

Pro Gradu -tutkielma

**Ravintetason ja ojituksen vaikutus suokasvillisuuden
monimuotoisuuteen ja lajikoostumukseen**

Hilja Vuori



Jyväskylän yliopisto

Bio- ja ympäristötieteiden laitos

Ekologia ja evoluutiobiologia

7.2.2012

JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO, Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta

Bio- ja ympäristötieteiden laitos
Ekologia ja evoluutiobiologia

VUORI, H.: Ravinnetason ja ojituksen vaikutus suokasvillisuuden monimuotoisuuteen ja lajikoostumukseen

Pro Gradu -tutkielma: 28 s.

Työn ohjaajat: Prof. Janne Kotiaho, FM Santtu Kareksela, FM Tuomas Haapalehto

Tarkastajat: Prof. Mikko Mönkkönen, FT Merja Elo

Helmikuu 2012

Hakusanat: alfa-diversiteetti, beta-diversiteetti, häiriö, lajikoostumus, lajimäärä, resurssit

TIIVISTELMÄ

Lajistollisessa monimuotoisuudessa on havaittavissa ajallista ja paikallista vaihtelua, joka on jo vuosisatojen ajan innoittanut ekologeja selvittämään lajirikkauden määrittäviä tekijöitä. Muun muassa pinta-alan, elinympäristön heterogeenisyyden, energian ja resurssien saatavuuden sekä erilaisten häiriöiden on havaittu vaikuttavan lajistolliseen monimuotoisuuteen. Osa monimuotoisuuteen vaikuttavista prosesseista on yhä huonosti tunnettuja, ja yksittäisen tekijän vaikutusta voi olla vaikea tulkita, sillä eri tekijät ovat keskenään vuorovaikutuksessa. Tämän tutkimuksen tavoitteena oli selvittää suokasvillisuusyhteisöjen avulla vaikuttavatko resurssit tai häiriö (1) yhteisön lajimäärään (alfa-diversiteetti), (2) yhteisöjen väliseen lajistolliseen monimuotoisuuteen (beta-diversiteetti) ja (3) yhteisön lajikoostumukseen, sekä onko resurssilla ja häiriöllä niihin yhdysvaikutusta. Tutkittavana resurssina oli suon ravinnetaso, joita oli kaksi, rehevä ja karu. Tarkasteltavana häiriökäsittelyinä oli ojitus, jolla samoin oli kaksi tasoa, ojitettu ja luonnontilainen. Tarkastelin kysymyksiä kolmella eri suotyypillä (korvet, rämeet ja avosuot) sekä putkilokasvi- ja lehtisammalyhteisöillä erikseen. Toteutin tutkimuksen Metsähallituksen valtakunnallisen soiden ennallistamisen seurantaverkoston kasvillisuusseurantakohteilla. Rehevillä kohteilla oli poikkeuksetta enemmän lajeja kuin karuilla. Sen sijaan ojitus ei vaikuttanut lajimäärään. Myös beta-diversiteetti oli enimmäkseen rehevillä kohteilla korkeampi kuin karuilla, mutta ojituksen vaikutus beta-diversiteettiin ei ollut yksiselitteinen, vaan suunta vaihteli. Ojitettujen kohteiden lajikoostumus poikkesi luonnontilaisista, joten kohteilla on tapahtunut ojituksen myötä paikallisia sukupuuttoja sekä uusien lajien kolonisaatiota. Koska lajimäärä kuitenkin säilyi ojituksessa muuttumattomana, sukupuuttojen ja kolonisaatioiden määrä oli tasapainossa. Ero lajimäärässä karujen ja rehevien kohteiden välillä säilyi yhä lajikoostumuksen muututtua, joten häiriö ei muuttanut resurssien ja lajimäärän välistä suhdetta. Alfa- ja beta-diversiteetti eivät tässä tutkimuksessa osoittautuneet kovin hyödyllisiksi mittareiksi häiriön aiheuttaman yhteisömuutoksen tarkastelussa, sillä ne voivat säilyä muuttumattomana, vaikka yhteisön kaikki lajit vaihtuisivat. Erityisesti lajikoostumuksessa tapahtuneet muutokset saadaan näkyviin käyttämällä lajien läsnäoloon perustuvaa indeksiä.

UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ, Faculty of Mathematics and Science
Department of Biological and Environmental Science
Ecology and Evolutionary Biology

VUORI, H.: The effect of nutrient level and drainage on mire vegetation diversity and species composition

Master of Science Thesis: 28 p.

Supervisors: Prof. Janne Kotiaho, MSc Santtu Kareksela, MSc Tuomas Haapalehto

Inspectors: Prof. Mikko Mönkkönen, PhD Merja Elo

February 2012

Key Words: alpha diversity, beta diversity, disturbance, resources, species composition, species richness

ABSTRACT

There is temporal and spatial variation in species diversity, which has inspired ecologists to seek for factors defining species richness for centuries. Area, habitat heterogeneity, availability of energy and resources and various disturbances, among other things, have been found to have an effect on species diversity. Some of the processes acting on species diversity are still poorly known. Besides, the effect of a single factor can be hard to interpret as many factors interact with each other. The aim of this study was to find out by observing mire vegetation communities, whether resources or disturbance have an effect on (1) species richness of community (alpha diversity), (2) variation in species diversity among communities (beta diversity) and (3) species composition of community, and whether resources and disturbance have a joint effect on them. Nutrient level of the mire was the resource of interest, and it had two levels, rich and poor. The disturbance treatment under examination was drainage for forestry, which also had two levels, drained and pristine. I studied the questions with three different mire vegetation types (spruce mires, pine mires and fens) and separately for vascular plants and mosses. I carried out the study on vegetation study sites of the National Peatland Restoration Monitoring Network established by Metsähallitus. In all cases there were more species on nutrient rich than on nutrient poor sites. On the contrary, drainage had no effect on species richness. Beta diversity also was mostly higher on nutrient rich than on nutrient poor sites, but drainage had no unambiguous effect on beta diversity, and direction varied. Species composition of drained sites differed from that of pristine sites, so local extinctions and colonization of new species have taken place as a result of drainage. As drainage had no effect on species richness, numbers of extinctions and colonizations were in balance. The difference in species richness between nutrient rich and nutrient poor sites still remained after a change in species composition, so disturbance did not alter the relationship between resources and species richness. In this study, neither alpha nor beta diversity proved to be a very useful indicator of community change following disturbance, as they can remain unchanged even when all the species in a community change. Particularly changes in species composition are revealed by using an index based on presence-absence data.

Sisältö

1. JOHDANTO	5
2. AINEISTO JA MENETELMÄT	8
2.1. Tutkimuskohteet ja asetelma.....	8
2.2. Seuranta-alat.....	10
2.3. Aineiston käsittely ja tilastollinen analyysi	12
2.4. Tulosten tulkinnassa huomioitavaa	14
3. TULOKSET	16
3.1. Kohdekohtainen lajimäärä (alfa-diversiteetti)	16
3.2. Kohteiden välinen monimuotoisuus (beta-diversiteetti).....	18
3.3. Yhteisön lajikoostumus	20
4. TULOSTEN TARKASTELU	20
4.1. Päätulosten yhteenveto	20
4.2. Kohdekohtainen lajimäärä (alfa-diversiteetti)	21
4.3. Kohteiden välinen monimuotoisuus (beta-diversiteetti).....	23
4.4. Yhteisön lajikoostumus	23
4.5. Johtopäätökset	24
Kiitokset	26
Kirjallisuus	26

1. JOHDANTO

Ekologit ovat havainneet jo vuosisatoja sitten eliölajien runsauden vaihtelevan ajallisesti ja paikallisesti (esim. Bates 1862). Lajien epätasainen jakautuminen on toiminut monien ekologien tutkimuksellisenä innoittajana. Biologisen monimuotoisuuden eli biodiversiteetin vaihteluun vaikuttavat lukuisat eri tekijät, ja yksi ekologian haastavimmista ja mielenkiintoisimmista tutkimusaloista onkin ollut selvittää malleja ja gradientteja, joita eri tekijät noudattavat paikallisessa tai laajemmassa mittakaavassa.

Biodiversiteetillä viitataan eri biologisilla organisaatiotasoilla esiintyvään vaihteluun (Gaston & Spicer 2004). Tämä sisältää lajien sisäisen geneettisen monimuotoisuuden, lajistollisen monimuotoisuuden eli lajien määrän sekä kokonaisten ekosysteemien monimuotoisuuden. Tyypillisesti biodiversiteetistä puhuttaessa tarkoitetaan lajirunsausta eli lajien määrää. Lajimäärän on havaittu olevan hyvä biodiversiteetin mittari, koska se usein korreloi positiivisesti monimuotoisuuden muiden osa-alueiden (geneettinen ja ekosysteemien diversiteetti) kanssa (Gaston & Spicer 2004, Vellend & Geber 2005, Pino ym. 2000); toisaalta lajimäärän ja geneettisen monimuotoisuuden välillä saattaa olla myös negatiivinen riippuvuusuhde (Kahilainen ym., julkaisematon). Yksin lajien määrä ei kuitenkaan kerro kaikkea lajien monimuotoisuudesta toisten lajien ollessa runsaita ja toisten harvalukuisia. Myös lajien runsaussuhteiden voidaan ajatella olevan osa biodiversiteettiä (esim. (Magurran 2004, Begon ym. 2005). Monimuotoisuutta voidaan lisäksi tarkastella eri mittakaavoissa. Alfa-diversiteetistä puhuttaessa viitataan yhteisön sisäiseen lajimäärään paikallisessa mittakaavassa, kun taas gamma-diversiteetillä tarkoitetaan alueellista (maisematason) lajimäärää (Whittaker 1972). Beta-diversiteetti puolestaan kuvaa paikallisen ja alueellisen lajimäärän välistä suhdetta; se kuvaa yhteisöjen välistä monimuotoisuutta, toisin sanoen yhteisöjen välistä eroa lajimäärässä joko tilassa tai ajassa. On syytä huomata, että yhteisön lajimäärä (alfa-diversiteetti) sekä yhteisöjen välinen monimuotoisuus (beta-diversiteetti) saattavat säilyä muuttumattomana, vaikka yhteisön kaikki lajit vaihtuisivat esimerkiksi häiriössä.

Lajirunsauden vaihtelevia gradientteja on pyritty selittämään monien teorioiden avulla. Hubbell (2001) on esittänyt, että suurin osa yhteisöjen lajikoostumuksen ja -runsauden vaihtelusta kyetään selittämään satunnaisvaihtelun avulla, matemaattisten lainalaisuuksien pohjalta. Tämän ekologisen neutraaliteorian mukaan mitkään tietyt ekologiset prosessit eivät määrittele alueen lajirunsausta. Tutkimus on kuitenkin perinteisesti painottunut ympäristössä ajallisesti ja paikallisesti vaihtelevien tekijöiden vaikutuksiin yhteisöjen lajirunsauden muodostumisessa. Monimuotoisuuteen kulloinkin vaikuttavat tekijät riippuvat vahvasti tarkastelumittakaavasta, sillä globaalilla ja paikallisella tasolla toimivat osin erilaiset prosessit (Gaston 2000, Whittaker ym. 2001). Makroekologiset tekijät (leveysaste, korkeus merenpinnasta, ilmasto, pinta-ala ja energia - Rohde 1992, Rosenzweig 1995, Wright 1983, Svararsson ym. 1993, Patterson ym. 1998, Field ym. 2009) toimivat globaalissa mittakaavassa, ja vaikuttavat osaltaan lajirikkauden maailmanlaajuisiin gradientteihin. Paikallistason tekijöiden (mm. habitaatin heterogeenisyys, energia ja resurssit, pinta-ala, häiriöt, bioottiset vuorovaikutukset - Wright 1983, MacArthur 1984, Rosenzweig 1995, Gould & Walker 1997, Connell 1978, Shurin & Allen 2001) avulla puolestaan voidaan selittää pienipiirteisempää vaihtelua niiden alueiden välillä, joilla makroekologiset prosessit vaikuttavat samalla tavalla. Yksittäisen tekijän vaikutusta monimuotoisuuteen voi olla vaikea tulkita, sillä eri tekijät ovat keskenään vuorovaikutuksessa (Wright 1983, Wilson & Tilman 2002). Lisäksi lajirunsaus ja ekosysteemin toiminta vaikuttavat toinen toisiinsa (Loreau 2010), mikä hankaloittaa vaikutusten tulkintoja entisestään.

Resurssien vaikutus lajimäärään on yksi tutkituimpia ekosysteemien ja biodiversiteetin välisiä vuorovaikutuksia. Resurssilla tarkoitetaan kaikkia ympäristön osatekijöitä, joita eliö voi hyödyntää ja samalla kuluttaa eli ottaa muilta pois (Tilman 1982, Tirri 2001). Resurssien rajallisuus johtaa eliöiden väliseen kilpailuun. Eliöiden kannalta rajoittavia resursseja ovat mm. saatavilla oleva energian määrä (valo, lämpö, kemiallinen energia), vesi sekä ravinteet. MacArthur (1984) on kuvannut lajirikkauden ja resurssien suhdetta yhteisössä yksinkertaisella mallilla. Yhteisön saatavilla olevia resursseja kuvataan janalla, joka on R yksikköä pitkä (jonka pituus on R). Kukin laji käyttää osansa resurssista, ja tätä janan osuutta kuvataan sen ekolokeron leveydellä n . Resurssijanalle mahtuu enemmän lajeja, jos (1) resurssien määrä on suurempi, (2) lajit ovat pidemmälle erikoistuneita resurssien käytössään, (3) lajien ekolokerot asettuvat päällekkäin, tai jos (4) resurssit hyödynnetään tehokkaammin yhteisön ollessa saturoituneempi. Näiden mekanismien avulla pystytään selittämään huomattava osa lajistollisen monimuotoisuuden alueellisesta vaihtelusta.

Energia on keskeinen erityisesti lajirunsauden maailmanlaajuisiin gradientteihin vaikuttava resurssi. Saatavilla olevan energian määrä voi rajoittaa lajirunsautta (Wright 1983), ja lajimäärä yleensä kasvaakin saatavilla olevan energiamäärän kasvaessa (esim. Srivastava & Lawton 1998). Tämä lajimäärän ja energian suhde (SER, species-energy relationship) voidaan johtaa suoraan lajimäärän ja pinta-alan suhteesta (SAR, species-area relationship – esim. Rosenzweig 1995) ja saarimaantieteellisestä tasapainomallista (MacArthur & Wilson 1967) korvaamalla pinta-ala energialla (Wright 1983). Itse asiassa SAR-hypoteesia voidaan pitää SER-hypoteesin erikoistapauksena, sillä saatavilla olevan energian määrä selittää jopa 70–80 % lajimäärän vaihtelusta ja tämä selitysaste on korkeampi kuin pelkän pinta-alan (Wright 1983).

