueelle sijoitettiin sekä laidunnetulle että laiduntamattomalle puolelle kymmenen (10 kpl) 50 cm × 50 cm näytealaa (Kuva 2.). Suljetun aitauksen sisäpuolella näytealat sijoitettiin vähintään 2 m:n päähän aidasta, ja muissa tapauksissa vähintään 10 m:n päähän aidasta. Lisäksi suljetun aitauksen ulkopuolella näytealat sijoitettiin aitauksen läheisyyteen, jotta elinympäristötyyppi ja korkeus merenpinnasta pysyisivät samana kuin aitauksen sisäpuolella. Poikkeavat elinympäristötyypit, kuten rakkakivikot, jätettiin pois tutkimusalueesta. Näytealojen välinen etäisyys oli vähintään 5 m paitsi Alajoenpään pienehkön aitauksen sisäpuolella, jossa se oli vähintään 2 m. Näiden rajausten jälkeen näytealojen paikat päätettiin satunnaisesti. Norjan tutkimusalueilla aidat kulkivat rinteissä ylhäältä alas, joten sijoitettiin näytealapareja aidan molemmin puolin samalle kohtaa, jotta näytealojen keskimääräinen korkeus merenpinnasta olisi sama aidan molemmilla puolilla. Näytealat sijoituivat siis linjoihin, jotka kulkivat noin 10–15 m:n etäisyydellä aidasta siten, että yhden näytealan kohdalla oli toinenkin näyteala aidan toisella puolella. Rinteistä valittiin kohtia, joissa elinympäristötyyppi oli sama aidan molemmin puolin. Rinteiden porrasmaisuuden vuoksi jätettiin pois hyvin jyrkät kohdat rinteissä ja sijoitettiin näytealat rinteiden tasaisemmille osille. Samalla puolella aita olevien näytealojen välinen etäisyys oli vähintään 5 m. Näiden rajausten jälkeen kunkin näytealan paikka ratkaistiin satunnaisesti.

Kunkin näyteala oli jaettu sataan 5 cm × 5 cm ruutuun. Näistä satunnaistettiin kuusi (6 kpl) siten, että arvottiin ruudukon kymmenestä rivistä joka toiselle riville yksi ruutu kullekin, ja kuudes ruutu sijoitettiin ruudukkoon täysin satunnaisesti, kuitenkin niin, ettei se ollut sama kuin aiemmat viisi. Näiltä näytealan kuudelta ruudulta selvitettiin sammallajit ja niiden peittävyudet prosentteina. Useamman ruudun alueella kasvavan kasvin peittävydestä otettiin huomioon vain tarkasteltavalla ruudulla oleva osuus. Yhden ruudun peittävyysien summa voi olla yli 100 %, sillä kasvillisuus oli monikerroksista ja jokaisen lajin peittävyys arvioitiin erikseen muista lajeista riippumatta. Peittävyudet arvioi koko ajan sama henkilö. Lajeista, joita ei maastossa pystytty määrittämään, otettiin näytteet, jotka määritettiin myöhemmin, tarvittaessa mikroskooppisesti. Aineisto kerättiin tutkimusalueilta 16.6.–15.7.2008.

2.3. Lajinmääritys

Sammallajien mikroskooppinen määritys tehtiin Jyväskylän yliopiston bio- ja ympäristötieteiden laitoksen ekologian ja ympäristönhoidon osaston laboratoriotiloissa syyskuun 2008 ja elokuun 2009 välisenä aikana. Näytteet määritettiin lajitasolle aina, kun se oli mahdollista. Jos tämä ei esimerkiksi näytteen pienuuden takia onnistunut, näyte määritettiin sukutasolle. Kokonaan määrittämättä jäi yksi lehtisammal- ja yksi maksasammalnäyte. Lajintunnistuksen apuna käytettiin pääasiassa Smithin (1991, 2004), Damsholtin (2002), Eurolan ym. (1992) ja Piipon (1984) teoksia. Sammalten nimistö on Ulvisen ym. (2002) mukainen.



Kuva 2. Koeasetelma. Kuvassa on esitetty yksi alue, jolla poroaitaus erottaa toisistaan laidunnetun ja laiduntamattoman käsittelyn. Kummassakin käsittelyssä on kymmenen näytealaa, ja kultaakin näytealalta on tutkittu kuusi ruutua.

2.4. Aineiston käsittely ja analysointi

Määrittämättä jääneet sammalnäytteet (2 kpl) poistettiin aineistosta ennen analyysijä. Sukutasolle määritetyt havainnot jätettiin aineistoon sellaisinaan, joten lopullisessa aineistossa oli 72 taksonia, joista 62 oli lajeja ja kymmenen sukuja.

Alkuperäisestä ruututason aineistosta, joka sisältää lajihavainnot ja peittävyudet ruuduilla, laskettiin kaksi muuta aineistoa: näytealatasen aineisto, joka sisältää lajien keskimääräiset peittävyudet näytealan kuudella ruudulla, ja aluetason aineisto, joka sisältää lajien keskimääräiset peittävyudet alueen kuudellakymmenellä ruudulla. Aineistoista laskettiin ruutujen, näytealojen ja alueiden sammallajimäärät ja Simpsonin diversiteettiindeksit. Ruututason aineistossa lajimäärä on havaittu sammalten lajimäärä ruudulla, näytealatasen aineistossa lajimäärä on sammalten yhteislajimäärä näytealan kuudella ruudulla ja aluetason aineistossa lajimäärä on sammalten yhteislajimäärä alueen kymmenen näytealan yhteensä kuudellakymmenellä ruudulla. Simpsonin diversiteettiindeksistä käytettiin muotoa $1-D = 1 - \sum p_i^2$, missä p_i on sammallajin i peittävyuden osuus sammallajien yhteispeittävyudesta ruudulla, näytealalla tai alueella. Tässä muodossa indeksin arvo on 0 silloin, kun lajimäärä on nolla tai yksi, ja lähestyy 1:tä lajimäärän ja lajien peittävyysien tasaisuuden kasvaessa.

2.4.1. Otoksoon riittävyyden tarkasteleminen

Koska tutkittujen ruutujen yhteispinta-ala oli varsin pieni ($0,15 \text{ m}^2$ kunkin alueen kummasakin käsittelyssä), tarkasteltiin otoksoon riittävyyttä piirtämällä lajikertymäkäyriä. Analyysit tehtiin EstimateS 8.2.0 -ohjelmalla (Colwell 2009). Lajimäärämuuttujana käytettiin analyttisesti laskettua odotettua lajimäärää S_{obs} (Mao Tau), jota käytetään, kun tutkimus-

asetelma perustuu edeltä käsin määritellyn kokoisiin näytteisiin. *Mao Tau* -arvoa käyttämällä saadaan tasaisia lajikertymäkäyriä ilman uudelleenotostusta (Colwell ym. 2004, Mao ym. 2005, Colwell 2009).

Ruutujen määrän riittävyyttä näytealalla tarkasteltiin laskemalla kunkin näytealan *Mao Tau* -kertymät ruutujen havaituista sammallajimääristä. Kunkin alueen kummankin käsittelyn kymmenen näytealan kertymätaulukoista laskettiin keskiarvot (esimerkkinä Alajoenpään laiduntamattoman alueen näytealojen *Mao Tau* -lajikertymät ja niiden keskiarvo, taulukko 1.). Keskiarvoista piirrettiin lajikertymäkäyrät eri alueille. Lisäksi laskettiin suuralueittaiset keskiarvot kummallekin käsittelylle. Näytealojen määrän riittävyyttä alueella tarkasteltiin laskemalla kunkin alueen kummankin käsittelyn *Mao Tau* -lajikertymät näytealojen havaituista sammallajimääristä. Kummallekin käsittelylle laskettiin myös suuralueittaiset keskiarvot. Alueiden määrän riittävyyttä suuralueilla tarkasteltiin laskemalla kummankin suuralueen kummankin käsittelyn *Mao Tau* -lajikertymät alueiden havaituista sammallajimääristä.

Taulukko 1. Alajoenpään laiduntamattoman käsittelyn näytealojen (10 kpl) *Mao Tau* -lajikertymät ja niiden keskiarvo. Taulukon yhdeltä riviltä voidaan piirtää yhden näytealan ruutujen muodostama lajikertymäkäyrä. Kuvan 3. A laiduntamattoman käsittelyn lajikertymäkäyrä (■) on piirretty tämän taulukon alimmalta riviltä, jolla on näytealojen lajikertymien keskiarvo.

	<i>Mao Tau</i>	ruutu					
		1	2	3	4	5	6
näyteala	1	6,33	7,27	7,5	7,67	7,83	8
	2	3,5	5,4	6,8	7,8	8,5	9
	3	3,33	4,8	5,7	6,27	6,67	7
	4	3,83	5,67	7,05	8,2	9,17	10
	5	2,5	3	3,5	4	4,5	5
	6	2,33	3,4	4,25	4,93	5,5	6
	7	4,33	5,93	6,75	7,27	7,67	8
	8	5,5	7,8	9,2	10,27	11,17	12
	9	3,83	5,67	7,05	8,2	9,17	10
	10	1,67	2,67	3,25	3,6	3,83	4
näytealojen keskiarvo		3,72	5,16	6,11	6,82	7,4	7,9

Verrattaessa yksittäisten näytealojen, alueiden tai suuralueiden lajikertymäkäyriä käytettiin kuvaajan vaaka-akselilla ruutujen, näytealojen tai alueiden lukumäärän sijaan sammalten kertynyttä yhteispeittävyttä, jotta käsittelyn mahdollinen vaikutus sammalten peittävyteen ei vääristäisi vertailua (Gotelli & Colwell 2001, Colwell ym. 2004). Lajikertymien keskiarvot voidaan kuitenkin laskea vain ruuduittain tai näytealoittain, joten näytealojen ja alueiden keskiarvoihin perustuvissa kuvaajissa vaaka-akselilla on ruutujen tai näytealojen lukumäärä (vrt. esim. kuvia 5. ja 6., jotka esittävät alueiden näytealojen lajikertymiä ja suuralueittaisia keskiarvoja näytealojen lajikertymistä).

Kuvaajien perusteella tarkasteltiin silmämääräisesti, oliko otoskoko riittävä näytealojen, alueiden ja suuralueiden lajiston selvittämiseksi (hidastuuko lajimäärän kasvu otoskoon kasvaessa), sekä oliko käytetty otoskoko riittävä, jotta voidaan havaita mahdollinen käsittelyn aiheuttama ero lajimäärissä (eroavatko eri käsittelyjen käyrät toisistaan).

2.4.2. Laidunnuksen vaikutus sammalten lajimäärään ja monimuotoisuuteen

Laiduntajien poissulkemisen vaikutusta sammalten lajimäärään ja monimuotoisuuteen tuottavuudeltaan erilaisissa ekosysteemeissä tutkittiin SPSS Statistics 17.0 -ohjelman avulla (SPSS Inc. 2008). Käytetyissä malleissa vastemuuttujana oli sammalten lajimäärä

tai Simpsonin diversiteetti-indeksi mittakaavan eri tasoilla ja tekijöinä olivat luokittelevat muuttujat käsittely ja suuralue sekä mittakaavan tasosta riippuen alue ja näyteala.

Lajimäärä on yleensä Poisson- eikä normaalijakautunut, eikä ruututason aineisto täyttänytkaan varianssianalyysin normaalisuus- eikä homoskedastisuusoletuksia. Tämän vuoksi käytettiin yleistettyä lineaarista mallia (ks. esim. McCullagh & Nelder 1989), jonka oletusjakaumaksi valittiin Poisson-jakauma ja linkkifunktioksi log-lineaarinen funktio. Vastemuuttujana oli sammalten lajimäärä ruudulla ja tekijöinä käsittely (laidunnettu/laiduntamaton) sekä hierarkkiset tekijät suuralue (vähätuottoinen/tuottava), alue (viisi eri aluetta) ja näyteala (10 kpl/alue). Alue oli pesiytetty suuralueen sisään ja näyteala alueen sisään. Malliin otettiin mukaan vain käsittelyn yhdysvaikutukset suuralueen ja alueen kanssa, sillä muille mahdollisille yhdysvaikutuksille ei ole mielekäästä biologista tulkintaa. Kovarianssimatriisille valittiin robusti estimaattori. Suuralueelle, käsittelylle ja niiden yhdysvaikutukselle laskettiin estimoidut marginaalikeskiarvot. Yhdysvaikutuksen pareittaisissa vertailuissa käytettiin p -arvoille Šidákin korjausta, joka on konservatiivinen mutta Bonferronin korjausta tehokkaampi, ja jota voidaan käyttää, kun testit ovat riippumattomia (Šidák 1967). Ruutuaineisto jaettiin jatkoanalyysissä kahteen osaan suuralueen mukaan. Käytetyt yleistetyt lineaariset mallit olivat samanlaisia kuin yllä kuvattu malli lukuunottamatta tekijää suuralue ja sen yhdysvaikutusta käsittelyn kanssa. Estimoidut marginaalikeskiarvot laskettiin suuralueen sijaan alueelle ja sen yhdysvaikutukselle käsittelyn kanssa. Alueiden pareittaisissa vertailuissa käytettiin p -arvoille Šidákin korjausta.

Näyteala- ja aluetason aineistot täyttivät varianssianalyysin oletukset. Laiduntajien poissulkemisen vaikutusta sammalten lajimäärään näytealalla tutkittiin pesiytetyllä varianssianalyysillä. Vastemuuttujana oli sammalten lajimäärä näytealalla. Kiinteinä tekijöinä mallissa olivat suuralue (vähätuottoinen/tuottava) ja käsittely (laidunnettu/laiduntamaton) ja satunnaisena tekijänä alue (viisi eri aluetta), joka oli pesiytetty suuralueen sisään. Lisäksi malli sisälsi käsittelyn yhdysvaikutukset alueen ja suuralueen kanssa.

Vaikutusta sammalten lajimäärään alueella tutkittiin kaksisuuntaisella varianssianalyysillä. Vastemuuttujana oli sammalten lajimäärä alueella ja kiinteinä tekijöinä suuralue (vähätuottoinen/tuottava) ja käsittely (laidunnettu/laiduntamaton). Lisäksi malli sisälsi käsittelyn ja suuralueen välisen yhdysvaikutuksen.

Laiduntajien poissulkemisen vaikutusta sammalten monimuotoisuuteen tutkittiin Simpsonin diversiteetti-indeksin avulla. Diversiteetti-indeksin arvot ruuduilla eivät täyttäneet varianssianalyysin oletuksia, joten laskettiin keskiarvot näytealojen kuuden ruudun diversiteetti-indekseistä. Keskiarvoaineisto täytti varianssianalyysin oletukset samoin kuin näytealojen ja alueiden diversiteetti-indeksiaineistot. Ruututason keskiarvoaineistoa tutkittiin pesiytetyllä varianssianalyysillä, jossa vastemuuttujana oli näytealan ruutujen Simpsonin indeksien keskiarvo. Mallissa olivat kiinteinä tekijöinä suuralue (vähätuottoinen/tuottava) ja käsittely (laidunnettu/laiduntamaton) sekä satunnaisena tekijänä alue (viisi eri aluetta), joka oli pesiytetty suuralueen sisään. Lisäksi malli sisälsi käsittelyn yhdysvaikutukset alueen ja suuralueen kanssa.

Näyteala- ja aluetason aineistoja testattaessa käytetyt mallit olivat samanlaiset kuin tutkittaessa vaikutusta sammalten lajimäärään, vastemuuttujana oli lajimäärän sijaan Simpsonin diversiteetti-indeksin arvo näytealalla ja alueella. Näytealatasen aineistosta laskettiin kiinteille tekijöille estimoidut marginaalikeskiarvot.

3. TULOKSET

3.1. Lajihavainnot

Tutkituilta viideltä alueelta löydettiin yhteensä 72 sammaltaksonia, joista 62 oli lajeja ja kymmenen sukuja (ks. liitteet 1. ja 2.). Lehtisammaltaksoneita (Bryophyta) oli 34, joista lajeja 31 ja sukuja kolme, ja maksasammaltaksoneita (Marchantiophyta) 38, joista 31 lajeja ja seitsemän sukuja. Alueiden taksonimäärät on esitetty taulukossa 2.

Taulukko 2. Havaittujen sammaltaksonien määrä eri alueilla jaettuna lehti- ja maksasammaliin sekä laji- ja sukutason määrityksiin.

