

# Suokasvillisuuden moniulotteiset gradientit

Mika Jokikokko



LuK-tutkielma

Biologian tutkinto-ohjelma, ekologia

Oulun yliopisto

Marraskuu 2019

# Sisällys

1	Johdanto.....	2
1.1	Kasvillisuus ja ympäristö.....	2
1.2	Suokasvillisuus ja ympäristö.....	3
2	Kasvillisuusgradientit.....	4
2.1	Trofia.....	4
2.1.1	Ombro- ja minerotrofia sekä trofiagradientin jatkuvuus.....	7
2.2	Ravinteisuus.....	8
2.3	Suonpinnan taso: mikrotopografiagradientti.....	9
2.4	Reuna- ja keskustavaikutus.....	10
2.5	Muita kasvillisuusgradientteja.....	12
2.5.1	Vedenpinnan tason vaihteluun liittyvät kasvillisuusgradientit.....	12
2.5.2	Suolaisuus.....	14
2.5.3	Lähteisyys, luhtaisuus ja sulamisvesivaikutus.....	14
2.5.4	Pienlaikut sekä arktisten ja alpiinisten alueiden kasvillisuusgradientteja.....	15
3	Mitkä kasvillisuusgradientit ja niitä selittävät ympäristögradientit ovat tärkeimpiä?.....	15
3.1	Maantieteelliset näkökulmat.....	15
3.2	Yhdysvaikutukset.....	17
3.3	Mittakaava- ja kontekstiriippuvuus.....	17
4	Metayhteisönäkökulma.....	18
5	Yhteenveto.....	20
6	Lähteet.....	20

# 1 Johdanto

## 1.1 Kasvillisuus ja ympäristö

Austinin (2005) mukaan kasvillisuuden luokittelu eri koulukunnissa pohjautui 1900-luvun alkupuoliskolla yleisesti käsitykseen, jonka mukaan kasvillisuudesta voidaan tunnistaa diskreettejä yhteisöjä. Frederic Clements piti yhteisöjä superorganismeina, ja kasvisosiologisessa Braun–Blanquet-koulukunnassa kasviyhteisöjä luokiteltiin lajien tapaan. Näiden dominoivien paradigmojen (Austin, 2005) lisäksi eri maissa on kehittynyt pienempiä koulukuntia, kuten Uppsalan koulukunta, cajanderilainen aluskasvillisuuteen pohjautuva metsätyyppijärjestelmä sekä venäläinen traditio, jossa muodollinen luokittelu ei ole ollut niin tärkeää kuin Skandinaviassa (Whittaker, 1962).

Austinin (2005) mukaan Henry Gleason sekä eräät muutkin tutkijat ehdottivat toisenlaista näkemystä, jonka mukaan kasvilajit reagoivat yksilöllisesti ympäristötekijöihin eivätkä käyttäydy selvärajaisina yhteisinä, mutta näitä kannanottoja ei hyväksytty. Näkemykset siitä, että kasviyhteisöt ovat jatkuvasti muuttuvien ympäristötekijöiden selittämä jatkumo, saivat uudestaan kannatusta vuosisadan puolivälissä Robert Whittakerin ja John Curtisin myötä. Kasvillisuuden muodostumisesta ympäristögradienteilla on esitetty useita malleja, jotka vaihtelevat clementsiläisen yhteisöjä selvärajaisina pitävän ja gleasonilaisen individualistisen näkemyksen välillä. Useat näistä ovat kuitenkin fenomenologisia. Sen sijaan Heinz Ellenbergin mekanistisempi näkemys otti mukaan ekolokeroteorian: lajikohtaiset fysiologiset vasteet ympäristötekijöihin määräävät fundamentaalisen ekolokeron, mutta toteutuneeseen ekolokeroon vaikuttaa myös kilpailu. Lajien ekolokerot suhteessa ympäristögradientteihin määräävät siten yhteisöjen rakenteen. Austinin ja Smithin (1989) mukaan kasvillisuuden muotoutuminen tiettyyn ympäristöön määräytyy kasvien vasteista suoriin gradientteihin ja resurssigradiinteihin, kun taas epäsuorien kompleksigradianttien vaikutus kasvillisuuteen selittyy niiden korrelaatioilla suorien ja resurssigradianttien kanssa. Nämä korrelaatiot vaihtelevat alueelta toiselle, jolloin eri alueille muodostuu erilaisia kasviyhteisöjä. Yhteisö on heidän mukaansa siten maisematason käsite.

Tietyntyypiset ympäristöt esiintyvät maisemassa enemmän tai vähemmän laikuittaisesti, ja näiden laikkujen paikallisyhteisöt voivat olla yhteydessä toisiinsa useiden, keskenään vuorovaikutussuhteissa olevien lajien dispersaalin kautta. Leiboldin ym. (2004) mukaan tällöin kysymyksessä on metayhteisö, jonka toimintaa voidaan selittää neljällä mallilla: lajierottelu

(engl. species sorting), laikkudynamiikka (engl. patch dynamics), massaefektit (engl. mass effects) ja neutraalimalli (engl. neutral model). Ne eroavat muun muassa dispersaalin voimakkuuden ja laikkujen samanlaisuusasteen suhteen. Lajierottelumalli rakentuu paljolti ekolokero- ja gradienttiteorian varaan: dispersaali mahdollistaa lajien siirtymisen paikallisyhteisöjen välillä, mutta ei peitä alleen ympäristögradienttien määräämien lajien vasteiden ja lajien välisten vuorovaikutusten tuloksena muodostuvaa yhteisörakennetta. Malleista ei ole vielä olemassa kunnollista synteesiä, mutta metayhteisönäkökulman avulla voidaan kuitenkin selittää useiden spatiaalisten ja temporaalisten mittakaavojen ilmiöitä, joihin perinteisemmät paikallisyhteisön tarkastelutavat eivät riitä. Toisaalta gradienttiteoriassakin on useita kysymyksiä, joihin vasta etsitään vastauksia (Austin, 2005).

## 1.2 Suokasvillisuus ja ympäristö

Suomalainen suotyyppijärjestelmä on cajanderilaista perua (Ruuhijarvi & Lindholm, 2006), kun taas Keski- ja Etelä-Euroopassa suokasvillisuutta on luokiteltu Braun–Blanquet-perinteen mukaan ja Skandinaviassa sekä Brittein saarilla omanlaisineen perintein (Wheeler & Proctor, 2000). Gradienttiteorian kehittyessä suokasvillisuustutkimuskin on siirtynyt pelkästä luokittelusta suokasvillisuuden vaihtelusuuntien ja niitä säätelevien ympäristögradienttien tutkimiseen (Wheeler & Proctor, 2000). Suomalainen alan edelläkävijä oli Risto Tuomikoski, joka järjesti suokasvillisuusyksiköitä ekologisten vaihtelusuuntien mukaan (Ruuhijarvi & Lindholm, 2006).

Suot on usein määritelty turvetta tuottaviksi ekosysteemeiksi (Wheeler & Proctor, 2000), ja Malmerin (1986) mukaan turpeen kertyminen on suoekosysteemien ominaisin piirre. Toisaalta hyvin samanlaista kasvillisuutta ilmenee usein ilman turpeen kerrostumistakin, ja kerrostuva aines voi olla humusta tai jopa kalkkisaostumaa (Wheeler & Proctor, 2000), ja suot vaihtuvat usein esimerkiksi metsiin vähittäisesti. Nämäkin ovat kasvillisuuden, mutta myös ekosysteemitointojen vaihtelua ympäristögradien-teilla. Tässä tutkielmassa käsitelen suokasvillisuutta melko lavean määritelmän mukaan ilman vaatimusta turpeen kerrostumisesta.

Soita on luokiteltu eri tavoin myös hydrotopografiaan ja maantieteelliseen vaihteluun perustuen (Wheeler & Proctor, 2000). Näissä tapauksissa kyse on laajan mittakaavan vaihtelusta, jossa ilmastollisilla tekijöillä on suuri merkitys (Malmer, 1986). Esimerkiksi Etelä-Suomessa on

runsaasti keitaita, mutta Pohjois-Suomessa aapoja. Näillä suoyhdistymätyypeillä samankaltaiset suotyypit ryhmittyvät topografisesti samalla tavalla (Eurola ym., 2015).

Tässä tutkielmassa keskityn kuitenkin suokasvillisuuden vaihtelusuuntien ja niitä selittävien ympäristögradienttien, erityisesti suorien ja resurssigradienttien, analysoimiseen ilman pyrkimystä kattaa laajasti hydrotopografista ja maantieteellistä vaihtelua, joissa lienee paljolti kyse kompleksigradienttien eroista. Käytännön syistä rajoitan tarkastelun Fennoskandiaan sekä Manner-Eurooppaan ja Brittein saarille. Päämääränä ei myöskään ole terminologian tai tyypittelyn tarkka analyysi, vaan pikemminkin suokasvillisuuden ja ympäristön yleisen ekologisen luonteen tarkastelu. Ympäristögradienttien lisäksi otan tarkasteluun myös metayhteisönäkökulman.

