

☞ Suomen aapasuoalueen välipintakoivulettöjen, Warnstorffii-lettojen ja lettokorpien analyysi: lajistogradientit, tyyppivariantit ja makrotopografia

Analysis of drier rich *Betula pubescens* fens, rich *Sphagnum warnstorffii* fens and rich *Picea abies* mires in the aapa mire area of Finland: compositional gradients, type variants and macro-topography

Jarmo Laitinen, Lauralotta Muurinen & Rauno Ruuhijärvi

Jarmo Laitinen Ekologian ja genetiikan laitos, Oulun yliopisto (kasvimuseo), Kaitoväylä 5, 90570 Oulu, Finland. e-mail: jarmo.laitinen@oulu.fi; *Lauralotta Muurinen* Ekologian ja genetiikan laitos, Oulun yliopisto (kasvimuseo), Kaitoväylä 5, 90570 Oulu, Finland; *Rauno Ruuhijärvi* Pyytie 3, 01450 Vantaa, Finland

Letot ovat Suomen uhanalaisinta suokasvillisuutta. Niiden luokittelu botaanisiin suotyypeihin, uhanalaisuusarvioineissa käytettyihin habitaattityyppisiin ja mannertason levinneisyysarvioissa käytettyihin Braun-Blanquet tyyppisiin on tärkeää, jotta erilaisten lettojen uhanalaisuusaste ja suojelutarve osataan arvioida. Pääosa letoista on ruskosammalvaltaisia. Lettojen luokittelu suotyypeiksi muutaman valtasammalen mukaan on paljolti jopa nevojen luokittelua selkeämpi. Sen sijaan rahkasammalvaltaisen, *Sphagnum warnstorffii*-rikkaan lettokasvillisuuden suomalainen luokittelu – Warnstorffii-letot, lähdeletot, välipintakoivuletot ja lisäksi runsaspuustoisemmat lettokorvet – perustuu vain pieniin lajistollisiin eroihin ja muodostaa siten epävarmuustekijän luokittelussa. Testasimme Ruuhijärven (1960) klassisesta kasvillisuusaineistosta Peräpohjolan ja Pohjanmaan aapasuoalueen ‘kuivempien koivulettöjen’, Warnstorffii-lettojen ja lettokorpien luokittelua klusterianalyysin avulla. Ordinaation avulla tarkastelimme aineiston päävaihteluun sekä vertasimme klustereiden sijoittumista suhteessa alkuperäisiin suotyyppisiin. Klusterit nimesimme indikaattorilajianalyysistä saatujen tunnusomaisimpien lajien avulla. Käytimme ensin kolmen klusterin optiota suotyyppien määrän mukaan, mutta klusterit eivät rinnastuneet suotyyppisiin. Suotyyppitulkin kannalta seuraavan jakotason alaklusterit osoittautuivatkin hedelmällisiksi; kuvasimme ne erotuslajien avulla suoraan kasvillisuustaulukosta. Uudet klusterit saatoimme tulkita suokuvion pinnan makrotopografian ja purkautuvan pohjaveden määrän suhteen: laakeisiin lähdekumpuihin liittyy oma kasvillisuusyksikkönsä ja habitaattityypinsä, jolloin varsinainen välipintakoivuletto kapenee alkuperäisestä (tasainen suurmuoto, koivuisuus). Analyysissä erottuivat lisäksi Warnstorffii-leton keskustavaikutteinen variantti (tasainen, puuton) ja Warnstorffii-leton reunavaikutteisesta variantista ja lettokorvesta muodostunut kasvillisuusyksikkö, jollainen kasvillisuus pääosin sijoittuu maastoon kaikista edellisistä poiketen alla olevan kivennäismaan topografiaa mukaillen. Viimemainittu testiyksikkö myös osoitti, että hyvin samantapaista kasvillisuutta voi olla niin puustoisessa kuin avosuohabitaatissakin. Warnstorffii-leton kahden variantin sijoittuminen testiluokittelussa kauas toisistaan korostaa habitaattityypittelyyn ennestään sisältyvää

luokitteluongelmaa, jossa 'välipintaletto' (*Campylium*-letto ja *Warnstorffii*-letto yhdessä) käsittää epäsuhtaisen suuren vaihtelualan suhteessa välipintakoivulettoon. Braun-Blanquet tyypittelyn kannalta Ruuhijärven lettokorpinäytealasarjalla (auktorimerkintä *Braunmoorbriücher* Ruuhijärvi 1960) on korvaamaton merkitys, koska tyyppi on vielä systeemissä luokittelematta.