		Alajoenpää	Jesnalvaara	Jehkas	Eaštoroaivi	Gahperus
lehtisammalet	lajeja	6	6	19	13	20
	sukuja	0	0	1	2	2
	yhteensä	6	6	20	15	22
maksasammalet	lajeja	13	14	7	20	25
	sukuja	4	4	3	5	4
	yhteensä	17	18	10	25	29
kaikki sammalet	lajeja	19	20	26	33	45
	sukuja	4	4	4	7	6
	yhteensä	23	24	30	40	51

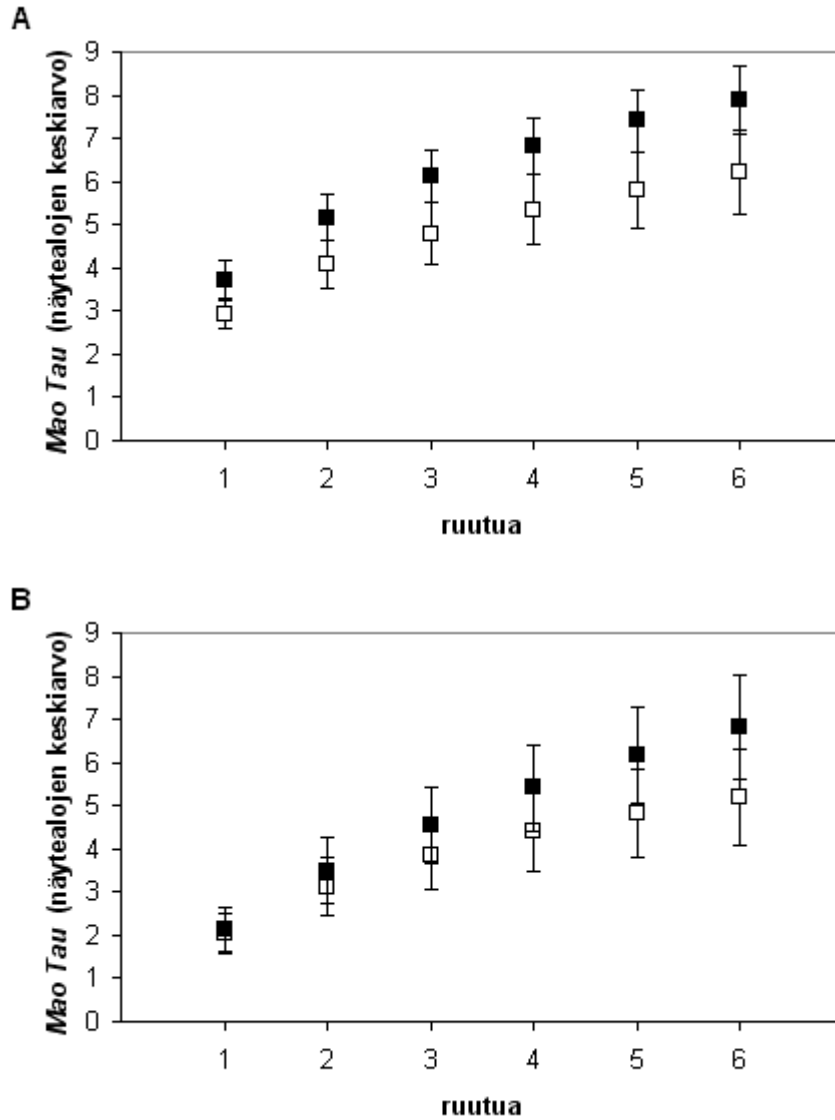
Erityisesti huomioitavia lajihavaintoja tehtiin Suomen tutkimusalueista vain kalkki-vaikutteisella Jehkasilla, jolta löydettiin silmälläpidettävä (NT) pohjanlehväsammal (*Mnium spinosum*) sekä kolme alueellisesti uhanalaista (RT) lajia: pohjankerrossamman (*Hylocomiastrum pyrenaicum*), purolehväsamman (*Mnium lycopodioides*) ja kaihelehväsamman (*M. marginatum*). Pohjanlehväsamman ja purolehväsamman ovat myös Suomen kansainvälisiä vastuulajeja. Kaksi lajia, pohjanlehväsamman sekä kalkkilehväsamman (*Mnium thomsonii*), on luokiteltu huomionarvoisiksi luontoarvoja osoittaviksi lajeiksi (Ulvinen ym. 2002). Pohjankerrossamman oli melko yleinen, lehväsammanhavainnot taas koostuivat yksittäisistä versoista. Yllämainituista lajeista täytettiin uhanalaisten lajien maastolomakkeet, jotka lähetettiin Suomen ympäristökeskukselle.

Tiedon Norjan sammallajien alueellisesta uhanalaisuudesta puuttuessa (ks. Kålås ym. 2006) verrattiin Norjan tutkimusalueiden lajihavaintoja Suomen alueellisen uhanalaisuustarkastelun aluejaon lähimpään alueeseen, Tunturi-Lappiin (4d). Eaštoroaivilla havaittu loukkohohtosamman (*Herzogiella striatella*) sekä Gahperuksen lajihavainnoista pohjankerrossamman ovat Tunturi-Lapissa alueellisesti uhanalaisia (RT). Gahperukselta löytynyt paljakkanapasamman (*Arctoa fulvella*) on huomionarvoinen luontoarvoja osoittava laji (Ulvinen ym. 2002). Kaikkien näiden lajien esiintymät olivat pieniä. Lukuun ottamatta paljakkanapasamman, jota kasvoi yhden näytealan useammalla ruudulla, havainnot koostuivat yksittäisistä versoista.

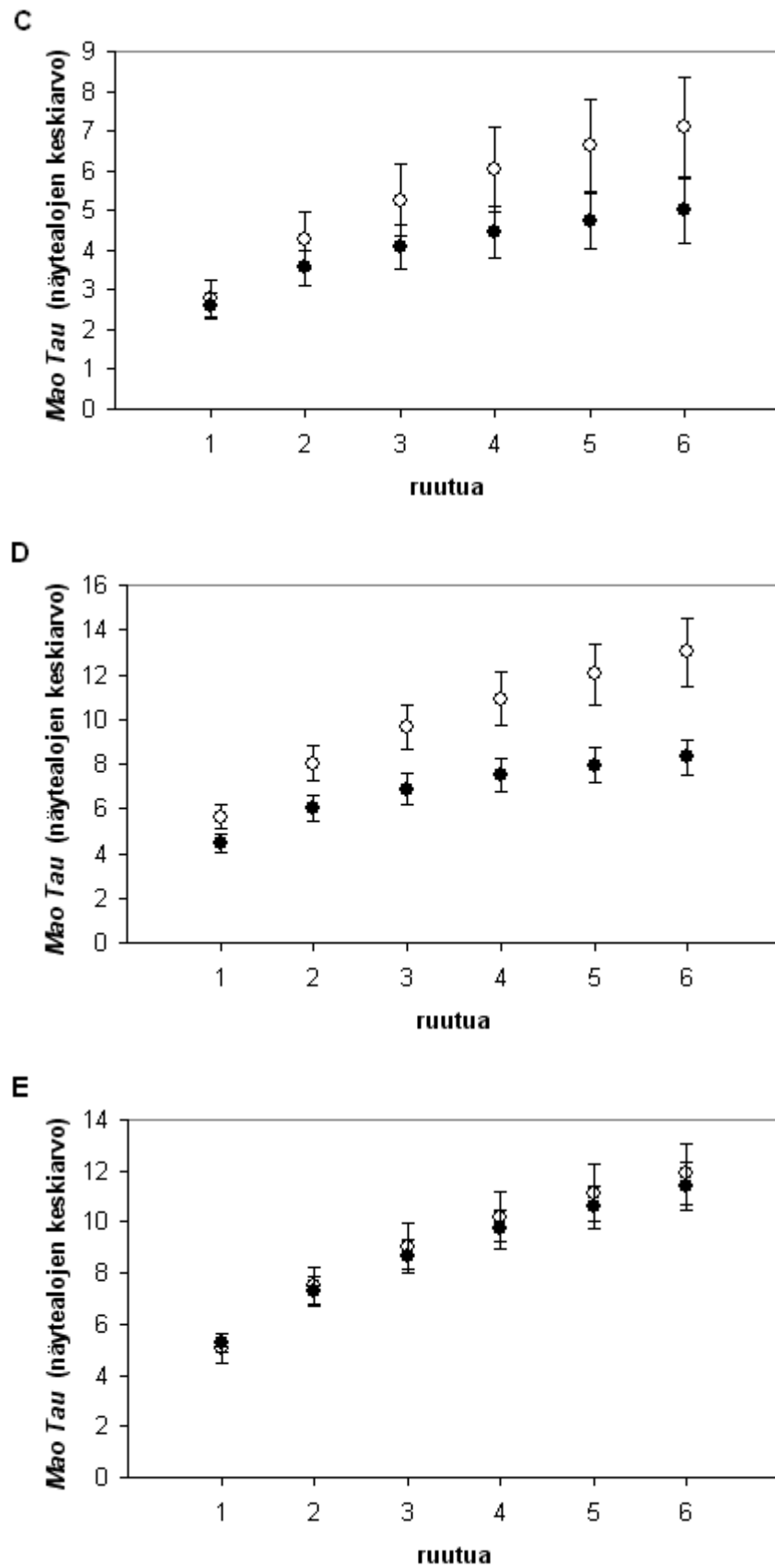
3.2. Lajikertymät ja otoskoon riittävyys

Suurimmassa osassa näytealojen ruuduista muodostuvista lajikertymäkäyristä lajimäärän kasvu alkoi tasaantua ruutujen määrän kasvaessa. Joillakin alueilla, erityisesti Jesnalvaaran laiduntamattomassa käsittelyssä, oli kuitenkin useita hyvin jyrkästi nousevia käyriä. Kuva 3. A–E) on esitetty ainoastaan alueittaiset (Kuva 3. A–E) sekä suuralueittaiset (Kuva 4.) keskiarvokäyrät, jotka on laskettu yksittäisten näytealojen lajikertymistä kummassakin käsittelyssä. Kaikissa keskiarvokuvaajissa esitetyt virheet ovat keskiarvon keskivirheitä. Käsittelyjen keskiarvokäyrät erosivat toisistaan lähes kaikilla alueilla, selvimmin Eaštoro-

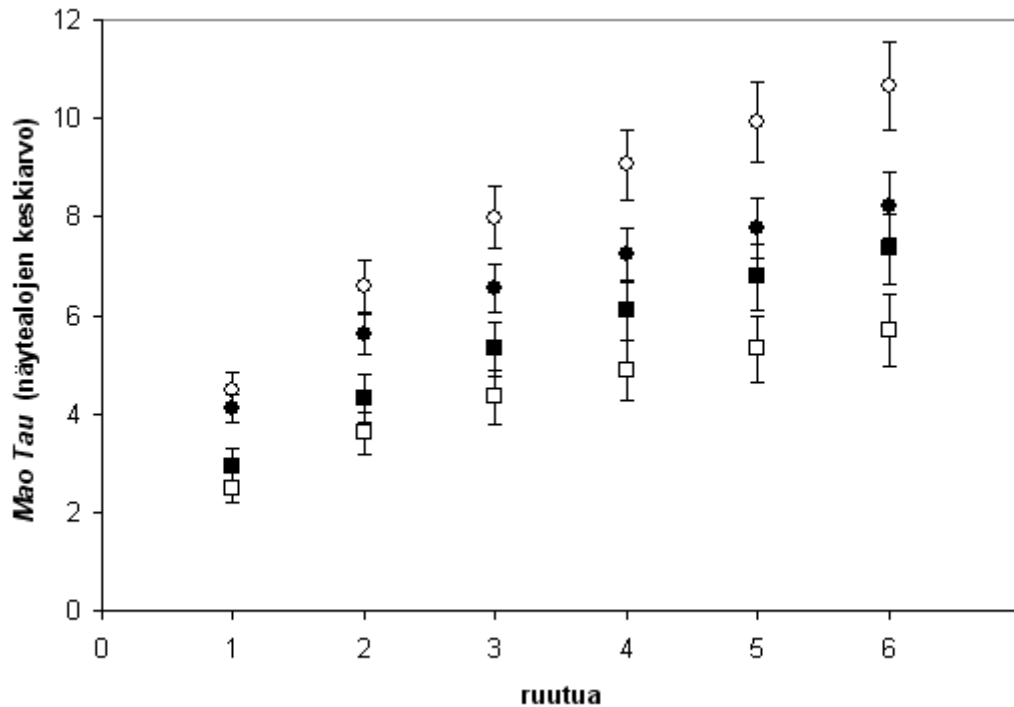
aivilla (Kuva 3. D) ja heikoimmin Gahperuksella (Kuva 3. E). Lajikertymä oli vähätuottoisella suuralueella suurempi laiduntamattomassa käsittelyssä ja tuottavalla suuralueella laidunnetussa käsittelyssä sekä alueittaisten että suuralueittaisten keskiarvokäyrien perusteella. Suuralueittaissa kuvaajassa muista käyristä erottui selvimmin tuottavan suuralueen laidunnetun käsittelyn lajikertymä, joka on kaikkein suurin. Tuottavalla suuralueella lajimäärä oli vähätuottoista aluetta suurempi, ja suuralueiden välinen ero oli suurempi laidunnetussa kuin laiduntamattomassa käsittelyssä.



Kuva 3. A–B Näytealan kuuden ruudun muodostamien lajikertymien (*Mao Tau*) keskiarvot alueiden eri käsittelyissä sekä keskiarvon keskivirheet (□: laidunnettu, ■: laiduntamaton). Vaakakselilla on tutkittujen ruutujen lukumäärä. A: Alajoenpää, B: Jesnalvaara.



Kuva 3. C–E Näytealan kuuden ruudun muodostamien lajikertymien (*Mao Tau*) keskiarvot alueiden eri käsittelyissä sekä keskiarvon keskiarvot (○: laidunnettu, ●: laiduntamaton). Vaaka-akselilla on tutkittujen ruutujen lukumäärä. C: Jehkas, D: Eaštoraivi, E: Gahperus.

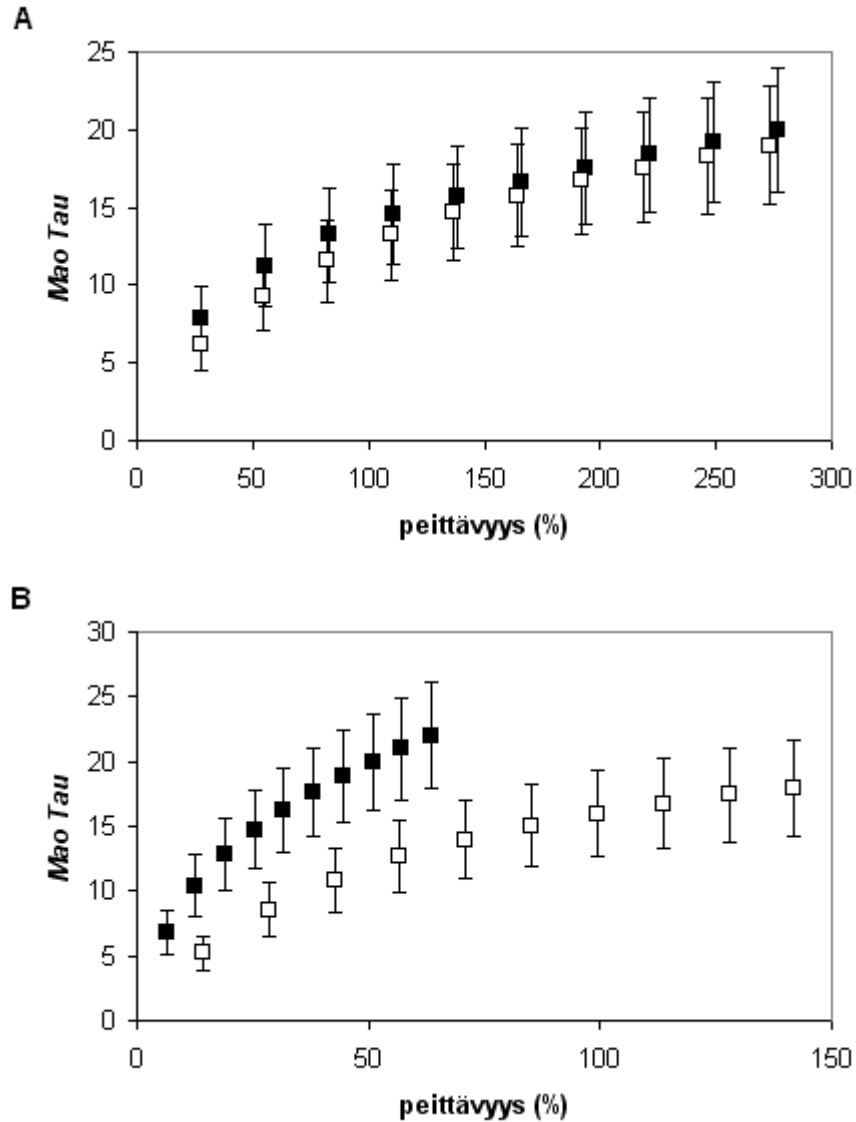


Kuva 4. Näytealan kuuden ruudun muodostamien lajikertymien (*Mao Tau*) keskiarvot suuralueiden eri käsittelyissä sekä keskiarvon keskivirheet (neliöt: vähätuottoinen, ympyrät: tuottava suuralue; valkoiset kuviot: laidunnettu, mustat: laiduntamaton käsittely). Vaaka-akselilla on tutkittujen ruutujen lukumäärä.