## 2 Kasvillisuusgradientit

### 2.1 Trofia

Malmerin (1986) mukaan trofiagradietti on yksi kolmesta perinteisestä gradientista, jolla Skandinaviassa on kuvattu suokasvillisuuden vaihtelua. Muut kaksi ovat suonpinnan taso sekä reuna- ja keskustavaikutus. Nämä gradientit on tunnistettu myös Pohjois-Amerikan boreaalisella alueella (Malmer, 1986), ja ne ovat keskeisiä modernissa suomalaisessa suotyypittelyssä (Eurola ym., 2015). Trofiagradietti on hyväksytty yleisesti laajemminkin Euroopassa (Wheeler & Proctor, 2000).

Suon trofia määritetään indikaattorilajiston avulla (esimerkiksi Eurola ym., 2015), mutta mitä tietty lajisto indikoi? Onko kyse vain kasvillisuusgradientista, vai kertooko kasvillisuus ekosysteemin fysikaalisten ja kemiallisten kasvutekijöiden summasta (Eurola ym., 2015) tai suoveden alkuperästä? Einar Du Rietz, joka kuvasi trofiagradietin ombrotrofiasta lettoihin, korosti rajaa ombro- ja minerotrofian välillä (Malmer, 1986). Tämä jako ei kuitenkaan perustunut hydrologiaan tai vesikemiaan vaan kasvillisuuteen sisältäen siten kehäpäätelmän (Wheeler & Proctor, 2000). Se voidaan välttää tutkimalla lajien indikaattoriarvoja, jotka tosin ovat usein enemmän tai vähemmän paikallisia muun muassa siksi, että lajit ovat usein vaativimpia levinneisyysalueensa rajoilla (Økland, Økland & Rydgren, 2001).

Malmerin (1986) mukaan trofiagradientin ja suoveden tai turpeen pH:n välillä on usein todettu selvä yhteys: mitä eutrofisempi on kasvillisuus, sitä vähemmän hapan on kasvualusta. Happamuuteen liitetään usein myös matala kalsiumin (Ca) tai kokonaismineraalien konsentraatio, joiden vaihtelu on yhteydessä suoveden sähkönjohtavuuteen. Tahvanainen (2004) havaitsi tutkimusalueellaan Kainuussa veden pH:n selittävän trofiagradienttia kemiallisista muuttujista parhaiten, vaikka korkea Ca-pitoisuus erottikin rikkaimmat letot muista tyypeistä. Ne eivät kuitenkaan erottuneet selvästi kasvillisuusordinaatioissa. Niinpä Ca-konsentraatio itsessään ei olekaan välttämättä tärkeä, vaan se vain korreloi usein pH:n kanssa, mitä tukee myös Ca-konsentraation suuri vaihtelu trofialtaan samankaltaisilla paikoilla geologisesti erilaisilla alueilla (Tahvanainen, 2004; Tahvanainen, Sallantaus, Heikkilä & Tolonen, 2002). Esimerkiksi Tahvanainen ym. (2002) havaitsivat trofiagradientin olevan voimakkaimmin yhteydessä pH-arvoon, alkaliniteettiin, sähkönjohtavuuteen sekä magnesiumin (Mg) ja natriumin (Na) konsentraatioihin silikaattikallioalueella, jolla Ca-konsentraatio on hyvin pieni. Toisaalta Euroopan kalkkipitoisilla alueilla kalsiumin merkitys trofiagradientille vaikuttaa selvältä, eikä kaikkein Ca-pitoisimmilla soilla mineraalipitoisuus enää korreloi merkittävästi pH:n kanssa, joten tällaiset habitaatit tulisikin erottaa niukkakalkkisilla alueilla sijaitsevista letoista (Hájek, Horsák, Hájková & Dítě, 2006).

Vaihtelevien tutkimustulosten on tulkittu tukevan sitä, että eri tutkimusalueilla trofiagradienttia parhaiten selittävät ympäristögradientit vaihtelevat suuresti kuten myös trofiagradientin jyrkkyys (Økland ym., 2001). Kyse voi kuitenkin osittain olla kasvillisuusluokittelun eroista ja puutteista (Hájek ym., 2006) sekä subjektiivisesti valituista indikaattorilajeista (Tahvanainen, 2004), mutta myös kemiallisten muuttujien näytteenottomenetelmien eroista (Tahvanainen & Tuomaala, 2003). Suoveden kemiaa on tutkittu paljon, mutta varsinkin suon putkilokasvit saattavat olla riippuvaisempia turpeen kemiallisista ominaisuuksista (Sjörs & Gunnarsson, 2002). Tutkimuksissa olisi myös huomioitava se, että osa ioneista voi olla komplekseina orgaanisen aineen kanssa (Tahvanainen ym., 2002).

Suoveden pH:n frekvenssijakauma on todettu kaksihuippuiseksi geologisesti erilaisilla alueilla (Sjörs & Gunnarsson, 2002; Tahvanainen & Tuomaala, 2003; Wheeler & Proctor, 2000), mikä heijastaa kahta puskurisysteemiä: kun pH on alle 5, vallitseva suoveden puskuri muodostuu humuksen orgaanisista hapoista, ja kun pH on yli 6, sen vaihtelua puskuroi

bikarbonaattijärjestelmä (Wheeler & Proctor, 2000). Tahvanaisen ja Tuomaalan (2003) mukaan frekvenssijakaumaan ja sen sijoittumiseen pH-asteikolla vaikuttaa kuitenkin huomattavasti se, onko näytteitä ilmastettu hiilidioksidin määrän vakioimiseksi vai ei. Lisäksi pintavedestä kerättyjen näytteiden pH vaihtelee huomattavasti enemmän kuin suoveden pinnan alta kerättyjen näytteiden. Niinpä pH:n mittauksissa tulisivatkin käyttää heidän mukaansa sekä ilmastettuja että ilmastamattomia näytteitä, jotka on kerätty putkikaivoilla kyllin syvältä. Veden kemialliset ominaisuudet vaihtelevat myös vuodenaikaisesti, ja kemiallisten muuttujien parhaan kasvillisuustyyppien erottelukyvyn ja stabiiliuden vuoksi Tahvanainen, Sallantaus ja Heikkilä (2003) suosittelevat näytteenottoajaksi loppukesää.

Tahvanainen ja Tuomaala (2003) löysivät pH:n vaihtelusta myös vuorokaudenaikaisen rytmin: se on korkeampi päivällä kuin yöllä. Heidän mukaansa hiilidioksidipitoisuuden aiheuttama happamuusvaihtelu voi selittää tätä rytmiä fotosynteesin ja respiraation vuoksi. Happamilla (pH < 4) paikoilla ilmenevä vuorokaudenaikainen vaihtelu ei kuitenkaan voi selittyä hiilidioksidilla, mutta mahdollisesti taustalla voi olla rakkasammalten (*Sphagnum*) erittämien orgaanisten happojen haihtuminen päivällä.

Suon vaihtelevan pinta-pH:n voidaankin katsoa olevan biologinen vaste, mutta vedenpinnan tason alaisen, trofiagradienttiin yhteydessä olevan pH:n kuvastavan ympäristöoloja, kuten geologiaa ja hydrologiaa (Tahvanainen & Tuomaala, 2003). Trofiagradientin onkin havaittu mukailevan geologiaa sekä suhteellisen pienellä mittakaavalla (Tahvanainen, 2004) että laajemmin eri maiden välillä (Hájek ym., 2006). Toisaalta suon pH on jossain määrin myös biologinen vaste syvemmilläkin turpeessa. Esimerkiksi Härkösuolla Kuhmossa liuennan orgaanisen aineksen kertyminen hydrologisesti alavirtaan päin siirryttäessä liittyy happamuuden kasvuun ja trofiagradienttiin (Tahvanainen ym., 2002). Veden kemiallisten ominaisuuksien vuodenaikainen vaihtelu on havaittu hyvin erilaisilla konsentraatitasoilla, joten se selittyy luultavasti parhaiten fysiokemiallisilla muutoksilla kuten lumensulamisesien vaikutuksilla, vaikka myös kasvien ja hajottajien aineenvaihdunta saattaa olla taustalla (Tahvanainen ym., 2003).