Avainsanat: habitaattityypit, korpisuus, lähteisyys, *Saxifrago-Tomentypnion*, *Sphagno warnstorffii-Tomentypnion*, suotyypit

Keywords: groundwater influence, habitat types, mire site types, *Saxifrago-Tomentypnion*, *Sphagno warnstorffii-Tomentypnion*, species composition of *Picea abies* mires

Johdanto

Lajien ja elinympäristöjen uhanalaistumiskehityksen myötä on soiden kasvillisuuden luokittelua koskeva tutkimus virinnyt Euroopassa uudelleen. Tämä koskee niin yleiseurooppalaista Braun-Blanquet tutkimusta (Bruehl & Chytrý 2000) kuin kotoista suomalaista suotyypittelyäkin (esim. Laitinen ym. 2017). Kummallakin tyypittelyllä on nykyään suuri merkitys omissa yhteyksissään habitaattien uhanalaisuuden arvioinnin ja suojelun kannalta. Suomessa tällainen uhanalaisuuden arviointi (Kaakinen ym. 2018) on toteutettu yhdistämällä joitakin läheisimpiä suotyyppejä eli soiden kasvillisuustyypppejä (Eurola & Kaakinen 1978; Eurola ym. 1984, 1995, 2015; Laine ym. 2018) uhanalaisuuden arviointityksiköiksi ('luontotyypit', *habitat types*), jolloin suotyypityksen asianmukaisuudella luontotyypiluokittelun taustana on suuri merkitys. Nimitämme tässä luontotyyppejä englanninkielisen vastineen mukaisesti habitaattityypeiksi. Suotyypit perustuvat pitkälti Ruuhijärven (1960) ja Eurolan (1962) klassisiin kasvillisuusaineistoihin ja kuvauksiin.

Letot sijoittuvat suokasvillisuuden trofia (*poor-rich*) gradientin yläpään (ravinteisimpaan) päähän. Kyse on siis lajien esiintymisestä ja puuttumisesta, mikä tässä tapauksessa on ennen muuta pH:n vaste (Tahvanainen 2004). Letoilla kasvualusta on vähiten hapan suokasvillisuuden piirissä. Lettojenkin piirissä on kuitenkin edelleen sisäistä vaihtelua *poor-rich* gradientin ja muidenkin kasvillisuuden vaihteluuntien suhteen. Siksi lettojakin on edelleen luokiteltu tyyppeihin. Yleisellä tasolla letot jaetaan sammal-kerroksen mukaan karkeasti ruskosammal-

lettoihin (mm. *Campylium*- ja *Scorpidium*-letot) ja rahkasammalvaltaisiin. Keski-Euroopassa, jossa kalkkivaikutus voi ilmeisesti olla boreaali-alueita voimakkaampaa, on tuon fysiognomisen kahtiajaon ekologisenä äärisovelluksena esitetty ajatus rahkasammalten kertakaikkisesta puuttumisesta 'lettokasvillisuuden ytimeistä' eli puhtailta ruskosammalletoilta (Hájek ym. 2006; Jiménez-Alfaro ym. 2014). Suomalaisilla ruskosammalletoillakin kuitenkin esiintyy niukkana rahkasammalia (Ruuhijärvi 1960), mikä ei kuitenkaan tee täkäläistä ruskosammallettojen luokittelua mitenkään ongelmalliseksi rahkasammalvaltaisiin lettoihin nähden. Sen sijaan rahkasammalvaltainen, runsaasti *Sphagnum warnstorffii* sisältävä ylävälipintainen lettokasvillisuus vaikuttaa Suomessa tyypitellyn mahdollisesti liiankin pieniin yksiköihin, kun taas *Campylium stellatum*-valtaista alavälipintaista lettokasvillisuutta ei ole suotyypitasolla pilkottu lainkaan.

Suomalaisessa botaanisessa suotyypiluokittelussa, joka nykyisellään perustuu käytännössä päätyypiryhmiin ja vaihteluuntuin (Eurola & Kaakinen 1978; Eurola ym. 1984, 1995, 2015), letot (*Braunmoore*, Ruuhijärvi 1960) muodostavat yhden kuudesta päätyypiryhmästä. Uhanalaisuutta luotaava habitaattityypiluokittelu (Kaakinen ym. 2018) pääosin seuraa tätä luokittelurakennetta. Sen sijaan eurooppalainen Braun-Blanquet koulukunta (B-BI) perinteisesti operoi taulukollisilla tunnuslajeilla. Nykyisessä B-BI luokittelussa letot sisältävät *fen*-soiden eli minerotrofisten avosoiden allianssien eli hierarkian alakeskitason yksikköihin (Peterka ym. 2017; vrt. Jiménez-Alfaro ym. 2014), joiden katsotaan rakentuvan *poor-rich* gradientin perustalle. Sen