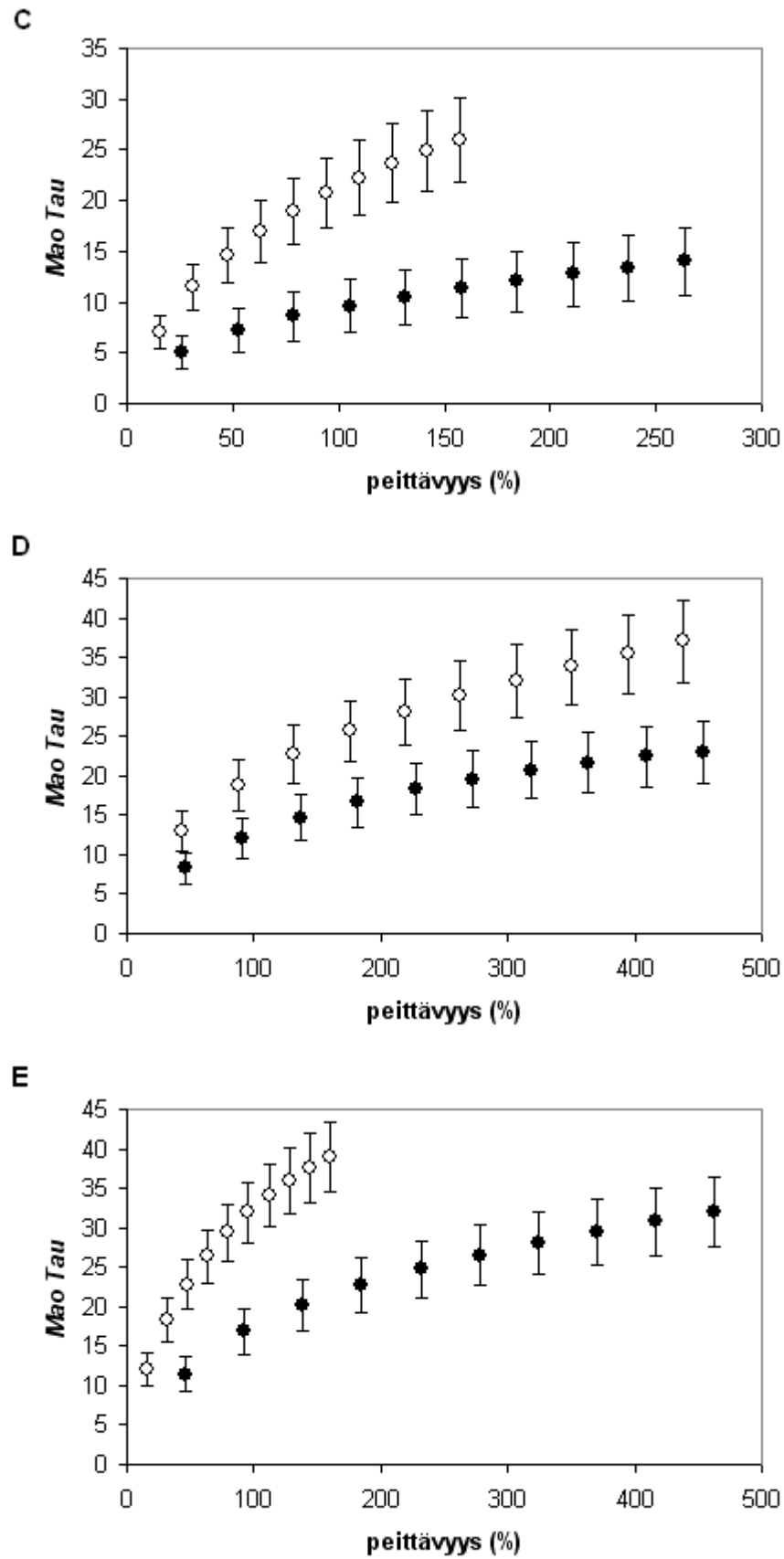
Myös alueiden näytealoista muodostuvista lajikertymäkäyristä näkyi lajimäärän kasvun tasaantuminen näytealojen määrän kasvaessa (Kuva 5. A–E). Jesnalvaaran laiduntamattomassa (Kuva 5. B) ja Gahperuksen laidunnetussa käsittelyssä (Kuva 5. E) ei saavutettu lajikertymäkäyrän tasaista osaa, vaan otoksen kasvattaminen olisi kasvattanut havaittua lajimäärää vielä merkittävästi. Yksittäisissä lajikertymäkäyrissä, jotka eivät ole keskiarvoja, kuvissa esitetyt virheet ovat keskihajontoja. Saman alueen eri käsittelyjen käyrät erosivat toisistaan selvästi jo pienillä kertyneen sammalpeittävyiden arvoilla kaikilla alueilla Alajoenpäässä (Kuva 5. A) lukuun ottamatta. Vähätuottoisen suuralueen alueilla laiduntamattoman käsittelyn ja tuottavan suuralueen alueilla laidunnetun käsittelyn lajikertymä oli suurempi. Sama suuntaus näkyi suuralueittaisesta keskiarvokuvaajasta (Kuva 6.). Keskiarvokuvaajassa tuottavan suuralueen laidunnetun käsittelyn käyrä oli selvästi ylempänä muita käyriä, jotka olivat hyvin lähellä toisiaan. Keskiarvokäyrien huonompi erottuminen toisistaan johtuu siitä, että keskiarvokuvaajassa vaaka-akselilla voidaan käyttää ainoastaan näytealojen määrää, ei kertynyttä sammalpeittävyttä. Jos vähälajisemmassa käsittelyssä sammalten yhteispeittävyys on suurempi, käsittelyjen välinen ero ei näy kuvaajassa niin hyvin. Tällainen tilanne oli kaikilla muilla alueilla paitsi Alajoenpäässä, joskaan Eaštoroaivilla käsittelyjen välinen ero sammalten peittävydessä ei ollut suuri (ks. kuva 5.). Keskiarvokuvaajasta nähdään suuralueiden välinen ero lajikertymissä käsittelyn sisällä: laidunnetussa käsittelyssä sammallajeja oli selvästi vähemmän vähätuottoisella suuralueella kuin tuottavalla suuralueella, mutta laiduntamattomassa käsittelyssä ero suuralueiden välillä ei ollut suuri.

Suuralueiden alueista muodostuvat lajikertymäkäyrät eivät ehtineet tasaantua kovinkaan hyvin käytetyllä aluemäärällä, vaan useampien alueiden tutkiminen olisi kasvattanut suuralueiden lajikertymää (Kuva 7.). Tästä huolimatta tuottavalla suuralueella eri käsittelyjen käyrät erosivat toisistaan selvästi: laiduntamattomalla puolella lajikertymä oli koko

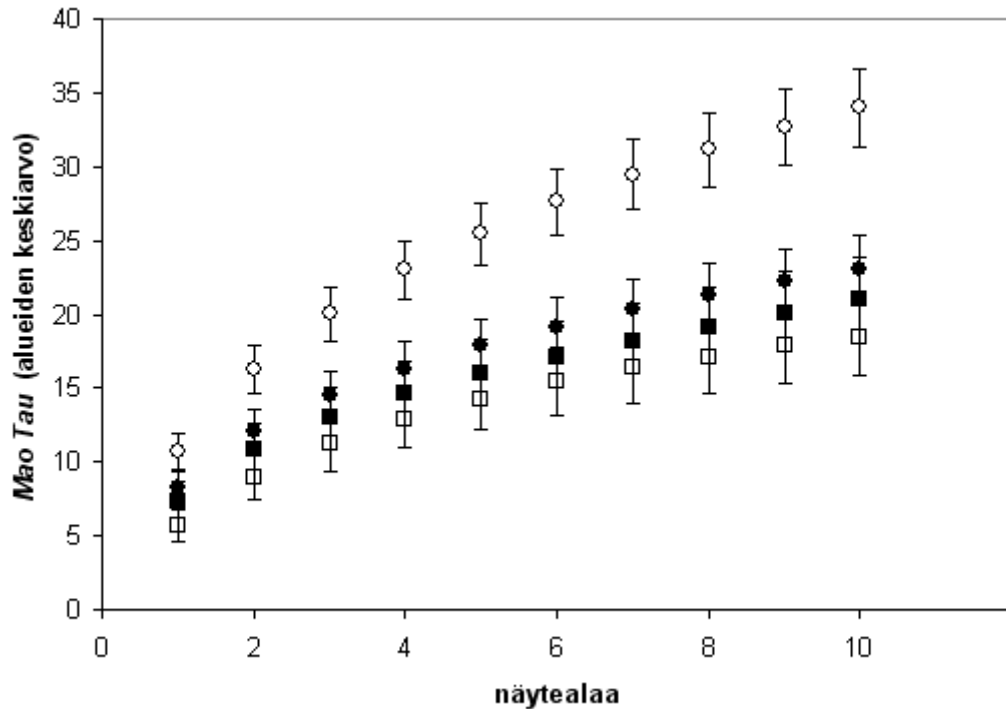
ajan laidunnetun puolen kertymää matalampi. Vähätuottoisella suuralueella taas oli laiduntamattomalla puolella enemmän sammallajeja kuin laidunnetulla puolella, mutta ero oli pieni. Vaikka havaintopisteitä on vähän, voidaan havaita samanlainen ilmiö kuin ruutujen ja näytealojen suuralueittaisista keskiarvokäyristä: eri suuralueiden laidunnetun puolen lajikertymäkäyrät erottuivat toisistaan selvemmin kuin laiduntamattoman puolen käyrät toisistaan.



Kuva 5. A–B Alueen kymmenen näytealan muodostamat lajikertymät (*Mao Tau*) ja niiden keskihajonnat eri käsittelyissä (□: laidunnettu, ■: laiduntamaton). Vaaka-akselilla on sammalten kertynyt yhteispeittävyys. A: Alajoenpää, B: Jesnalvaara.



Kuva 5. C–E Alueen kymmenen näytealan muodostamat lajikertymät (*Mao Tau*) ja niiden keskihajonnat eri käsittelyissä (○: laidunnettu, ●: laiduntamaton). Vaaka-akselilla on samalten kertynyt yhteispeittävyys. C: Jehkas, D: Eaštoroaivi, E: Gahperus.



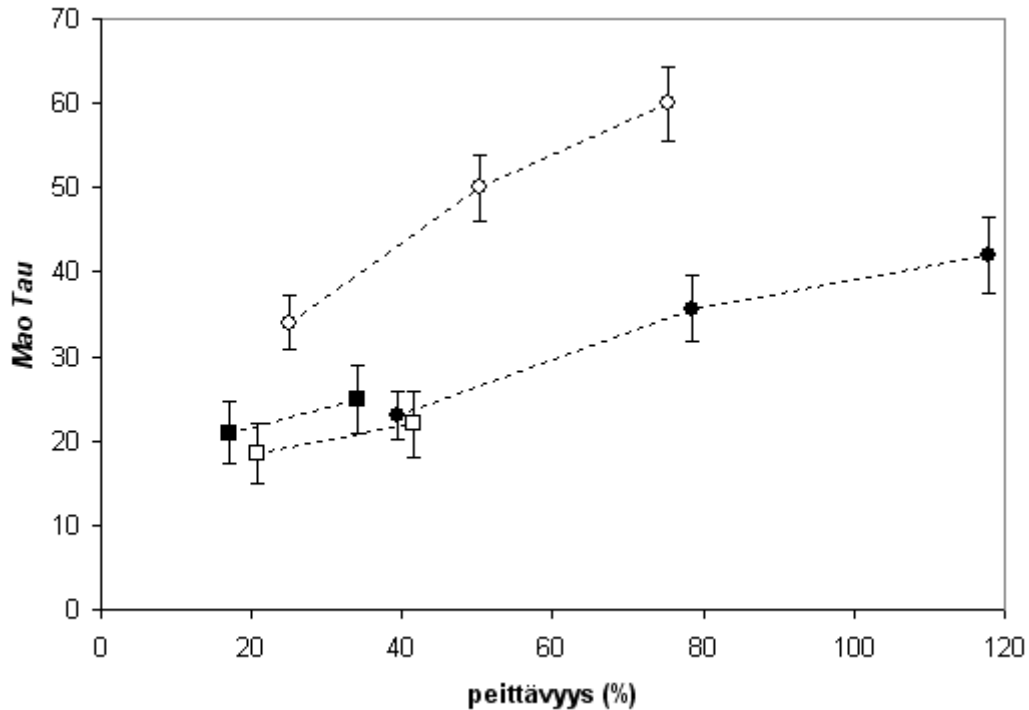
Kuva 6. Alueen kymmenen näytealan muodostamien lajikertymien (*Mao Tau*) keskiarvot suuralueiden eri käsittelyissä sekä keskiarvon keskivirheet (neliöt: vähätuottoinen, ympyrät: tuottava suuralue; valkoiset kuviot: laidunnettu, mustat: laiduntamaton käsittely). Vaaka-akselilla on tutkittujen näytealojen lukumäärä.

3.3. Sammalten lajimäärä ja monimuotoisuus

Sammallajimäärien ja Simpsonin diversiteetti-indeksien keskiarvot suuralueittain ja käsittelyittäin eri mittakaavan tasoilla on esitetty kuvassa 8. Ruutu- ja näytealataso kuvaajissa virheet ovat keskiarvon keskivirheitä (Kuva 8. A–D). Alueetasolla kuvaajissa sen sijaan on esitetty keskihajonnat, sillä alueiden lajimäärät ovat suuralueen sisällä toisistaan riippumattomia havaintoja (Kuva 8. E–F). Myös aluekohtaiset lajimäärien ja Simpsonin diversiteetti-indeksien arvot eri käsittelyissä on esitetty (Taulukko 3.). Alue-tason arvot ovat kuitenkin alueen käsittelyjen kokonaislajimäärät ja diversiteetti-indeksit, näytealatasolla on laskettu alueiden käsittelyjen näytealojen keskiarvot ja keskihajonnat, ja ruututasolla alueiden käsittelyjen ruutujen keskiarvot ja keskiarvon keskivirheet.

Yleistetyn lineaarisen mallin sovitus ruutujen sammallajimääräaineistoon onnistui verrattain hyvin (Taulukko 4.). Sekä suuralueella että suuralueen sisään pesiytetyllä alueella oli merkitsevä yhdysvaikutus käsittelyn kanssa (Taulukko 5. A). Estimoitujen marginaalikeskiarvojen perusteella käsittelyllä ei ollut vaikutusta lajimäärään ruuduilla. Suuralue sen sijaan vaikutti lajimäärään (Waldin $\chi^2=91,395$; $df=1$; $p<0,001$); tuottavalla suuralueella oli molemmissa käsittelyissä enemmän lajeja kuin vähätuottoisella. Aineistoa testattiin myös suuralue kerrallaan aluekohtaisten erojen selvittämiseksi. Vähätuottoisen suuralueen aineisto oli hiukan ylidispersoitunut (Taulukko 4.), mutta poikkeaman katsottiin olevan riittävän pieni, jotta mallia voitiin käyttää. Merkitseviä lajimäärään vaikuttavia tekijöitä olivat alue ja näyteala (Taulukko 5. B). Tuottavalla suuralueella alueella ja käsittelyllä oli merkitsevä yhdysvaikutus sammallajimäärään. Estimoitujen marginaalikeskiarvojen perusteella alue vaikutti lajimäärään (Waldin $\chi^2=131,101$; $df=2$; $p<0,001$) ja käsittelyn vaikutus oli lähellä merkitsevää. Laiduntajien poissulkeminen kuitenkin vähensi lajimäärää

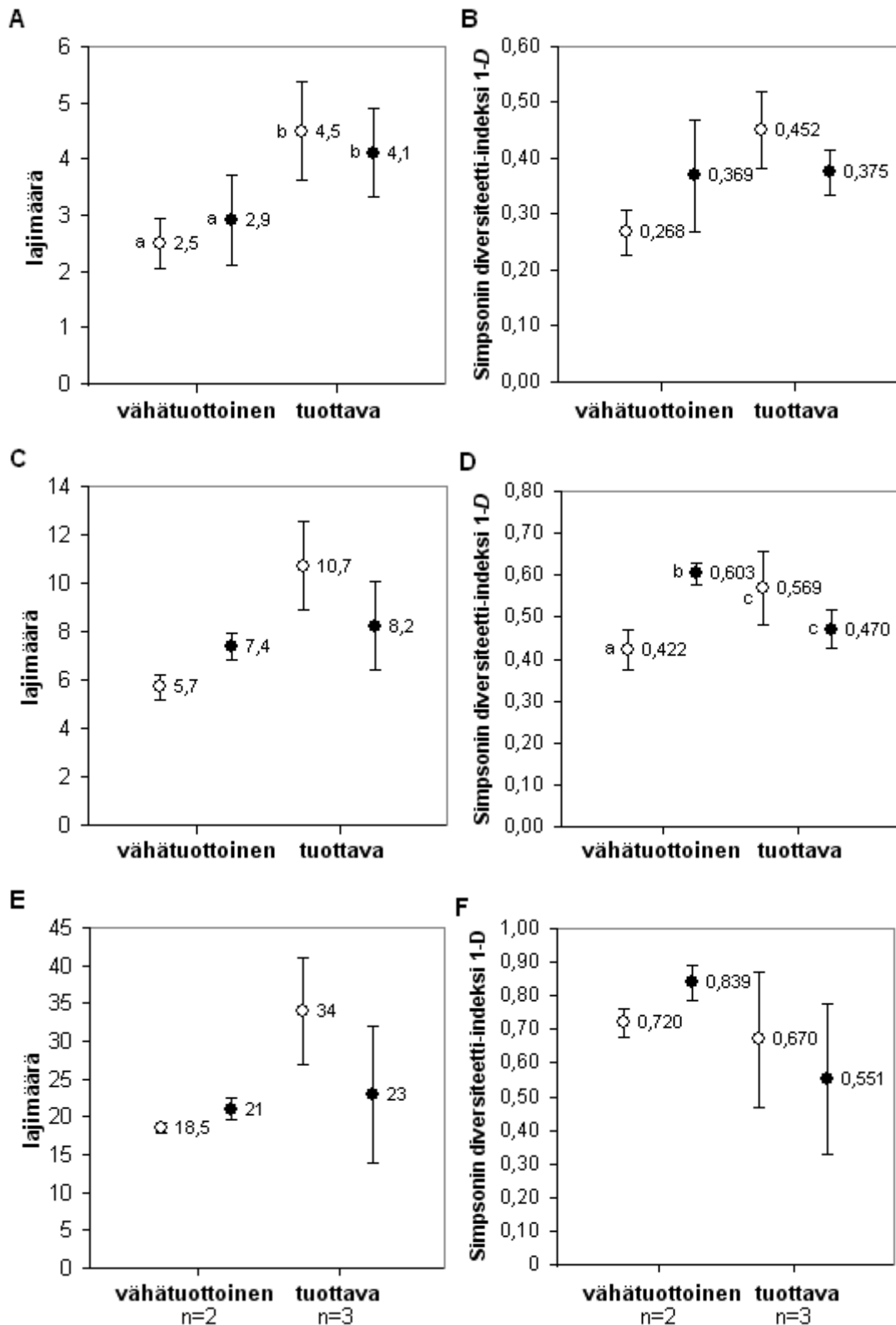
merkitsevästi Eaštoroaivilla ($df=1$; $p=0,001$). Simpsonin diversiteetti-indeksiin käsittelyllä ei ollut vaikutusta, kuten ei muillakaan mallissa käytetyillä tekijöillä (Taulukko 5. C). Suuralueen ja käsittelyn yhdysvaikutus sekä alueen päävaikutus olivat kuitenkin lähellä tilastollista merkitsevyysrajaa.