Vaikka pH- ja trofiagradientti vaihtelevat kalkkiköyhillä alueilla orgaanisen aineen kertymisen ja veden ilmavuuden myötä, kalkkipitoisilla alueilla havaittu selvä kalsiumin merkitys trofialle voi selittyä erilaisilla mekanismeilla. Vetykarbonaatin ja mahdollisesti kalsiumin myrkyllisyys

rahkasammalille (Hájek ym., 2006), jonka fysiologinen mekanismi saattaa liittyä solujen Ca-tasapainon säätelyyn (Vicherová, Hájek & Hájek, 2015), estää happamoitumiskehityksen sukkession myötä (Hájek ym., 2006). Lisäksi kalsium heikentää fosforin ja raudan saatavuutta, ja saostuva kalsiumkarbonaatti muuttaa merkittävästi habitaatin fysikaalisia oloja (Hájek ym., 2006).

### 2.1.1 Ombro- ja minerotrofia sekä trofiagradientin jatkuvuus

Hydrologinen raja ombrotrofisten eli vain sadevettä saavien soiden ja minerotrofisten eli myös mineraalimaan kanssa kosketuksissa ollutta vettä saavien soiden välillä on ollut keskeinen skandinaavisessa suotutkimuksessa (Økland ym., 2001), ja sen tunnistaminen perustui alkujaan kasvillisuuseroihin (Wheeler & Proctor, 2000). Wheeler ja Proctor (2000) kuitenkin kritisoivat tätä kahtiajakoa, sillä ombro- ja minerotrofian välinen raja on usein häilyvä, jo sadevedenkin koostumus vaihtelee eri alueilla eikä hydrologinen ero ole siten kasvien ravinnetalouden kannalta mielekäs, ja lisäksi ombrotrofia käsitetään usein absoluuttisena omavaraisravinteisuutena ilman minkäänlaista gradienttia. Heidän mielestään kasvillisuuden pääjaon trofiagradientilla ei tulisi perustua ombro- ja minerotrofiaan vaan luonnolliseen, pH-arvojen frekvenssijakauman kaksihuippuisuuteen perustuvaan jyrkkään vaihtumiseen.

Tahvanainen (2004) totesi, että ombro- ja minerotrofian välinen raja ei erottunut selvästi kasvillisuudesta eikä veden kemiallisista ominaisuuksista, ja tämän kemiallisen rajan häilyvyys on todettu muissakin tutkimuksissa (Tahvanainen, 2004). Toisaalta ombro- ja minerotrofian välinen kapea rajavyöhyke on löydetty useissa tutkimuksissa, joissa on selvitetty suon kasvillisuutta ja hydrologiaa (Økland ym., 2001). Useat tutkimustulokset tukevat näkemystä trofiagradientista jatkumona (Økland ym., 2001; Sjörs & Gunnarsson, 2002), eikä ombro- ja minerotrofian välinen raja ole välttämättä yhtään sen häilyvämpi kuin mikään muukaan raja trofiagradientilla (Økland ym., 2001), ja ainakin paikallisesti päteviä indikaattorilajeja ombro- ja minerotrofian välille löytyy (Hájek ym., 2006; Økland ym., 2001). Niinpä ombro- ja minerotrofiaa keskeisenä kahtiajakona ei tulisikaan hylätä tai lähteä muuttamaan (Økland ym., 2001), vaikka se voikin olla parasta käsittää pikemminkin hydrologisena kuin kasvitieteellisenä tai kemiallisena jakona, joka on merkittävä ainakin muualla kuin äärioseaanisilla alueilla (Sjörs & Gunnarsson, 2002). Ombro- ja minerotrofian välinen raja voi myös erottua selvemmin pH:n



minimiarvoista kuin keskimääräisistä arvoista (Hájek ym., 2006). Lisäksi ombrotrofisilla soilla on laaja ekologinen merkitys (Hájek ym., 2006; Sjörs & Gunnarsson, 2002).

## 2.2 Ravinteisuus

Ravinteisuusgradientti ei kuulu skandinaavisen perinteen tärkeimpiin gradientteihin (Malmer, 1986), eikä sitä eroteta suomalaisessa suotyypittelyssä (Eurola ym., 2015). Muualla ravinteisuusgradientti on kuitenkin tunnistettu merkittäväksi kasvillisuusgradientiksi. Wheelerin ja Proctorin (2000) ehdottamassa Britannian soiden ja kosteikkojen kasvillisuusluokittelussa kaksi pääasiallista tekijää ovat ravinteisuus ja pH, ja ravinteisuusgradientti on itsenäinen trofiagradienttiin nähden. Heidän ravinteisuuskäsitteensä tarkoittaa kykyä tukea kasvua, ja sitä voidaan mitata tuottavuudella tai sen fytometrisillä estimaateilla. Vaikka Fennoskandiassa ei ole yleensä havaittu trofiagradientista erillistä ravinteisuusgradienttia (Økland ym., 2001), toisaalta suomalaisessa suotyypittelyssä tunnustetaan se, ettei lettojen tuottavuus välttämättä ole yhtään suurempi kuin oligo- tai mesotrofisten soiden, mikä johtuu muista rajoittavista tekijöistä kuin pH:sta tai kalsiumista (Eurola ym., 2015). Keski-Euroopassa trofiagradientista erillinen ravinteisuusgradientti on tunnistettavissa sekä kasvillisuudesta että nilviäisistä, mutta se erottuu parhaiten eutrofisimmilla paikoilla (Hájek ym., 2006), jollaisilta se on löydetty jopa Skandinaviassa (Økland ym., 2001). Keski-Euroopassa ravinteita vaativat ruhostomaalajit lisääntyvät tällä gradientilla (Hájek ym., 2006).

Wheeler ja Proctor (2000) selittävät kasvillisuuden ravinteisuusgradienttia kasvua rajoittavien typen (N) ja fosforin (P) saatavuuksilla, joiden on havaittu olevan itsenäisiä Ca- ja pH-gradienttiin nähden. Vaikka ravinteisuusgradientin on todettu olevan selvän eutrofisimmilla paikoilla Keski-Euroopan kalkkipitoisilla alueilla (Hájek ym., 2006), se ei kuitenkaan välttämättä ole yhteydessä kallioperän ominaisuuksiin. Hájekin ym. (2006) mukaan vedenkorkeuden vaihtelu sattaa olla ravinteisuusgradientin syynä, sillä vedenpinnan lasku kiihdyttää ravinteiden mineralisaatiota; tuottavuus ei kuitenkaan välttämättä heti lisääny, vaikka lajisto alkaa muuttua vedenpinnan laskiessa ruhostomaiden suuntaan. Ravinteisuus ei myöskään välttämättä ilmene niinkään suoveden kemiallisissa ominaisuuksissa kuin kasvien solukoiden suuremmissa N-, P-, K- ja Ca-pitoisuuksissa (Hájek ym., 2006).

Useissa skandinaavisissa tutkimuksissa ravinteisuuden muualla liitetyt ympäristögradientit ovat joko hyvin vaihtelevia tai muodostavat trofiagradienttia selittävien ympäristömuuttujien kanssa samansuuntaisen kompleksigradientin (Økland ym., 2001). Tahvanainen ym. (2002) kuitenkin havaitsivat erityisesti typen saatavuuden käyttäytyvän itsenäisesti trofiagradientin ympäristömuuttujiin nähden ja erottavan avoimen ja puustoisien leton toisistaan siten, että puustoisella letolla typen saatavuus oli parempi. Kaliumin (K) konsentraatiokaan ei ollut selvästi yhteydessä trofiagradienttiin.

Øklandin ym. (2001) mukaan selvästi itsenäisen ravinteisuusgradientin ilmeneminen voi olla yhteydessä typpilaskeuman määrään: alueilla, joilla suuri typpilaskeuma aiheuttaa sen, että fosfori korvaa typen kasvua rajoittavana ravinteena, fosforin saatavuuteen liittyvä ravinteisuusgradientti erkanee trofiagradientista. Ravinteisuusgradienttia ei havaita Fennoskandiassa ilmansaasteiden vähäisyyden lisäksi myöskään välttämättä siksi, että alueen kallioperän ja suoveden kalsiumpitoisuudet ovat huomattavan matalat; eutrofisimmilla soilla fosforin huono saatavuus rajoittaa kasvua, ja fosforilannoituksella Keski-Euroopan soita on saatu muuttumaan ruhostomaiden suuntaan (Hájek ym., 2006).

### 2.3 Suonpinnan taso: mikrotopografiagradientti

Suomalaisessa suotyypittelyssä suonpinnan taso jaetaan rimpi-, väli- ja mätäspintaan (Eurola ym., 2015), ja tämä mikrotopografiagradientti on perinteisesti tärkeä skandinaavisessa suotutkimuksessa (Malmer, 1986). Muualla gradientti ei kuitenkaan ole välttämättä selvä, ja varsinkaan useiden paikkojen keskinäisissä vertailuissa lajit eivät rajoitu tiettyyn mikrotopografiagradientin kohtaan (Wheeler & Proctor, 2000). Vaikka Fennoskandiassa tietyt lajit esiintyvät hyvin ennustettavasti mikrotopografiagradientilla, se on heikompi puustoisilla kuin avoimilla paikoilla (Økland ym., 2001) ja heikompi reuna- kuin keskustavaikutteisessa kasvillisuudessa (Malmer, 1986).