sijaan Ruuhijärvi (1960) kuvasi lettotyypinsä käsittelyjärjestyksessä kuivimmasta märipään. Kuivimpia edustavat ylävälipintaiset *Sphagnum warnstorffii* -letot (B-BI: *Sphagno warnstorffii-Tomentypnion nitentis*) ja vähän märempiä alavälipintaiset *Campylium*-letot (fyysiognomian perusteella B-BI: *Caricion davallianae*). Lähteisiin Paludella-lettoihin kuuluu myös ravinteikas *Sphagnum warnstorffii* -valtainen muoto. Luhtaiset ja lähteiset koivuletot (B-BI: *Saxifrago-Tomentypnion*) ovat kosteustasoltaan vaihtelevia. Märintä ääripäätä edustavat rimpiletot (B-BI: pääosin *Stygio-Caricion limosae*, ks. Laitinen ym. 2017 ja 2021). Lisäksi mäntyvaltaiset lettorämeet ja pääosin kuusivaltaiset lettokorvet sisältävät lettokasvillisuutta. Ruuhijärvi (1960) erotti lisäksi muutamista tyypeistä lajiston perusteella reuna- ja keskustavaikutteiset variantit (*Campylium*-letto, *Warnstorffii*-letto) tai niiden 'esimuodot' (lettorämeet). Myöhemmässä botaanisessa suotyypityksessä (Eurola & Kaakinen 1978; Eurola ym. 1984, 1995, 2015) on edellisten lisäksi kuvattu luhtaletto, ja koivuletoista on kuvattu alatyypitasolle asti välipintakoivuletto ja rimpinen koivuletto (Eurola ym. 2015). Uhanalaisten habitaattityyppien uusien jaottelu (Kaakinen ym. 2018) poikkeaa suotyypijaotuksen lettotyypeistä varsinaisesti vain kolmessa kohdassa: (1) 'välipintaletto' korvaa *Sphagnum warnstorffii* -leton ja *Campylium*-leton, (2) 'kalkkiletto' kuvataan Suomelle uutena habitaattityypinä ja (3) kuirisammalrimpiletto (Ruuhijärvi 1960) on nostettu itsenäisen luontotyypin asemaan, mihin liittyy ongelmia pohdittiin aiemmassa koivuletto-analyysissä (Laitinen ym. 2021).

Tässä kirjoituksessa käsiteltävä suomalaisen suotyypittelyn ongelma liittyy runsaasti *Sphagnum warnstorffii* sisältävään suokasvillisuuteen. Nevojen puolella tällaista edustavat *Sphagnum*-lettoneuvojen kirjorahkasammalvaltaiset tapaukset. Lettojen puolella sitä edustavat *Warnstorffii*-letot (reuna- ja keskustavaikutteinen variantti), 'kuivahkot koivuletot' (Ruuhijärvi 1960) ja lähdelettojen runsaasti *Sphagnum warnstorffii* sisältävä osa (Ruuhijärvi 1960), voimakkaammin puustoisessa kasvillisuudessa lisäksi lettokorvet. Maastossakin (LETOT-hanke Suomen lettojen määrän ja tilan arviomiseksi) on herännyt kysymys, poikkeavatko oikeastaan *Warnstorffii*-letot

(WaL) lajistollisesti kovinkaan selkeästi Ruuhijärven (1960) kuvaamista *Sphagnum warnstorffii* -valtaisista kuivahkoista koivuletoista (VäKoL). Tällaisia luokittelun pienen mittakaavan ongelmakohtia on mielestämme aiheellista testata ennakolta tarkkaan valitulla ja rajatulla aineistolla. Kokonaiskuva käytännön luokittelusta ('kaiken lettokasvillisuuden tyypittely') sitten muodostuu laaja-alaisen analyysin ja täsmäanalyysien yhteistarkastelusta. Mittakaavaltaan erityyppiset analyysit tuovat esiin samasta aihepiiristä eri tason asioita, joiden noteeraaminen on tärkeää haluttaessa tarkistaa olemassa olevaa luokittelua aineistollisesti. Mittakaavakysymys liittyy siihen tosiasiaan, että suomalaisenkin botaaniseen suotyypittelyyn sisältyy paljon hierarkiaa (päätyyppiryhmiä, suotyyppejä, kapeammin rajattuja tyypppejä, ekologisia variantteja) – piirre, josta ei juuri ole suomalaisen suotyypittelyn yhteydessä puhuttu. Pienen vaihtelualan sisältävät analyysit parhaimmillaan luovat pohjaa suuren mittakaavan analyysien ongelmakohtien tarkentamiselle.

Käytämme nyt Ruuhijärven (1960) klassisesta aineistosta irrotettua osaa *Sphagnum warnstorffii* -valtaisen lettokasvillisuuden analysoimiseksi. Kysymme, (1) mitkä ovat tutkitun kasvillisuuskokonaisuuden (*Warnstorffii*-letto, kuivako koivuletto ja lettokorpi) sisäiset lajistovaihtelusuunnat, miten lajimäärän vaihtelu liittyy niihin ja miten ne voidaan tulkita ekologisesti ja (2) mitkä ovat ennakkoluokitteluista riippumattomien kasvillisuuden testiluokitteluyksiköiden tunnusomaiset lajit, millä tavoin testiyksiköt vastaavat alkupe räisiä suotyyppejä ja niistä esitettyjä ekologisia variantteja ja miten mahdollisesti vastaavien kasvillisuuskuvioiden tyypillinen makrotopografia poikkeavat toisistaan. (3) Kysymme myös, antaako analyysi eväitä suomalaisen habitaattityypiluokittelun ja Braun-Blanquet luokittelun vähäiseen kommentointiin.