Kuva 7. Vähätuottoisen suuralueen kahden alueen ja tuottavan suuralueen kolmen alueen muodostamat lajikertymät (*Mao Tau*) ja niiden keskihajonnat eri käsittelyissä (neliöt: vähätuottoinen, ympyrät: tuottava suuralue; valkoiset kuviot: laidunnettu, mustat: laiduntamaton käsittely; katkoviivat yhdistävät samaan lajikertymäkäyrään kuuluvia pisteitä käyrien hahmottamisen helpottamiseksi). Vaaka-akselilla on sammalten kertynyt yhteispeittävyys.

Näytealojen sammallajimäärään ei vaikuttanut tilastollisesti merkitsevästi mikään mallissa käytetty tekijä (Taulukko 6.). Käsittelyn ja suuralueen yhdysvaikutus oli lähellä merkitsevää. Lähellä merkitsevyysrajaa oli myös suuralueen sisään pesiytetyn alueen päävaikutus. Simpsonin indeksiin käsittelyllä ja suuralueella sen sijaan oli merkitsevä yhdysvaikutus (Taulukko 6.). Estimoitujen marginaalikeskiarvojen perusteella käsittelyt erosivat toisistaan vähätuottoisella suuralueella, jossa laiduntajien poissulkeminen kasvatti monimuotoisuutta merkitsevästi ($F=7,284$; $df=1$; $p=0,008$). Tuottavalla suuralueella sen sijaan monimuotoisuus oli suurempi laidunnetulla puolella, mutta ero ei aivan ollut merkitsevä. Suuralueet erosivat toisistaan sekä laiduntamattomassa käsittelyssä ($F=4,691$; $df=1$; $p=0,033$), jossa monimuotoisuus oli suurempi vähätuottoisella suuralueella, että laidunnetussa käsittelyssä ($F=5,779$; $df=1$; $p=0,018$), jossa monimuotoisuus oli suurempi tuottavalla alueella.

Mallissa käytetyt tekijät eivät vaikuttaneet tilastollisesti merkitsevästi sammalten lajimäärään alueilla, joskin suuralueen vaikutus oli lähellä merkitsevää (Taulukko 7.). Alueiden Simpsonin diversiteetti-indeksit eivät myöskään eronneet toisistaan merkitsevästi minäkään mallissa käytetyn tekijän mukaan.



Kuva 8. Lajimäärien ja Simpsonin diversiteetti-indeksien (1-D) keskiarvot suuralueilla ja käsittelyissä. ○: laidunnettu, ●: laiduntamaton. A–B: ruudut (virhe: keskiarvon keskivirhe), C–D: näytealat (keskiarvon keskivirhe) ja E–F: alueet (keskihajonta). Kuvissa on esitetty mahdolliset tilastollisesti merkitsevät erot eriävin kirjainsymbolein (a, b, c). Vähätuottoisella suuralueella $n=2$, tuottavalla suuralueella $n=3$.

Taulukko 3. Alueiden sammalten lajimäärät ja Simpsonin diversiteetti-indeksit käsittelyihin jaettuina mittakaavan eri tasoilla. Alueiden kokonaislajimäärät ja diversiteetti-indeksit, näytealojen keskiarvot±keskihajonnat, ruutujen keskiarvot±keskiarvon keskivirheet.

Alue	Käsittely	Alue		Näytealojen keskiarvo		Ruutujen keskiarvo	
		Lajimäärä	Simpsonin indeksi	Lajimäärä	Simpsonin indeksi	Lajimäärä	Simpsonin indeksi
Alajoenpää	laidunnettu	19	0,690	6,2±3,1	0,47±0,22	2,9±0,4	0,31±0,05
	laiduntamaton	20	0,801	7,9±2,5	0,58±0,17	3,7±0,5	0,47±0,05
Jesnalvaara	laidunnettu	18	0,749	5,2±3,5	0,37±0,29	2,1±0,5	0,23±0,06
	laiduntamaton	22	0,877	6,8±3,8	0,63±0,25	2,1±0,5	0,27±0,07
Jehkas	laidunnettu	26	0,637	7,1±4,0	0,49±0,23	2,8±0,5	0,34±0,05
	laiduntamaton	14	0,385	5,0±2,5	0,40±0,20	2,6±0,3	0,30±0,05
Eaštoroaivi	laidunnettu	37	0,485	13,0±4,9	0,47±0,23	5,6±0,5	0,43±0,06
	laiduntamaton	23	0,465	8,3±2,5	0,46±0,22	4,4±0,4	0,39±0,05
Gahperus	laidunnettu	39	0,887	12,0±3,8	0,75±0,11	5,1±0,6	0,58±0,04
	laiduntamaton	32	0,804	11,4±2,9	0,55±0,15	5,3±0,4	0,43±0,03

Taulukko 4. Yleistettyjen lineaaristen mallien aineistoon sopivuuden mitta-arvoja (*df*: vapausasteiden määrä).

	koko aineisto		vähätuottoinen suuralue		tuottava suuralue	
	arvo	arvo/ <i>df</i>	arvo	arvo/ <i>df</i>	arvo	arvo/ <i>df</i>
devianssi	643,026	1,180	300,680	1,379	342,346	1,047
Pearsonin χ^2	571,374	1,048	278,263	1,276	293,110	0,896
log likelihood	-1174,907		-449,056		-725,851	

Taulukko 5. Laiduntajien poissulkemisen vaikutukset ruudun mittakaavassa. A–B: Vaikutus lajimäärään, yleistettyjen lineaaristen mallien testiarvot (Waldin χ^2 : testisuure, *df*: vapausasteiden määrä, *p*: merkitsevyytaso). Merkitsevyydet, jotka ovat alle $\alpha=0,05$ merkitsevyytserajan, on lihavoitu, ei kuitenkaan päävaikutuksia, jos yhdysvaikutukset ovat merkitseviä. A: koko aineisto, B: vähätuottoinen ja tuottava suuralue erikseen. C: Vaikutus Simpsonin diversiteetti-indeksiin (näytealan ruutujen diversiteetti-indeksien keskiarvoon), varianssianalyysin tulokset (*SS*: neliösumma (tyyppi III), *MS*: keskineliösumma, *F*: testisuure).

A

	koko aineisto		
	Waldin χ^2	<i>df</i>	<i>p</i>
suuralue	75,147	1	<0,001
käsittely	0,096	1	0,756
käsittely*suuralue	4,565	1	0,033
alue(suuralue)	124,558	3	<0,001
käsittely*alue(suuralue)	10,865	3	0,012
näyteala(alue(suuralue))	194,738	45	<0,001

B

	vähätuottoinen suuralue			tuottava suuralue		
	Waldin χ^2	<i>df</i>	<i>p</i>	Waldin χ^2	<i>df</i>	<i>p</i>
alue	30,649	1	<0,001	93,910	2	<0,001
käsittely	2,115	1	0,146	3,268	1	0,071
käsittely*alue	1,228	1	0,268	9,638	2	0,008
näyteala(alue)	53,540	18	<0,001	141,198	27	<0,001

Taulukko 5. C Laiduntajien poissulkemisen vaikutukset ruudun mittakaavassa. Vaikutus Simpsonin diversiteetti-indeksiin (näytealan ruutujen diversiteetti-indeksien keskiarvoon), varianssi-analyysin tulokset (*SS*: neliösumma (tyyppi III), *MS*: keskineliösumma, *F*: testisuure).

C

	<i>SS</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
suuralue	0,217	1	0,217	1,221	0,350
käsittely	0,001	1	0,001	0,046	0,844
käsittely*suuralue	0,192	1	0,192	7,751	0,069
alue(suuralue)	0,532	3	0,177	7,162	0,070
käsittely*alue(suuralue)	0,074	3	0,025	0,944	0,423

Taulukko 6. Laiduntajien poissulkemisen vaikutukset näytealan mittakaavassa. Vaikutus lajimäärään ja Simpsonin diversiteetti-indeksiin, varianssi-analyysin tulokset.

	lajimäärä					Simpsonin indeksi				
	<i>SS</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>SS</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
suuralue	0,217	1	0,217	1,221	0,350	0,001	1	,001	0,007	0,937
käsittely	0,001	1	0,001	0,046	0,844	0,027	1	,027	0,600	0,495
käsittely*suuralue	0,192	1	0,192	7,751	0,069	0,472	1	,472	10,639	0,047
alue(suuralue)	0,532	3	0,177	7,162	0,070	0,528	3	0,176	3,966	0,144
käsittely*alue(suuralue)	0,074	3	0,025	0,944	0,423	0,133	3	0,044	0,981	0,405

Taulukko 7. Laiduntajien poissulkemisen vaikutukset alueen mittakaavassa. Vaikutus lajimäärään ja Simpsonin diversiteetti-indeksiin, varianssi-analyysin tulokset.

	lajimäärä					Simpsonin indeksi				
	<i>SS</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>SS</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
korjattu malli	371,5	3	123,8	2,830	0,129	0,104	3	0,035	1,114	0,414
suuralue	183,8	1	183,8	4,200	0,086	0,068	1	0,068	2,205	0,188
käsittely	43,35	1	43,35	0,991	0,358	$8,167 \cdot 10^{-7}$	1	$8,167 \cdot 10^{-7}$	<0,001	0,996
käsittely*suuralue	109,35	1	109,35	2,499	0,165	0,034	1	0,034	1,095	0,336
virhe	262,5	6	43,75			0,186	6	0,031		
yhteensä	634,00	9				0,290	9			

4. TULOSTEN TARKASTELU

Laiduntajien poissulkemisella oli tendenssi kasvattaa sammalten monimuotoisuutta vähätuottoisissa ekosysteemeissä ja pienentää sitä tuottavissa ekosysteemeissä. Muutos näkyi selvimmin keskisuudessa, 50 cm × 50 cm:n, mittakaavassa. Myös aluekohtaiset erot laiduntajien poissulkemisen vaikutuksessa monimuotoisuuteen olivat merkittäviä. Tulokset sopivat yhteen dynaamisen tasapainon mallin kanssa (Huston 1979), joka ei aiemmin ole saanut vahvaa tukea subarktisella alueella (Olofsson ym. 2001, Löffler & Pape 2008). Monimuotoisuuden muutoksen mittakaava oli hiukan sammalilla aiemmin havaittua suurempi (Økland 1994, Jasmin ym. 2008).

4.1. Laidunnuksen ja tuottavuuden vaikutus sammalten monimuotoisuuteen

4.1.1. Lajimäärä ja monimuotoisuus

Lajikertymäkäyrien perusteella näyttää ilmeiseltä, että laiduntajien poissulkeminen kasvatti lajimäärää vähätuottoisella suuralueella ja pienensi sitä tuottavalla suuralueella.

Samansuuntaisia tuloksia saatiin myös varianssianalyysin ja yleistetyn lineaarisen mallin avulla, joskin yksityiskohdissa on pieniä poikkeamia. Lajikertymäkäyriä silmämääräisesti tarkasteltaessa ilmiö on nähtävissä kaikilla mittakaavan tasoilla, selvimmin näytealan mittakaavassa. Tuloksissa on aluekohtaisia eroja: esimerkiksi vähätuottoisen suuralueen Alajoenpäällä käsittely vaikutti lajimäärään ruututasolla mutta ei juurikaan näytealan tasolla.

Lajimäärien ja diversiteetti-indeksien keskiarvoja tarkastelemalla huomataan sama suuntaus kuin lajikertymäkäyrien perusteella: laiduntajien poissulkeminen kasvatti monimuotoisuutta vähätuottoisella suuralueella ja pienensi sitä tuottavalla suuralueella. Merkitsevästi laiduntajien poissulkeminen vaikutti ainoastaan Eaštoroaivin lajimäärään ruudun mittakaavassa sekä vähätuottoisen suuralueen Simpsonin diversiteetti-indeksiin näytealan mittakaavassa. Käsittelyn ja suuralueen tilastollisesti merkitsevä tai lähes merkitsevä yhdysvaikutus on kuitenkin nähtävissä lajimäärissä kaikilla mittakaavan tasoilla. Tulokset antavat jossain määrin tukea hypoteesille, jonka mukaan tuottavassa yhteisössä laiduntajien poissulkeminen eli häiriön poistuminen antaa dominoiville lajeille mahdollisuuden kasvattaa osuuttaan yhteisössä, jolloin monimuotoisuus pienenee, kun taas vähätuottoisessa yhteisössä, jossa kasvunopeudet ovat hitaita, häiriön lakkaaminen mahdollistaa lajien toipumisen ja monimuotoisuuden kasvun (Huston 1979). Vahvoja johtopäätöksiä ei kuitenkaan voida tehdä tilastollisesti merkitsevien vaikutusten vähäisyyden takia.

Hustonin (1979) dynaamisen tasapainon mallin on havaittu kuvaavan hyvin laidunnuksen ja tuottavuuden vaikutuksia monimuotoisuuteen useissa erilaisissa ekosysteemeissä (ks. esim. Olf & Ritchie 1998, Proulx & Mazumder 1998), mutta tietoa arktisista ja subarktisista systeemeistä on vain vähän. Tutkimustulosten puutteesta huolimatta Austrheim & Eriksson (2001) ehdottivat laajassa katsauksessaan pohjoisten kasviyhteisöjen monimuotoisuuteen vaikuttaviin tekijöihin, että laidunnus vaikuttaisi paikalliseen monimuotoisuuteen dynaamisen tasapainon mallin mukaisesti: tuottavimmissa yhteisöissä se kasvattaa ja karuimmissa yhteisöissä pienentää monimuotoisuutta, tuottavuudeltaan keskitasoisissa yhteisöissä laidunnus taas saattaisi ensin lisätä monimuotoisuutta mutta liian voimakkaana vähentää sitä. Löffler & Pape (2008) löysivät viitteitä tämänkaltaisesta laidunnuksen aiheuttaman häiriön ja ravinnepitoisuuden välisestä yhteisvaikutuksesta monimuotoisuuteen. Heidän tuloksensa ovat samansuuntaisia kuin lukuisat aiemmat havainnot siitä, että tuottavimpien kasviryhmien, kuten heinien, monimuotoisuus ja biomassat kasvavat laidunnuksen vaikutuksesta, kun taas hitaammin kasvavat sammalet ja jäkälät kärsivät (esim. Helle & Aspi 1983, van der Wal et al. 2004). Olofsson ym. (2001, 2005) sen sijaan eivät löytäneet yhteyttä tuottavuuden ja laidunnuksen vaikutuksen välillä, vaan eri kasvilajiryhmien vasteet laidunnuksen voimakkuuteen olivat tuottavuudesta riippumattomia. Vaikka tässäkin tutkimuksessa monet tulokset jäivät tilastollisesti ei-merkitseviksi, tulokset kuitenkin tukevat tutkimushypoteesia voimakkaammin kuin aiemmat tutkimukset.