Malmerin (1986) mukaan suonpinnan mikrotopografia on selvästi yhteydessä suoveden pinnan tasoon. Keitailla vedenpinnan taso vaihtelee sateisuuden mukaan, mutta minerotrofisilla paikoilla myös ympäröivän vesivirtailun vuoksi. Niinpä topogeenisillä soilla vedenpinnan taso voi vaihdella keitaita laajemmalla amplitudilla, mutta soligeenisillä soilla vedenpinnan taso on

suhteellisen vakaa. Kasvillisuus ja suon pinta myös vakauttavat vedenpinnan tason vaihteluita pidättämällä vettä heikommin, kun sen pinta nousee. Lisäksi turpeen kertymis- ja hajoamisdynamiikka voivat aiheuttaa suonpinnan tason pysymisen melko vakaana vedenpinnan tasoon nähden, mikä voi selittää mikrotopografiagradientin tunnistamisen vaikeutta joillakin alueilla (Wheeler & Proctor, 2000).

Mikrotopografiagradienilla välipintainen rakkasammalkasvillisuus on tyypillisesti vain lyhyen osan vuodesta veden peitossa, ja tiheiden *Calluna*-mättäiden alaraja osuu vuoden korkeimman vedenpinnan tason tuntumaan (Malmer, 1986). Vaikka myös korrelaatiot maksimivedenpinnan kanssa voivat olla hyvin vahvoja (Økland ym., 2001), mikrotopografiagradienit selittyy itse asiassa hyvin keskimääräisellä vedenpinnan korkeudella (Laitinen, Kukko-oja & Huttunen, 2008; Laitinen, Rehell & Oksanen, 2008). Vedenpinnan tason vaihteluiden voimistuminen kuitenkin heikentää tätä yhteyttä (Laitinen, Rehell ym., 2008), eikä arokosteikoilla edes ole samanlaista mikrotopografiagradienitua kuin soilla, joilla vedenpinnan vaihtelu ei ole yhtä äärimmäistä (Laitinen, 2008).

Vedenpinnan tason ja sen vaihteluiden myötä muutkin ympäristötekijät eroavat mikrotopografiagradienin eri kohdissa: mätäsennalla redox-potentiaali on korkeampi kuin rimmissä, jotka eivät ole yhtä happamia kuin mättäät ja joissa turpeen hajoaminen ei ole yhtä täydellistä kuin mättäillä (Malmer, 1986). Niinpä vedenpinnan taso voi olla myös ravinteisuusgradientin taustalla (Hájek ym., 2006), ja mikrotopografiagradienilla esiintyy myös samantyyppistä kemiallista vaihtelua kuin trofiagradienilla (Tahvanainen & Tuomaala, 2003), joka kuitenkin liittyy suuremman mittakaavan vaihteluun (Økland ym., 2001) ja veden kemiallisiin ominaisuuksiin kyllin syvällä määrässä turpeessa (Tahvanainen & Tuomaala, 2003).

## 2.4 Reuna- ja keskustavaikutus

Suon reuna- ja keskiosien kasvillisuuseroihin perustuva gradientti on perinteisesti tärkeä Skandinaviassa (Malmer, 1986) ja suomalaisessa suotyypittelyssä, jossa keskustavaikutusta sanotaan myös omavaraisravinteisuudeksi ja reunavaikutusta lisäravinnevaikutukseksi, ja jossa reuna- ja keskustavaikutus kuvaavat päävaihtelusuuntaa suoekosysteemin primaarisilta reunoilta sen sekundaariseen tai tertiaariseen keskustaan; reunavaikutus ilmenee siten korpisuutena,

luhtaisuutena tai lähteisyytenä ja keskustavaikutus rämeisyytenä, nevaisuutena tai lettoisuutena (Eurola ym., 2015). Tässä reunavaikutusta ei kuitenkaan tarkastella pelkästään suomalaisen suotyypin näkökulmasta ja se on siten nähtävä lähinnä korpisuutena. Wheeler ja Proctor (2000) ovat jopa todenneet, että reuna- ja keskustavaikutus ei ole ekologisesti hyödyllinen gradientti, koska se vaihtelee niin paljon eri paikoilla ja alueilla. Fennoskandiassa kasvillisuus kuitenkin muodostaa selvän gradientin pääasiallisesti avoimelta suon keskustalta pääasiallisesti puustoiselle reunalle, ja siirtymä suon reunalta metsään voi olla vielä jyrkempi (Økland ym., 2001).

Vaikka keskusta- ja reunavaikutus erottuvat selvästi kasvillisuudesta, gradientin syy ei ole tarkasti selvillä (Økland ym., 2001; Tahvanainen ym., 2002). Viitteitä tietyistä ympäristötekijöistä sen taustalla kuitenkin löytyy (Økland ym., 2001), mikä puoltaa gradientin merkityksellisyyttä ja ekologista hyödyllisyyttä ja siten sen säilyttämistä keskeisenä vastoin Wheelerin ja Proctorin (2000) näkemystä. Vaikka ravinteiden saatavuus liittyy osittain trofiagradienttiin (Malmer, 1986; Økland ym., 2001), se ilmenee sekä suon keskusta- että reuna-alueilla, ja reunavaikutteisilla paikoilla typen, kaliumin ja fosforin saatavuus on tyypillisesti suon keskustaa parempi trofiagradienttiin nähden itsenäisesti (Malmer, 1986). Kasvibiomassa, jopa ilman puita, on myös suurempi reunalla samoin kuin todennäköisesti tuottavuus, jota on kuitenkin vaikeampi arvioida (Malmer, 1986). Reunavaikutteisen kasvillisuuden paremman ravinnetilanteen taustalla voi olla se, että vedenpinnan taso vaihtelee reunalla enemmän ja turve kuivuu paremmin (Kutnar & Martinčič, 2003; Malmer, 1986; Økland ym., 2001), jolloin sen hajotus ja ravinteiden kierto ovat nopeampia (Malmer, 1986; Wheeler & Proctor, 2000). Reunavaikutteisiin paikkoihin liittyvätkin pienempi maaperän hiilipitoisuus ja siten matalampi hiilen ja typen suhde (Kutnar & Martinčič, 2003). Ohuen turvekerroksen takia myös mineraalimaa on lähellä (Eurola ym., 2015; Kutnar & Martinčič, 2003; Wheeler & Proctor, 2000). Toisaalta puuston kasvuolot ovat tällöin paremmat reunalla, ja varjostus sekä karike saattavat aiheuttaa osan aluskasvillisuusgradientista (Økland ym., 2001).

Mineraalimaalta valuva vesi ei kuitenkaan välttämättä ole ravinteista podsoloituneilla alueilla, ja Tahvanainen ym. (2002) havaitsivatkin reunavaikutuksen liittyvän suoveden korkeisiin alumiinin (Al), raudan (Fe), mangaanin (Mn) ja rikin (S) pitoisuuksiin, kun taas typpipitoisuus muodosti oman, trofiagradientista itsenäisen gradienttinsa. Vaikka suurempien Al-, Fe- ja Mn-pitoisuuksien

voitiinkin katsoa indikoivan veden virtausta mineraalimaalta, sillä niitä on tyypillisesti vähän sade- ja pohjavedessä, niiden pitoisuudet ovat riippuvaisia myös pH:sta, redox-olosuhteista ja vedenpinnan tasosta. Kyseisten alkuaineiden vaikutus kasvillisuuteen jäi kuitenkin epäselväksi, vaikka joillekin lajeille Al ja Mn voivat olla myrkyllisiä erityisesti, kun kalsiumpitoisuus on pieni.