Empiirisissä tutkimuksissa on havaittu lajimäärän joko kasvavan lineaarisesti resurssimäärän kasvaessa, tai ensin kasvavan ja sitten laskevan (Waide ym. 1999, Mittelbach ym. 2001). Esimerkiksi Currie (1991) havaitsi puulajien rikkauden kasvavan potentiaalisen evapotranspiraation kasvaessa - tässä tapauksessa potentiaalista evapotranspiraatiota on käytetty saatavilla olevan energian epäsuorana mittarina. Cornwell ja Grubb (2003) puolestaan huomasivat kasvien lajirikkauden ensin nousevan ja sitten laskevan maaperän ravinnemäärän lisääntyessä. Eräissä kokeellisissa tutkimuksissa on huomattu lajirikkauden jopa laskevan resurssimäärän noustessa. Tilman (1987) huomasi, että tyypellä lannoitetulla niityllä lajirikkaus oli alhaisempi kuin lannoittamattomalla. Tämä voi johtua siitä, että ravinteiden runsas saatavuus suosii tuotteliaimpien lajien populaatioiden nopeaa kasvua sillä seurauksella, että muiden lajien osuus biomassasta vähenee. Kasvien lajimäärän on havaittu laskevan ravinnemäärän noustessa myös monissa muissa tutkimuksissa, joissa ravinnemäärää on kokeellisesti manipuloitu (Gough ym. 2000). Kuten muidenkin lajimäärään vaikuttavien tekijöiden kohdalla, myös resurssien ja lajimäärän suhde riippuu vahvasti tarkasteluskaalasta (Currie 1991, Waide ym. 1999). Lisäksi on havaittu, että resurssien saatavuus ja lajimäärä voivat vaikuttaa toisiinsa samanaikaisesti (Cardinale ym. 2006), mikä hankaloittaa tulkintaa.

Myös erilaiset häiriöt vaikuttavat yhteisön lajirunsauteen. Elinympäristöjen tuhoutuminen ja ekosysteemien häiriö ihmistoiminnan seurauksena ovat nykyään suurimpia biodiversiteettiä vähentäviä tekijöitä (Tilman ym. 1994). Townsend ja Hildrew (1994) määrittelevät häiriön suhteellisen kertaluontoiseksi tapahtumaksi, joka poistaa organismeja ja vapauttaa tilaa tai muita resursseja muille yksilöille. Pickettin ja Whiten (1985) määritelmä on laajempi: häiriö on tapahtuma, joka häiritsee ekosysteemin, yhteisön tai populaation rakennetta vaikuttamalla joko tilan tai ravintoresurssien saatavuuteen, tai muuttamalla fyysistä ympäristöä. Luontaisten häiriöiden kuten myrskynkaatojen tai

metsäpalojen lisäksi myös ihminen aiheuttaa ekosysteemeille erilaisia häiriöitä (Hannah ym. 1994) – näihin voidaan lukea mm. soiden metsäojitukset.

Tavallisesti häiriötä seuraa ekologinen sukkessio, eli eliöyhteisön tiettyyn suuntaan kehittyvä ajallinen muutos (Tirri 2001). Keskitiheiden häiriöiden hypoteesin (Connell 1978) mukaan lajirikkaus on suurimmillaan yhteisöissä, joissa ilmenee intensiteetiltään kohtuullisia häiriöitä keskimääräisellä tiheydellä, sillä säännöllinen häiriö estää tiettyjen lajien dominoimisen yhteisössä, ja näin ollen yhteisö sisältää niin pioneeri- kuin kliimaksivaiheen lajeja. Usein sattuva tai voimakas häiriö palauttaa yhteisön sukkession alkuvaiheeseen, jolloin vain muutamat pioneerilajit ehtivät asettua paikalle ennen seuraavaa häiriötä. Jos taas häiriöitä tapahtuu erittäin harvoin, yhteisön lajimäärä vähenee lajienvälisen kilpailun lisääntyessä ja pioneerilajien korvautuessa kliimaksivaiheen lajeilla. Esimerkiksi keskimääräisen laidunnuspaineen on havaittu ylläpitävän suurempaa lajikirjoa kuin alhaisen tai runsaan laidunnuksen (Mwendera ym. 1997). Toisaalta ihmisen aiheuttama häiriö ei välttämättä palauta yhteisöä luontaisen sukkession alkuvaiheeseen, vaan voi ohjata ekosysteemiä luontaisesta sukkessiosta poikkevaan tilaan. Tällöin häiriö voi luoda uudenlaisen elinympäristön, jolle ei ole kehittynyt oman sukkessiovaiheensa lajistoa, vaan lajisto voi sisältää useampaan eri ekosysteemiin sopeutuneita lajeja.

Häiriön ja sukkession vaikutukset lajimäärään riippuvat jälleen tarkastelumittakaavasta. Jos alue koostuu eri sukkessiovaiheissa olevista laikuista, diversiteetti on suurempi kuin jos alueella on tapahtunut suuri, yhtenäinen häiriö. Toisin sanoen useita eri sukkessiovaiheita sisältävän alue on heterogeenisempi habitaatti (Gould & Walker 1997). Toisaalta myös erilaisten häiriöiden järjestys voi vaikuttaa lopputulokseen yhteisön lajimäärässä ja -koostumuksessa (Fukami 2001).

Ekosysteemiin kohdistuva häiriö voi vaikuttaa resurssien ja lajimäärän väliseen suhteeseen. Wilson ja Tilman (2002) tutkivat häiriön ja tyypen määrän vaikutusta kasvien lajirikkauteen neljällä eri käsittelytasolla. Kun tyyppiä ei lisätty lainkaan tai sitä lisättiin vain vähän, lajirikkaus oli suurimmillaan keskimääräisellä häiriötiheydellä, sillä yksivuotiset kasvit pääsivät valtaamaan tilaa monivuotisilta. Kahdella korkeammalla tyyppikäsittelyllä lajirikkaus ei lisääntynyt häiriötiheyden muuttuessa, sillä kilpailukyvyltään vahvimmat kasvit valtasivat alaa biomassallaan. Dynaamisen tasapainon hypoteesin (Huston 1979) mukaan populaatiokokoon vaikuttavien häiriöiden frekvenssi ja häiriön jälkeinen populaatiokokojen kasvunopeus yhdessä määrittelevät yhteisön lajirunsauden. Hypoteesi ennustaa energian saatavuuden vaikuttavan häiriön ja lajirikkauden väliseen riippuvuuteen siten, että häiriöstä toipuminen on nopeampaa yhteisöissä, joissa energiaa on enemmän saatavilla (Evans ym. 2005). Tämä johtuisi siitä, että populaatiokokojen nopeamman kasvun johdosta ne olisivat vähemmän aikaa alttiita sukupuutolle (Evans ym. 2005). Toisaalta saatavilla olevan energiamäärän edelleen kasvaessa populaatiokokojen nopeampi kasvu voi johtaa poissulkevan kilpailun lisääntymiseen, mikä puolestaan vähentää lajirikkautta (Huston 1979, Tilman 1987).

Resurssien vaikutus on ehkä suurin yksittäinen monimuotoisuutta säätelevä tekijä, ja toisaalta ekosysteemeihin ihmistoiminnan seurauksena kohdistuva häiriö on silmiinpistävin monimuotoisuutta uhkaava tekijä. Tutkimukseni tarkoituksena oli selvittää, 1) riippuko yhteisön kohdekohtainen lajimäärä (alfa-diversiteetti) resursseista tai häiriöstä sekä onko resursseilla ja häiriöllä lajimäärään yhdysvaikutusta; toisin sanoen vaikuttaako häiriö lajimäärään eri lailla, kun tarkasteltavien yhteisöjen lähtökohtaiset resurssimäärät ovat erilaiset, 2) riippuko kohteiden välinen lajistollisen monimuotoisuuden vaihtelu (beta-diversiteetti) resursseista tai häiriöstä sekä onko resursseilla ja häiriöllä beta-diversiteettiin yhdysvaikutusta, sekä 3) riippuko yhteisön lajikoostumus resursseista tai häiriöstä sekä onko resursseilla ja häiriöllä lajikoostumukseen yhdysvaikutusta. Toteutin tutkimuksen suokasvillisuusyhteisöillä, ja käytin tutkittavana resurssina suon ravinnetasoa sekä häiriönä

ojitusta. Tutkin kysymyksiä kolmella eri suotyypillä (korvet, rämeet ja avosuot) sekä putkilokasvi- ja lehtisammalyhteisöillä erikseen. Tutkielmani tuottaa ekologista perustietoa monimuotoisuuden vaikuttavista tekijöistä. Lisäksi tuloksia hyödynnetään luonnonsuojelussa soiden ennallistamisen lähtötietona. Jos ymmärrämme ojituksen vaikutuksia lajistoon, voimme ennakoida ennallistamisen vaikutuksia sekä priorisoida ennallistamiskohteita.

2. AINEISTO JA MENETELMÄT

2.1. Tutkimuskohteet ja asetelma

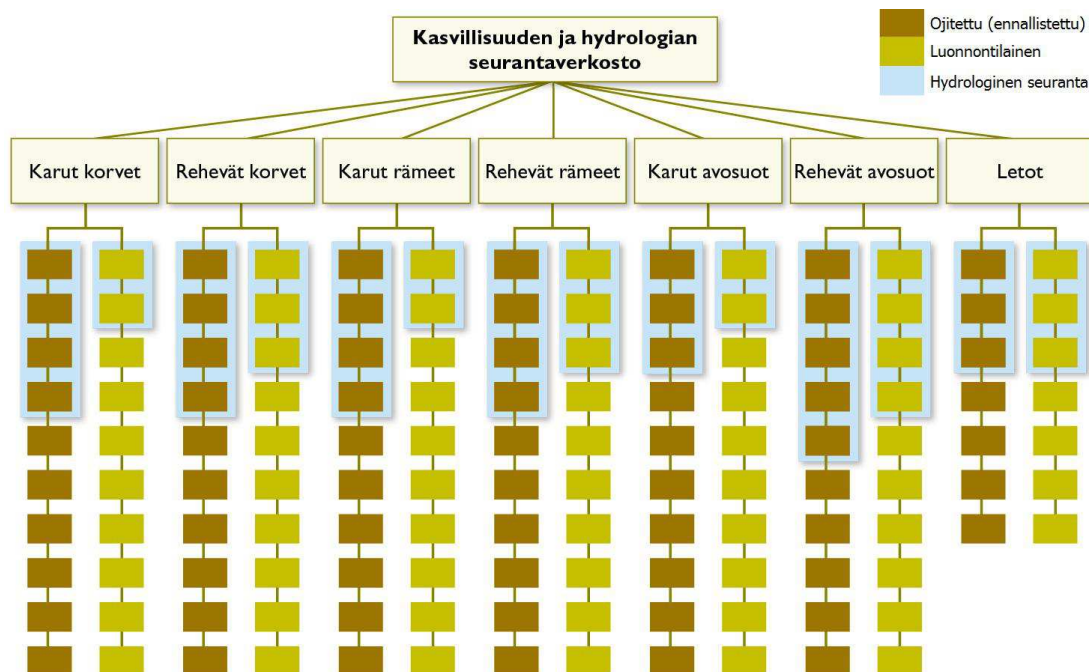
Toteutin tutkimuksen Metsähallituksen valtakunnallisen soiden ennallistamisen seurantaverkoston kasvillisuusseurantakohteilla. Verkoston tarkoituksena on seurata, miten ojitus ja ennallistaminen muuttavat soiden kasvillisuutta, ja palautuvatko luonnontilaisen suon rakennepiirteet ojitetulle suolle ennallistamisen jälkeen (Hyvärinen & Aapala 2009). Seurantaverkoston on perustanut Metsähallitus yhteistyössä Jyväskylän yliopiston ja Suomen ympäristökeskuksen kanssa. Ylläpidosta vastaa Metsähallituksen luontopalvelut yhteistyössä tutkimuslaitosten ja yliopistojen kanssa. Seurantakohteet sijaitsevat ympäri Suomen valtionmaiden suojelualueilla sekä suojeluohjelmakohteilla.

Tähän tutkimukseen sisältyi 115 kohdetta Metsähallituksen ennallistamisen seurantaverkoston kaikkiaan 134 kohteesta, joista 67 on ojitettu noin 50 vuotta sitten (häirityt systeemit) ja 67 on luonnontilassa olevia kontrollikohteita (ei-häirityt systeemit) (Kuvat 1 ja 2). Kaikki ojitetut kohteet tullaan myöhemmin ennallistamaan, ja osa niistä on jo ennallistettu. Sekä ojitetut että luonnontilaiset kohteet on jaettu neljään pääsuotyypin, korpiin, rämeisiin, avosoihin ja lettoihin (Kuva 1). Näiden pääsuotyyppien sisällä kohteet on edelleen luokiteltu ravinnetason mukaan kahteen ryhmään (resurssitasot). Kukin elinympäristötyyppi sisältää näin ollen kymmenen ojitettua kohdetta sekä kymmenen luonnontilaista kontrollikohdetta, lukuun ottamatta lettoja, jotka sisältävät vain seitsemän ojitettua sekä seitsemän luonnontilaista kohdetta. Jätin lettokohteet tutkimuksen ulkopuolelle, sillä asetelma ei ole niiden osalta tasapainoinen. Lisäksi jouduin pudottamaan viisi suunniteltua seurantakohtetta tutkimuksesta pois, sillä kahta ei ollut perustettu vielä kesän 2010 loppuun mennessä, ja kolme hylättiin puutteellisten kasvillisuutta koskevien tietojen vuoksi (Taulukko 1).