Aineisto ja menetelmät

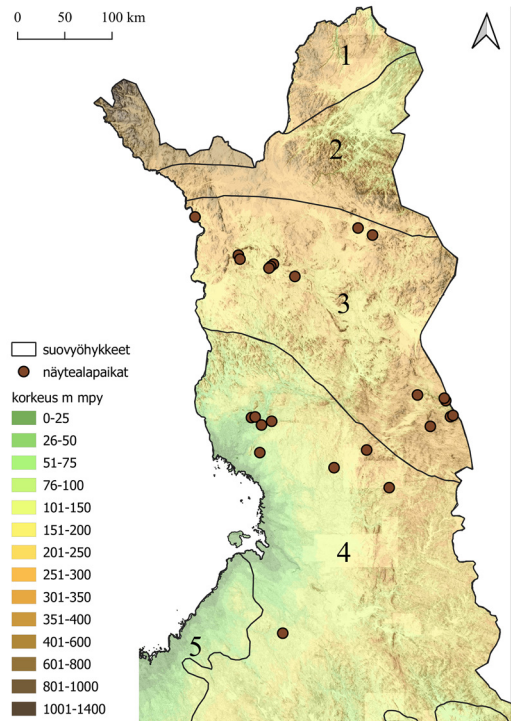
Tutkimusalue

Tutkimusalueeksi valittiin Ruuhijärven (1960) Pohjanmaan ja Peräpohjolan aapasuovyöhykkeet (kuva 1). Metsä-Lapin aapasuovyöhyke ja Tunturi-Lapin palsasuovyöhyke jätettiin pois, koska

tutkituista suotyypeistä oli vain minimaalinen ja tyypeittäin epätasainen näytealaotos. Ruuhijärven (1960) Pohjanmaan aapasuoalue pääosin vastaa keskiboreaalista metsäkasvillisuusvyöhykettä pohjoisrajan ulottuessa kuitenkin metsäkasvillisuusrajaa pohjoisemmaksi, ikään kuin soiden märkyys tavallaan lauhduttaisi paikallisilmastoa työntäen määrän kasvillisuuden vyöhykerajaa pohjoisemmaksi (Eurola, suullinen ilmoitus). Ruuhijärven (1960) Peräpohjolan aapasuoalue kuuluu kokonaisuudessaan pohjoisborealiseen metsäkasvillisuusvyöhykkeeseen (esim. Kaakinen ym. 2018). Tutkitut suot (kuva 1) muodostavat ryhmiä etenkin Keski-Lapin vihreäkivivyöhykkeen seutuville ja Kuusamon alueelle (Peräpohjolan suovyöhykkeessä) sekä Lapin kolmioon ja Koillismaan vaara-alueen lounaislaitaan (Pohjanmaan–Kainuun suovyöhykkeessä).

Lajinimet ja lajien lyhenteet

Putkilokasvien nimet muutettiin analyysiin Retkeilykasvion (Hämet-Ahti ym. 1998) mukaisiksi ja sammalten nimet Ulvisen ym. (2002) mukaisiksi. Vältimme uusimpia nimityksiä, koska kasvillisuusluokittelussa vanhemmat lajien tieteelliset nimet ovat käytössä. Analyyseissä tieteelliset nimet lyhennettiin kolmen ensimmäisen sukunimen kirjaimen ja kolmen ensimmäisen lajinimen kirjaimen lyhenteiksi (kuva 1, liite 1). Poikkeamat Retkeilykasvion nimityksistä olivat: *Carex nigra* ssp. *nigra* nimettiin muotoon *Carex nigra* (Car nig) ja *Carex nigra* ssp. *juncella* muotoon *Carex juncella* (Car jun). Samoin variksenmarjan kaksi alalajia laitettiin muotoon *Empetrum nigrum* (Emp nig) ja *Empetrum hermaphroditum* (Emp her). Ruuhijärven (1960) taulukkomerkinnot *Poa pratensis*, *Poa pratensis* ssp. *alpigena* (*Poa alpigena*) ja *Poa pratensis* coll. yhdistettiin analyysihin muotoon *Poa pratensis* coll. (*Poa pra*) ja Ruuhijärven (1960) *Mnium punctatum* coll. muotoon *Rhizomnium punctatum* coll. (*Rhi pun coll.*). Nimisekaannusten välttämiseksi seuraavissa nimilyhenteissä poikettiin kaksi kertaa kolmen kirjaimen lyhentämistavasta: *Salix myrsinifolia* (*Sal myrsinifo*), *Salix myrsinites* (*Sal myrsinite*), *Salix myrtilloides* (*Sal myrtil*), *Carex capillaris* (*Car capil*), *Carex capitata* (*Car capita*),