## 2.5 Muita kasvillisuusgradientteja

### 2.5.1 Vedenpinnan tason vaihteluun liittyvät kasvillisuusgradientit

Erilaiset veteen ja sen dynamiikkaan liittyvät prosessit ovat tärkeitä kosteikkojen ekologialle globaalilla tasolla (Laitinen, 2008), ja kanadalaisessa kosteikkojen luokittelussa vedenpinnan tason vaihtelu muodostaa pH:n ohella toisen päägradientin (Laitinen, Rehell ym., 2008). Fennoskandian suotutkimuksessa vedenpinta ja sen vaihtelu on liitetty lähinnä mikrotopografiagradiettiin (Laitinen, Kukko-oja ym., 2008; Malmer, 1986), joka selittyy hyvin keskimääräisellä vedenpinnalla (Laitinen, Kukko-oja ym., 2008; Laitinen, Rehell ym., 2008). Pitkään on kuitenkin tunnistettu myös sellaisten habitaattien olemassaolo, joissa vedenpinta vaihtelee voimakkaasti (Laitinen, Kukko-oja ym., 2008). Vedenpinnan tason vaihtelu muodostaakin mikrotopografiagradienista erillisen kasvillisuusgradientin (Laitinen, Kukko-oja ym., 2008; Laitinen, Rehell ym., 2008) vedenpinnan tasoltaan stabiileilta turvemailta vähemmän stabiileille turvemaille ja lopulta arokosteikoille (Laitinen, 2008). Ne ovat ohutturpeisia, hyvin vettä läpäisevällä mineraalimaalla esiintyviä, välillä kuivuvia kasvillisuustyyppisiä, eikä niitä ole kuvattu boreaalisen alueen ulkopuolelta (Laitinen, Rehell, Huttunen & Euroola, 2005). Kaikkien suonpinnan tasojen on todettu vaihtelevan tällä gradientilla (Laitinen, 2008).

Vedenpinnan tason vaihtelussa tärkeitä seikkoja ovat vaihtelun laajuus ja sen ajoitus (Laitinen, 2008). Arokosteikoilla vedenpinnan vaihtelu on joko vuodenaikaista, jolloin vedenpinta nousee lumensulamisvesien myötä, tai pidempiaikaista, jolloin se heijastaa pohjaveden pinnan tason vaihtelua (Laitinen, Oksanen, Tahvanainen & Rehell, 2007). Lisäksi ohuen turvekerroksen pinnan kuivuminen on merkittävää etenkin sammalille, vaikka vedenpinnan taso ei laskisikaan kovin alas (Laitinen, 2008), joten turpeen ominaisuudetkin on syytä huomioida: kyseessä on siis oikeastaan kompleksigradieniti (Laitinen, Kukko-oja ym., 2008). Laitisen ym. (2007) mukaan se ilmenee kasvillisuudessa häiriögradienttina. Mitä pitempiä kuivat ja märät jaksot ovat ja mitä

suurempi tulvivan veden syvyys on, sitä pienemmäksi he ovat havainneet kasvien kokonaispeittävyuden jäävän arokosteikoilla. Häiriögradientilla ruderaalien lajien osuus ei kuitenkaan lisääny Philip Grimen teorian mukaisesti, vaan jäljelle jäävät stressinsietäjät. Puiden ja varpujen taimet voivat tosin käyttäytyä arokosteikoilla ruderaalien tapaan.

Häiriöiden määrän lisäksi vedenpinnan vaihteluun näyttää liittyvän turpeentuotantokyky. Soiden turpeentuotantokyky liittyy enemmän turpeen hajotuksen kuin kasvien tuotannon nopeuteen, ja niinpä esimerkiksi keitaiden keskiosissa, joissa korkean vedenpinnan tason vuoksi akrotelma on jatkuvasti ohut, hajotuksen hitaus aiheuttaa turpeen kertymistä (Malmer, 1986). Tietyillä, yleensä rahkasammalia (esimerkiksi lajeja *Sphagnum fuscum*, *S. papillosum* ja *S. majus*) kasvavilla paikoilla turpeentuotannon on havaittu olevan voimakkaampaa kuin toisilla, yleensä paakkurahkasammalta (*Sphagnum compactum*) tai jäkäliä ja maksasammalia (esimerkiksi lajeja *Cladopodiella fluitans*, *Gymnocolea inflata* ja *Cladonia squamosa*) kasvavilla paikoilla (Laitinen, Kukko-oja ym., 2008; Økland ym., 2001). Tämä voi johtua kasvillisuuden sisäisestä dynamiikasta (Økland ym., 2001), mutta myös vedenpinnan vaihtelusta, sillä progressiivisten paikkojen lajien on todettu kasvavan paikoilla, joissa vedenpinta ei paljoa vaihtelee, kun taas monet regressiivisten paikkojen lajit löytyvät paikoilta, joilla vedenpinnan vaihtelu on suurempaa (Laitinen, Kukko-oja ym., 2008). Jälkimmäisten paikkojen tyypillisesti ohut turvekerros ei kuitenkaan välttämättä tarkoita hidasta turpeentuottoa, vaan se voi johtua myös turvekerroksen iästä, joten turpeentuotantokyvyn yhteys vedenpinnan vaihteluun on hyväksyttävä varauksella (Laitinen, Kukko-oja ym., 2008).

Vedenpinnan tason vaihtelua ei ole Fennoskandiassa tunnistettu omaksi merkittäväksi gradientikseen mahdollisesti siksi, että sen vaikutus peittyy osittain muiden gradienttien alle (Laitinen, Kukko-oja ym., 2008). Laitisen (2008) mukaan se voidaankin nähdä yleisellä tasolla perkolaatioosilta diplotelmisten vedenpinnaltaan stabiilien ja vaihtelevien soiden kautta kausikosteikkoihin ilmenevän kasvillisuuden vaihtumisen taustalla yhdessä maaperän ominaisuuksien kanssa. Perkolaatioosilla lähes koko turvekerros on huokoista, akrotelman lailla toimivaa, eikä vedenpinta juuri vaihtelee. Vedenpinnan vaihtelun lisääntyessä turvekerros muuttuu pidemmälle hajonneeksi ja tiiviimmäksi, kunnes sitä ei lopulta ole ollenkaan kivennäismaan kausikosteikoilla. Typen saatavuuden on todettu lisääntyvän reunavaikutuksen myötä (Malmer, 1986), mutta kasvillisuuden ja Ellenbergin indikaattoriarvojen perusteella se näyttäisi lisääntyvän

myös arokosteikoilla vedenpinnan vaihtelun lisääntyessä (Laitinen, 2008; Laitinen ym., 2007). Tässä gradientissa on siis tiettyjä samankaltaisuuksia keskusta- ja reunavaikutukseen nähden.

### 2.5.2 Suolaisuus

Rannikon lähellä olevilla soilla suolaisuus voi vaikuttaa merkittävästi kasvillisuuteen, ja paikoin suolamarski vaihettuu rannikolla suoksi (Wheeler & Proctor, 2000). Suolaisuusvaikutus selittyy paljolti natriumin, magnesiumin ja kloorin pitoisuuksilla (Malmer, 1986; Økland ym., 2001). Suoloja kantautuu ilmakehän mukana (Malmer, 1986; Wheeler & Proctor, 2000), mutta niitä voi olla myös esimerkiksi pohjavesissä, ja toisaalta suolaisuus voi olla myös saastumisen seurausta (Wheeler & Proctor, 2000). Suolaisuuden vaikutus kasvillisuuteen on paikallista ja yleensä helposti tunnistettavissa (Wheeler & Proctor, 2000).

### 2.5.3 Lähteisyys, luhtaisuus ja sulamisvesivaikutus

Lähteisyys, luhtaisuus ja sulamisvesivaikutus ovat suomalaisessa suotyypittelyssä reunavaikutuksen muotoja (Eurola ym., 2015; Ruuhijarvi & Lindholm, 2006). Lähteille ja lähteisille soille on tyypillistä vakaa veden saatavuus ja vedenpinnan taso sekä veden suuri happipitoisuus ja vakaan viileä lämpötila (Eurola ym., 2015; Økland ym., 2001; Ruuhijarvi & Lindholm, 2006). Kasvillisuusgradientti lähteiltä soligeenisten soiden kautta topogeenisille soille voidaankin nähdä erillisenä reuna- ja keskustavaikutuksesta (Økland ym., 2001; Wheeler & Proctor, 2000). Soligeenisillä soilla vedenpinnan vaihtelu on huomattavasti topogeenisiä pienempää (Malmer, 1986), ja niillä esiintyy usein tihkupintoja (Eurola ym., 2015). Yhteisön kasvilajikoostumuksen eroista huolimatta habitaattien erottelu osissa tätä gradienttia voi kuitenkin joissakin tapauksissa pohjautua enemmän fysiognomisiin eroihin (Wheeler & Proctor, 2000).