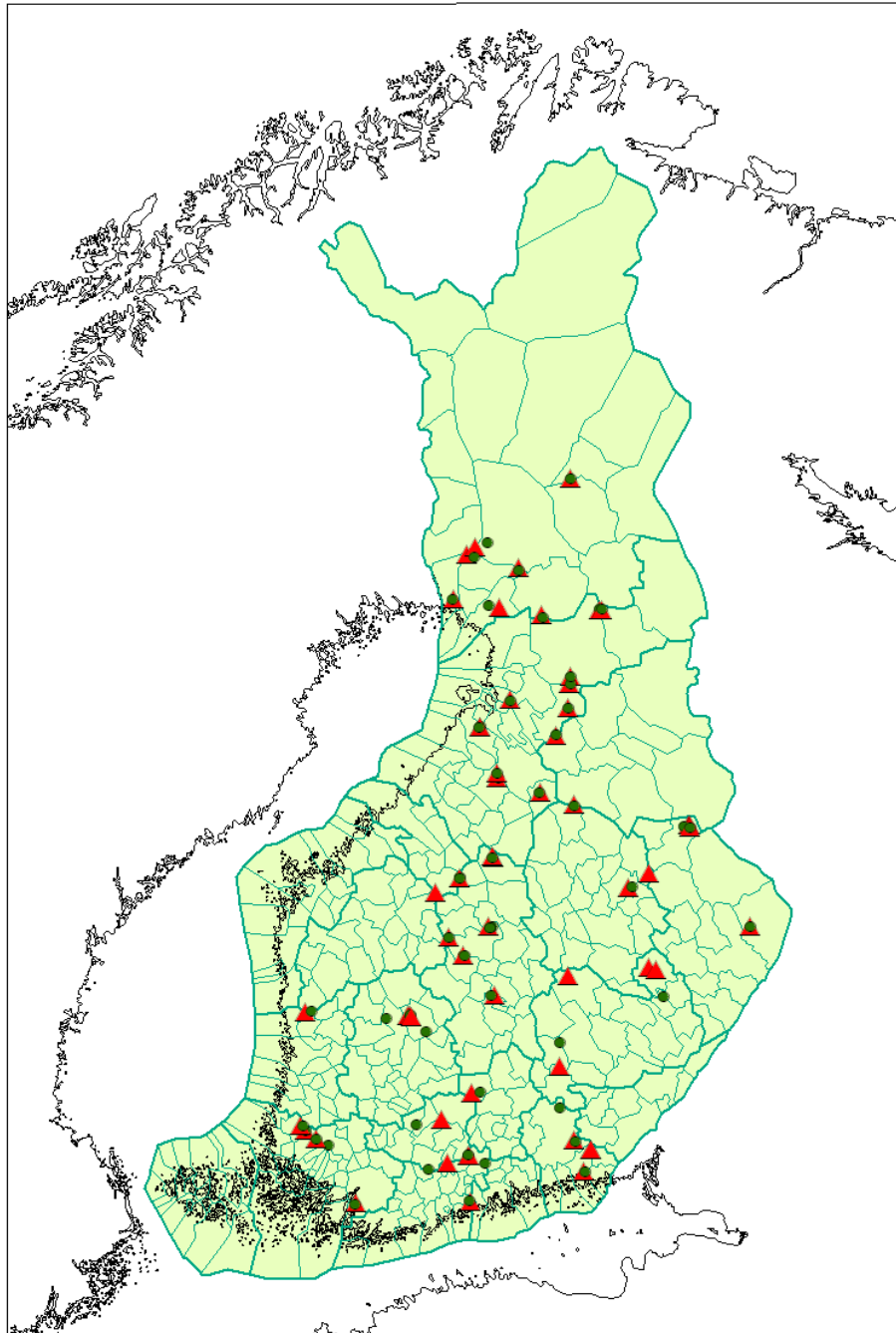
Koe- ja kontrollikohteet on valittu siten, että ne ovat toisistaan hydrologisesti riippumattomia; koekohteella tapahtuvat muutokset vesitaloudessa eivät vaikuta kontrollikohteen hydrologiaan, ja päinvastoin. Osa koe- ja kontrollikohdepareista sijaitsee samalla suokokonaisuudella, mutta ovat silti hydrologisesti itsenäisiä. Seurantaverkoston mukaan otetut kohteet edustavat tyyppillisimpiä, yleisimmän ennallistettuja suohabitaattityyppejä (Hyvärinen & Aapala 2009). Luonnontilaiset, keskiravinteiset korvet ovat suokasvillisuustyyppiltään lähinnä mustikkakorpia ja vastaavat ojitetut mustikkaturvekankaita tai muuttumia. Rehevät korvet sisältävät ruoho- ja heinäkorvia sekä ruohomustikkakorpia, ja vastaavia muuttumia tai turvekankaita. Karut rämeet ovat kasvillisuustyyppiltään isovarpu- ja tupasvillärämeitä sekä vastaavia muuttumia, kun taas rehevät rämeet ovat sararämeitä sekä näiden muuttumia. Luonnontilaiset, karut avosuot sisältävät lyhytkortisia, välipintaisia nevoja ja vastaavia muuttumia, rehevät avosuot taas ovat oligo- tai korkeintaan mesotrofisia suursaranevoja. Lettokohteet ovat lettorämeitä tai -korpia sekä näiden muuttumia.

Taulukko 1. Tutkimukseen sisältyvien kohteiden lukumäärä (N) kunkin suotyypin, käsittelyn ja ravinnetason mukaan määräytyvän ryhmän sisällä.

Suotyyppi	Käsittely	Ravinnetaso	N
Korpi	Ojitettu	Karu	10
		Rehevä	8
	Luonnontilainen	Karu	10
		Rehevä	9
Räme	Ojitettu	Karu	10
		Rehevä	10
	Luonnontilainen	Karu	10
		Rehevä	10
Avosuo	Ojitettu	Karu	10
		Rehevä	9
	Luonnontilainen	Karu	9
		Rehevä	10



Kuva 1. Metsähallituksen soiden ennallistamisen seurantaverkoston kasvillisuusseurantakohteet. Ruskeat laatikot kuvaavat ojitettuja/ennallistettuja kohteita, vihreät laatikot puolestaan luonnontilaisia kontrollikohteita. Kuvassa näkyy lisäksi sinisellä pohjavärillä hydrologiseen seurantaan kuuluvat kohteet, mutta ne eivät ole oleellisia tämän tutkimuksen kannalta. Kuva: © Metsähallitus 2011.



Kuva 2. Tutkimuskohteiden sijainnit. Punaiset kolmiot kuvaavat ojitettuja kohteita ja vihreät ympyrät luonnontilaisia kontrollikohteita. Pällekkäin osuvat symbolit ovat vierekkäisiä kohteita tai saman suon hydrologisesti itsenäisiä osia. Tutkimuskohteita on yhteensä 115. Karttapohja: © Maanmittauslaitos 2010.

2.2. Seuranta-alat

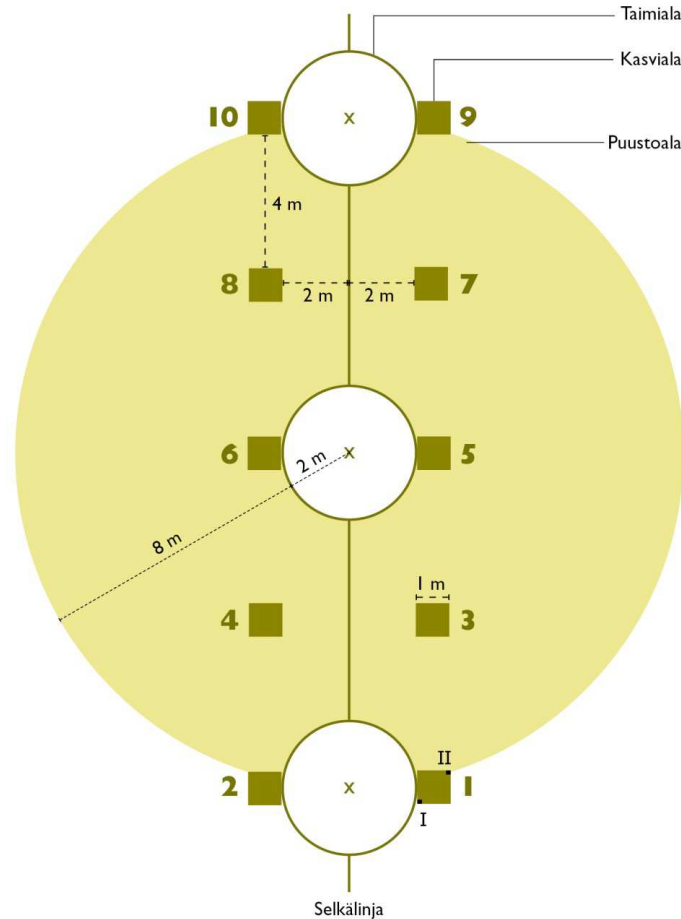
Seurantaverkoston kaikilla kohteilla on tehty ensimmäinen kasvillisuusseuranta ennen ennallistamista, jotta kohteita voidaan ennallistamisen jälkeen verrata lähtötilanteeseen muutosten toteamiseksi. Tutkimuksiin perustuu tähän aineistoon. Kohteiden perustaminen ja kasvillisuustietojen kerääminen aloitettiin vuonna 2007. Viimeiset tässä tutkimuksessa käytetyt kohteet on perustettu ja seurannat tehty kesällä 2010. Jatkossa

kasvillisuusseurannat tehdään ensimmäisen kerran kaksi vuotta ennallistamisen jälkeen, seuraavan kerran viisi vuotta ennallistamisen jälkeen, ja tästä eteenpäin aina viiden vuoden välein.

Kullekin ojitetulle (ennallistettavalle) kohteelle sekä luonnontilaiselle kontrollikohteelle on perustettu samanlaiset pysyvät seuranta-alat (Kuva 3). Seuranta-alat on sijoitettu ojitetuilla kohteilla saran alimmalle pinnalle ojien väliin, ja luonnontilaisilla kohteilla väli- tai väli-rimpipinnalle. Ojitetuilla kohteilla selkälinja on pyritty sijoittamaan siten, että se kulkee mahdollisimman keskellä sarkaa ojien suuntaisesti, ja sen etäisyys lähimmästä ojasta on vähintään 15 metriä. Luonnontilaisilla kohteilla selkälinja on sijoitettu mahdollisimman keskelle edustavaa suon osaa.

Kukin seuranta-ala sisältää kymmenen toisiinsa nähden systemaattisesti sijoitettua, yhden neliömetrin kokoista kasvillisuusruutua. Ruudut sijaitsevat kahdessa vierekkäisessä rivissä selkälinjan molemmin puolin, neljän metrin päässä toisistaan. Kunkin ruudun kaksi kulmaa on merkattu pysyvin nurkkakepein. Muun kuin väli- tai väli-rimpipinnan osuus ruudusta ei saa ylittää kymmentä prosenttia, eikä ruuduilla saa kasvaa isoja taimia tai puita. Ongelmatapauksissa ruutuja on jouduttu siirtämään, mikä on tapahtunut systemaattisesti seurantaohjeen mukaisesti (Hyvärinen ja Aapala 2009).

Ruuduilta on inventoitu kaikki niillä esiintyvät putkilokasvi- ja lehtisammallajit sekä arvioitu silmämääräisesti lajien ruutukohtaiset prosenttipeittävyydet. Jos lajia ei ole kyetty määrittämään maastossa, siitä on otettu näyte, ja näytteet on myöhemmin määritetty mikroskooppisesti. Peittävyydet on arvioitu prosentin tarkkuudella. Poikkeuksena ovat alle prosentin peittävät lajit, joiden kohdalla on käytetty 0,5 prosentin tarkkuutta. Kaikki alle puolen prosentin peittävyydet on merkitty arvolla 0,2 %. Tässä tutkimuksessa kuitenkin hyödynnettiin vain tietoa lajien läsnäolosta niiden runsauksien sijaan, sillä tieto läsnäolosta on vertailukelpoisempaa, ja olin kiinnostunut lajikoostumuksesta (ks. tulosten tarkastelu).



Kuva 3. Kasvillisuusseuranta-kohteen seuranta-ala. Kasvillisuusruudut on merkitty numeroin yhdestä kymmeneen. Kunkin kasvillisuusruudun kulmat on merkitty pysyvästi maastoon kuvan osoittamilla numeroilla I ja II. Seuranta-ala sisältää myös kuvassa näkyvät puusto- ja taimialat, mutta niitä ei käsitellä tekstissä, sillä niiltä kerättyä aineistoa ei hyödynnetä tässä tutkimuksessa. Kuva: © Metsähallitus 2011.

2.3. Aineiston käsittely ja tilastollinen analyysi

Tarkastelin aineistosta kohteiden kokonaislajimäärää (alfa-diversiteetti), kohteiden välistä lajistollista vaihtelevuutta (beta-diversiteetti) sekä lajikoostumusta. Käytin kohdekohtaisena lajimääränä eli alfa-diversiteettinä kultakin kohteelta löytyneiden putkilokasvien ja lehtisammalten kokonaislajimääriä. Kunkin kohteen kohdekohtainen lajimäärä on siis kaikkien kohteelta löytyneiden lajien määrä erikseen putkilokasveille ja lehtisammalille.

Luonnontilaistenkin kohteiden välillä on lajistollista vaihtelua saman suotyypin sisällä. Mittasin tätä kohteiden välistä monimuotoisuutta eli beta-diversiteettiä Whittakerin kaavalla

$$\beta_W = \frac{S}{\bar{\alpha}} \quad (1)$$

missä S on vertailtavien kohteiden kokonaislajimäärä, gamma-diversiteetti, ja $\bar{\alpha}$ on vertailtavien kohteiden lajimäärän keskiarvo (Magurran 2004). Kaavan oletuksena on vertailtavien kohteiden standardikoko. Laskin beta-diversiteetin arvon kunkin kohdeparin

välille jokaisen vertailtavan ryhmän sisällä. Tässä tapauksessa gamma-diversiteetti oli siis kahden kohteen kokonaislajimäärä, ja keskiarvo kahden vertailtavan kohteen lajimäärän keskiarvo. Ryhmät muodostuivat suotyypin, ravinnetason ja käsittelyn mukaisesti, joten niitä oli yhteensä kaksitoista: (1) karut, ojitetut korvet, (2) karut, luonnontilaiset korvet, (3) rehevät, ojitetut korvet, (4) rehevät, luonnontilaiset korvet, (5) karut, ojitetut rämeet, (6) karut, luonnontilaiset rämeet, (7) rehevät, ojitetut rämeet, (8) rehevät, luonnontilaiset rämeet, (9) karut, ojitetut avosuot, (10) karut, luonnontilaiset avosuot, (11) rehevät, ojitetut avosuot sekä (12) rehevät, luonnontilaiset avosuot. Näin ollen tein esimerkiksi karujen, ojitettujen korprien ryhmän sisällä 45 parien välistä vertailua (10 kohdetta, $\sum_{i=1}^9 i = \frac{9(9+1)}{2} = 45$). Tämä johtaa varianssianalyysissä beta-diversiteettiä analysoitaessa suurempaan otoskokoan kuin itse kohteita on: esimerkiksi korprien kohdalla analyysissä on mukana yhteensä 154 itsenäistä beta-diversiteetin arvoa, jolloin vapausteet ovat 1 ja 150 (Taulukko 5). Laskettaessa Whittakerin beta-diversiteetti kahden kohteen välille sen arvo vaihtelee yhdestä (kohteiden sisältäessä täsmälleen samat lajit) kahteen (kaikkien lajien erotessa kohteiden välillä). Maksimi-arvo kasvaa vertailtavien kohteiden määrän kasvaessa siten, että beta-diversiteetin suurin mahdollinen arvo on yhtä kuin vertailtavien kohteiden lukumäärä; tässä tapauksessa maksimi-arvo on kaksi. Laskin myös beta-diversiteetin arvot erikseen putkilokasveille ja lehtisammalille.