Kuva 1. Tutkimusalue ja suot, joista analyysissä on näytealoja (pisteet). Suomen suoaluejako on Ruuhijärven (1960) mukainen: 1 Tunturi-Lapin palsasuot, 2 Metsä-Lapin aapasuot, 3 Peräpohjolan aapasuot, 4 Pohjanmaan–Kainuun aapasuot, 5 Etelä-Suomen keidasuot. Karttapohjana on käytetty Maanmittauslaitoksen 640 m korkeusvyöhykerasteria ja sen päälle asetettua vinovalvarjostetta. Värit kuvaavat absoluuttista korkeutta merenpinnasta, vinovalvarjoste paikallisia relatiivisia korkeuseroja.

Fig. 1. Study area and mires from which there are sample plots. Mire zones of Finland are according to Ruuhijärvi (1960): 1 palsa mires of Fjeld Lapland, 2 aapa mires of Forest Lapland, 3 aapa mires of Peräpohjola, 4 aapa mires of Pohjanmaa–Kainuu, 5 raised bogs of southern Finland. The 640 m altitude-zone raster of the National Land Survey of Finland was used as the bases of the map, superimposed with the oblique hill shading. Colors show the absolute altitudes, hill shading shows local, relative differences in elevations.

Triglochin palustris (Trigl pal), *Caltha palustris* (Calt pal), *Calla palustris* (Call pal), *Sphagnum subfulvum* (Sph subf), *Sphagnum subsecundum* (Sph subs), *Plagiothecium* sp. (*Plagioth sp.*). Maksasammalista (*Hepaticae* sp.) on suvulleen määritetty mm. *Pellia* sp. (*Pel sp.*).

Näyteala-aineisto

Analysoimme Ruuhijärven (1960) aineistosta kolmeen eri suotyyppiin kuuluvan näyteala-materiaalin Ruuhijärven (1960) Peräpohjolan ja Pohjanmaan aapasuovyöhykkeiltä. Analyysiin otettiin mukaan näytealoja suotyypeistä koivuletto (*Birkenbraunmoore*, 33 alaa), Warnstorfi-letto (*Sphagnum warnstorfianum Braunmoore*, 39 alaa), ja lettokorpi (*Braunmoorbrücher*, 37 alaa). Koivuletoista valittiin mukaan välipintakoivulettoja (Eurola ym. 2015; Kaakinen ym. 2018) vastaavat näytealat (VäKoL). Warnstorfi-lettojen sisällä noteerattiin ordinaatio-analyysissä (kuva 2) erikseen reunavaikutteisten Warnstorfi-lettojen (*Sphagnum warnstorfianum Braunmoore mit Randwirkung*) näytealat (ReWaL) ja Warnstorfi-lettojen päätapaukseen eli keskustavaikutteisiin Warnstorfi-lettoihin kuuluvat näytealat (*Sphagnum warnstorfianum Braunmoore der Moormitte*) (WaL). Luokittelu-analyysissä Warnstorfi-letto sen sijaan pidettiin yhtenäisenä, koko suotyypin käsittävänä ryhmänä (kuva 3). Lettokorvista (LK) lehtokasvillisuuteen päin sijoittuvia lehtokorpi (*Hainbrücher*, Ruuhijärvi 1960, LhK) ei tässä tutkimuksessa otettu tarkasteluun, ne ovat mukana aiemmassa analyysissä (Laitinen ym. 2018). Koska lehtokorpi on aineistosta poissa, voi Ruuhijärven (1960) aineiston tätä kasvillisuuskokonaisuutta kuvata puustoisuudeltaan vaihtelevaksi *Tomentypnum nitens–Sphagnum warnstorfii*-kasvillisuudeksi turvealustalla tai vastaavaksi eutrofiseksi *Spagnum warnstorfii*-kasvillisuudeksi.

Ruuhijärvi (1960) teki näytealakuvauksensa suokompleksikuvaustensa yhteydessä käyttäen subjektiivista peittävyysarvioskaalaa +, 1, 2, 3, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 40, 50 ... 100 %, käyttämättä etukäteen fiksoitua kiinteää näytealakoko. Samanlaisesta kasvillisuudesta pyrittiin kuitenkin käyttämään samaa näytealakoko kasvillisuuden vertailtavuuden takia. Ruuhijärvi (1960) kuvaa, että näytealakoko oli tähdätty ylittämään kyseessä olevan kasvivyhteisön miniminäytealakoko lajiston saamiseksi varsin kattavasti mukaan. Homogeenisessa neva- ja lehtokasvillisuudessa näytealakoko oli yleisesti noin 1 m², korvissa ja rämeillä 0,5–1 aaria. Näytealojen teon lähtökohdista onkin ollut Cajanderin (1913) systeemi ja

tyypit (runsain lisäyksin ja täydennyksin). Idean mukaisesti näytealojen paikat valittiin pitäen silmällä juuri kasvillisuusyksikköjen kuvaamista auktorin oman, laajan kenttäkokemuksen perusteella. Puusto ja pensasto on kuvattu lettokorpien yhteydessä. Muista tyypeistä (WaL, KoL) puustoa ei ole samalla tavalla erikseen kuvattu. Siksi puustoa ei ole sisällytetty analyysiin; vaikka lettokorpi oletetaan sinänsä puustoiseksi samoin kuin koivuletto pääosin harvapuustoiseksi.