Suomalaisessa suotyypittelyssä luhtaisuus eli pintavesivaikutus liittyy vesistöjen läheisyyteen ja niistä melko tasaisesti tulevaan veteen, mutta toisaalta myös kevättulvien vaikutukseen (Ruuhijarvi & Lindholm, 2006). Vastaavasti englannin sana ”swamp” viittaa lähes koko vuoden veden peitossa olevilla alueilla esiintyvään kasvillisuuteen tai Amerikassa metsäisiin kosteikkoihin (Wheeler & Proctor, 2000). Vaikka pintavesivaikutus on usein selvä, luhta-, lähde-

ja korpikasvillisuus myös kombinoituvat toisiinsa (Eurola ym., 2015). Arktisille ja alpiinisille alueille tyypillistä on sulamisvesivaikutus, jota voi kuitenkin olla mahdoton erottaa lähteisyydestä ja muusta pintavesivaikutuksesta lajikoostumuksen perusteella (Ruuhijarvi & Lindholm, 2006): esimerkiksi purojen varsilla esiintyy lähdekasvillisuutta (Vanderpuye, Elvebakk & Nilsen, 2002).

#### 2.5.4 Pienlaikut sekä arktisten ja alpiinisten alueiden kasvillisuusgradientteja

Reunavaikutteisen suokasvillisuuden vaihtelussa on kuvattu gradientti tasaisilta *Sphagnum girgensohnii* tai *Polytrichum commune* -pinnoilta pienempien sammalten taskumaisiin kasvupaikkoihin, pienlaikkuihin, joiden esiintyminen saattaa liittyä häiriö- ja stressitekijöihin (Økland ym., 2001). Arktisilla ja alpiinisilla alueilla korostuvat omanlaiset kasvillisuusgradienttinsa, kuten lumipeitteen kestoon liittyvä vaihtelu, joka ilmenee kionofiilisten ja kionofobisten lajien esiintymisessä (Økland ym., 2001) ja on merkittävä esimerkiksi palsasoilla (Eurola ym., 2015). Vanderpuye ym. (2002) totesivat Huippuvuorten suokasvillisuuteen vaikuttavan eniten vedenpinnan tason, mutta myös ikeroudan syvyyden, rinteiden suunnan ja jyrkkyyden.

### 3 Mitkä kasvillisuusgradientit ja niitä selittävät ympäristögradientit ovat tärkeimpiä?

#### 3.1 Maantieteelliset näkökulmat

Suokasvillisuus vaihtelee huomattavasti maantieteellisten alueiden välillä, ja Malmerin (1986) mukaan kolmen perinteisesti Fennoskandiassa tärkeän kasvillisuusgradientin rinnalla ilmastoon liittyvä, suon hydrologiaan vaikuttava vaihtelu mantereisten ja mereisten alueiden välillä muodostaa neljännen tärkeän gradientin. Ilmasto säätelee yksittäisten lajien esiintymisen lisäksi sitä, millaiset suoyhdistymätyypit alueelle muodostuvat, mutta niiden sisällä suotyyppien esiintyminen liittyy kuitenkin edellä kuvattuihin gradientteihin (Eurola ym., 2015). Vaikka ilmaston vaikutuksesta kasvillisuuteen vaikuttaa alueellisesti ympäristögradientteja, joita ei muilla alueilla ole, kuten ikeroudan syvyys tai lumipeitteen stabiilius (Økland ym., 2001; Vanderpuye ym., 2002), ilmasto on kompleksigradieni ja monet ilmaston vaikutukset voidaan



selittää suorien ja resurssigradienttien avulla. Austinin ja Smithin (1989) esityksen mukaisesti keskeistä ympäristögradienttien erottamiselle ovatkin niiden korrelaatiot toistensa kanssa.

Myös geologiset olosuhteet vaihtelevat huomattavasti esimerkiksi kallioperän kalkkipitoisuuden mukaan, ja tämä vuorostaan heijastuu suoveden kemiallisiin ominaisuuksiin sekä kasvillisuuteen (Hájek ym., 2006; Tahvanainen, 2004) samoin kuin ihmistoiminnan tuottamat typpi-, rikki- ja muutkin laskeumat (Malmer, 1986; Økland ym., 2001; Sjörs & Gunnarsson, 2002; Wheeler & Proctor, 2000). Niinpä kasvit kasvavat toisilla alueilla olosuhteissa, joita toisilla alueilla ei tavata, mikä johtuu joko ympäristögradienttien ääriarvojen, kuten korkean kalsiumpitoisuuden, esiintymisestä vain tietyillä alueilla (Hájek ym., 2006; Tahvanainen, 2004) tai ympäristögradienttien arvojen erilaisista yhdistelmistä, kuten typen ja fosforin saatavuudesta, joka voi olla ravinteisuus- ja trofiagradienttien erillään ilmenemisen taustalla Fennoskandian ulkopuolella (Økland ym., 2001).

Kasvillisuusgradientit voidaan jakaa yleisesti tärkeisiin, alueellisesti tärkeisiin ja paikallisesti tärkeisiin gradientteihin siten, että ensimmäiseen ryhmään kuuluvat trofiagradientti ja suonpinnan taso, toiseen reuna- ja keskustavaikutus sekä ravinteisuus ja kolmanteen muita kuvattuja gradientteja (Økland ym., 2001). Rajojen asettaminen kategorioiden välille ei kuitenkaan ole yksiselitteistä, mikä ilmenee muun muassa Wheelerin ja Proctorin (2000) sinänsä perustellusta näkemyksestä hylätä reuna- ja keskustavaikutus tärkeänä gradienttina tai Laitisen, Kukko-ojan ym. (2008) ehdotuksesta lukea vedenpinnan stabiilius paikallisesti Fennoskandiassa tärkeisiin gradientteihin, vaikka toisaalta kanadalaisessa kosteikkoluokittelussa se on toinen päägradienteista (Laitinen, Rehell ym., 2008). Niinpä myös tutkimusalueen rajauksella on keskeinen merkitys.

Lisäksi kasvillisuuden luokittelu gradienteilla voi olla tarkoituksenmukaista toteuttaa eri alueilla toisistaan poikkeavalla tavalla. Esimerkiksi Wheelerin ja Proctorin (2000) ehdotus korvata trofiagradientin pääjako ombro- ja minerotrofian välillä suoveden pH:n frekvenssijakauman kaksihuippuisuuteen perustuen voi olla sinänsä perusteltu (Tahvanainen ym., 2002) ainakin, mikäli kasvillisuusgradientti jakautuu ympäristögradientin tapaan suhteellisen diskreetisti (Økland ym., 2001), mitä tukee muun muassa näyttö soiden siirtymisestä sukkession myötä suhteellisen nopeasti eutrofisesta oligotrofiseen kasvillisuuteen (Tahvanainen ym., 2002). Silti tällainen jako ei olisi mielekäs kalkkiköyhillä alueilla Fennoskandiassa (Tahvanainen ym., 2002),

joilla ombro- ja minerotrofian välinen hydrologinen jako on ekologisesti tärkeä (Sjörs & Gunnarsson, 2002).

### 3.2 Yhdysvaikutukset

Eri ympäristögradienttien yhdysvaikutukset toistensa kanssa vaikeuttavat myös kasvillisuusgradienttien selittämistä tietyillä ympäristögradien-teilla, ja mahdollisesti antagonistisia tai synergistisiä vaikutuksia voi esiintyä myös vaikeasti mitattavien ympäristögradienttien kanssa (Hájek ym., 2006). Esimerkiksi reunavaikutukseen liittyy ravinteiden saatavuus mineraalimaasta (Eurola ym., 2015; Malmer, 1986; Wheeler & Proctor, 2000), mutta myös ravinteiden nopeampi kierto kosteusolosuhteiden suotuisuuden vuoksi (Malmer, 1986). Silti jo vedenpinnan kyllin alhainen taso itsessään vaikuttaa kasvillisuuteen ja edesauttaa puiden kasvua (Økland ym., 2001).

Hájekin ym. (2006) mukaan kalkkipitoisilla letoilla rahkasammalten aiheuttama happamoitumiskehitys voi alkaa korkeasta kalsiumpitoisuudesta huolimatta, mikäli rautaa tai fosfaattia on tarpeeksi lisäämään tiettyjen *Sphagnum*-lajien kalsiumin sietoa. Toisaalta veden virtaus voi mahdollisesti pienentää Ca-pitoisuutta, joka tarvitaan rahkasammalten kasvun ehkäisemiseksi. Vaikka nämä ilmiöt eivät ole merkittäviä Fennoskandiassa, jossa trofigradientti selittyy paljolti pH:lla, magnesium, natrium ja kalium voivat osittain korvata kalsiumia ja vähentää matalan Ca-pitoisuuden vaikutuksia joihinkin sammaliin (Tahvanainen ym., 2002). Myös pH itsessään on sekä bioottisten että abioottisten prosessien vaikutuksen alaisena.