Käytin kaksisuuntaista varianssianalyysiä (2-ANOVA) selvittääkseni vaikuttavatko ojitus ja ravinnetaso kohdekohtaisesti lajimääriin (alfa-diversiteetti) sekä kohteiden välisen monimuotoisuuden vaihteluun (beta-diversiteetti). Kiinteinä faktoreina olivat käsittely, jolla oli kaksi tasoa (ojitettu ja luonnontilainen) sekä ravinnetaso, jolla samoin oli kaksi tasoa (karu ja rehevä). Sisällytin malliin myös käsittelyn ja ravinnetason yhdysvaikutuksen. Jos yhdysvaikutus oli merkitsevä, tutkin käsittelyn ja ravinnetason päävaikutukset erikseen yksinkertaisten vaikutusten avulla. Suoritin kaksisuuntaiset varianssianalyysit korvissa, rämeillä ja avosoilla putkilokasveille ja lehtisammalille erikseen, joten varianssianalyysijä oli sekä lajimäärän että beta-diversiteetin osalta kuusi: 1) korprien putkilokasvit, 2) korprien lehtisammalet, 3) rämeiden putkilokasvit, 4) rämeiden lehtisammalet, 5) avosoiden putkilokasvit sekä 6) avosoiden lehtisammalet. Käsittelin suotyypit erillisissä analyyseissä tulosten tulkinnan helpottamiseksi; jos suotyyppi olisi sisällytetty analyyseihin kolmantena kiinteänä faktorina, tulokset olisivat mutkistuneet huomattavasti kolmitieinteraktioiden vuoksi. Putkilokasvit ja lehtisammalet käsittelin omina ryhminään, sillä nämä lajiryhmät ovat ekologisesti hyvin erilaisia, jolloin myös niiden vasteet ravinnetasoon ja ojitukseen saattavat olla erilaiset.

Kaksisuuntaisen varianssianalyysin oletuksena on, että aineisto noudattaa normaalijakaumaa, ja että vertailtavien ryhmien varianssit ovat yhtä suuret. Quinn ja Keough (2002) suosittelivat tarkastelemaan normaalisuusoletuksen toteutumista testien sijaan kuvista, samoin kuin varianssien yhtäsuuruusoletusta Levenen testin sijaan vertailemalla varianssin arvoja ryhmien välillä. Jos erot variansseissa ryhmien välillä eivät ole moninkertaisia, tyypin I virheen esiintymistodennäköisyys ei kasva merkittävästi (Quinn and Keough 2002). Lajimäärien osalta aineisto täytti varianssianalyysin oletukset kaikkien tarkasteltavien ryhmien osalta yhtä poikkeusta lukuun ottamatta. Korvissa putkilokasvien osalta erot variansseissa ryhmien välillä olivat moninkertaisia, joten käytin korprien putkilokasveja koskevissa analyyseissä ln-muunnettua aineistoa. Beta-diversiteettien osalta aineisto täytti edellä mainitut oletukset kaikissa ryhmissä, eikä muunnoksia tarvittu.

Tutkin ravinnetason ja ojituksen vaikutusta sekä niiden mahdollista yhdysvaikutusta yhteisön lajikoostumukseen parametrittomalla monimuuttujavarianssianalyysillä (NPMANOVA) (Anderson 2001). Perinteisen monimuuttujavarianssianalyysin oletukset ovat useimpiin ekologisiin yhteisöaineistoihin liian tiukat: se olettaa aineiston noudattavan

normaalijakaumaa, vertailtavien ryhmien varianssien olevan yhtä suuret sekä vastemuuttujien (lajien) riippuvuuksien olevan lineaarisia. Käytettäessä parametritonta monimuuttujavarianssianalyysiä aineiston ei tarvitse täyttää vastaavia oletuksia. Toisin kuin useimmat yhteisöaineistojen tarkastelussa käytetyt monimuuttujamenetelmät, parametriton MANOVA mahdollistaa usean faktorin samanaikaisen tarkastelun ja näin ollen myös yhdysvaikutusten tulkitsemisen. Lisäksi sen etuna on mahdollisuus käyttää euklidisen etäisyyden lisäksi mitä tahansa muuta etäisyydsmittaa.

Parametrittoman monimuuttujavarianssianalyysin perustana oli yhteisömatriisi, jossa on ilmaistu kunkin lajin läsnäolo arvolla yksi (laji on läsnä) tai nolla (laji puuttuu) kullakin kohteella. Käytin kohteiden välisen etäisyydsmatriisin laskemiseen klassista Sørensenin indeksiä

$$S_{clas} = \frac{2A}{2A+B+C} \quad (2)$$

missä A on kahdelle verrattavalle kohteelle yhteisten lajien lukumäärä, B on verrattavan parin ensimmäiselle kohteelle ainutlaatuisten lajien lukumäärä ja C on verrattavan parin toiselle kohteelle ainutlaatuisten lajien lukumäärä (Magurran 2004). Indeksien arvo vaihtelee nolasta (kaikkien lajien erotessa kohteiden välillä) yhteen (kohteiden sisältäessä täsmälleen samat lajit). Suoritin myös monimuuttujavarianssianalyysin korvissa, rämeillä ja avosoilla putkilokasveille ja lehtisammalille erikseen, joten erillisiä analyysejä oli varianssianalyysin tavoin kuusi. Monimuuttujavarianssianalyysistä varten koasetelman tulee olla tasapainoinen (Hammer ym. 2001). Koska jouduin jättämään viisi kohdetta pois alkuperäisestä, tasapainoisesta koasetelmasta (ks. kpl 2.1), joissain ryhmissä kohteita oli vähemmän kuin kymmenen (Taulukko 1). Tämän vuoksi poistin satunnaisesti taulukkolaskentaohjelman satunnaislukugeneraattoria käyttäen korpi- ja avosuokohteiden NPMANOVA-analyysistä varten tarvittavan määrän kohteita muista ryhmistä pienimmän ryhmän mukaan. Korpikohteita oli näin ollen parametrittomassa monimuuttujavarianssianalyysissä 32 (kahdeksan kussakin ryhmässä) ja avosoiita 36 (yhdeksän kussakin ryhmässä). Rämeiden osalta koasetelma oli valmiiksi tasapainoinen, joten kohteita oli täydet 40.

Suoritin kaksisuuntaiset varianssianalyysit (2-ANOVA) ohjelmalla SPSS 16.0 for Windows. Whittakerin beta-diversiteetit laskin ohjelmalla PAST Paleontological Statistics 2.10 (Hammer ym. 2001). Myös parametrittomat monimuuttujavarianssianalyysit (NPMANOVA) suoritin PAST-ohjelmalla.

2.4. Tulosten tulkinnessa huomioitavaa

Tutkielmassani olen käyttänyt termiä ravinnetaso. Tarkkaan ottaen ravinnetasolla viitataan tässä tutkimuksessa trofiatasoon, joka kertoo johtokyvyn, happamuuden ja kalkkipitoisuuden vaihtelusta (Kaakinen ym. 2008, Tahvanainen 2004). Trofiataso kuvaakin ravinteiden saatavuutta, ei niinkään niiden määrää (Rydin ym. 2006, Vitt ja Wieder 2009). Rehevillä kohteilla ravinteet ovat siis paremmin kasvien saatavilla kuin karuilla soilla, mikä teoriassa merkitsee myös potentiaalisesti suurempaa primaarituotantoa. Suotyypin vaikutuksesta primaarituotantoon on kuitenkin ristiriitaista tietoa; joissain lähteissä on todettu trofiatason korreloivan tuotannon kanssa (Rydin ym. 2006), toisissa taas ei (Tahvanainen 2004, Vitt & Wieder 2009). Toisaalta eutrofisilla soilla korkea pH saattaa ruveta jopa rajoittamaan ravinteiden saatavuutta kalsiumin sitoessa fosforia itseensä (Rydin ym. 2006). Trofiatasoa ei määritetä suoveden kemiallisten ominaisuuksien, vaan tiettyjen ilmentäjälajien läsnäolon perusteella. Kaiken kaikkiaan tutkittaessa tuotannon tai resurssien vaikutusta monimuotoisuuden eri osa-alueisiin käytettävään termistöön tulisi kiinnittää huomiota. Kirjallisuudessa käytettävien muuttujien

sekä termien kirjo on valtava, mikä on ongelma tällä tieteen kentällä. Empiirisissä tutkimuksissa käytetään vaihtelevasti tuotannon ns. komponentti- tai surrogaattimuuttujia (Waide ym. 1999). Esimerkiksi energian saatavuutta on mitattu aurinkoenergiaa kuvaavilla muuttujilla kuten lämpötila, säteilyenergia pinta-alayksikköä kohti tai potentiaalinen kokonaishaihdunta, sekä erilaisilla tuotantoa kuvaavilla muuttujilla kuten todellinen kokonaishaihdunta, nettoprimaari tuotanto, normalisoitu kasvillisuusindeksi, lehtipinta-ala ja systeemiin virtaavan energian määrä (esim. $\text{mgC}/\text{m}^2/\text{vuosi}$) (Evans ym. 2005, Mittelbach ym. 2001). Tutkijan tuleekin kiinnittää huomiota siihen, mitä kulloinkin käytettävä muuttuja tarkkaan ottaen kuvaa.

Suurin osa ojitetuista tutkimuskohteista on muuttumia (ojituksen jälkeinen vaihe, jossa metsälajisto on jo selvästi yleistynyt, mutta ei vielä vallitsevaa) ja pitkällä aikatahtämällä kohteiden suokasvillisuus tulee edelleen vähenemään ainakin osan kohteista muuttuessa turvekankaiksi (vaihe, jossa metsälajisto on vallitsevaa). Tämän vuoksi häiriön kauaskantoinen vaikutus kasvillisuusyhteisöihin ei vielä ole nähtävissä. Toisaalta noin viisi vuosikymmentä kestänyt ekosysteemin häiriö on kohteilla esiintyvien kasvipopulaatioiden kannalta pitkä aika. Monien lajien populaatiokoot laskevat jyrkästi ja lajit ajautuvat paikalliseen sukupuuttoon jo ensimmäisten ojituksen jälkeisten vuosien aikana. Lisäksi tulee huomioida, että tutkimus ei ole aito kokeellinen tutkimus (manipulaatio), jossa osalle kohteista olisi suoritettu käsittely (tässä tapauksessa ojitus) kontrolloiduissa olosuhteissa. Kyseessä on niin sanottu vertaileva tutkimus, jossa pyritään selvittämään tietyn tekijän vaikutusta haluttuun vastemuuttujaan. Vertailevan tutkimuksen potentiaalinen ongelma on, että käsittelyä ei ole satunnaistettu kohteille. Ojitetut kohteet on ennalta valittu, ja niillä voi olla lähtökohtaisesti jokin systemaattinen ero verrattuna luonnontilaisiin.

Suoseurantaverkostoon sisällytettyjen kohteiden valinnassa on jonkin verran suotyypistä riippuvaa vaihtelua. Rehevät rämeet ovat yhdistelmätyyppejä (sararämeitä) kaikkien muiden suotyyppien edustaessa tavallisia suokasvillisuustyyppieitä. Yhdistelmätyypillä on kahden eri suokasvillisuustyyppin piirteitä, mikä tekee siitä muita suotyyppieitä monipuolisempaa. Toisaalta tulee muistaa, että suokasvillisuustyyppit eivät eroa toisistaan selvärajaisesti, vaan vaihettuvat luonnossa toisikseen ilman jyrkkiä rajoja. Luontotyyppien luokittelu on vain ihmisen luoma väline helpottamaan luonnon ymmärtämistä, eikä siten aito luonnonilmiö (Lamarck 1809).

Ruutujen asetelun suhteen tulee huomioida, että koealoilla ruudut on aina asetettu saroille ojien sijaan, sillä niiltä on paras mitata ennallistamisen vaikutusta yhteisötasolla. Ojien kohdalla tapahtuu kuitenkin suurin muutos. Toisaalta suurin osa suon pinta-alasta on sarkaa, jolloin ruutujen asettaminen saroille antaa paremman kokonaiskuvan lajistosta. Ojitus on laaja-alainen ekosysteemitason häiriö, jonka vaikutus ulottuu laajalle alueelle itse ojien ulkopuolelle.

Tutkimuksen aineisto on peräisin valtakunnallisesta seurantaverkostosta, jonka perustamiseen ovat osallistuneet useat ihmiset vuosien varrella. Näin ollen kasvillisuusinventointien taso on väistämättä vaihteleva. Inventoijan mahdollista vaikutusta ei ole huomioitu tutkielmani analyyseissä. Toisaalta usean eri ihmisen osallistuminen seurantojen tekemiseen vähentää systemaattisen harhan mahdollisuutta aineistossa, sekä vahvistaa merkitsevien tulosten luotettavuutta. Jos seurantojen tekoon on osallistunut useita ihmisiä, ja selittävällä muuttujalla ei ole merkitsevää vaikutusta tutkittavaan vastemuuttujaan, ei voida varmistua siitä, onko selittävän muuttujan vaikutus hukkunut eri inventoijien aiheuttamaan satunnaisvaihteluun. Jos kuitenkin selittävällä muuttujalla havaitaan olevan merkitsevä vaikutus vastemuuttujaan, usean inventoijan mukanaolo on vahvuus, sillä kiinnostuksen kohteena olevan muuttujan vaikutus on yhä nähtävissä satunnaisvaihtelusta huolimatta. Toinen seurantakertojen välistä vaihtelua mahdollisesti

aiheuttava tekijä on rahkasammalten haastavuus lajiryhmänä. Etenkin maastossa ilman mikroskooppista tarkastelua määritettyjen lajien identiteeteissä saattaa olla vaihtelua seurantakertojen välillä. Seurantakohteilta on kuitenkin kerätty laajamittainen toistoaineisto, jonka avulla saadaan tietoa eri inventointikertojen välisestä vaihtelusta samalla kohteella. Aineistoa ei ole vielä analysoitu, mutta valmistuessaan analyysit antavat tietoa tulosten luotettavuudesta.