4.1.2. Lajien peittävyksien tasaisuus ja lajisto

Monimuotoisuuden mittareina käytetyt lajimäärä ja Simpsonin diversiteetti-indeksi antoivat melko samankaltaisia tuloksia. Ruututasolla tuloksia on vaikea verrata, sillä lajimäärää pystyttiin tutkimaan voimakkaammalla testillä kuin diversiteetti-indeksiä, joka keskiarvoistettiin. Havaitut lajimäärien erot saattaisivat heijastua myös diversiteetti-indeksiin, mutta eivät välttämättä näy keskiarvoaineistossa. Näytealan mittakaavassa vaikutukset lajimäärään ja diversiteetti-indeksiin poikkesivat hieman. Käsittely vaikutti diversiteetti-indeksiin merkitsevästi ja eri suuntiin eri suuralueilla, mutta vaikutus lajimäärään ei ollut tilastollisesti merkitsevä. Vähätuottoisella suuralueella laiduntajien poissulkeminen ei siis merkitsevästi lisää lajimäärää, mutta vaikuttaa lajien tasaiseen jakautumiseen eli vähentää

harvojen dominoivien lajien osuutta sammalten peittävydestä ja kasvattaa muiden lajien osuutta.

Nämä laidunnetussa käsittelyssä dominoivat lajit, jotka kärsivät laiduntajien poissulkemisesta, näyttävät olleen suureksi osaksi paljaan maan ja kiven kolonisoijalajeja (*Dicranum* spp., *Pohlia nutans*, *Polytrichum* spp., *Ptilidium ciliare*), mikä sopii yhteen sen kanssa, että myös paljaan maan ja kiven osuudet vähenivät laiduntajien poissulkemisen myötä, sekä pieniä maksasammalia (*Anastrophyllum minutum*, *Cephaloziella* spp.), jotka pystyvät sietämään laidunnusta suurikokoisia lajeja paremmin (Helle & Aspi 1983). Samansuuntaisia havaintoja eri sammallajiryhmien vasteista laidunnukseen ovat tehneet myös Moen ym. (1993), Väre ym. (Väre 1995) ja Grellmann (2002) eri elinympäristöissä. Virtasen (2000) tutkimuksessa *Polytrichaceae*-heimon sammalet hyötyivät laiduntajien poissulkemisesta toisin kuin tässä tutkimuksessa. Nämä aiemmat tutkimukset (Moen ym. 1993, Väre ym. 1995, Virtanen 2000, Grellmann 2002) ovat mittakaavaltaan parhaiten verrattavissa tämän tutkimuksen näytealatasoon. Väre ym. (1995) tutkimusta mantereisilla kuivilla mäntykankailla lukuun ottamatta tulokset ovat tämän tutkimuksen tuottavaa suuraluetta vastaavilta alueilta. Tämän tutkimuksen perusteella näyttäisi siltä, että suurimmat peittävyden muutokset tapahtuvat samoissa sammallajiryhmissä sekä tuottavalla että vähätuottoisella suuralueella. Useilla näistä lajeista muutos tapahtui eri suuralueilla myös samaan suuntaan eli ei riippunut ekosysteemin tuottavuudesta. Tästä huolimatta Simpsonin diversiteetti-indeksi muuttui suuralueilla eri suuntiin laidunnuksen poistamisen vaikutuksesta.

Myös Fox (1981) on havainnut maaperään kohdistuvien häiriöiden vaikuttavan kasvilajien tasaisuuteen mutta ei lajimäärään tundralla. Vertailtaessa sammal- ja putkilokasviyhteisöjä on kuitenkin syytä huomata, että vaikka sammalyhteisöt ovat lähes joka suhteessa rakenteeltaan hyvin samanlaisia kuin putkilokasviyhteisöt, niiden välinen ero saattaa olla juuri lajien tasaisuudessa, joka on sammalyhteisöissä pienempi (Steel ym. 2004). Tämä johtuu todennäköisesti sammalversojen pienemmästä koosta, mikä mahdollistaa suuremman vaihtelun esiintymien koossa, tai mutualististen vuorovaikutusten kilpailusuhteita suuremmasta määrästä sammallajien välillä, mikä mahdollistaa lajien säilymisen yhteisössä pieninäkin määrinä (Økland 1994, During & Lloret 2001, Rydin & Barber 2001).

Suuri osa havaituista laiduntajien poissulkemisen vaikutuksista näyttäisi johtuvan enemmän vaikutuksista maksasammalten kuin lehtisammalten monimuotoisuuteen. Havainto on mielenkiintoinen, sillä maksasammalet jätetään lähes aina huomiotta kasvillisuutta tutkittaessa niiden pienuuden ja lajintunnistuksen vaikeuden vuoksi. Maksasammalten lehdet ovat useimmiten vain yhden solukerroksen paksuisia, ja niiden vettä johtavat rakenteet ovat yksinkertaisempia kuin lehtisammalten, joten monet maksasammallajit ovat hyvin herkkiä mikroilmaston ja kosteusolojen muutoksille (Glime 2007, Crandall-Stotler ym. 2009). Tämän vuoksi maksasammalet voivat reagoida herkemmin laidunnuksen aiheuttamiin muutoksiin kasvillisuuden rakenteessa, mm. kosteutta pidättävän sammalpeitteen rakenteessa sekä aukkojen määrässä ja koossa. Havainto viittaa siihen, että sammalversojen mikroympäristön kosteuden muutokset voivat olla tärkeä mekanismi laidunnuksen vaikutuksessa sammalten monimuotoisuuteen.

Eri sammallajien vasteiden laidunnukseen on havaittu olevan varsin erilaisia (Marrs ym. 1988). Laidunnuksen vaikutusta sammallajistoon ja vaikutusmekanismeja tulisi selvittää tarkemmin, sillä tieto ekologialtaan erilaisten lajien vasteista laidunnukseen antaa mahdollisuuksia ennustaa laidunnuksen vaikutuksia erilaisissa ympäristöissä. Olisi myös mielenkiintoista tutkia, miten laidunnuksen vaikutusten välittyminen sammalten kautta maaperä- ja ekosysteemiprosesseihin riippuu sammallajistosta ja esimerkiksi sammalten erilaisista kasvumuodoista.

4.1.3. Monimuotoisuuden vaihtelu

Lajikertymäkäyrät viittaavat myös siihen, että laiduntajien poissulkeminen saattaisi vähentää tuottavuudeltaan erilaisten ekosysteemien lajimäärien vaihtelua. Laidunnetussa käsittelyssä tuottavan ja vähätuottoisen suuralueen ero on suuri, kun taas ilman porolaidunnusta suuralueiden lajimäärät näyttäisivät poikkeavan toisistaan vain vähän. Ruutuaineistoa mallintamalla havaittiin, että suuralueiden lajimäärät poikkesivat toisistaan merkitsevästi paitsi laidunnetussa myös laiduntamattomassa käsittelyssä, mutta laiduntamattomassa vähemmän. Laidunnus siis näyttäisi suurentavan ekosysteemien välistä vaihtelua monimuotoisuudessa.

Laidunnuksen on havaittu vaikuttavan kasviyhteisöjen väliseen vaihteluun mm. biomassassa ja tuottavuudessa. Savannilla suurten nisäkkäiden laidunnus lisää tuottavuuden vaihtelua (McNaughton 1985), kun taas porolaidunnuksen on havaittu tasoittavan kasviyhteisöjen välisiä eroja vähentämällä tuottavimpien kasviryhmien runsautta tuottavissa ekosysteemeissä (Bråthen ym. 2007). Koska tuottavuus vaikuttaa yhteisön monimuotoisuuteen (ks. esim. Rosenzweig 1995), vaihtelu yhteisöjen tuottavuudessa heijastuu usein myös monimuotoisuuden vaihteluun. Tämän tutkimuksen tulokset näyttäisivät siis olevan ristiriitaisia tundralla aiemmin tehtyjen havaintojen kanssa (Bråthen ym. 2007). Monimuotoisuuden muutokset yhden funktionaalisen kasviryhmän, tässä tapauksessa sammalten, sisällä eivät kuitenkaan juurikaan vaikuta kasviyhteisön tuottavuuteen, vaan tärkeämpiä ovat eri funktionaalisten ryhmien väliset muutokset runsauksissa (Shaver 1995). Sen sijaan laidunnuksen aiheuttama yhteisöjen välisen monimuotoisuuden vaihtelun kasvaminen voi lisätä laajan mittakaavan monimuotoisuutta, kun eri intensiteetillä laidunnetut ja eri-ikäiset laikut lisäävät ympäristön heterogeenisuutta. Liian voimakas laidunnus voi taas tasoittaa kasvillisuutta ja vähentää alueellista monimuotoisuutta (Augustine & McNaughton 1998, Austrheim & Eriksson 2001).

Poikkeuksena havaitusta trendistä huomataan, että Simpsonin diversiteetti-indeksi näytti alueen mittakaavassa olevan suurempi vähätuottoisella kuin tuottavalla suuralueella, joskaan ero ei ollut tilastollisesti merkitsevä. Laiduntajien poissulkeminen kasvatti tätä eroa eli suurensi lajien peittävyysosuuksien tasaisuutta vähätuottoisella suuralueella ja pienensi sitä tuottavalla suuralueella. Tämän perusteella laidunnus näyttäisi suurentavan vähätuottoisen ja tuottavan suuralueen välistä eroa lajimäärissä mutta pienentävän niiden eroa lajien runsauksien tasaisuudessa. Näytealan mittakaavassa vähätuottoinen suuralue on sen sijaan monimuotoisempi vain laiduntamattomassa käsittelyssä, mikä viittaa siihen, että laiduntajien poissulkeminen kasvattaa suuralueiden välistä eroa monimuotoisuudessa näytealan tasolla jopa niin paljon, että laidunnetussa tilassa monimuotoisempi tuottava suuralue jää laidunnuksen lakkaamisen myötä monimuotoisuudeltaan vähätuottoista aluetta pienemmäksi. Yleensä, kun tuottavuus on pieni, kuten tundran kasviyhteisöissä, monimuotoisuus kasvaa tuottavuuden kasvaessa (esim. Shaver 1995). Myös tässä tutkimuksessa näin todettiin kaikilla muilla mittareilla.

4.2. Laidunnuksen vaikutus sammalten peittävyteen

Lajikertymäkäyristä, joissa vaaka-akselilla on otoskoon kasvaessa kertynyt sammalten peittävyys, nähdään, että sammalten peittävyys oli usein pienempi siinä käsittelyssä, jossa lajimäärä oli suurempi. Vähätuottoisen suuralueen Jesnalvaaralla laiduntamattomassa käsittelyssä lajeja oli enemmän mutta sammalten peittävyys oli pienempi. Tuottavan suuralueen Jehkasilla ja Gahperuksella taas laiduntamattomalla puolella oli vähemmän lajeja ja peittävyys oli suurempi. Laiduntajien poissulkeminen siis näyttää vaikuttaneen sammalten peittävyteen ja lajimäärään eri tavoin. Jos peittävyuden muutokset johtuisivat pääasiassa dominoivien lajien peittävyysmuutoksista, ilmiö olisi helppo tulkita lajienväliseksi syrjäyttäväksi kilpailuksi. Esimerkiksi tutkituilla alueilla yleisesti esiintyneet kynsisam-

malet (*Dicranum* spp.) kolonisoivat tehokkaasti paljasta maata ja tiheinä kasvustoina esiintyessään voivat sulkea pois muita lajeja. Sammalten yhteispeittävyiden ja lajimäärän välillä vallitsee kuitenkin yleensä positiivinen korrelaatio (esim. Økland 1994). Sammalilla lajienväliset negatiiviset vuorovaikutukset ovat merkittäviä vain lähimpien naapuriversojen välillä, ja jo 12,5 cm × 12,5 cm:n mittakaavassa positiivisia vuorovaikutuksia on huomattavasti enemmän (Økland 1994, Rydin 2009). Syrjäyttävä kilpailu on sammalten kesken harvinaista; lähilajitkin pystyvät elämään rinnakkain jopa satoja vuosia (During & Lloret 2001, Rydin & Barber 2001). On epätodennäköistä, joskaan ei poissuljettua, että tässä tutkimuksessa näytealatasolla havaittu ilmiö kertoisi lajienvälisestä syrjäyttävästä kilpailusta.

Aluekohtaiset erot eri lajien peittävyksien muutoksissa ovat huomattavia ja tekevät suuralueittaisen tulkinnan ensi näkemältä hankalaksi: Gahperuksella laiduntajien poissulkemisen aiheuttama peittävyiden kasvu johtui pääasiassa laajoja sammalpeitteitä muodostavien kynsisammalten, metsäkerrossammalen (*Hylocomium splendens*) sekä seinäsammalen (*Pleurozium schreberi*) ja Jehkasilla lähes yksinomaan metsäkerrossammalen runsastumisesta, mutta Jesnalvaaralla laiduntajien poissulkeminen pienensi eniten pienempinä laikkuina esiintyvien maksasammalten, mm. pikkuraippasammalen (*Anastrophyllum minutum*), pykäsamalten (*Barbilophozia* spp.) ja isokorallissammalen (*Ptilidium ciliare*), peittävyttä.

Samankaltaisen ilmiön ovat aiemmin havainneet Olofsson ym. (2001), joiden tutkimuksessa Pohjois-Norjassa intensiivinen porolaidunnus kasvatti sammalten peittävyttä mantereisilla, vähätuottoisilla alueilla ja vähensi sitä tuottavammilla mereisillä alueilla. Monimuotoisuuden muutokset sen sijaan eivät olleet yhteydessä alueiden tuottavuuteen, vaan monimuotoisuus kasvoi heidän tutkimuksessaan yhdellä mantereisella ja yhdellä mereisellä alueella. Yksi Olofssonin työryhmän mereisistä tutkimusalueista sijaitsi lähes samassa paikassa kuin tämän tutkimuksen Gahperus-alue, ja näillä alueilla tulokset ovat yhteneväiset: laidunnus kasvatti sammalten monimuotoisuutta ja vähensi niiden yhteispeittävyttä.

Laidunnuksen aiheuttama sammalten peittävyiden kasvu vähätuottoisissa ekosysteemeissä on todettu usein. Karuissa ympäristöissä jäkälät dominoivat yhteisöjä laidunnuksen puuttuessa, ja sammalet saavat kilpailuedun ja pystyvät yleistymään vain, jos laidunnus vähentää jäkälää (esim. Väre ym. 1995, Suominen & Olofsson 2000, den Herder ym. 2003). Näissä jäkäliden ja sammalten runsaussuhteisiin keskittyvissä tutkimuksissa ei kuitenkaan ole selvitetty mahdollista samanaikaista muutosta sammalten monimuotoisuudessa.

Laiduntajien poissulkemisen vaikutusta sammalten yhteispeittävyteen sekä peittävyiden muutokseen liittyviä lajistoeroja olisi mielenkiintoista tutkia tarkemmin. Myös mahdollisen vaikutuksen mekanismien selvittäminen olisi tärkeää paitsi sammallajien välisten vuorovaikutusten myös subarktisen tundran ekosysteemiprosessien tutkimuksen kannalta. Sammalten peittävyys ja sammalkerroksen paksuus, johon lajikoostumus suoraan vaikuttaa, ovat tärkeitä maaperän lämpötilan, kosteuden ja mikrobitoiminnan aktiivisuuden säätelijöitä ja vaikuttavat siten mm. ekosysteemin ravinteiden kiertonopeuteen (van der Wal & Brooker 2004, Gornall ym. 2007).

4.3. Mittakaavan merkitys sammalten monimuotoisuuden muutoksissa

Laiduntajien poissulkemisen aiheuttamien monimuotoisuuserojen näkyminen selvemmin näytealan kuin ruudun mittakaavassa kertoo käsittelyn aiheuttamista muutoksista sammalajiston spatiaalisessa jakautumisessa. Lajimäärä ruudulla on sama molemmissa käsittelyissä, mutta käsittelyssä, jossa näytealan lajimäärä on suurempi, täytyy ruutujen lajistojen poiketa toisistaan näytealan sisällä. Käsittelyssä, jossa lajimäärä on suurempi (vähätuottoisella suuralueella laiduntamattomassa ja tuottavalla suuralueella laidunnetussa käsitte-

lyssä), lajit näyttävät siis sijaitsevan näytealan sisällä ryvästyneemmin kuin käsittelyssä, jossa lajimäärä on pienempi. Tämän havainnon kanssa sopii yhteen myös se yksittäisten näytealojen lajikertymäkäyristä havaittu ilmiö, että useat suuremman lajimäärän käsittelyn käyristä loppuivat lajikertymän ollessa vielä jyrkän kasvun vaiheessa, kun taas pienemmän lajimäärän käsittelyssä lajimäärän kasvu ehti hidastua käytetyllä otoskoolla. Jos lajisto on spatiaalisesti ryvästynyt, tarvitaan enemmän näytteitä koko lajiston selvittämiseksi kuin tasaisesti jakautuneessa lajistossa.