Analyysidatasta Metsä-Lapin näytealat jätettiin pois, koska analyysiin haluttiin saada karkeasti sama määrä näytealoja kaikista kolmesta suotyypistä (WaL yliedustus Metsä-Lapissa). Ensimmäisessä klusterianalyysitarkastelussa havaittiin, että Ruuhijärven VäKoL-näyteala 374-3 (PeP-alueelta) erottautui eri optioillakin aina omaksi yhden näytealan ryhmäkseen. Tämä datassa poikkeuksellisesti *Sphagnum teres-*valtainen näyteala poistettiin aineistosta.

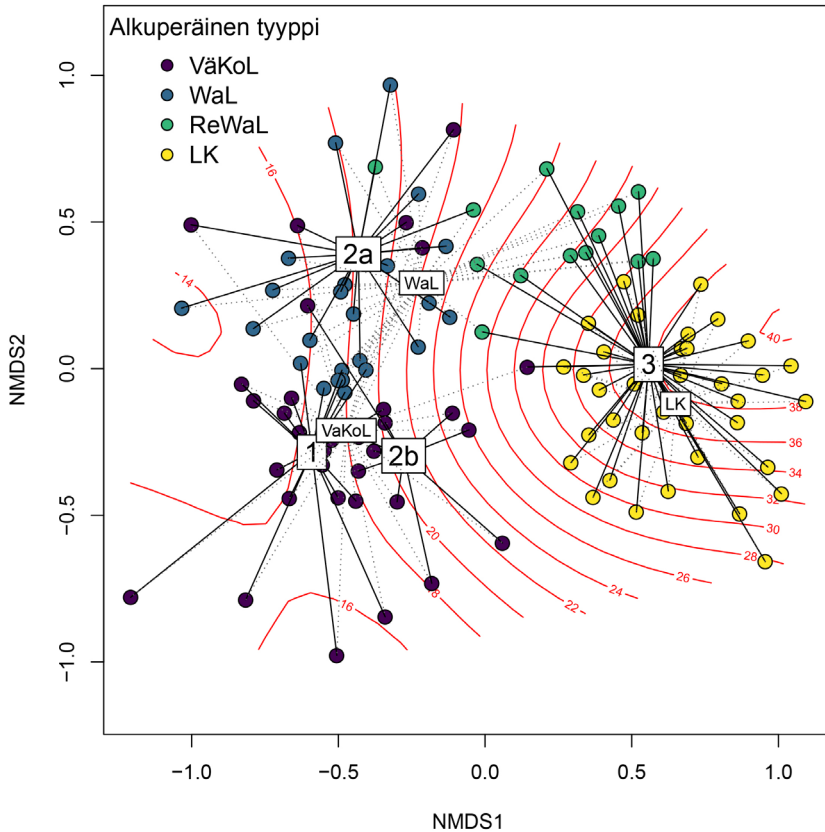
Ordinaatio

Aineisto analysoitiin R-tilastoanalyysiohjelmistolla (versio 4.0.3, R Core Team 2019). Tulkitsimme lajiston päävaihteluun ja lajimäärän suhteessa vaihteluun käyttäen NMDS-ordinaatio-analyysiä (kuva 4). Kaksiulotteisessa NMDS-ordinaatiossa (stressi = 0,2054, R² = 0,958) (kuvat 2 ja 3) prosenttipeittävyysaineistolle tehtiin Wisconsinin kaksoisneliöjuurimuunnos, mikä vähentää dominoivien lajien vaikutusta ja hävittää mahdolliset erot kokonaispeittävyyksissä (Warton ym. 2012). Etäisyysmittana käytettiin Bray-Curtis dissimilariteettia, joka soveltuu hyvin vastaaville aineistoille.

Näytealakoon eroista huolimatta halusimme tarkastella myös lajimäärää, mikä tehtiin laske- malla alkuperäisistä arvoista sovite, joka piirrettiin ordinaatiokuvaan (kuvat 2 ja 4). Sovitteen ja alkuperäisten arvojen välinen korrelaatio oli varsin korkea 0,909. Kuvassa 4 lajimäärän lineaarinen kasvusuunta on lisäksi osoitettu nuolella. Erot lajimäärissä olivat niin suuret, eivätkä täysin sidoksissa näytealakokoon, että tulkitsimme näytealakoon selittävän vain osan havaitusta vaihtelusta, vieläpä kun eroille oli löydettävissä ekologiset perusteet. Toiseksi havainnollistimme näytealojen ordinaation avulla sekä alkuperäisten

suotyyppien eriytymisen ja sijoittumisen toisiinsa nähden että objektiivisesta luokittelusta saatujen yksikköjen (klusterien, alaklusterien) eriytymisen

ja sijoittumisen toisiinsa ja alkuperäisiin suotyyppiin nähden (kuva 2).