3. TULOKSET

Kaikissa analyyseissä jokainen suotyyppi analysoitiin erikseen sekä putkilokasvien että lehtisammalten osalta. Näin ollen jokaisen vastemuuttujan (lajimäärä, beta-diversiteetti ja lajikoostumus) kohdalla käsitellään kuusi analyysiä. Raportoin tulokset kunkin vastemuuttujan kohdalla seuraavassa järjestyksessä: ravinnetason ja ojituksen vaikutus sekä niiden yhdysvaikutus 1) korpien putkilokasveihin, 2) rämeiden putkilokasveihin, 3) avosoiden putkilokasveihin, 4) korpien lehtisammaliin, 5) rämeiden lehtisammaliin ja 6) avosoiden lehtisammaliin.

3.1. Kohdekohtainen lajimäärä (alfa-diversiteetti)

Putkilokasvien lajimäärä oli korkeampi rehevissä kuin karuissa korvissa (Taulukot 2 ja 3, Kuva 4A). Ojituksella ei ollut vaikutusta lajimäärään, eikä ravinnetasolla ja ojituksella ollut myöskään yhdysvaikutusta. Samoin kuin korvissa, myös rämeillä putkilokasvien lajimäärä oli rehevillä kohteilla karuja kohteita korkeampi (Taulukot 2 ja 3, Kuva 4B). Rämeillä myös ojitus vaikutti lajimäärään, ja lisäksi ravinnetasolla ja ojituksella oli yhdysvaikutus: karuilla rämeillä ojitettujen ja luonnontilaisten kohteiden välillä ei ollut eroa lajimäärässä (yksinkertaisten vaikutusten testi, $F_{1,36}=0,00$; $P=1,000$), mutta rehevillä rämeillä luonnontilaisten kohteiden lajimäärä oli korkeampi kuin ojitettujen kohteiden ($F_{1,36}=9,36$; $P=0,004$). Korpien ja rämeiden tavoin myös avosoilla lajimäärä oli rehevillä kohteilla korkeampi kuin karuilla kohteilla (Taulukot 2 ja 3, Kuva 4C). Ojitus ei vaikuttanut lajimäärään, eikä ravinnetasolla ja ojituksella ollut yhdysvaikutusta.

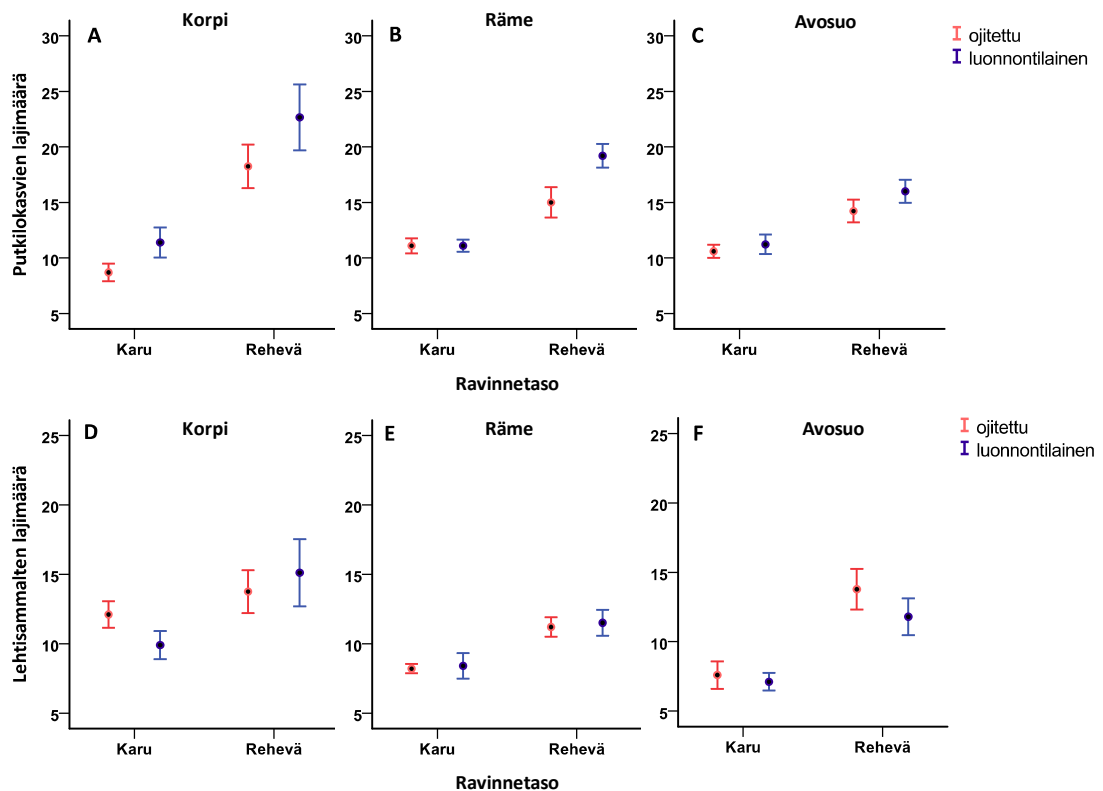
Putkilokasvien tavoin lehtisammalten lajimäärä oli korkeampi rehevillä kohteilla kuin karuilla kohteilla suotyypistä riippumatta (Taulukot 2 ja 3, Kuva 4D–F). Ojitus ei vaikuttanut lehtisammalten lajimäärään yhdelläkään suotyypillä, eikä ravinnetasolla ja ojituksella ollut yhdysvaikutusta lajimäärään.

Taulukko 2. Putkilokasvien keskimääräiset lajimäärät (S_{pk}), lajimäärien keskihajonnat (SD_{pk}), lehtisammalten keskimääräiset lajimäärät (S_{ls}) sekä lajimäärien keskihajonnat (SD_{ls}) suotyypeittäin, käsittelyittäin ja ravinnetasoittain.

Suotyyppi	Käsittely	Ravinnetaso	N	S_{pk}	SD_{pk}	S_{ls}	SD_{ls}
Korpi	Ojitettu	Karu	10	8,70	2,50	12,10	3,04
		Rehevä	8	18,25	5,55	13,75	4,37
	Luonnontilainen	Karu	10	11,40	4,30	9,90	3,18
Räme	Ojitettu	Rehevä	9	22,67	8,89	15,11	7,27
		Karu	10	11,10	2,13	8,20	1,03
	Luonnontilainen	Rehevä	10	15,00	4,32	11,20	2,25
		Karu	10	11,10	1,73	8,40	2,91
		Rehevä	10	19,20	3,39	11,50	2,95
		Karu	10	10,60	1,84	7,60	3,13
Avosuo	Ojitettu	Rehevä	9	14,22	3,07	13,78	4,38
		Karu	9	11,22	2,64	7,11	1,90
	Luonnontilainen	Rehevä	10	16,00	3,27	11,80	4,21

Taulukko 3. Ravinnetason ja ojituksen vaikutus sekä niiden yhdysvaikutus putkilokasvien ja lehtisammalten lajimääriin eri suotyypeillä. Kaksisuuntaisten varianssianalyysojen testisuureen arvot (F), vapausasteet (df_1 , df_2) sekä tilastolliset todennäköisyydet (p). Korvissa putkilokasvien analyyseissä on käytetty ln-muunnettua aineistoa.

Korvet		Putkilokasvit				Lehtisammalet			
		F	df_1	df_2	p	F	df_1	df_2	p
Korvet	Ravinnetaso	36,04	1	33	<0,001	4,88	1	33	0,034
	Ojitus	3,24	1	33	0,081	0,07	1	33	0,789
	Ravinnetaso × Ojitus	0,15	1	33	0,697	1,31	1	33	0,260
Rämeet	Ravinnetaso	38,19	1	36	<0,001	15,94	1	36	<0,001
	Ojitus	4,68	1	36	0,037	0,11	1	36	0,745
	Ravinnetaso × Ojitus	4,68	1	36	0,037	0,00	1	36	0,948
Avosuot	Ravinnetaso	22,07	1	34	<0,001	22,09	1	34	<0,001
	Ojitus	1,80	1	34	0,188	1,14	1	34	0,294
	Ravinnetaso × Ojitus	0,42	1	34	0,522	0,42	1	34	0,524



Kuva 4. Ojituksen vaikutus (A) korprien putkilokasvien, (B) rämeiden putkilokasvien, (C) avosoiden putkilokasvien, (D) korprien lehtisammalten, (E) rämeiden lehtisammalten sekä (F) avosoiden lehtisammalten lajimäärään karuilla ja rehevillä kohteilla. Hajontaa kuvaa keskivirhe.

3.2. Kohteiden välinen monimuotoisuus (beta-diversiteetti)

Putkilokasvien beta-diversiteetti oli rehevissä korvissa korkeampi kuin karuissa korvissa (Taulukot 4 ja 5, Kuva 5A). Myös ojitus vaikutti beta-diversiteettiin, ja lisäksi ravinnetasolla oli yhdysvaikutus ojituksen kanssa: karuissa korvissa ojitetut ja luonnontilaiset kohteet eivät eronneet beta-diversiteetin suhteen (yksinkertaisten vaikutusten testi, $F_{1,150}=0,67$; $P=0,413$), mutta sen sijaan rehevissä korvissa beta-diversiteetti oli korkeampi luonnontilaisilla kohteilla kuin ojitetuilla kohteilla ($F_{1,150}=18,81$; $P<0,001$). Myös rämeillä putkilokasvien beta-diversiteetti oli rehevillä kohteilla korkeampi kuin karuilla kohteilla (Taulukot 4 ja 5, Kuva 5B). Rämeillä ojituksen vaikutus beta-diversiteettiin oli erilainen kuin korvissa: beta-diversiteetti oli korkeampi ojitetuilla rämeillä kuin luonnontilaisilla rämeillä. Rämeiden osalta ravinnetasolla ja ojituksella ei ollut yhdysvaikutusta beta-diversiteettiin. Samoin kuin korvissa ja rämeillä, myös avosoilla beta-diversiteetti oli rehevillä kohteilla korkeampi kuin karuilla kohteilla (Taulukot 4 ja 5, Kuva 5C). Ojitus vaikutti avosoilla beta-diversiteettiin, ja ojituksella oli yhdysvaikutus ravinnetason kanssa: karuilla avosoilla ojitetut ja luonnontilaiset kohteet eivät eronneet beta-diversiteetin suhteen (yksinkertaisten vaikutusten testi, $F_{1,158}=0,029$; $P=0,865$), mutta rehevillä avosoilla beta-diversiteetti oli korkeampi ojitetuilla kohteilla kuin luonnontilaisilla kohteilla ($F_{1,158}=11,99$; $P=0,001$).

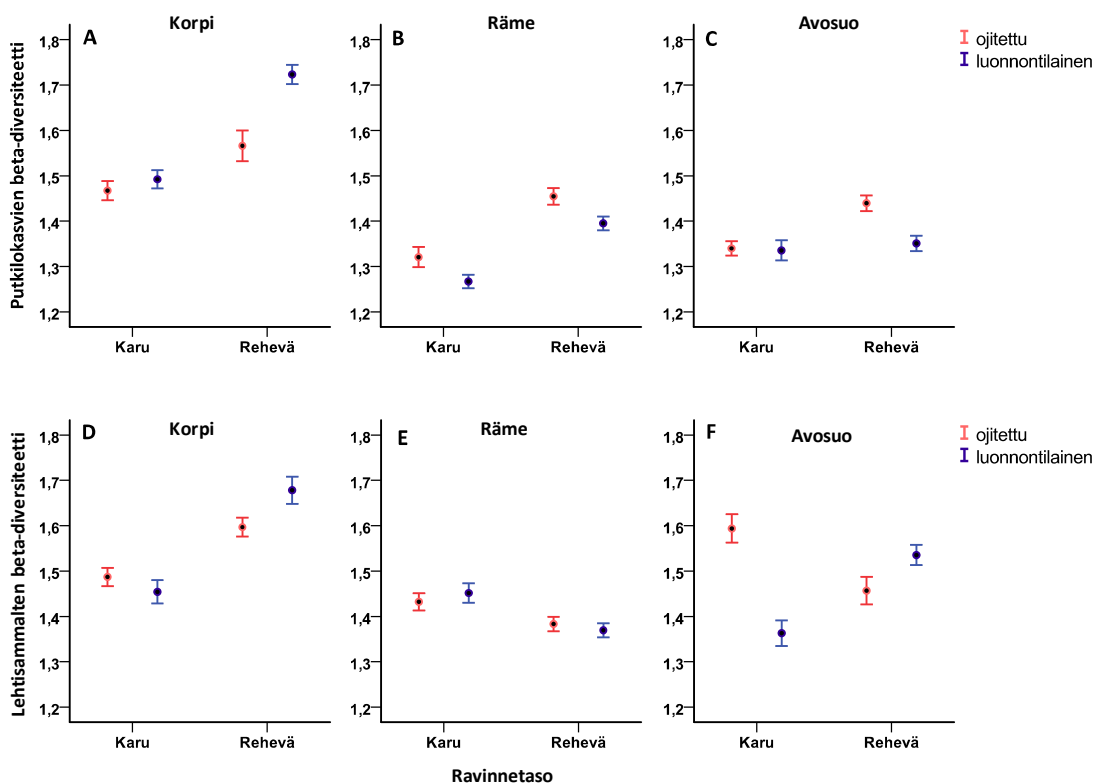
Lehtisammalten beta-diversiteetti oli rehevissä korvissa korkeampi kuin karuissa korvissa (Taulukot 4 ja 5, Kuva 5D). Ojituksella ei ollut päävaikutusta beta-diversiteettiin, mutta ravinnetasolla ja ojituksella oli yhdysvaikutus: karuissa korvissa ojitetut ja luonnontilaiset kohteet eivät eronneet beta-diversiteetin suhteen (yksinkertaisten vaikutusten testi, $F_{1,150}=1,01$; $P=0,316$), kun taas rehevissä korvissa beta-diversiteetti oli luonnontilaisilla kohteilla korkeampi kuin ojitetuilla kohteilla ($F_{1,150}=4,34$; $P=0,039$). Rämeillä beta-diversiteetti oli karuilla kohteilla korkeampi kuin rehevillä kohteilla (Taulukot 4 ja 5, Kuva 5E). Ojitus ei vaikuttanut rämeiden beta-diversiteettiin, eikä ravinnetasolla ja ojituksella ollut yhdysvaikutusta. Avosoilla ravinnetasolla ei ollut päävaikutusta beta-diversiteettiin (Taulukot 4 ja 5, Kuva 5F). Sen sijaan ojitus vaikutti beta-diversiteettiin, ja ravinnetasolla ja ojituksella oli yhdysvaikutus. Karuilla avosoilla beta-diversiteetti oli ojitetuilla kohteilla korkeampi kuin luonnontilaisilla kohteilla (yksinkertaisten vaikutusten testi, $F_{1,158}=33,09$; $P<0,001$), kun taas rehevillä avosoilla beta-diversiteetti oli luonnontilaisilla kohteilla suuntaa antavasti korkeampi kuin ojitetuilla kohteilla ($F_{1,158}=3,85$; $P=0,051$).