Koko alueen mittakaavassa eroa kokonaislajimäärässä ja monimuotoisuudessa ei taas ole. Siirryttäessä näytealan tasolta alueen tasolle lajiston spatiaalinen jakautuminen muuttuu päinvastoin kuin ruudun tasolta näytealan tasolle siirryttäessä: siinä käsittelyssä, jossa näytealan tasolla havaittiin pienempi lajimäärä (vähätuottoisella suuralueella laidunnetussa ja tuottavalla laiduntamattomassa käsittelyssä), yhden alueen näytealojen lajistot poikkeavat toisistaan enemmän. Tällöin alueen kokonaislajimäärät eivät eroa, vaikka näytealan mittakaavassa eroa onkin. Kuitenkin myös alueiden lajikertymäkäyristä huomataan, että monilla alueilla kuvaajassa ylempänä oleva käyrä loppuu aikaisemmin, nopeamman kasvun vaiheessa. Tämä havainto on ristiriidassa sen kanssa, että pienemmän lajimäärän käsittelyssä lajisto olisi spatiaalisesti ryvästyneempää.

Laidunnus ei siis aiheuta muutosta sammalten monimuotoisuudessa maiseman mittakaavassa. Vähätuottoisissa ekosysteemeissä laidunnus kuitenkin vähentää monimuotoisuutta ja tasoittaa sammalajien spatiaalista jakautumista 50 cm × 50 cm:n mittakaavassa ja toisaalta vaikuttaisi lisäävän lajiston spatiaalista ryvästymistä tätä suuremmassa mittakaavassa. Tuottavissa ekosysteemeissä laidunnus näyttäisi kasvattavan monimuotoisuutta ja sammalajien spatiaalista ryvästymistä 50 cm × 50 cm:n mittakaavassa mutta muuttavan lajiston spatiaalista jakautumista tasaisemmaksi suuremmassa mittakaavassa.

Myös borealisessa havumetsässä on huomattu, että sammalten monimuotoisuus voi vaihdella eri tavalla eri mittakaavan tasoilla (Mills & Macdonald 2004). Millsin & Macdonaldin (2004) tulokset antavat viitteitä siitä, että monimuotoisuuden kannalta tärkein mittakaava olisi pienintä heidän tutkimaansa, noin 1 m²:n mittakaavaa pienempi. Jasmin ym. (2008) havaitsivat, että hanhilaidunnus kasvattaa arktisen suon sammalten monimuotoisuutta vain pienimmässä tutkitussa mittakaavassa (2 cm × 2 cm); suuremmilla mittakaavan tasoilla (10 cm × 10 cm ja 4 m × 4 m) eroa monimuotoisuudessa ei ollut. Hanhet kavaavat sammalmattoa nokallaan, ja niiden sammalkasvillisuuteen tekemät aukot ovat huomattavasti pienempiä kuin poron tallauksen tekemät aukot, mikä lienee tärkeä syy tulosten eroon. Aukkojen koko näyttäisi olevan tärkeä tekijä häiriön vaikutuksessa sammalten monimuotoisuuteen (Jonsson & Esseen 1990, Rydin 2009). Sammalajien väliset vuorovaikutussuhteet muuttuvat huomattavasti mittakaavan eri tasojen välillä; Økland (1994) havaitsi lajienvälisten negatiivisten vuorovaikutusten olevan borealisessa kuusimetsässä merkittäviä vain pienimmässä tutkitussa mittakaavassa (6,25 cm × 6,25 cm). Vaikka tässä tutkimuksessa tärkein mittakaavan taso oli tätä suurempi näyteala (50 cm × 50 cm), näkyi monimuotoisuusero joillakin alueilla (Alajoenpää, Eaštoraivi) kuitenkin selvemmin ruudun (5 cm × 5 cm) kuin näytealan tasolla.

Mittakaavan on havaittu olevan tärkeä myös tutkittaessa häiriön vaikutusta kaikkien kasvilajien monimuotoisuuteen tunturikoivikossa ja tundralla (Olofsson ym. 2005). Pienessä mittakaavassa (40 cm × 40 cm) häiriö vähensi monimuotoisuutta, mutta keskisuurassa mittakaavassa sekä häirittyjen että häiriöttömien laikkujen läsnäolo lisäsi monimuotoisuutta aina noin 25 m × 25 m:n mittakaavaan asti. Tätä suuremmissa mittakaavoissa eroa ei ollut. Yleiskatsauksen Skandinavian kasviyhteisöjen monimuotoisuuteen vaikuttaviin tekijöihin ja laidunnuksen vaikutukseen monimuotoisuuteen eri mittakaavoissa ovat esittäneet Austrheim & Eriksson (2001). Heinäkasviyhteisöissä on todettu myös päinvastainen vaikutus: laidunnus voi lisätä pienen mittakaavan monimuotoisuutta luomalla auk-

koja uusien lajien kolonisointeja varten mutta pienentää monimuotoisuutta suuremmassa mittakaavassa suosimalla harvoja laidunnusta sietäviä kasvilajeja (Chaneton & Facelli 1991).

Kasvualusta on sammallajien kasvulle usein jopa mikroympäristöolosuhteita tärkeämpi tekijä (Mills & Macdonald 2004, Bates 2009, Rydin 2009), joten erilaisten kasvualustojen spatiaalisen jakautumisen voi olettaa vaikuttavan voimakkaasti sammallajien spatiaaliseen jakautumiseen. Laidunnuksen mahdollinen vaikutus kasvualustan heterogeenisuuteen ja spatiaaliseen jakautumiseen voi siten lajienvälisen negatiivisten ja positiivisten vuorovaikutusten mittakaavan ohella olla toinen merkittävä mekanismi vaikutuksessa sammalten spatiaaliseen jakautumiseen.

Tämän tutkimuksen tulokset antavat viitteitä siitä, että laidunnus voi olla merkittävä sammalyhteisöjen spatiaalista rakennetta muokkaava tekijä. Erilaisten laiduntajien ja muiden erityyppisten häiriöiden vaikutuksista sammalten monimuotoisuuteen eri mittakaavoissa sekä sammallajien spatiaaliseen jakautumiseen erilaisissa elinympäristöissä tiedetään toistaiseksi hyvin vähän, ja niitä olisi syytä tutkia tarkemmin.

4.4. Otoksoon riittävyys ja muut mahdolliset virhelähteet

Tässä tutkimuksessa saatujen tilastollisesti merkitsevien tulosten vähäisyys ei johtune otoksoon pienuudesta. Lajikertymäkäyrien perusteella näyttäisi siltä, että otoskoko näytealan ja alueen sisällä oli riittävä tutkimuskysymykseen vastaamiseen. Useimmat käyristä saavuttivat melko tasaantuneen vaiheen, ja käsittelyt näyttivät monilla alueilla erottuvan toisistaan selvästi. Joidenkin alueiden lajikertymäkäyristä nähdään, että suuremman lajikertymän käyrä jää lyhyemmäksi kuin vähäisemmän kertymän käyrä ja loppuu kertymän lisääntyessä vielä jyrkästi. Näytealojen suurempi määrä olisi siis saattanut tehdä lajimäärien eron käsittelyjen välillä selvemmäksi. Monessa tapauksessa kuitenkin näyttää siltä, että käsittelyjen välinen ero monimuotoisuudessa on todellisuudessakin niin pieni, ettei otoksoon kasvattaminen muuttaisi tutkimustuloksia. Eniten tutkimuksen antaman tiedon luotettavuutta olisi lisännyt alueiden määrän kasvattaminen. Suuralueiden lajikertymäkäyristä voi tehdä suuntaa-antavia päätelmiä, mutta on vaikea ennustaa, käyttäytyisivätkö käyrät samalla tavalla, jos ne jatkuisivat pidemmälle. Tutkittavien alueiden määrää tässä tutkimuksessa rajoittivat käytännön tekijät, ensisijaisesti tutkimukseen sopivien poroaitausten vähäinen määrä pohjoisessa Fennoskandiassa.

Alueiden välinen vaihtelu suuralueiden sisällä oli suurta verrattuna suuralueiden väliin vaihteluun. Saman havainnon suurista aluekohtaisista eroista tekivät Olofsson ym. (2001) tutkiessaan porolaidunnuksen vaikutuksia tundrakasvillisuuteen. Tällöin, erityisesti kun alueiden määrä on pieni, voi laajemman mittakaavan suuntauksia olla vaikea havaita. Paitsi alueiden määrän kasvattaminen, saattaisi eroja selventää myös tutkittujen alueiden ympäristömuuttujien kontrolloiminen. Ympäristön vaihtelu pyrittiin minimoimaan alueita valittaessa, mutta esimerkiksi lämpötilan, maaperän pH:n ja lämpötilan, rinteiden jyrkkyyden ja ilmansuunnan sekä kasvualustan, joiden on havaittu vaikuttavan sammalten monimuotoisuuteen (Austrheim & Eriksson 2001, Mills & Macdonald 2004, Glime 2007, Rydin 2009), tarkempi kontrolloiminen olisi saattanut tuoda tulokset selvemmin esille. Erityisen tärkeää olisi ottaa huomioon poroaitauksen ikä, sillä kasvillisuus muuttuu merkittävästi ajan myötä, kun laidunnus loppuu (Virtanen 2000, Grellmann 2002, Olofsson ym. 2007). Aitausten iät vaihtelivat yhdeksästä vuodesta noin neljäänkymmeneen vuoteen, mutta tarkkaa ikää ei aina ollut mahdollista saada selville eikä ikää ole otettu huomioon analyyseissä. Vähätuottoinen ja tuottava suuralue valittiin kasvillisuuden mantereisuuden ja mereisyyden perusteella, joten muutkin tämän gradientin mukaan vaihtelevat ilmaston ja kasvillisuuden ominaisuudet voivat vaikuttaa tutkimustuloksiin. Esimerkiksi mereisen suuralueen suurempi sademäärä tai mantereisen suuralueen talvella pidempään kestävä lumipeite voivat

vaikuttaa sammalten monimuotoisuuteen kasvillisuuden tuottavuudesta riippumatta (ks. esim. Oksanen & Virtanen 1995, Austrheim & Eriksson 2001, Väre 2001, Wielgolaski 2001).

4.5. Päättäntö

Arktisissa ja subarktisissa ekosysteemeissä muutokset sammalten runsaudessa ja monimuotoisuudessa voivat kertoa paljon ekosysteemin ominaisuuksista ja prosesseista. Laidunnuksen vaikutusten tiedetään olevan vahvassa yhteydessä ekosysteemin maanalaiseen osaan ja ravinteiden kierto, mutta vuorovaikutussuhteet ja palautemekanismit ovat monimutkaisia eikä niitä tunneta vielä täysin (Bardgett ym. 1998, Bardgett & Wardle 2003). Vähätuottoisella tundralla sammalten merkitys tuottajina ja ravinteiden kierron säätelijöinä on suuri (Longton 1982, Shaver 1995, Pouliot ym. 2009), ja siksi laidunnuksen suorien ja epäsuorien vaikutusten sammaliin tutkiminen on keskeisen tärkeää ekosysteemiprosessien ymmärtämiseksi. Tässä tutkimuksessa saatiin selville porolaidunnuksen vaikuttavan sammalten monimuotoisuuteen testatun hypoteesin mukaisesti: laidunnus vähentää monimuotoisuutta vähätuottoisissa ja kasvattaa sitä tuottavissa ekosysteemeissä. Lisäksi havaittiin vaikutuksen riippuvan tarkastelun spatiaalisesta mittakaavasta; suurimmat muutokset tapahtuivat pienessä ja keskisuudessa mittakaavassa. Saadut tulokset auttavat osaltaan laiduntajien ja kasvillisuuden väliseen vuorovaikutukseen liittyvien monimutkaisten palautekehien kokonaisuuden perusteellisemmässä ymmärtämisessä. Vaikuttamalla kasveihin laiduntajat voivat vaikuttaa muun muassa kasvien muihin laiduntajiin (Roberts & Morton 1985, Seastedt ym. 1988), ja porolaidunnuksen aiheuttamat muutokset sammalten monimuotoisuudessa voivat olla hyvin tärkeitä esimerkiksi sammalten merkittävien laiduntajien, jyrsiöiden (Oksanen & Virtanen 1995), valikoivan laidunnuksen ja sen yhteisö- ja ekosysteemiseurausten kannalta (Augustine & McNaughton 1998). Tutkimuksen tulokset myös liittyvät läheisesti poronhoidon kestäväen harjoittamisen edellytyksiin tuottavuudeltaan erilaisilla alueilla. Kasviyhteisön monimuotoisuus voi vaikuttaa muun muassa yhteisön laidunnuksen sietokykyyn ja laidunnuksesta toipumisaikaan (McNaughton 1985, Olofsson 2006a), joilla on suora yhteys ympäristön kantokykyyn ja kestäviin laiduntajamääriin, joihin on pohjoisen Fennoskandian poronhoidossa alettu kiinnittää enenevässä määrin huomiota (Solberg ym. 2005, Kumpula ym. 2000).

KIITOKSET

Ohjaajani Minna-Maarit Kytöviita ja Sari Stark auttoivat ja tukivat minua huomattavasti työn kaikissa vaiheissa. Minna-Maarit Kytöviidan tutkimusprojektilta saatiin myös rahoitus mm. tutkielman maastotyöosuuden toteuttamiseen. Työn alkuvaiheessa Jyväskylän yliopiston bio- ja ympäristötieteiden laitoksen puolesta opasti professori Mikko Mönkkönen. Osa maastotöistä tehtiin Turun yliopiston Lapin tutkimuslaitos Kevolta ja Helsingin yliopiston Kilpisjärven biologiselta asemalta käsin, ja näiden henkilökunnat olivat minulle suureksi avuksi. Kiitos kuuluu myös Jyväskylän yliopiston bio- ja ympäristötieteiden laitoksen tekniselle henkilökunnalle avusta pitkän mikroskopointikauden aikana. Metsähallituksen Lapin luontopalvelujen luonnonsuojelun aluepäällikkö Yrjö Norokorpi auttoi ystävällisesti Kevon luonnonpuistossa tehtävän tutkimuksen suhteen. Sammalten lajinmäärityksessä sain apua, tukea ja kirjallisuutta Riikka Juutiselta, Emmi Lehoselta ja Anna Mäkelältä. Hankalimmat näytteet varmisti ja loukkohohtosammalten määrittä Oulun yliopiston kasvimuseon yli-intendentti Risto Virtanen. Jäkälien lajintuntemuksessa auttoi Minna-Maarit Kytöviita ja putkilokasvien määrityksessä Outi Manninen sekä molemmat ohjaajani. Jyväskylän yliopiston matematiikan ja tilastotieteen laitoksen yliassistentti Salme Kärkkäinen neuvoi tilastollisten menetelmien käytössä. Hyödyllisiä kirjalainoja sain Ritva Annanpalolta ja arvokkaita kommentteja tekstistä Minja Hänniseltä. Englanninkieli-

sen tiivistelmän kieliäsen kanssa auttoivat liian ystävälliset Rachel Foulds ja Daniel Galadza. Tässä mainittujen ja muiden ystäväni ja perheenjäsenteni tuki on ollut korvaamatonta sekä kovin aliarvostettua. Kuten aina ja kaikesta, tämän vieraudesta luonnontieteellisessä yhteisössä huolimatta, kunnia kuuluu Jumalalle.

KIRJALLISUUS

- Adler P.B., Raff D.A. & Lauenroth W.K. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128: 465-479.
- Aguiar M.R., Paruelo J.M., Sala O.E. & Lauenroth W.K. 1996. Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: an example from the Patagonian steppe. *J. Veg. Sci.* 7: 381-390.
- Arktinen keskus 2010. Arktisen alueen määritelmät. Arktinen keskus, Lapin yliopisto. <http://www.arcticcentre.org/?depid=19596> Luettu 2.2.2010.
- Augustine D.J. & McNaughton S.J. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *J. Wildl. Manage.* 62: 1165-1183.
- Aunapuu M., Dahlgren J., Oksanen T., Grellmann D., Oksanen L., Olofsson J., Rammul Ü., Schneider M., Johansen B. & Hygen H.O. 2008. Spatial patterns and dynamic responses of arctic food webs corroborate the exploitation ecosystems hypothesis (EEH). *Am. Nat.* 171: 249-262.
- Austrheim G. & Eriksson O. 2001. Plant species diversity and grazing in the Scandinavian mountains – patterns and processes at different spatial scales. *Ecography* 24: 683-695.
- Austrheim G., Mysterud A., Hassel K., Evju M. & Økland R.H. 2007. Interactions between sheep, rodents, graminoids, and bryophytes in an oceanic alpine ecosystem of low productivity. *Ecoscience* 14: 178-187.
- Austrheim G., Mysterud A., Pedersen B., Halvorsen R., Hassel K. & Evju M. 2008. Large scale experimental effects of three levels of sheep densities on an alpine ecosystem. *Oikos* 117: 837-846.
- Bach C.E. 1994. Effects of herbivory and genotype on growth and survivorship of sand-dune willow (*Salix cordata*). *Ecol. Entomol.* 19: 303-309.
- Bardgett R.D. & Wardle D.A. 2003. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology* 84: 2258-2268.
- Bardgett R.D., Wardle D.A. & Yeates G.W. 1998. Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biol. Biochem.* 30: 1867-1878.
- Bates J.W. 2009. Mineral nutrition and substratum ecology. Teoksessa: Goffinet B. & Shaw A.J. (toim.), *Bryophyte Biology*, 2. painos, Cambridge University Press, Cambridge, 299-356.
- Bazely D.R. & Jefferies R.L. 1989. Lesser snow geese and the nitrogen economy of a grazed salt marsh. *J. Ecol.* 77: 24-34.
- Bazely D.R. & Jefferies R.L. 1985. Goose faeces: a source of nitrogen for plant growth in a grazed salt marsh. *J. Appl. Ecol.* 22: 693-703.
- Bentley S. & Whittaker J.B. 1979. Effects of grazing by a chrysomelid beetle, *Gastrophysa viridula*, on competition between *Rumex obtusifolius* and *Rumex crispus*. *J. Ecol.* 67: 79-90.
- Bernays E. & Graham M. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 69: 886-892.
- Bliss L.C. 1981. North American and Scandinavian tundras and polar deserts. Teoksessa: Bliss L.C., Heal O.W. & Moore J.J. (toim.), *Tundra Ecosystems: A Comparative Analysis*, Cambridge University Press, Cambridge, 8-24.
- Boelhouwers J. & Scheepers T. 2004. The role of antelope trampling on scarp erosion in a hyper-arid environment, Skeleton Coast, Namibia. *J. Arid Environ.* 58: 545-557.
- Bremer D.J., Auen L.M., Ham J.M. & Owensby C.E. 2001. Evapotranspiration in a prairie ecosystem: effects of grazing by cattle. *Agron. J.* 93: 338-348.
- Bryant J.P. & Kuropat P.J. 1980. Selection of winter forage by subarctic browsing vertebrates: the role of plant chemistry. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 11: 261-285.
- Bryant J.P., Chapin F.S. III & Klein D.R. 1983. Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos* 40: 357-368.
- Bryant J.P., Provenza F.D., Pastor J., Reichardt P.B., Clausen T.P. & Du Toit J.T. 1991. Interactions between woody plants and browsing mammals mediated by secondary metabolites. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 22: 431-446.