### 3.3 Mittakaava- ja kontekstiriippuvuus

Eri kasvillisuusgradientit ilmenevät eri mittakaavoilla, jotka ovat kuitenkin osin päällekkäisiä (Økland ym., 2001). Esimerkiksi Keski-Euroopassa on todettu, että pH:n ja kalsiumin vaikutus kasvillisuuteen on selvää kasvillisuustyyppien välillä, mutta yhden paikan sisällä pH:n merkitys jää pienemmäksi kuin hydrologisten ominaisuuksien ja orgaanisen aineksen määrän vaikutus kasvillisuuteen: otanta-alan koko vaikuttaakin tutkimustuloksiin eri gradienttien merkityksestä (Hájek ym., 2006).

Toisaalta trofiagradientin lisäksi mikrotopografiagradientillakin tapahtuu pH:n vaihtelua, joten osittain kyse on myös kasvillisuusgradienttien määrittelystä: trofiagradientilla erotetaan toisistaan soita, joilla kaikilla voi ilmetä myös mikrotopografiagradientti, ja trofiagradientti liittyykin veden happamuuteen vedenpinnan alla määrässä turpeessa (Tahvanainen & Tuomaala, 2003). Myös suon lajisto vaikuttaa siihen, mitkä gradientit ovat tärkeitä, sillä esimerkiksi putkilokasvien ja sammalten välillä voi olla suuriakin eroja ympäristövasteissa, kuten Hájková ja Hájek (2004) totesivat: putkilokasviyhteisörakenne selittyi vedenkorkeuden vaihteluilla, emäskonsentraatioilla sekä mahdollisesti turvekerroksen paksuudella, kun taas sammalet muodostivat vain yhden gradientin, joka selittyi emäskonsentraatioilla ja maksimivedenpinnan tasolla.

## 4 Metayhteisönäkökulma

Kasviyhteisöjen ympäristögradienttivasteisiin vaikuttavat lajien väliset vuorovaikutukset, jotka määräävät lopulta kunkin lajin toteutuneen ekolokeron (Austin, 2005). Esimerkiksi rahkasammalet ovat vahvoja kilpailijoita happamissa olosuhteissa (Singh ym., 2019), kun taas letoilla vallitsevat tyypillisesti niin sanotut ruskosammalet. Suoveden kemialliset ominaisuudet eivät kuitenkaan välttämättä riitä selittämään lettokasvillisuutta, ja näiden kahden funktionaalisen sammalryhmän suhteen onkin todettu selittävän putkilokasviyhteisörakennetta jopa paremmin kuin keskeisten ympäristögradienttien: monet vegetatiivisesti heikosti lisääntyvät lettolajit häviävät kilpailussa rahkasammalille, kun taas ruskosammalten vaikutus niihin on fasilitoiva (Singh ym., 2019). Lisäksi letot esiintyvät maisemassa habitaattilaikkuina (Lönnell & Hylander, 2018; Singh ym., 2019), joten kasvillisuuden metayhteisöluonteen vuoksi spatiaalisten prosessien huomioiminen yhteisöjen sisäisen dynamiikan lisäksi voi auttaa yhteisöjen ymmärtämisessä. Spatiaaliset prosessit on todettu merkittäviksi jopa diffuusisti rajautuvilla habitaateilla (Leibold ym., 2004).

Sekä ympäristön suodatuksen että spatiaalisten vaikutusten on todettu olevan merkittäviä suokasviyhteisöjen rakenteelle siten, että dispersaalirajoittuneisuuteen liittyvät spatiaaliset vaikutukset ovat voimakkaampia suurisiemenisillä putkilokasveilla kuin pieni-itiöisillä sammalilla (Hájek, Roleček ym., 2011). Dispersaalitykyä uusille laikuille voivat heikentää myös muun muassa leviäinten heikko tuotanto (Hájek, Roleček ym., 2011; Lönnell & Hylander, 2018), organismin kaksikotisuus sekä siementen predaatio ja huono itävyys (Hájek, Roleček ym., 2011).

Dispersaalin rajoitteiden vuoksi jotkin lajit esiintyvät lähinnä holoseenin mittakaavassa vanhoilla letoilla (Hájek, Horsák ym., 2011). Tällaiset historialliset tekijät selittävät nimenomaan habitaattispesialistien levinneisyyttä ja diversiteettiä, kun taas ympäröivän matriksin lajiston esiintyminen soilla riippuu paljolti paikallisista ympäristöolosuhteista (Horsáková, Hájek, Hájková, Dítě & Horsák, 2018).

Jopa kosmopoliittien lajien dispersaali voi olla rajoittunutta siten, että spatiaaliset prosessit selittävät niiden esiintymistä paikallisesti, vaikka ne ovat kyenneet leviämään pitkiäkin matkoja evoluutiohistoriansa aikana (Hájek, Roleček ym., 2011). Metayhteisöjen dynamiikkakin riippuu paljon lajivarantojen evoluutiohistoriasta ja siitä, millaisia vaihtokauppoja (engl. trade-offs) lajien ominaisuuksien välille on kehittynyt: onko kyse esimerkiksi vaihtokaupasta kolonisaatio- ja kilpailukyvyn välillä, vai ovatko eri resurssien hyödyntämiseen liittyvät vaihtokaupat merkittävämpiä (Leibold ym., 2004)? Niinpä suokasviyhteisöjenkin rakenne riippuu lopulta laajan mittakaavan evolutiivista ja eliömaantieteellisistä prosesseista.

Dispersaali ja sen rajoittuneisuus ovat erityisen tärkeitä muuttuvassa ympäristössä, koska dispersaali mahdollistaa paikallisyhteisöjen muuttumisen ympäristömuutoksen myötä (Leibold ym., 2004). Esimerkiksi varpujen on todettu runsastuvan jo pienen suoveden pinnan tason laskun myötä sammalten ja ruohojen vastaavasti vähentyessä (Mäkiranta ym., 2018), ja ilmastonmuutos voikin muuttaa suokasvillisuutta merkittävästi hydrologisten muutosten välityksellä (Hyvärinen, Juslén, Kemppainen, Uddström & Liukko, 2019; Mäkiranta ym., 2018). Lisäksi globaalimuutoksen myötä habitaatit pirstoutuvat, mikä edelleen korostaa metayhteisönäkökulman tärkeyttä myös luonnonsuojelun näkökulmasta: Suomen arvioiduista suolajeista 10,6 % on uhanalaisia, mutta niistä 45,8 % elää ensisjaisesti letoilla (Hyvärinen ym., 2019), joiden luontotyypeistä suurin osa on uhanalaisia erityisesti niiden määrän vähenemisen vuoksi (Kaakinen ym., 2018). Muuttuvassa ympäristössä ovat tärkeitä myös evolutiivisten sekä ekologisten prosessien vuorovaikutukset metayhteisössä: mikäli esimerkiksi yhteisön lajit kykenevät sopeutumaan ympäristömuutoksiin, muutokset eivät välttämättä näy niinkään yhteisön rakenteessa (Urban, De Meester, Vellend, Stoks & Vanoverbeke, 2012). Suokasviyhteisöjen metayhteisödynamiikkaa on kuitenkin tutkittu toistaiseksi vain vähän, ja metayhteisönäkökulman huomioimisella tulevissa suokasvillisuustutkimuksissa voidaankin odottaa olevan suuri merkitys.

## 5 Yhteenveto

Suokasviyhteisöt vaihtuvat toisikseen moniulotteisilla gradienteilla, joista keskeisimpiä ovat trofiagradientti, ravinteisuus, suonpinnan taso sekä reuna- ja keskustavaikutus. Silti jotkin muut gradientit voivat olla paikallisesti aivan yhtä merkittäviä. Useat kasvillisuusgradientit heijastavat selvästi tiettyjä ympäristögradientteja, mutta toisaalta esimerkiksi reunavaikutuksen ympäristölliset syyt eivät ole täysin selvillä, mikä voi liittyä ympäristötekijöiden yhdysvaikutuksiin. Ympäristögradienttien keskinäiset korrelaatiot ja siten niiden muodostamat kompleksigradientit eroavat toisistaan alueellisesti, mikä vaikuttaa esimerkiksi trofia- ja ravinteisuusgradienttien erottumiseen. Vaikka ympäristögradientit määrittävät suokasvillisuutta, toisaalta kasvillisuus muovaa ympäristögradientteja sukkession myötä, mikä näkyy esimerkiksi maannousemarannikoiden suosuknessiosarjoissa (Rehell & Virtanen, 2016).

Kasviyhteisöjen rakenne voi joissain tapauksissa selittyä ympäristögradientteja paremmin bioottisilla vuorovaikutuksilla, ja kasvillisuuden luokittelu päämääränä kuvata sen vaihtelu ympäristögradiennteilla on jopa kyseenalaistettu (Hájek ym., 2006). Lisäksi varsinkin laikuittaisten habitaattien, kuten lettojen, kasvillisuuden selittämässä metayhteisönäkökulman tärkeys tulee korostumaan globaalimuutoksen myötä. Näiden näkökulmien huomioiminen mahdollistaakin yhä paremman ymmärryksen suokasvillisuuden ja ympäristön moniulotteisista gradienteista sekä niiden ekologisesta merkityksestä.