Taulukko 4. Kohdeparien väliset keskimääräiset beta-diversiteetit putkilokasveille (β_{pk}) ja lehtisammalille (β_{ls}) sekä vastaavasti beta-diversiteettien keskihajonnat (SD_{pk} , SD_{ls}) suotyypeittäin, käsittelyittäin ja ravinnetasoittain.

Suotyyppi	Käsittely	Ravinnetaso	N	β_{pk}	SD_{pk}	β_{ls}	SD_{ls}
Korpi	Ojitettu	Karu	45	1,47	0,14	1,49	0,13
		Rehevä	28	1,57	0,18	1,60	0,11
	Luonnontilainen	Karu	45	1,49	0,13	1,45	0,17
		Rehevä	36	1,72	0,13	1,68	0,18
Räme	Ojitettu	Karu	45	1,32	0,15	1,43	0,13
		Rehevä	45	1,45	0,12	1,38	0,11
	Luonnontilainen	Karu	45	1,27	0,10	1,45	0,15
		Rehevä	45	1,40	0,10	1,37	0,10
Avosuo	Ojitettu	Karu	45	1,34	0,11	1,59	0,21
		Rehevä	36	1,44	0,10	1,46	0,18
	Luonnontilainen	Karu	36	1,34	0,13	1,36	0,17
		Rehevä	45	1,35	0,11	1,54	0,15

Taulukko 5. Ravinnetason ja ojituksen vaikutus sekä niiden yhdysvaikutus kohteiden väliseen putkilokasvi- ja lehtisammallajiston monimuotoisuuteen (beta-diversiteettiin) eri suotyypeillä. Kaksisuuntaisten varianssianalyysien testisuuren arvot (F), vapausasteet (df_1 , df_2) sekä tilastolliset todennäköisyydet (p).

Korvet		Putkilokasvit				Lehtisammalet			
		F	df_1	df_2	p	F	df_1	df_2	p
Korvet	Ravinnetaso	48,77	1	150	<0,001	43,07	1	150	<0,001
	Ojitus	14,85	1	150	<0,001	0,91	1	150	0,342
	Ravinnetaso × Ojitus	7,84	1	150	0,006	5,03	1	150	0,026
Rämeet									
Rämeet	Ravinnetaso	54,13	1	176	<0,001	12,85	1	176	<0,001
	Ojitus	10,13	1	176	0,002	0,02	1	176	0,878
	Ravinnetaso × Ojitus	0,03	1	176	0,874	0,82	1	176	0,366
Avosuot									
Avosuot	Ravinnetaso	10,07	1	158	0,002	0,38	1	158	0,541
	Ojitus	6,60	1	158	0,011	7,18	1	158	0,008
	Ravinnetaso × Ojitus	5,42	1	158	0,021	29,77	1	158	<0,001



Kuva 5. Ojituksen vaikutus (A) korprien putkilokasvien, (B) rämeiden putkilokasvien, (C) avosoiden putkilokasvien, (D) korprien lehtisammalten, (E) rämeiden lehtisammalten, (F) avosoiden lehtisammalten beta-diversiteettiin karuilla ja rehevillä kohteilla. Hajontaa kuvaa keskivirhe.

3.3. Yhteisön lajikoostumus

Karujen korprien putkilokasviyhteisöjen lajikoostumus poikkesi rehevien korprien lajikoostumuksesta (Taulukko 6). Sen sijaan ojituksella ei ollut vaikutusta korprien lajikoostumukseen, eikä ravinnetasolla ja ojituksella ollut yhdysvaikutusta. Myös rämeillä karujen kohteiden lajikoostumus poikkesi rehevien kohteiden lajikoostumuksesta (Taulukko 6). Lisäksi ojitetut rämeet poikkesivat lajikoostumukseltaan luonnontilaisista. Ravinnetasolla ja ojituksella ei ollut yhdysvaikutusta lajikoostumukseen. Samoin avosuilla karujen kohteiden lajikoostumus poikkesi rehevien kohteiden lajikoostumuksesta. Ojitetut avosuot erosivat lajikoostumukseltaan luonnontilaisista, mutta ravinnetasolla ja ojituksella ei ollut lajikoostumukseen yhdysvaikutusta.

Sekä ravinnetaso että ojitus vaikuttivat poikkeuksetta lehtisammalyhteisöjen lajikoostumukseen: karut kohteet poikkesivat lajikoostumukseltaan rehevistä ja ojitetut kohteet luonnontilaisista kaikilla suotyypeillä (Taulukko 6). Ravinnetasolla ja ojituksella ei ollut yhdysvaikutusta lehtisammalyhteisöjen lajikoostumukseen yhdelläkään suotyypillä.

Taulukko 6. Ravinnetason ja ojituksen vaikutus sekä niiden yhdysvaikutus yhteisön lajikoostumukseen eli lajien identiteetteihin. Parametrittomien monimuuttujavarianssianalyysien (NPMANOVA) vapausteet (df), testisuureet (F) sekä tilastolliset todennäköisyydet (P). Etäisyysmittana on klassinen Sørensen, permutaatioita on 9999.

Korvet		Putkilokasvit			Lehtisammalet				
		F	df ₁	df ₂	P	F	df ₁	df ₂	P
Korvet	Ravinnetaso	6,28	1	28	<0,001	3,48	1	28	0,002
	Ojitus	1,75	1	28	0,092	3,52	1	28	0,002
	Ravinnetaso × Ojitus	1,49	1	28	0,151	1,01	1	28	0,426
Rämeet									
Rämeet	Ravinnetaso	10,79	1	36	<0,001	8,34	1	36	<0,001
	Ojitus	7,17	1	36	<0,001	10,07	1	36	<0,001
	Ravinnetaso × Ojitus	0,53	1	36	0,786	0,77	1	36	0,583
Avosuot									
Avosuot	Ravinnetaso	8,23	1	32	<0,001	8,04	1	32	<0,001
	Ojitus	8,12	1	32	<0,001	5,81	1	32	<0,001
	Ravinnetaso × Ojitus	1,23	1	32	0,298	1,23	1	32	0,295

4. TULOSTEN TARKASTELU

4.1. Päätulosten yhteenveto

Ravinnetasolla oli merkitsevä vaikutus lajimäärään eli alfa-diversiteettiin kaikilla suotyypeillä sekä luonnontilaisilla että ojitetuilla soilla. Rehevillä soilla oli poikkeuksetta enemmän sekä putkilokasvi- että lehtisammallajeja kuin karuilla soilla. Vaikka ojituksen on todettu tasoittavan kohteiden välisiä ravinne-eroja (esim. Laine ym. 1995), ero lajimäärässä rehevien ja karujen kohteiden välillä oli yhä havaittavissa noin 50 vuotta ojituksen jälkeen. Näin ollen resurssien ja lajimäärän välinen suhde näytti säilyvän häiriössä. Tulosten perusteella ravinteiden voidaan katsoa olevan hyvin keskeinen soiden kasvilajimäärään vaikuttava tekijä. Ojitus puolestaan ei vaikuttanut lajimäärään.

Rehevien kohteiden beta-diversiteetti oli pääasiassa karuja kohteita korkeampaa. Ravinnetaso vaikutti siten molempiin tutkittuihin diversiteetin muotoihin (ja sitä kautta myös maisematason monimuotoisuuteen eli gamma-diversiteettiin) samansuuntaisesti. Ojituksella ei ollut yksiselitteistä vaikutusta kohteiden väliseen monimuotoisuuteen eli beta-diversiteettiin. Ojitus vaikutti beta-diversiteettiin, mutta suunta näyttäisi riippuvan tarkasteltavasta suotyypistä sekä lajiryhmästä.

Karut ja rehevät suot erosivat toisistaan merkitsevästi sekä putkilokasvien että lehtisammalten lajikoostumukseltaan kaikilla suotyypeillä. Vaikka ojitus ei vaikuttanut lajimäärään, se muutti yhteisön lajikoostumusta eli lajiston identiteettejä. Ojitus on häiriönä laajamittainen, ja se johtaa suokasvien kannalta tärkeän resurssin, veden, dramaattiseen vähenemiseen, ja lisäksi myös ravinteiden huuhtoutumiseen. Tulosten perusteella häiriö johti tässä tapauksessa lajiston osittaiseen tai täydelliseen vaihtumiseen sen sijaan, että olisi muuttanut ainoastaan lajimäärää tai yhteisössä elävien lajien runsaussuhteita. Ero lajimäärässä siis säilyi jopa yhteisön lajiston vaihtuessa laajamittaisen ekosysteemin häiriön seurauksena kokonaan tai osin toiseksi.

4.2. Kohdekohtainen lajimäärä (alfa-diversiteetti)

Ravinnetason eli resurssin vaikutus kohdekohtaiseen lajimäärään eli alfa-diversiteettiin oli merkitsevä. Rehevillä soilla oli poikkeuksetta enemmän sekä putkilokasvi- että lehtisammallajeja kuin karuilla. Tulokset viittaavat siihen, että ravinteet toimivat lajimäärää rajoittavana resurssina suokasvillisuusyhteisöissä. Resurssien ja lajirunsauden välinen suhde ei ole yksiselitteinen, eivätkä myöskään riippuvuuden taustalla olevat mekanismit ole selviä. Kirjallisuudessa resurssit ja primaarituotanto on usein rinnastettu siten, että resurssien parempi saatavuus tarkoittaa potentiaalisesti suurempaa primaarituotantoa (esim. Waide ym. 1999). Näin ollen puhuttaessa tuotannon tai resurssien ja lajimäärän välisestä suhteesta käytetään usein erilaisia termejä ja muuttujia sekaisin, vaikka pyrittäisiin tutkimaan samaa ilmiötä.

Yhteisön sisäisessä tarkasteluskalassa kasveilla on useimmiten havaittu lajimäärän ensin nousevan ja sitten laskevan tuotannon kasvaessa (Cornwell & Grubb 2003, Waide ym. 1999, Mittelbach ym. 2001, Chase & Leibold 2002) tai lajimäärän kasvavan lineaarisesti tuotannon kasvaessa (Waide ym. 1999, Mittelbach ym. 2001). Saamani tulos on yhtenevä aiempien tulosten kanssa. Eräs mahdollinen mekanismi, joka voi aiheuttaa positiivisen riippuvuuden ravinteiden (tuotannon) ja kasvilajimäärän välille on lajien yksilömäärien lisääntyminen tuotannon kasvaessa (ns. more individuals hypothesis, MIH; Srivastava & Lawton 1998, Hurlbert 2004). Populaatioiden ollessa suurempia ne ovat vähemmän alttiita sukupuutolle, ja siten myös lajimäärä on todennäköisesti korkeampi kuin alhaisen tuotannon elinympäristöissä. Tässä tutkimuksessa resurssien määrää on mitattu vain kahdella tasolla, joten ensin nousevaa ja sitten laskevaa lajimäärää ravinnetason noustessa ei ole mahdollista havaita. Lajimäärän aleneminen on havaittavissa vasta tuotannon tietyn kynnyksarvon ylittyessä (Cornwell ja Grubb 2003). Tämä ns. kynnyksarvo kuitenkin vaihtelee tapauskohtaisesti, eikä tuotannolle ole olemassa yhtä tiettyä arvoa, jonka jälkeen lajimäärä alkaisi laskea. Tämän tutkimuksen koasetelmaan ei sisällynyt lainkaan kaikkein rehevimpiä suotyyppejä, joten on mahdollista, että tässä tapauksessa ei ole ylitetty tuotannon arvoa, jonka jälkeen lajimäärä alkaisi laskea.

Monissa tutkimuksissa, joissa resurssien määrää on manipuloitu kokeellisesti, on havaittu lajimäärän laskevan resurssin määrän (esimerkiksi ravinnepitoisuuden) kasvaessa (esim. Tilman 1987, Gough ym. 2000, Bakelaar ja Odum 1978). Resurssien kokeellinen lisääminen on häiriö, joka voi lyhyellä aikavälillä johtaa lajimäärän vähenemiseen tiettyjen lajien dominoidessa yhteisöä. Sen sijaan systeemissä, jonka resurssitasoa ei kokeellisesti

manipuloida, suurempi resurssimäärä voi johtaa pitkän ajan kuluessa suurempaan lajien erikoistumiseen sekä evoloitumiseen, ja tätä kautta suurempaan lajimäärään.

Luonnontilaisten ja häirittyjen soiden välillä ei pääasiassa ollut eroa lajimäärässä lehtisammalten eikä putkilokasvien suhteen. Keskitiheiden häiriöiden hypoteesin mukaan (Connell 1978) hyvin voimakas häiriö johtaa useisiin sukupuuttoihin, joten lajimäärän olettaisi laskevan ojituksen seurauksena. Tutkimillani soilla ojitus on hyvin laajamittainen ja intensiteetiltään voimakas häiriö, joka johtaa kokonaiseen ekosysteemimuutokseen. Ravinteiden tavoin myös veden voidaan ajatella olevan kasveille resurssi, ja ojitus vähentää saatavan veden määrää dramaattisesti. Lisäksi ojitus heikentää myös ravinteiden saatavuutta, sillä ravinneionien hävikki on ojitetulla suolla luonnontilaista suota suurempaa (Sallantaus 1992, Haapalehto ym. 2006), ja soiden alkuperäiset ravinne-erot kaventuvat (Laine ym. 1995). Saamani tulos on kuitenkin yhtenevä joidenkin aiempien suokasvillisuusyhteisöillä tehtyjen tutkimusten kanssa (Laine ym. 1995), joissa on todettu alfa-diversiteetin pysyvän ojituksessa muuttumattomana, sillä ojitetulla suolla on vielä jäljellä aitoja suolajeja, mutta yhteisöön ilmestyy nopeasti myös metsälajeja. Suoekosysteemi ei palaudukaan ojituksen myötä minkäänlaiseen suksession alkuvaiheeseen, vaan ojitus luo uudenlaisen elinympäristön, joka sisältää tässä tapauksessa niin soiden kuin metsienkin lajistoa. Voimakas häiriö saattaa siis muuttaa ympäristöä nopeasti joillekin lajeille suotuisaksi. Kaiken kaikkiaan voitaneen todeta, että ekosysteemin häiriötä tutkittaessa tuloksiin vaikuttaa suuresti paitsi häiriön voimakkuus, myös sen kesto sekä häiriön alkamisesta tai mahdollisesta loppumisesta kulunut aika.