Kuva 2. Näytealojen NMDS-ordinaatio. Näytealat on ryhmitelty klusteriluokittelun mukaan. 1 = *Saxifraga hirculus*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* kasvillisuus, 2a = *Eriophorum latifolium*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* kasvillisuus, 2b = *Betula pubescens*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* kasvillisuus, 3 = *Geranium sylvaticum*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* kasvillisuus. Alkuperäiset suotyyppit ja niiden näytealapaikat näkyvät myös kuvassa. VäKoL = välipintakoivuletto, WaL = Warnstorffii letto, ReWaL = reunaavaikutteinen Warnstorffii letto. Ordinaatiolle on laskettu sovitteena lajimäärän isokliinit.

Fig. 2. NMDS-ordination of sample plots. Sample plots are grouped by the cluster classification. 1 = *Saxifraga hirculus*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation, 2a = *Eriophorum latifolium*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation, 2b = *Betula pubescens*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation, 3 = *Geranium sylvaticum*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation. Original mire site types and the sites of plots are also in the figure. VäKoL = drier Birkenbraunmoore, WaL = *Sphagnum warnstorffianum* Braunmoore, ReWaL = *Sphagnum warnstorffianum* Braunmoore mit Randwirkung, LK = Braunmoorbrücher. Isoclines by species richness are calculated for the ordination.

Luokittelu

Klusterit, alaklusterit ja Braun-Blanquet peittävyysasteikko

Testasimme suotyyppejä hierarkisen klusterianalyysin avulla (Murtagh 1985) asettamalla testausyksiköiden (klusterien) määrän samaksi kuin suotyyppeiden (etukäteisluokkien) määrän (3 suotyyppeä, 3 klusteria). Dissimilariteetti-matriisiin muodostamisessa käytettiin samoja asetuksia kuin ordinaatiossa ja ryhmittely tehtiin käyttämällä *complete linkage* -menetelmää, joka pyrkii löytämään mahdollisimman yhdenmukaiset ryhmät. Saatu klusterianalyysin tulos järjestettiin NMDS1-akselin mukaan.

Analyysissä käytettiin alkuperäisiä peittävyysprosenttilukuja, mutta klusterianalyysin tulostaulukossa (liite 1) käytettiin lajien runsausasteikkona Braun-Blanquet peittävyysasteikkoa (5: > 75 %, 4: 50–75 %, 3: 25–50 %, 2: 5–25 %, 1: 1–5 %, +: 0,1–1 %) siten, että kunkin luokan suurin arvo kuuluu seuraavaan luokkaan pienimpänä arvona. Braun-Blanquet asteikko tuo Hult-Sernanderin asteikkoa paremmin esiin etenkin kaikkein suurimpien peittävyysprosenttien vähyden (voimakkaan dominanssin) tutkitussa kasvillisuudessa samoin kuin se tuo paremmin esiin pienten peittävyysasteikoiden eroja.

Indikaattorilajianalyysi ja taulukolliset erotuslajit

Kasvillisuuden monilajisuuden ja selvien valtalajien puutteen vuoksi päätettiin klusterien lajisto ensisijaisesti kuvata klusterianalyysistä erillisen indikaattorilajianalyysin avulla. Näin muodostettiin kolmelle klusterille tunnusomaiset lajit. Klusterista 2 tuotiin kuitenkin esiin vain kaksi tunnusomaisinta lajia alaklusterien 2a ja 2b yhteydessä, koska alaklusterijako osoittautui tulkinnan kannalta hedelmällisemmäksi kuin pilkkomaton klusteri 2. Sovellettu Dufrene & Legendre (1997) indikaattorilajianalyysi asettaa lajeja toisistaan riippumatta aineistollisesti järjestykseen sen mukaan, miten voimakkaasti tai heikosti lajit ovat sitoutuneet ennalta muilla keinoilla (mm. klusterianalyysillä) muodostettuihin ryhmiin. Dufrene & Legendren (1997) ja De Cáceresin & Legen-

dren (2009) mukaan analyysin tulos voidaan jakaa kahteen komponenttiin: A *Specificity* (0–1) kuvaa lajin sitoutumista tarkasteltuun yksikköön ottamatta kantaa lajin yleisyyteen aineistossa. B *Fidelity* (0–1) puolestaan kuvaa, miten suurella osalla ryhmän näytealoista laji esiintyy. Esimerkiksi laji arvoilla A 1,000 ja B 0,333 esiintyy vain tarkastellussa yksikössä noin kolmasosalla sen näytealoista. Kolmantena tunnuksena on p-arvo ja merkitsevyys (*, **, ***).