## 6 Lähteet

- Austin, M. P. (2005). Vegetation and environment: discontinuities and continuities. Teoksessa E. van der Maarel (Toim.), *Vegetation ecology* (ss. 52–84). Malden: Blackwell Science Ltd.
- Austin, M. P., & Smith, T. M. (1989). A new model for the continuum concept. *Vegetatio*, 83(1–2), 35–47. <https://doi.org/10.1007/BF00031679>
- Eurola, S., Huttunen, A., Kaakinen, E., Kukko-oja, K., Saari, V., & Salonen, V. (2015). *Sata suotyyppeä: opas Suomen suokasvillisuuden tuntemiseen*. Oulu: Oulun yliopisto, Thule-instituutti.
- Hájek, M., Horsák, M., Hájková, P., & Dítě, D. (2006). Habitat diversity of central European fens

- in relation to environmental gradients and an effort to standardise fen terminology in ecological studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8(2), 97–114. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2006.08.002>
- Hájek, M., Horsák, M., Tichý, L., Hájková, P., Dítě, D., & Jamrichová, E. (2011). Testing a relict distributional pattern of fen plant and terrestrial snail species at the Holocene scale: A null model approach. *Journal of Biogeography*, 38(4), 742–755. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02424.x>
- Hájek, M., Roleček, J., Cottenie, K., Kintrová, K., Horsák, M., Pouličková, A., ... Dítě, D. (2011). Environmental and spatial controls of biotic assemblages in a discrete semi-terrestrial habitat: Comparison of organisms with different dispersal abilities sampled in the same plots. *Journal of Biogeography*, 38(9), 1683–1693. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02503.x>
- Hájková, P., & Hájek, M. (2004). Bryophyte and vascular plant responses to base-richness and water level gradients in Western Carpathian Sphagnum-rich mires. *Folia Geobotanica*, 39(4), 335–351. <https://doi.org/10.1007/BF02803207>
- Horsáková, V., Hájek, M., Hájková, P., Dítě, D., & Horsák, M. (2018). Principal factors controlling the species richness of European fens differ between habitat specialists and matrix-derived species. *Diversity and Distributions*, 24(6), 742–754. <https://doi.org/10.1111/ddi.12718>
- Hyvärinen, E., Juslén, A., Kemppainen, E., Uddström, A., & Liukko, U.-M. (Toim.). (2019). *Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019*. Helsinki: Ympäristöministeriö ja Suomen ympäristökeskus.
- Kaakinen, E., Kokko, A., Aapala, K., Autio, O., Eurola, S., Hotanen, J.-P., ... Virtanen, K. (2018). Suot. Teoksessa T. Kontula & A. Raunio (Toim.), *Suomen luontotyyppien uhanalaisuus 2018. Luontotyyppien punainen kirja – Osa 1: Tulokset ja arvioinnin perusteet*. Suomen ympäristö 5/2018. Helsinki: Suomen ympäristökeskus ja ympäristöministeriö.
- Kutnar, L., & Martinčič, A. (2003). Ecological relationships between vegetation and soil-related variables along the mire margin-mire expanse gradient in the eastern Julian Alps, Slovenia.

*Annales Botanici Fennici*, 40(3), 177–189.

- Laitinen, J. (2008). *Vegetational and landscape level responses to water level fluctuations in Finnish, mid-boreal aapa mire – aro wetland environments* (Väitöskirja, Oulun yliopisto). Acta Universitatis Ouluensis. A, Scientiae rerum naturalium, 513.
- Laitinen, J., Kukko-oja, K., & Huttunen, A. (2008). Stability of the water regime forms a vegetation gradient in minerotrophic mire expanse vegetation of a boreal aapa mire. *Annales Botanici Fennici*, 45(5), 342–358. <https://doi.org/10.5735/085.045.0502>
- Laitinen, J., Oksanen, J., Tahvanainen, T., & Rehell, S. (2007). Vegetation ecology and flooding dynamics of boreal aro wetlands. *Annales Botanici Fennici*, 44(5), 359–375.
- Laitinen, J., Rehell, S., Huttunen, A., & Euroola, S. (2005). Arokosteikot: Ekologia, esiintyminen ja suojelutilanne Pohjois-Pohjanmaalla ja Kainuussa. *Suo*, 56(1), 1–17.
- Laitinen, J., Rehell, S., & Oksanen, J. (2008). Community and species responses to water level fluctuations with reference to soil layers in different habitats of mid-boreal mire complexes. *Plant Ecology*, 194(1), 17–36. <https://doi.org/10.1007/s11258-007-9271-3>
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., ... Gonzalez, A. (2004). The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7(7), 601–613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>
- Lönnell, N., & Hylander, K. (2018). Calcicolous plants colonize limed mires after long-distance dispersal. *Journal of Biogeography*, 45(4), 885–894. <https://doi.org/10.1111/jbi.13180>
- Mäkiranta, P., Laiho, R., Mehtätalo, L., Straková, P., Sormunen, J., Minkkinen, K., ... Tuittila, E. S. (2018). Responses of phenology and biomass production of boreal fens to climate warming under different water-table level regimes. *Global Change Biology*, 24(3), 944–956. <https://doi.org/10.1111/gcb.13934>
- Malmer, N. (1986). Vegetational gradients in relation to environmental conditions in northwestern European mires. *Canadian Journal of Botany*, 64(2), 375–383. <https://doi.org/10.1139/b86-054>
- Økland, R. H., Økland, T., & Rydgren, K. (2001). A scandinavian perspective on ecological

- gradients in north-west European mires: Reply to Wheeler and Proctor. *Journal of Ecology*, 89(3), 481–486. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00573.x>
- Rehell, S., & Virtanen, R. (2016). Rich-fen bryophytes in past and recent mire vegetation in a successional land uplift area. *Holocene*, 26(1), 136–146. <https://doi.org/10.1177/0959683615596831>
- Ruuhijarvi, R., & Lindholm, T. (2006). Ecological gradients as the basis of Finnish mire site type system. Teoksessa T. Lindholm & R. Heikkilä (Toim.), *Finland – land of mires*. The Finnish Environment 23/2006. Helsinki: Finnish Environment Institute.
- Singh, P., Těšitel, J., Plesková, Z., Peterka, T., Dítě, D., Petra, H., ... Hájek, M. (2019). The ratio between bryophyte functional groups impacts vascular plants in rich fens. *Applied Vegetation Science*, 22(4), 494–507. <https://doi.org/10.1111/avsc.12454>
- Sjörs, H., & Gunnarsson, U. (2002). Calcium and pH in north and central Swedish mire waters. *Journal of Ecology*, 90(4), 650–657. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2002.00701.x>
- 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(4), 353–369. <https://doi.org/10.1007/BF02803208>
- Tahvanainen, T., Sallantausta, T., & Heikkilä, R. (2003). Seasonal variation of water chemical gradients in three boreal fens. *Annales Botanici Fennici*, 40(5), 345–355.
- Tahvanainen, T., Sallantausta, T., Heikkilä, R., & Tolonen, K. (2002). Spatial variation of mire surface water chemistry and vegetation in northeastern Finland. *Annales Botanici Fennici*, 39(3), 235–251.
- Tahvanainen, T., & Tuomaala, T. (2003). The reliability of mire water pH measurements - A standard sampling protocol and implications to ecological theory. *Wetlands*, 23(4), 701–708. [https://doi.org/10.1672/0277-5212\(2003\)023\[0701:TROMWP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1672/0277-5212(2003)023[0701:TROMWP]2.0.CO;2)
- Urban, M. C., De Meester, L., Vellend, M., Stoks, R., & Vanoverbeke, J. (2012). A crucial step toward realism: Responses to climate change from an evolving metacommunity perspective. *Evolutionary Applications*, 5(2), 154–167. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2011.00208.x>



- Vanderpuye, A. W., Elvebakk, A., & Nilsen, L. (2002). Plant communities along environmental gradients of high-arctic mires in Sassendalen, Svalbard. *Journal of Vegetation Science*, 13(6), 875–884. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02117.x>
- Vicherová, E., Hájek, M., & Hájek, T. (2015). Calcium intolerance of fen mosses: Physiological evidence, effects of nutrient availability and successional drivers. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 17(5), 347–359. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2015.06.005>
- Wheeler, B. D., & Proctor, M. C. F. (2000). Ecological gradients, subdivisions and terminology of north-west European mires. *Journal of Ecology*, 88(2), 187–203. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00455.x>
- Whittaker, R. H. (1962). Classification of natural communities. *The Botanical Review*, 28(1), 1–239.