Vaikka ojitus ei pääasiassa vaikuttanutkaan lajimäärään, niin rämeillä putkilokasvien lajimäärä oli luonnontilaisilla kohteilla merkitsevästi korkeampi kuin ojitetuilla. Myös korvissa ja avosoilla ojituksella oli samansuuntainen vaikutus: putkilokasvilajeja oli luonnontilaisilla kohteilla enemmän kuin ojitetuilla, vaikkei ero ollutkaan merkitsevä. Näin ollen tuloksissa on löydettävissä viitteitä siitä, että ojitus laskee hiukan putkilokasvien lajimäärää.

Häiriö ei pääasiassa muuttanut resurssien ja lajimäärän välistä suhdetta. Vain rämeillä putkilokasvien osalta ojituksen vaikutus lajimäärään oli erilainen rehevillä kuin karuilla kohteilla. Häiriön on havaittu voivan vaikuttaa lajimäärään eri tavalla eri resurssitasoilla. Esimerkiksi Proulx ja Mazumder (1998) totesivat, että alhaisilla ravinnetasoilla kasvien lajimäärä oli alhaisempi raskaalla kuin kevyellä laidunnuspaineella. Sen sijaan runsasravinteisissa ekosysteemeissä raskas laidunnuspaine lisäsi lajirikkuutta, sillä laidunnus vähensi dominanssia ja mahdollisti myös heikompien kilpailijoiden pärjäämisen. Vastaavalla tavalla Wilson ja Tilman (2002) huomasivat, että alhaisemmilla ravinnetasoilla lajirikkaus oli suurimmillaan keskimääräisellä häiriöllä ja laski häiriön laajuuden kasvaessa, kun taas ravinteikkaammilla paikoilla häiriön laajuus ei vaikuttanut lajimäärään, sillä parhaat kilpailijat pääsivät dominoimaan. Nämä tulokset havainnollistavat, että lajimäärää maksimoiva häiriötiheys tai -intensiteetti näyttäisi kasvavan resurssien tai tuotannon lisääntyessä (Kondoh 2001). Teoriassa voisi siis päätellä rehevien kohteiden reagoivan ojitukseen karuja vähemmän. Ojitus on kuitenkin laaja ekosysteemitason häiriö, kun taas laidunnus on lähinnä yhteisötason häiriö, joka vaikuttaa lajien keskinäisiin vuorovaikutuksiin. Ojituksella ja ravinnetasolla oli yhdysvaikutus vain rämeillä putkilokasvien osalta, siten että ojituksen vaikutus lajimäärään oli rehevillä kohteilla karuja kohteita suurempi. Tämä voi johtua yksinkertaisesti siitä, että muutos on potentiaalisesti suurempi yhteisössä, jonka lajimäärä on lähtökohtaisesti korkeampi. Lisäksi karuilla rämeillä elää luonnontilaisenakin enemmän kuivan kasvupaikan mätäslajeja, kun taas rehevien rämeiden lajit vaativat enemmän kosteutta, jolloin ne myös kärsivät ojituksen aiheuttamasta vedenpinnan laskusta enemmän.

4.3. Kohteiden välinen monimuotoisuus (beta-diversiteetti)

Rehevien kohteiden beta-diversiteetti oli pääosin korkeampi kuin karujen kohteiden. Tämä päti kaikilla suotyypeillä putkilokasvien osalta sekä korvissa lehtisammalten osalta. Beta-diversiteetin on todettu kasvavan tuotannon kasvaessa (Harrison ym. 2006, Chase & Leibold 2002), ja mekanismiksi on ehdotettu mm. ympäristön heterogeenisyyden lisääntymistä (Chase & Leibold 2002). Tulokset olivat näin ollen valtaosin yhteneviä aiempien tutkimusten kanssa. Rämellä lehtisammalten beta-diversiteetti oli kuitenkin karuilla kohteilla reheviä kohteita suurempaa, mikä on ristiriidassa muiden tulosten kanssa.

Häiriöllä ei ollut yksiselitteistä vaikutusta kohteiden beta-diversiteettiin, ja ojituksen aiheuttama muutos beta-diversiteetissä vaikutti riippuvan hyvin paljon suotyypistä. Aiempien tulosten perusteella (Balata ym. 2007, Laine ym. 1995) arvelin häiriön johtavan beta-diversiteetin vähenemiseen, sillä ojituksen ajatellaan yhtenäistävän kohteita hydrologisesti – toisin sanoen habitaatin heterogeenisyys laskee, ja beta-diversiteetin taas on todettu kasvavan ympäristön heterogeenisyyden lisääntyessä (esim. Ellingsen & Gray 2002). Vaihtelu ojituksen onnistumisessa voi olla yksi syy, miksi useissa tapauksissa häirittyjen kohteiden beta-diversiteetti oli korkeampi kuin luonnontilaisten. Osalla kohteista ojituksen aiheuttama muutos on aina suurempaa kuin toisilla. Valtaosalla ojitetuista kohteista tarkastelemani yhteisöt ovat vielä eriasteisissa muutostiloissa (suksessiovaiheissa) häiriön jälkeen. Ojituksen vaikutus luultavasti etenee eri kohteilla eri vauhdilla, mikä myös voi selittää ojituksen lisäävän beta-diversiteettiä. Lopulta sukcession edetessä ja metsälajien tullessa vallitseviksi beta-diversiteetin voisi olettaa laskevan verrattuna luonnontilaisiin kohteisiin. Maisematason tarkastelun kannalta oleellista on, että alfa-diversiteetin pysyessä muuttumattomana beta-diversiteetin väheneminen tarkoittaa automaattisesti myös gamma-diversiteetin eli alueellisen monimuotoisuuden vähenemistä. Laine ym. (1995) havaitsivat lajimäärän säilyvän muuttumattomana, mutta beta-diversiteetin laskevan ojituksen seurauksena, mikä tarkoittaisi gamma-diversiteetin vähenemistä. Omat tutkimuskysymykseni eivät kuitenkaan vastaa kysymykseen ojituksen vaikutuksesta suoluontoon laajemmassa mittakaavassa, joka on maisematason ilmiö, vaan keskittyvät yhteisötason ilmiöihin. Tutkimuksessa käytetty koasetelma mahdollistaa jatkossa myös maisematason keskittyvien kysymysten tutkimisen.

Tutkimukset ojituksen ja ravinnetason yhdysvaikutuksesta ovat keskittyneet lajimäärään, eikä muita monimuotoisuuden osa-alueita ole juuri tutkittu tästä näkökulmasta. Ojituksella ja ravinnetasolla oli rämellä ja avosoilla sekä putkilokasvien että lehtisammalten osalta yhdysvaikutus beta-diversiteettiin, eli ojituksen vaikutus beta-diversiteettiin oli erilainen karuilla ja rehevillä kohteilla. Tässäkin tapauksessa suunta kuitenkin vaihteli, eikä ojituksen vaikutus beta-diversiteettiin näytä tämän tutkimuksen perusteella olevan yksiselitteisesti riippuvainen ravinnetasosta.

4.4. Yhteisön lajikoostumus

Koska muutos lajimäärässä ei vielä paljasta mahdollista muutosta lajien identiteeteissä, selvitin myös, miten ojitus häiriönä sekä häiriö ja resurssit yhdessä vaikuttavat lajikoostumukseen. Karut ja rehevät kohteet erosivat kaikilla suotyypeillä sekä putkilokasvien että lehtisammalten osalta lajikoostumukseltaan. Ravinnetason vaikutus lajikoostumukseen ei kuitenkaan ollut varsinaisesti mielenkiinnon kohteena oleva kysymys koasetelman huomioon ottaen. Tämä johtuu siitä, että eri ryhmiin kuuluvat suokasvillisuustyypit (kasvillisuusyhteisöt) oli ennalta määrätty. Näin ollen oli odotettavissa, että ne eroavat ainakin osittain lajistonsa identiteettien suhteen. Ravinnetason vaikutus lajikoostumukseen on kuitenkin käsitelty tuloksissa, sillä

varsinainen kiinnostuksen kohde oli ojituksen ja ravinnetason yhdysvaikutus lajikoostumukseen.

Ojitettujen kohteiden lajikoostumus poikkesi luonnontilaisten kohteiden lajikoostumuksesta kaikissa tapauksissa lukuun ottamatta korpien putkilokasveja. Lajien identiteetit ovat siis muuttuneet ojituksessa. Koska ojitus ei vaikuttanut putkilokasvien eikä lehtisammalten lajimäärään, mutta vaikutti kuitenkin lajikoostumukseen, tämä tarkoittaa, että ojituksen myötä kohteilla on tapahtunut paikallisia sukupuuttoja sekä kohteille uusien lajien kolonisaatiota. Lajimäärän pysyessä muuttumattomana kolonisaatioita ja sukupuuttoja on täytyntä tapahtua yhtä paljon. Heti häiriön jälkeen monien suolla elävien lajien populaatiokoot ovat todennäköisesti romahtaneet ja sukupuuttoja on ollut enemmän, mutta ajan kuluessa uudet lajit ovat kolonisoineet paikalle, ja kohteille on syntynyt ekstinktio-kolonisaatio-tasapaino. Myös veden voidaan katsoa olevan kasveille resurssi ravinteiden tavoin. Ojitus vaikuttaa lajikoostumukseen, sillä resurssin määrän (tässä tapauksessa veden) laskiessa kyllin alas tietyt lajit eivät enää selviä saatavilla olevilla resursseilla, ja uusiin olosuhteisiin paremmin sopeutuneet lajit kykenevät levittäytymään ja asettumaan paikalle. Korpien putkilokasveista suuri osa on luonnontilaisissakin korvissa metsälajeja, joten tämä voi selittää, miksi ojitus ei muuttanut niiden lajikoostumusta.

Ojituksella ja ravinnetasolla ei ollut yhdysvaikutusta putkilokasvien eikä lehtisammalten lajikoostumukseen. Ojitettujen ja luonnontilaisten kohteiden välinen ero lajien identiteeteissä oli siis samanlainen karuilla ja rehevillä soilla. Koska rehevien kohteiden lajimäärä on luonnontilassa karuja korkeampi, ja ojituksen aiheuttama suhteellinen muutos lajikoostumuksessa on yhtä suurta karuilla ja rehevillä kohteilla, tämä tarkoittaa, että reheville kohteille on tullut suhteessa saman verran, mutta määrällisesti enemmän lajeja kuin karuille kohteille. Vastaavasti myös paikallisia sukupuuttoja on tapahtunut karuilla ja rehevillä kohteilla suhteessa saman verran, mutta rehevillä määrällisesti enemmän. Tämä viittaisi siihen, että rehevien kohteiden suurempi lajimäärä on seurausta sekä suuremmasta lajimäärästä luonnontilassa että suuremmasta korvaavien lajin määrästä häiriön jälkeen.

4.5. Johtopäätökset

Ojitus ei muuttanut kohteiden lajimäärää, mutta vaikutti yhteisön lajikoostumukseen. Näin ollen häiriö aiheuttaa paikallisia sukupuuttoja ja kolonisaatiota, vaikkakin lajimäärä säilyy muuttumattomana. Lajimäärä ei vaikuta tämän tutkimuksen perusteella olevan hyvä mittari häiriön vaikutuksille, eikä näin ollen luultavasti myöskään ennallistamisen vaikutuksille. Myöskään beta-diversiteetti ei näyttäisi olevan kovin käyttökelpoinen mittari, sillä häiriön aiheuttaman muutoksen suunta vaihtelee. Tulosten perusteella ei pysty vetämään yhtenäisiä johtopäätöksiä beta-diversiteetin käyttäytymisestä ojituksessa, joten on hyvin vaikea ennustaa myöskään miten beta-diversiteetin olettaisi käyttäytyvän ennallistamisessa. Kumpikaan tarkastelemistani diversiteettimittareista ei tämän tutkimuksen perusteella ole kovin hyödyllinen yhteisön muutoksen tarkastelussa. Alfa- ja beta-diversiteetin suhdetta tarkastelemalla voidaan kuitenkin tehdä johtopäätöksiä maisematason lajistossa tapahtuvista ilmiöistä. Kohdekohtaisen, kohteiden välisen ja maisematason monimuotoisuuden suhteen ymmärtämisellä voi olla suuri merkitys lajien ja luonnonsuojelun optimoinnin kannalta.

Jos kohteen lajimäärä sekä lajien runsaussuhteet ovat säilyneet esimerkiksi häiriössä samana, voidaan ajatella myös monimuotoisuuden säilyneen siitäkin huolimatta, että lajien identiteetit ovat muuttuneet. Yhteiskunnallisessa keskustelussa tulisivatkin tarkentaa monimuotoisuus-termin käyttöön. Yksittäisen kohteen suojelua perustellaan usein monimuotoisuuden säilyttämisellä, vaikka tarkkaan ottaen kohteen monimuotoisuus ei välttämättä poikkea jostain toisesta kohteesta. Täsmällisesti ottaen tavoitteena on yleensä

säilyttää monimuotoisuutta laajemmassa mittakaavassa maisematasolla. Jos halutaan tutkia yhteisön lajikoostumuksessa tai lajien runsauksissa tapahtuneita muutoksia, tulee mittarina käyttää yhteisötarkasteluihin soveltuvia etäisyysmittoja tai similariteetti-indeksejä. Erityisesti lajikoostumuksessa (lajien identiteeteissä) tapahtuneet muutokset saadaan näkyviin käyttämällä lajien läsnäoloon perustuvaa indeksiä. Valitsin tässä tutkimuksessa läsnäoloon perustuvan klassisen Sørensenin indeksin yhteisöanalyysiin juuri siitä syystä, että halusin tarkastella lajikoostumuksessa tapahtuneita muutoksia, ja sitä kautta tapahtuneita sukupuuttoja sekä kolonisaatioita. Käyttämälläni menetelmällä pääsin kiinni sukupuutto-kolonisaatio-tasapainoon tarkastelematta suoraan muutoksia yksittäisten lajien esiintymisessä kohteilla. Yhteisöanalyysissä olisi ollut mahdollista käyttää myös indeksiä, joka perustuu lajien läsnäoloon sekä runsauteen. Tällaisen indeksin perusteella tapahtunut muutos saattaa kuitenkin kertoa yhteisön muuttuneen vain lajien runsauksien osalta; sen perusteella ei voida tehdä varmaa johtopäätöstä lajien sukupuutoista tai kolonisaatiosta, minkä vuoksi valitsin pelkkään läsnäoloon perustuvan indeksin.