- Bråthen K.A. & Oksanen J. 2001. Reindeer reduce biomass of preferred plant species. *J. Veg. Sci.* 12: 473-480.
- Bråthen K.A., Ims R.A., Yoccoz N.G., Fauchald P., Tveraa T. & Hausner V.H. 2007. Induced shift in ecosystem productivity? Extensive scale effects of abundant large herbivores. *Ecosystems* 10: 773-789.
- Cargill S.M. & Jefferies R.L. 1984. The effects of grazing by lesser snow geese on the vegetation of a sub-arctic salt marsh. *J. Appl. Ecol.* 21: 669-686.
- Chaneton E.J. & Facelli J.M. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio* 93: 143-155.
- Chapin F.S. III 1991. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. Teoksessa: Mooney H.A., Winner W.E. & Pell E.J. (toim.), *Response of Plants to Multiple Stresses*, Academic Press, San Diego, 67-88.
- Chapin F.S. III & Körner C. 1995. *Arctic and Alpine Biodiversity – Patterns, Causes and Ecosystem Consequences*. Springer-Verlag, Berliini.
- Chapin F.S. III, Shaver G.R., Giblin A.E., Nadelhoffer K.J. & Laundre J.A. 1995. Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology* 76: 694-711.
- Collins S. 1961. Benefits to understory from canopy defoliation by gypsy-moth larvae. *Ecology* 42: 836-838.
- Colwell R.K. 2009. *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples*. Versio 8.2.0. Käyttöohje ja sovellus saatavilla: <http://purl.oclc.org/estimates>
- Colwell R.K., Mao C.X. & Chang J. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85: 2717-2727.
- Connell J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Cooper S.M. & Owen-Smith N. 1985. Condensed tannins deter feeding by browsing ruminants in a South African savanna. *Oecologia* 67: 142-146.
- Crandall-Stotler B., Stotler R.E. & Long D.G. 2009. Morphology and classification of the Marchantiophyta. Teoksessa: *Bryophyte Biology*, Goffinet B. & Shaw A.J. (toim.), 2. painos, Cambridge University Press, Cambridge, 1-54.
- Crawley M.J. 1983. *Herbivory – The Dynamics of Animal-Plant Interactions*. Blackwell Scientific Publications, Berkeley.
- Crawley M.J. 1985. Reduction of oak fecundity by low-density herbivore populations. *Nature* 314: 163-164.
- Crawley M.J. 1997. Plant-herbivore dynamics. Teoksessa: *Plant Ecology*, Crawley M.J. (toim.), 2. painos, Blackwell Science, Oxford, 401-474.
- Cumming D.H. & Cumming G.S. 2003. Ungulate community structure and ecological processes: body size, hoof area and trampling in African savannas. *Oecologia* 134: 560-568.
- Damsholt K. 2002. *Illustrated Flora of Nordic Liverworts and Hornworts*. Nordic Bryological Society, Copenhagen.
- Davidson D.W. 1993. The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos* 68: 23-35.
- Day T.A. & Detling J.K. 1990. Grassland patch dynamics and herbivore grazing preference following urine deposition. *Ecology* 71: 180-188.
- Day T.A. & Detling J.K. 1994. Water relations of *Agropyron smithii* and *Bouteloua gracilis* and community evapotranspiration following long-term grazing by prairie dogs. *Am. Midl. Nat.* 132: 381-392.
- Dowding P., Chapin F.S. III, Wielgołaski F.E. & Kilfeather P. 1981. Nutrients in tundra ecosystems. Teoksessa: Bliss L.C., Heal O.W. & Moore J.J. (toim.), *Tundra Ecosystems: A Comparative Analysis*, Cambridge University Press, Cambridge, 647-683.
- During H.J. & Lloret F. 2001. The species-pool hypothesis from a bryological perspective. *Folia Geobot.* 36: 63-70.
- Eskelinen A. 2008. Herbivore and neighbour effects on tundra plants depend on species identity, nutrient availability and local environmental conditions. *J. Ecol.* 96: 155-165.
- Eskelinen A. & Virtanen R. 2005. Local and regional processes in low-productive mountain plant communities: the roles of seed and microsite limitation in relation to grazing. *Oikos* 110: 360-368.

- Euroola S., Bendiksen K. & Rönkä A. 1992. *Suokasviopas*. 2. painos, University of Oulu, Oulanka Biological Station, Oulu.
- Evju M., Austrheim G., Halvorsen R. & Mysterud A. 2009. Grazing responses in herbs in relation to herbivore selectivity and plant traits in an alpine ecosystem. *Oecologia* 161: 77-85.
- Findlay S., Carreiro M., Krischik V. & Jones C.G. 1996. Effects of damage to living plants on leaf litter quality. *Ecol. Appl.* 6: 269-275.
- Foster B.L. & Gross K.L. 1998. Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology* 79: 2593-2602.
- Fox J.F. 1979. Intermediate-disturbance hypothesis. *Science* 204: 1344-1345.
- Fox J.F. 1981. Intermediate levels of soil disturbance maximize alpine plant diversity. *Nature* 293: 564-565.
- Fox J.F. 1985. Plant diversity in relation to plant production and disturbance by voles in Alaskan tundra communities. *Arct. Alp. Res.* 17: 199-204.
- Frank D.A. & McNaughton S.J. 1992. The ecology of plants, large mammalian herbivores, and drought in Yellowstone National Park. *Ecology* 73: 2043-2058.
- Frank D.A. & Groffman P.M. 1998. Ungulate vs. landscape control of soil C and N processes in grasslands of Yellowstone National Park. *Ecology* 79: 2229-2241.
- Ginzburg L.R. & Akçakaya H.R. 1992. Consequences of ratio-dependent predation for steady-state properties of ecosystems. *Ecology* 73: 1536-1543.
- Glime J.M. 2006. Bryophytes and herbivory. *Cryptogamie, Bryologie* 27: 191-203.
- Glime J.M. 2007. *Bryophyte Ecology*. Michigan Technological University, International Association of Bryologists.
- Golodets C. & Boeken B. 2006. Moderate sheep grazing in semiarid shrubland alters small-scale soil surface structure and patch properties. *Catena* 65: 285-291.
- Gornall J.L., Jónsdóttir I.S., Woodin S.J. & van der Wal R. 2007. Arctic mosses govern below-ground environment and ecosystem processes. *Oecologia* 153: 931-941.
- Gotelli N.J. & Colwell R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* 4: 379-391.
- Grellmann D. 2002. Plant responses to fertilization and exclusion of grazers on an arctic tundra heath. *Oikos* 98: 190-204.
- Grime J.P. 1973a. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344-347.
- Grime J.P. 1973b. Control of species density in herbaceous vegetation. *J. Environ. Manage.* 1: 151-167.
- Haag R.W. 1974. Nutrient limitations to plant production in two tundra communities. *Can. J. Bot.* 52: 103-116.
- Hairton N.G., Smith F.E. & Slobodkin L.B. 1960. Community structure, population control, and competition. *Am. Nat.* 94: 421-425.
- Harper J.L. 1994. *Population Biology of Plants*. 9. painos, Academic Press, Lontoo.
- Helle T. & Aspi J. 1983. Effects of winter grazing by reindeer on vegetation. *Oikos* 40: 337-343.
- den Herder M., Kytöviita M.-M. & Niemelä P. 2003. Growth of reindeer lichens and effects of reindeer grazing on ground cover vegetation in a Scots pine forest and a subarctic heathland in Finnish Lapland. *Ecography* 26: 3-12.
- Hester A.J., Bergman M., Iason G.R. & Moen J. 2006. Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. Teoksessa: Danell K., Bergström R., Duncan P. & Pastor J. (toim.), *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics, and Conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, 97-141.
- Hik D.S. & Jefferies R.L. 1990. Increases in the net above-ground primary production of a salt-marsh forage grass: a test of the predictions of the herbivore-optimization model. *J. Ecol.* 78: 180-195.
- Hixon M.A. & Brostoff W.N. 1983. Damsel fish as keystone species in reverse: intermediate disturbance and diversity of reef algae. *Science* 220: 511-513.
- Hobbie S.E. & Gough L. 2004. Litter decomposition in moist acidic and non-acidic tundra with different glacial histories. *Oecologia* 140: 113-124.
- Hobbs N.T. 1996. Modification of ecosystems by ungulates. *J. Wildl. Manage.* 60: 695-713.

- Hobbs N.T. 2006. Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems. Teoksessa: Danell K., Bergström R., Duncan P. & Pastor J. (toim.), *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics, and Conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, 261-288.
- Huisman J., Grover J.P., van der Wal R. & van Andel J. 1999. Competition for light, plant-species richness and herbivore abundance along productivity gradients. Teoksessa: Olff H., Brown V.K. & Drent R.H. (toim.), *Herbivores: Between Plants and Predators*, Blackwell Science, Oxford, 239-269.
- Hunter M.D. & Price P.W. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73: 723-732.
- Huston M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113: 81-101.
- Jackson R.V. & Bach C.E. 1999. Effects of herbivory on growth and survival of seedlings of a rainforest tree, *Alphitonia whitei* (Rhamnaceae). *Austral Ecol.* 24: 278-286.
- Jasmin J.N., Rochefort L. & Gauthier G. 2008. Goose grazing influences the fine-scale structure of a bryophyte community in arctic wetlands. *Polar Biol.* 31: 1043-1049.
- Jefferies R.L. 1999. Herbivores, nutrients and trophic cascades in terrestrial environments. Teoksessa: Olff H., Brown V.K. & Drent R.H. (toim.), *Herbivores: Between Plants and Predators*, Blackwell Science, Oxford, 301-330.
- Jefferies R.L., Klein D.R. & Shaver G.R. 1994. Vertebrate herbivores and northern plant communities: reciprocal influences and responses. *Oikos* 71: 193-206.
- Jonasson S. 1992. Plant responses to fertilization and species removal in tundra related to community structure and clonality. *Oikos* 63: 420-429.
- Jonasson S., Michelsen A. & Schmidt I.K. 1999. Coupling of nutrient cycling and carbon dynamics in the Arctic, integration of soil microbial and plant processes. *Appl. Soil Ecol.* 11: 135-146.
- Jonsson B.G. & Esseen P. 1990. Treefall disturbance maintains high bryophyte diversity in a boreal spruce forest. *J. Ecol.* 78: 924-936.
- Kålås J.A., Viken, Å & Bakken T. (toim.) 2006. *Norsk Røddliste 2006 – 2006 Norwegian Red List*, Artsdatabanken, Norway.
- Kelly R.D. & Walker B.H. 1976. The effects of different forms of land use on the ecology of a semi-arid region in south-eastern Rhodesia. *J. Ecol.* 64: 553-576.
- Kitti H., Forbes B.C. & Oksanen J. 2009. Long- and short-term effects of reindeer grazing on tundra wetland vegetation. *Polar Biol.* 32: 253-261.
- Kumpula J., Colpaert A. & Nieminen M. 2000. Condition, potential recovery rate, and productivity of lichen (*Cladonia* spp.) ranges in the Finnish reindeer management area. *Arctic* 53: 152-160.
- Kumpula J., Norberg H. & Nieminen M. 2004. Kesälaidunnuksen vaikutukset poron ravintokasveihin – kesälaitumet ja porojen kunto. *Kala- ja riistaraportteja* 319. Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki.
- Kumpula J., Tanskanen A., Colpaert A., Anttonen M., Törmänen H., Siitari J. & Siitari S. 2009. Poronhoitoalueen pohjoisosan talvilaitumet vuosina 2005–2008 – laidunten tilan muutokset 1990-luvun puolivälin jälkeen. *Riista- ja kalatalous – Tutkimuksia* 3/2009, Riista- ja kalatalouden tutkimuslaitos, Helsinki.
- Lang S.I., Cornelissen J.H.C., Klahn T., van Logtestijn R.S., Broekman R., Schweikert W. & Aerts R. 2009. An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species. *J. Ecol.* 97: 886-900.
- Lawton J.H. & Strong D.R. Jr. 1981. Community patterns and competition in folivorous insects. *Am. Nat.* 118: 317-338.
- Lennartsson T., Nilsson P. & Tuomi J. 1998. Induction of overcompensation in the field gentian, *Gentianella campestris*. *Ecology* 79: 1061-1072.
- Leriche H., LeRoux X., Gignoux J., Tuzet A., Fritz H., Abbadie L. & Loreau M. 2001. Which functional processes control the short-term effect of grazing on net primary production in grasslands? *Oecologia* 129: 114-124.
- Löffler J. & Pape R. 2008. Diversity patterns in relation to the environment in alpine tundra ecosystems of northern Norway. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 40: 373-381.
- Longton R.E. 1982. Bryophyte vegetation in polar regions. Teoksessa: Smith A.J.E. (toim.), *Bryophyte Ecology*, Chapman and Hall, Lontoo, 123-165.

- Louda S.M. 1983. Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub *Haplopappus venetus* (Asteraceae), along a climatic gradient. *Ecology* 64: 511-521.
- Louda S.M., Keeler K.H. & Holt R.D. 1990. Herbivore influences on plant performance and competitive interactions. Teoksessa: Grace J.B. & Tilman D. (toim.), *Perspectives on Plant Competition*, Academic Press, San Diego, 413-444.
- Lubchenco J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *Am. Nat.* 112: 23-39.
- Mao C., Colwell R.K. & Chang J. 2005. Estimating the species accumulation curve using mixtures. *Biometrics* 61: 433-441.
- Márialigeti S., Németh B., Tinya F. & Ódor P. 2009. The effects of stand structure on ground-floor bryophyte assemblages in temperate mixed forests. *Biodivers. Conserv.* 18: 2223-2241.
- Marrs R.H., Bravington M. & Rawes M. 1988. Long-term vegetation change in the *Juncus squarrosus* grassland at Moor House, Northern England. *Vegetatio* 76: 179-187.
- de Mazancourt C., Loreau M. & Dieckmann U. 2001. Can the evolution of plant defense lead to plant-herbivore mutualism? *Am. Nat.* 158: 109-123.
- McCullagh P. & Nelder J.A. 1989. *Generalized Linear Models*. 2. painos, Chapman and Hall, Lontoo.
- McInnes P.F., Naiman R.J., Pastor J. & Cohen Y. 1992. Effects of moose browsing on vegetation and litter of the boreal forest, Isle Royale, Michigan, USA. *Ecology* 73: 2059-2075.
- McKendrick J.D., Batzli G.O., Everett K.R. & Swanson J.C. 1980. Some effects of mammalian herbivores and fertilization on tundra soils and vegetation. *Arct. Alp. Res.* 12: 565-578.
- McNaughton S.J. 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *Am. Nat.* 113: 691-703.
- McNaughton S.J. 1983. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40: 329-336.
- McNaughton S.J. 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecol. Monogr.* 55: 259-294.
- Merrill E.H., Stanton N.L. & Hak J.C. 1994. Responses of bluebunch wheatgrass, Idaho fescue, and nematodes to ungulate grazing in Yellowstone National Park. *Oikos* 69: 231-240.
- Milchunas D.G., Sala O.E. & Lauenroth W.K. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *Am. Nat.* 132: 87-106.
- Mills S.E. & Macdonald S.E. 2004. Predictors of moss and liverwort species diversity of microsites in conifer-dominated boreal forest. *J. Veg. Sci.* 15: 189-198.
- Moen J., Lundberg P.A. & Oksanen L. 1993. Lemming grazing on snowbed vegetation during a population peak, northern Norway. *Arct. Alp. Res.* 25: 130-135.
- Moore T.R. 1984. Litter decomposition in a subarctic spruce-lichen woodland, eastern Canada. *Ecology* 65: 299-308.
- Mulder C.P.H. & Ruess R.W. 1998. Effects of herbivory on arrowgrass: interactions between geese, neighboring plants, and abiotic factors. *Ecol. Monogr.* 68: 275-293.
- Mwendera E.J., Saleem M.A.M. & Woldu Z. 1997. Vegetation response to cattle grazing in the Ethiopian highlands. *Agric. Ecosyst. Environ.* 64: 43-51.
- Nieminen M. 2006. Suomen poronhoidon historia ja kehitys. *Poromies* 5/2006.
- Noy-Meir I. 1993. Compensating growth of grazed plants and its relevance to the use of rangelands. *Ecol. Appl.* 3, no. 1, pp. 32-34.
- Oechel W.C. & Van Cleve K. 1986. The role of bryophytes in nutrient cycling in the taiga. Teoksessa: Van Cleve K., Chapin F.S. III, Flanagan P.W., Viereck L.A. & Dyrness C.T. (toim.), *Forest Ecosystems in the Alaskan Taiga. A Synthesis of Structure and Function*, Springer-Verlag, New York, 121-137.
- Ohgushi T. & Sawada H. 1985. Population equilibrium with respect to available food resource and its behavioural basis in an herbivorous lady beetle, *Henosepilachna niponica*. *J. Anim. Ecol.* 54: 781-796.
- Oksanen L. & Virtanen R. 1995. Topographic, altitudinal and regional patterns in continental and suboceanic heath vegetation of northern Fennoscandia. *Acta Bot. Fenn.* 153: 1-80.
- Oksanen L. & Oksanen T. 2000. The logic and realism of the hypothesis of exploitation ecosystems. *Am. Nat.* 155: 703-723.