Putkilokasvit ja lehtisammalet erosivat monessa tapauksessa vasteiltaan. Putkilokasvit reagoivat lehtisammalia herkemmin ojitukseen. Syynä tähän voi olla putkilokasvien alhaisempi populaatiokoko verrattuna lehtisammaliin. Sammalilla yksilömäärät ovat suuria, jolloin on todennäköisempää, että muutama yksilö jää suon alimmalle pinnalle elämään. Sammalet todennäköisemmin vain harvenevat sukupuuttojen sijaan toisin kuin putkilokasvit. Tällöin ero saattaa myös tasoittua pidemmällä aikavälillä. Aineisto olisi antanut mahdollisuuden analysoida myös muutoksia yksittäisten lajien runsauksissa, mutta en tehnyt sitä tässä tutkimuksessa. Populaatiokoon lisäksi putkilokasvit ja lehtisammalet eroavat elintavoiltaan: putkilokasveilla on juuret ja erikoistuneet vedenottorakenteet, kun taas lehtisammalet ottavat veden ja ravinteet suoraan ulkopintansa läpi. Sammalet voivatkin sietää putkilokasveja paremmin jaksoittaista kuivuutta, sillä ne ovat ravinnonottotapansa ja juurettomuutensa vuoksi sopeutuneet ajoittaiseen kuivahtamiseen (Ulvinen ym. 2002). Tämänkaltaisissa tutkimuksissa on ensiarvoisen tärkeää pohtia, onko tutkittava ryhmä lajeja tarpeeksi yhtenäinen, ja onko käytetty jako perusteltu. Ekologisesti erilaisten lajiryhmien tarkasteleminen yhdessä saattaa johtaa siihen, että tulokset häviävät lajiryhmien erilaisiin vasteisiin. Pohdin tämän tutkimuksen eri vaiheissa putkilokasvien ja lehtisammalten analysoimista yhdessä sekä erikseen, mutta päädyin analysoimaan lajiryhmät erikseen niiden vasteiden ollessa erilaiset. Toisaalta analysoitavien lajiryhmien luokittelu jonkin muun ominaisuuden suhteen olisi saattanut olla yhtä perusteltua, tai jopa perustellumpaa. Olisin voinut analysoida esimerkiksi suo- ja metsäkasvit omina ryhminään. Olipa käytettynä jaottelun perusteena sitten funktionaalinen lajiryhmä tai jokin muu, jaotteluun ja tulosten yleistettävyyteen eri lajiryhmien suhteen tulisi kiinnittää analysointivaiheessa huomiota.

Myös suotyypien välillä oli jonkin verran eroja vasteissa. Suotyypien väliset erot eivät kuitenkaan olleet varsinaisena mielenkiinnon kohteena tässä tutkimuksessa. Suotyypit analysoitiin erikseen vain tulosten tulkinnan helpottamiseksi. Oleellista on huomata, että jos tutkimukseen olisi sisällytynyt vain tietyn pääsuotyypin kohteita, ilmiöistä tehdyt johtopäätökset olisivat muuttuneet. Esimerkiksi beta-diversiteetin käyttäytymisestä häiriössä olisi tehty täysin erilaiset johtopäätökset kaikkien tutkimuskohteiden ollessa korpia. Eri pääsuotyypien sisällyttäminen tutkimukseen mahdollistaa tulosten laajan yleistettävyyden koko suoluontoon. Tutkittaessa monimuotoisuuden ja resurssien välistä suhdetta sekä häiriön vaikutusta tähän suhteeseen niin käytettävällä monimuotoisuuden mittarilla kuin häiriön luonteellakin on suuri vaikutus tuloksiin.

Korpia pidetään usein ennallistamisen näkökulmasta lajistollisesti monimuotoisempina ja arvokkaampina elinympäristöinä kuin muita suotyyppejä. Tämän tutkimuksen perusteella lajisto näyttäisi muuttuvan rämeillä ja avosoilla ojituksen

seurauksena enemmän kuin korvissa sekä beta-diversiteetin että lajikoostumuksen suhteen. Tämä tulisi ottaa huomioon ennallistamisen tavoitteissa ja perusteissa.

Sekä resurssien että häiriön vaikutusta monimuotoisuuteen on tutkittu paljon. Tämän tutkimuksen vahvuutena on huolellisesti suunniteltu koeasetelma ja riittävän suuri otoskoko. Jatkossa saman koeasetelman avulla tullaan tutkimaan ennallistamisen vaikutuksia suokasvillisuuden lajimäärään, beta-diversiteettiin, lajikoostumukseen ja yhteisörakenteeseen.

KIITOKSET

Kiitos ohjaajilleni Santtu Karekselalle, Janne Kotiaholle ja Tuomas Haapalehdolle kaikesta saamastani avusta, tuesta, opista ja kokemuksesta. Santtu, kiitos valtavasti avusta niin teoreettisissa pohdinnoissa kuin käytännön asioissakin, tsemppauksesta huonoina hetkinä, ja hauska maastokesästä; Janne, kiitos avusta etenkin työn teoriataustassa sekä tilastoanalyysissä; Tuomas, kiitos erityisesti toimimisesta työn suoasiantuntijana.

Lisäksi kiitän Metsähallituksen luontopalveluja yhteistyöstä, ja erityisesti Jouni Penttistä kaikesta käytännön avusta; Anna Mäkelää, Riikka Juutista ja Tauno Ulvista avusta sammalnäytteiden määrittämisessä; luontomuseon porukkaa mukavasta seurasta näytteiden määrittämisen aikana; sammalryhmä Sarmaltajia sekä kavereita vertaistuesta työn aikana; Societas Pro Flora et Fauna Fennicaa sekä Suoverkosto-LIFE-hanketta (Boreal Peatland LIFE) työn rahoittamisesta.

KIRJALLISUUS

- Anderson M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral. Ecol.* 26: 32–46.
- Bakelaar R.G. & Odum E.P. 1978. Community and Population Level Responses to Fertilization in an Old-Field Ecosystem. *Ecology* 59: 660–665.
- Balata D., Piazzini L. & Benedetti-Cecchi L. 2007. Sediment Disturbance and Loss of Beta Diversity on Subtidal Rocky Reefs. *Ecology* 88: 2455–2461.
- Bates H.W. 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon valley (Lepidoptera: Heliconidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 16: 41–54.
- Begon M., Townsend C.R. & Harper J.L. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Cardinale B.J., Weis J.J., Forbes A.E., Tilmon K.J. & Ives A.R. 2006. Biodiversity as both a cause and consequence of resource availability: a study of reciprocal causality in a predator–prey system. *J. Anim. Ecol.* 75: 497–505.
- Chase J.M. & Leibold M.A. 2002. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature* 416: 427–430.
- Connell J.H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* 199: 1302–1310.
- Cornwell W.K. & Grubb P.J. 2003. Regional and local patterns in plant species richness with respect to resource availability. *Oikos* 100: 417–428.
- Currie D.J. 1991. Energy and Large-Scale Patterns of Animal- and Plant-Species Richness. *Am. Nat.* 137: 27–49.
- Ellingsen K. & Gray J.s. 2002. Spatial patterns of benthic diversity: is there a latitudinal gradient along the Norwegian continental shelf? *J. Anim. Ecol.* 71: 373–389.
- Evans K.L., Warren P.H. & Gaston K.J. 2005. Species–energy relationships at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biol. Rev.* 80: 1–25.
- Field R., Hawkins B.A., Cornell H.V., Currie D.J., Diniz-Filho J.A.F., Guégan J., Kaufman D.M., Kerr J.T., Mittelbach G.G., Oberdorff T., O'Brien E.M. & Turner J.R.G. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *J. Biogeogr.* 36: 132–147.
- Fukami T. 2001. Sequence effects of disturbance on community structure. *Oikos* 92: 215–224.
- Gaston K.J. & Spicer J.I. 2004. *Biodiversity: an introduction*. Blackwell Publishing, Oxford.
- Gaston K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405: 220–227.

- Gough L., Osenberg C.W., Gross K.L. & Collins S.L. 2000. Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities. *Oikos* 89: 428–439.
- Gould W. & Walker M. 1997. Landscape-scale patterns in plant species richness along an arctic river. *Can. J. Bot.* 75: 1748–1765.
- Haapalehto T., Kotiaho J.S. & Kuitunen M. 2006. Metsäojituksen ja ennallistamisen vaikutukset suokasvillisuuteen Seitsemisen kansallispuistossa. *Metsähallituksen luonnonuojelujulkaisuja Sarja A* 156. 47 s.
- Hammer Ø., Harper D.A.T. & Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1–9.
- Hannah L., Lohse D., Hutchinson C., Carr J.L. & Lankerani A. 1994. A Preliminary Inventory of Human Disturbance of World Ecosystems. *Ambio* 23: 246–250.
- Harrison S., Davies K.F., Safford H.D. & Viers J.H. 2006. Beta diversity and the scale-dependence of the productivity-diversity relationship: a test in the Californian serpentine flora. *J. Ecol.* 94: 110–117.
- Hubbell S.P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hurlbert A.H. 2004. Species–energy relationship and habitat complexity in bird communities. *Ecol. Lett.* 7:714–720.
- Huston M. 1979. A General Hypothesis of Species Diversity. *Am. Nat.* 113: 81–101.
- Hyvärinen E. & Aapala K. 2009. Metsien ja soiden ennallistamisen sekä harjumetsien paahdeympäristöjen hoidon seurantaohje. *Metsähallituksen luonnonuojelujulkaisuja Sarja B* 118. 116 s.
- Kaakinen E., Aapala K. & Kokko A. 2008. Suoluonnon monimuotoisuus. Kirjassa: Korhonen R., Korpela L. & Sarkkola S. (toim.) *Suomi - Suomea : soiden ja turpeen tutkimus sekä kestävä käyttö*, Suoseura ry, Maahenki Oy, Helsinki.
- Kahilainen A., Puurtinen M., Kuitunen K. & Kotiaho J.S. Unpublished. Species diversity vs. genetic diversity: A conflict in conserving levels of biodiversity?
- Kondoh M. 2001. Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance. *Proc. R. Soc. London, Ser. B* 268: 269–271.
- Laine J., Vasander H. & Laiho R. 1995. Long-Term Effects of Water Level Drawdown on the Vegetation of Drained Pine Mires in Southern Finland. *J. Appl. Ecol.* 32: 785–802.
- Lamarck, J.B. 1809. On classification and evolution. Teoksessa: Lamarck J.B. *Philosophie zoologique, ou exposition des considérations relatives à l'histoire naturelle des animaux (Zoological Philosophy. An Exposition with Regard to the Natural History of Animals)*. Macmillan, London.
- Loreau M. 2010. Linking biodiversity and ecosystems: towards a unifying ecological theory. *Philos. Trans. R. Soc., B* 365: 49–60.
- MacArthur R.H. 1984. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press, Princeton.
- MacArthur R.H. & Wilson E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Magurran A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell-Publishing, Oxford.
- Mittelbach G.G., Steiner C.F., Scheiner S.M., Gross K.L., Reynolds H.L., Waide R.B., Willig M.R., Dodson S.I. & Gough L. 2001. What Is the Observed Relationship between Species Richness and Productivity? *Ecology* 82: 2381–2396.
- Mwendera E.J., Saleem M.A.M. & Wolde Z. 1997. Vegetation response to cattle grazing in the Ethiopian highlands. *Agric., Ecosyst. Environ.* 64: 43–51.
- Patterson B.D., Stotz D.F., Solari S., Fitzpatrick J.W. & Pacheco V. 1998. Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *J. Biogeogr.* 25: 593–607.
- Pickett S.T.A. & White P.S. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando.
- Pino J., Rodà F., Ribas J. & Pons X. 2000. Landscape structure and bird species richness: implications for conservation in rural areas between natural parks. *Landscape and Urban Planning* 49: 35–48.

- Proulx M. & Mazumder A. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology* 79: 2581–2592.
- Quinn G.P. & Keough M.J. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rohde K. 1992. Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause. *Oikos* 65: 514–527.
- Rosenzweig M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rydin H., Jeglum J.K. & Hooijer A. 2006. *The biology of peatlands*. Oxford University Press, Oxford.
- Sallantausta T. 1992. Leaching in the material balance of peatlands - preliminary results. *Suo* 34: 253–358.
- Shurin J.B. & Allen E.G. 2001. Effects of Competition, Predation, and Dispersal on Species Richness at Local and Regional Scales. *Am. Nat.* 158: 624–637.
- Srivastava D.S. & Lawton J.H. 1998. Why More Productive Sites Have More Species: An Experimental Test of Theory Using Tree-Hole Communities. *Am. Nat.* 152: 510–529.
- Svavarsson J., Stromberg J. & Brattegard T. 1993. The Deep-Sea Asellote (Isopoda, Crustacea) Fauna of the Northern Seas: Species Composition, Distributional Patterns and Origin. *J. Biogeogr.* 20: 537–555.
- Tahvanainen T. 2004. Water Chemistry of Mires in Relation to the Poor-Rich Vegetation Gradient and Contrasting Geochemical Zones of the North-Eastern Fennoscandian Shield. *Folia Geobotanica* 39: 353–369.
- Tilman D. 1987. Secondary Succession and the Pattern of Plant Dominance Along Experimental Nitrogen Gradients. *Ecol. Monogr.* 57: 189–214.
- Tilman D., May R.M., Lehman C.L. & Nowak M.A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65–66.
- Tilman D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Tirri R. 2001. *Biologian sanakirja*. Otava, Helsinki.
- Townsend C.R. & Hildrew A.G. 1994. Species traits in relation to a habitat template for river systems. *Freshwat. Biol.* 31: 265–275.
- Ulvinen T., Syrjänen K. & Anttila S. (toim.) 2002: Suomen sammalet – levinneisyys, ekologia, uhanalaisuus. Suomen ympäristö 560. Suomen ympäristökeskus, Helsinki.
- Vellend M. & Geber M.A. 2005. Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecol. Lett.* 8: 767–781.
- Vitt D.H. & Wieder R.K. 2009. The structure and function of bryophyte-dominated peatlands. Teoksessa: Goffinet B. & Shaw A.J. (toim.) *Bryophyte biology*. Cambridge University Press, New York.
- Waide R.B., Willig M.R., Steiner C.F., Mittelbach G., Gough L., Dodson S.I., Juday G.P. & Parmenter R. 1999. The Relationship between Productivity and Species Richness. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30: 257–300.
- Whittaker R.H. 1972. Evolution and Measurement of Species Diversity. *Taxon* 21: 213–251.
- Whittaker R.J., Willis K.J. & Field R. 2001. Scale and Species Richness: Towards a General, Hierarchical Theory of Species Diversity. *J. Biogeogr.* 28: 453–470.
- Wilson S.D. & Tilman D. 2002. Quadratic variation in old-field species richness along gradients of disturbance and nitrogen. *Ecology* 83: 492–504.
- Wright D. 1983. Species-energy theory: An extension of species-area theory. *Oikos* 41: 496–506.