- Oksanen L., Moen J. & Helle T. 1995. Timberline patterns in northernmost Fennoscandia. Relative importance of climate and grazing. *Acta Bot. Fenn.* 153: 93-105.
- Oksanen L., Fretwell S.D., Arruda J. & Niemelä P. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *Am. Nat.* 118: 240-261.
- Olf H. & Ritchie M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends Ecol. Evol.* 13: 261-265.
- Olofsson J. 2006a. Plant diversity and resilience to reindeer grazing. *Arct. Antarct. Alp. Res.* 38: 131-135.
- Olofsson J. 2006b. Short- and long-term effects of changes in reindeer grazing pressure on tundra heath vegetation. *J. Ecol.* 94: 431-440.
- Olofsson J. & Oksanen L. 2002. Role of litter decomposition for the increased primary production in areas heavily grazed by reindeer: a litterbag experiment. *Oikos* 96: 507-515.
- Olofsson J. & Oksanen L. 2005. Effects of reindeer density on vascular plant diversity on North Scandinavian mountains. *Rangifer* 25: 5-18.
- Olofsson J., Moen J. & Oksanen L. 2002. Effects of herbivory on competition intensity in two arctic-alpine tundra communities with different productivity. *Oikos* 96: 265-272.
- Olofsson J., Stark S. & Oksanen L. 2004a. Reindeer influence on ecosystem processes in the tundra. *Oikos* 105: 386-396.
- Olofsson J., de Mazancourt C. & Crawley M.J. 2007. Contrasting effects of rabbit exclusion on nutrient availability and primary production in grasslands at different time scales. *Oecologia* 150: 582-589.
- Olofsson J., Hulme P.E., Oksanen L. & Suominen O. 2004b. Importance of large and small mammalian herbivores for the plant community structure in the forest tundra ecotone. *Oikos* 106: 324-334.
- Olofsson J., Hulme P.E., Oksanen L. & Suominen O. 2005. Effects of mammalian herbivores on revegetation of disturbed areas in the forest-tundra ecotone in northern Fennoscandia. *Landscape Ecol.* 20: 351-359.
- Olofsson J., Kitti H., Rautiainen P., Stark S. & Oksanen L. 2001. Effects of summer grazing by reindeer on composition of vegetation, productivity and nitrogen cycling. *Ecography* 24: 13-24.
- Otsus M. & Zobel M. 2004. Moisture conditions and the presence of bryophytes determine fescue species abundance in a dry calcareous grassland. *Oecologia* 138: 293-299.
- Økland R.H. 1994. Patterns of bryophyte associations at different scales in a Norwegian boreal spruce forest. *J. Veg. Sci.* 5: 127-138.
- Pacala S.W. & Crawley M.J. 1992. Herbivores and plant diversity. *Am. Nat.* 140: 243-260.
- Paine R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100: 65-75.
- Pajunen A., Virtanen R. & Roininen H. 2008. The effects of reindeer grazing on the composition and species richness of vegetation in forest-tundra ecotone. *Polar Biol.* 31: 1233-1244.
- Pastor J. & Cohen Y. 1997. Herbivores, the functional diversity of plants species, and the cycling of nutrients in ecosystems. *Theor. Popul. Biol.* 51: 165-179.
- Pastor J., Dewey B., Naiman R.J., McInnes P.F. & Cohen Y. 1993. Moose browsing and soil fertility in the boreal forests of Isle Royale National Park. *Ecology* 74: 467-480.
- Piippo S. 1984. Suomen *Brachythecium*-lajien (Brachytheciaceae, Musci) määrittämisestä. *Mem. Soc. Fauna Flora Fenn.* 60: 45-53.
- Pouliot R., Rochefort L. & Gauthier G. 2009. Moss carpets constrain the fertilizing effects of herbivores on graminoid plants in arctic polygon fens. *Botany/Botanique* 87: 1209-1222.
- Power M.E. 1992. Top-down and bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* 73: 733-746.
- Prins H.H.T. 1982: Why are mosses eaten in cold environments only? *Oikos* 38: 374-380.
- Proulx M. & Mazumder A. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology* 79: 2581-2592.
- Proulx M., Pick F.R., Mazumder A., Hamilton P.B. & Lean D.R.S. 1996. Experimental evidence for interactive impacts of human activities on lake algal species richness. *Oikos* 76: 191-195.
- Rantamäki-Lahtinen L. (toim.) 2008. Porotalouden taloudelliset menestystekijät. *MTT:n selvityksiä 156*. Maa- ja elintarviketalouden tutkimuskeskus, Helsinki.

- Rassi P., Alanen A., Kanerva T. & Mannerkoski I. (toim.) 2001. *Suomen lajien uhanalaisuus 2000*. Ympäristöministerio ja Suomen ympäristökeskus, Helsinki.
- Rausher M.D. & Feeny P. 1980. Herbivory, plant density, and plant reproductive success: the effect of *Battus philenor* on *Aristolochia reticulata*. *Ecology* 61: 905-917.
- Riseth J.Å., Johansen B. & Vatn A. 2004. Aspects of a two-pasture-herbivore model. *Rangifer* 15: 65-81.
- Ritchie M.E. & Olf H. 1999. Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects. Teoksessa: Olf H., Brown V.K. & Drent R.H. (toim.), *Herbivores: Between Plants and Predators*, Blackwell Science, Oxford, 175-204.
- Roberts R.J. & Morton R. 1985. Biomass of larval Scarabaeidae (Coleoptera) in relation to grazing pressures in temperate, sown pastures. *J. Appl. Ecol.* 22: 863-874.
- Rosenzweig M.L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ruess R.W. & McNaughton S.J. 1987. Grazing and the dynamics of nutrient and energy regulated microbial processes in the Serengeti grasslands. *Oikos* 49: 101-110.
- Rydin H. 2009. Population and community ecology of bryophytes. Teoksessa: Goffinet B. & Shaw A.J. (toim.), *Bryophyte Biology*, 2. painos, Cambridge University Press, Cambridge, 393-444.
- Rydin H. & Barber K.E. 2001. Long-term and fine-scale coexistence of closely related species. *Folia Geobot.* 36: 53-61.
- Schultz J.C. 1988. Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central. *Ecology* 69: 896-897.
- Seastedt T.R., Ramundo R.A. & Hayes D.C. 1988. Maximization of densities of soil animals by foliage herbivory: empirical evidence, graphical and conceptual models. *Oikos* 51: 243-248.
- Shaver G.R. 1995. Plant functional diversity and resource control of primary production in Alaskan arctic tundras. Teoksessa: Chapin F.S. III & Körner C. (toim.), *Arctic and Alpine Biodiversity. Patterns, Causes and Ecosystem Consequences*, Springer-Verlag, Berliini, 199-211.
- Shaver, G.R. & Chapin, F.S.,III 1980. Response to fertilization by various plant growth forms in an Alaskan tundra: nutrient accumulation and growth. *Ecology* 61: 662-675.
- Shaver G.R. & Chapin F.S. III 1986. Effect of fertilizer on production and biomass of tussock tundra, Alaska, U.S.A. *Arct. Alp. Res.* 18: 261-268.
- Šidák Z. 1967. Rectangular confidence regions for the means of multivariate normal distributions. *J. Am. Stat. Assoc.* 62: 626-633.
- Silvertown J., Lines C.E.M. & Dale M.P. 1994. Spatial competition between grasses – rates of mutual invasion between four species and the interaction with grazing. *J. Ecol.* 82: 31-38.
- Skogland T. 1984. Wild reindeer foraging-niche organization. *Holarct. Ecol.* 7: 345-379.
- Skre O. & Oechel W.C. 1981. Moss in different taiga ecosystems in interior Alaska. I. Seasonal, phenotypic, and drought effects on photosynthesis and response patterns. *Oecologia* 48: 50-59.
- Skre O. & Oechel W.C. 1979. Moss production in a black spruce *Picea mariana* forest with permafrost near Fairbanks, Alaska, as compared with two permafrost-free stands. *Holarct. Ecol.* 2: 249-254.
- Smith A.J.E. 1991. *The Liverworts of Britain and Ireland*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Smith A.J.E. 2004. *The Moss Flora of Britain and Ireland*. 2. painos, Cambridge University Press, Cambridge.
- Solberg B., Tømmervik H., Thannheiser D. & Neuvonen S. 2005. Economic limits and possibilities for sustainable utilization of northern birch forests. Teoksessa: Wielgołaski F.E. (toim.), *Plant Ecology, Herbivory, and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests*, Springer, Berliini, 219-233.
- Sørensen L.I., Mikola J., Kytöviita M.-M. & Olofsson J. 2009. Trampling and spatial heterogeneity explain decomposer abundances in a sub-arctic grassland subjected to simulated reindeer grazing. *Ecosystems* 12: 830-842.
- Špačková I., Kotorová I. & Lepš J. 1998. Sensitivity of seedling recruitment to moss, litter and dominant removal in an oligotrophic wet meadow. *Folia Geobot.* 33: 17-30.

- SPSS Inc. 2008. *SPSS Statistics*. Versio 17.0. SPSS Inc., an IBM Company, Chicago.
- Stark S. & Grellmann D. 2002. Soil microbial responses to herbivory in an Arctic tundra heath at two levels of nutrient availability. *Ecology* 83: 2736-2744.
- Stark S., Strömmer R. & Tuomi J. 2002. Reindeer grazing and soil microbial processes in two suboceanic and two subcontinental tundra heaths. *Oikos* 97: 69-78.
- Stark S., Julkunen-Tiitto R. & Kumpula J. 2007. Ecological role of reindeer summer browsing in the mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*) forests: effects on plant defense, litter decomposition, and soil nutrient cycling. *Oecologia* 151: 486-498.
- Stark S., Wardle D.A., Ohtonen R., Helle T. & Yeates G.W. 2000. The effect of reindeer grazing on decomposition, mineralization and soil biota in a dry oligotrophic Scots pine forest. *Oikos* 90: 301-310.
- Steel J.B., Wilson J.B., Anderson B.J., Lodge R.H.E. & Tangney R.S. 2004. Are bryophyte communities different from higher-plant communities? Abundance relations. *Oikos* 104: 479-486.
- Steinauer E.M. & Collins S.L. 1995. Effects of urine deposition on small-scale patch structure in prairie vegetation. *Ecology* 76: 1195-1205.
- Strauss S.Y. & Agrawal A.A. 1999. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol. Evol.* 14: 179-185.
- Strong D.R. 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology* 73: 747-754.
- Suominen O. & Olofsson J. 2000. Impacts of semi-domesticated reindeer on structure of tundra and forest communities in Fennoscandia: a review. *Ann. Zool. Fenn.* 37: 233-249.
- Tilman D. 1993. Species richness of experimental productivity gradients: how important is colonization limitation? *Ecology* 74: 2179-2191.
- Ulvinen T., Syrjänen K. & Anttila S. (toim.) 2002. *Suomen sammalet – levinneisyys, ekologia, uhanalaisuus*. 2. painos, Suomen ympäristökeskus, Helsinki.
- Vickery P.J. 1972. Grazing and net primary production of temperate grassland. *J. Appl. Ecol.* 9: 307-314.
- Virtanen R. 1996. *Arctic and oroarctic vegetation patterns in northern Europe as a consequence of topography, climate, bedrock conditions and grazing*. Acta Universitatis Ouluensis, Series A, Scientiae Rerum Naturalium, 282, 30 s.
- Virtanen R. 2000. Effects of grazing on above-ground biomass on a mountain snowbed, NW Finland. *Oikos* 90: 295-300.
- Virtanen R., Henttonen H. & Laine K. 1997. Lemming grazing and structure of a snowbed plant community – a long-term experiment at Kilpisjärvi, Finnish Lapland. *Oikos* 79: 155-166.
- Väre H. 2001. Mountain birch taxonomy and floristics of mountain birch woodlands. Teoksessa: Wielgolaski F.E. (toim.), *Nordic Mountain Birch Ecosystems*, UNESCO, Parthenon Publishing Group, Pariisi, 35-46.
- Väre H., Ohtonen R. & Oksanen J. 1995. Effects of reindeer grazing on understory vegetation in dry *Pinus sylvestris* forests. *J. Veg. Sci.* 6: 523-530.
- Väre H., Ohtonen R. & Mikkola K. 1996. The effect and extent of heavy grazing by reindeer in oligotrophic pine heaths in northeastern Fennoscandia. *Ecography* 19: 245-253.
- van der Wal R. 2006. Do herbivores cause habitat degradation or vegetation state transition? Evidence from the tundra. *Oikos* 114: 177-186.
- van der Wal R. & Brooker R. 2004. Mosses mediate grazer impacts on grass abundance in arctic ecosystems. *Funct. Ecol.* 18: 77-86.
- van der Wal R., Pearce I.S.K. & Brooker R.W. 2005. Mosses and the struggle for light in a nitrogen-polluted world. *Oecologia* 142: 159-168.
- van der Wal R., Bardgett R.D., Harrison K.A. & Stien A. 2004. Vertebrate herbivores and ecosystem control: cascading effects of faeces on tundra ecosystems. *Ecography* 27: 242-252.
- Walker B.H., Ludwig D., Holling C.S. & Peterman R.M. 1981. Stability of semi-arid savanna grazing systems. *J. Ecol.* 69: 473-498.
- Watt A.S. 1981. A comparison of grazed and ungrazed grassland A in East Anglian Breckland. *J. Ecol.* 69: 499-508.
- Wegener C. & Odasz-Albrigtsen A.M. 1998. Do Svalbard reindeer regulate standing crop in the absence of predators? A test of the "exploitation ecosystems" model. *Oecologia* 116: 202-206.

- Wielgołaski F.E. 2001. Vegetation sections in northern Fennoscandian mountain birch forests. Teoksessa: Wielgołaski F.E. (toim.), *Nordic Mountain Birch Ecosystems*, UNESCO, Parthenon Publishing Group, Pariisi, 23-33.
- Wielgołaski F.E. 2005. History and environment of the Nordic mountain birch. Teoksessa: Wielgołaski F.E. (toim.), *Plant Ecology, Herbivory, and Human Impact in Nordic Mountain Birch Forests*, Springer, Berliini, 3-18.
- van Wijnen H.J., van der Wal R. & Bakker J.P. 1999. The impact of herbivores on nitrogen mineralization rate: consequences for salt-marsh succession. *Oecologia* 118: 225-231.
- Wilson J.B. & Agnew A.D.Q. 1992. Positive-feedback switches in plant communities. Teoksessa: Begon M. & Fitter A.H. (toim.), *Advances in Ecological Research* 23, Academic Press, 263-336.
- Wraith J.M., Johnson D.A., Hanks R.J. & Sisson D.V. 1987. Soil and plant water relations in a crested wheatgrass pasture: response to spring grazing by cattle. *Oecologia* 73: 573-578.
- Wright W. & Illius A.W. 1995. A comparative study of the fracture properties of five grasses. *Funct. Ecol.* 9: 269-278.
- Yamauchi A. & Yamamura N. 2004. Herbivory promotes plant production and reproduction in nutrient-poor conditions: effects of plant adaptive phenology. *Am. Nat.* 163: 138-153.
- Zimov S.A., Chuprynin V.I., Oreshko A.P., Chapin F.S. III, Reynolds J.F. & Chapin M.C. 1995. Steppe-tundra transition: a herbivore-driven biome shift at the end of the Pleistocene. *Am. Nat.* 146: 765-794.
- Zobel M. 1997. The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends Ecol. Evol.* 12: 266-269.