Korostaaksemme asetelmaa kolmen alkuperäisen suotyypin testaamiseksi, nimesimme klusterit eri menetelmällä kuin alaklusterit, jotka katsottiin hierarkian alemmaa tasoa edustaviksi. Tällaisen hierarkkisen nimeämisperiaatteen mukaisesti nimesimme ensin klusterit kolmen nimilajin avulla siten, että lajit ilmaisevat paitsi näiden kolmen ryhmän floristista eroa, myös trofiatason ja kasvillisuuden fysiognomiaa (valtalajisuhteita). Tämän mukaisesti nimesimme klusterit kolmella lajilla, joita olivat (1) laskennallisesti tunnusomaisin laji, (2) eutrofian keskeisin indikaattorilaji (*Tomentypnum nitens*) ja (3) valtasammal (*Sphagnum warnstorffii*). Laskennallisesti tunnusomaisimmaksi lajiksi katsoimme tässä tutkimuksessa lajin, jolla oli korkein *specificity* sellaisessa lajiryhmässä, jossa lajien *fidelity* ylittää raja-arvon 0,33 (Laitinen ym. 2021).

Alaklusterit (2a, 2b) nimesimme klusterien nimeämisen jälkeen (1) klusterianalyysin tulostaulukosta suoraan yhden erotuslajin, ja klusterien tapaan (2) eutrofian keskeisen indikaattorilajin ja (3) valtasammalen avulla. Erotuslajeiksi katsoimme lajit, jotka esiintyvät vähintään *fidelityn* raja-arvolla 0,33 tarkastellussa yksikössä mutta puuttuvat samalla hierarkiatasolla olevasta vertailuyksiköstä (voiden kuitenkin esiintyä muissa yksiköissä vertailtavien yksiköiden ulkopuolella). Menetelmä alaklustereita varten oli sama, jota käytettiin rimpisen kasvillisuuden pienessä rinnakkaisanalyysissä kauttaaltaan läpi luokittelun (Laitinen ym. 2021). Ilmaisimme erotuslajien frekvenssin kuvaustekstissä murto-luvulla suluissa. Esim. (5/10) tarkoittaa, että laji esiintyi yksikön kymmenestä näytealasta viidessä.

Klusterien lajistolliset piirteet kuvasimme ensisijaisesti kolmen laskennallisen lajiryhmän avulla käyttäen apuna sovellettua Dufrene &

Legendre (1997) indikaattorilajianalyysiä: (1) Kasvillisuusyksikköjen tunnusomaisimpien lajien ryhmän rajasimme ensin *fidelityn* perusteella (*fidelity* > 0,33), minkä jälkeen laitoimme kuvaustekstissä lajit järjestykseen alenevan *specificityn* mukaisesti. (2) Kasvillisuusyksikköjen lievästi tunnusomaiset lajit rajasimme ja järjestimme samalla tavalla raja-arvon 0,2 mukaisesti (*fidelity* > 0,2). (3) Kasvillisuusyksiköille spesifiset lajit (*specificity* 1,00), joiden *fidelity* oli kumpaakin tunnusomaisten lajien ryhmää pienempi, luettelimme alenevan *fidelityn* mukaisessa järjestyksessä. Nämä lajit olivat pienin peittävyysin ja frekvenssein vain ko. yksikössä esiintyviä lajeja. Alaklusterien (2a, 2b) lajistollinen kuvaus perustui erotuslajeihin ja vapaamuotoiseen kuvaukseen. Indikaattorilajianalyysistä saatujen tunnusomaisimpien ja spesifisten lajien lisäksi vertasimme klusterien ja alaklusterien lajistoa myös suoraan taulukosta (liite 1) lajien yksikökohtaisten frekvenssien avulla.

Tulokset

Lajien ordinointi

Vaakasuoja dimensio lajiordinaatiokuvassa (kuva 4) toi esiin lajiston vaihtumisen suolajistosta kuvassa vasemmalla osin metsälajistoon kuvassa oikealla. Metsälajisto sisälsi sekä kangasmetsälajeja (*Hylocomium splendens*, *Vaccinium myrtillus*) että lehtomaisten kankaiden ja lajeja (*Geranium sylvaticum*, *Rubus saxatilis*). Äärioikealla keskellä tavattiin lisäksi kaksi niitty-lajia (*Ranunculus acris*, *Rubus arcticus*). Lajiston monipuolistumiseen liittyvä vaihtelu-suunta (dimensio 1) ilmeni myös voimakkaana lajimäärän kasvuna.

Pystysuora dimensio (kuva 4) ilmensi vaihtumista lähteisten ja/tai luhtaisten paikkojen lajeista ordinaatiokuvan alaosassa (*Brachythecium turgidum*, *Stellaria crassifolia*, *Saxifraga hirculus*, *Paludella squarrosa*, *Helodium blandowii*, *Bryum weigelii*, *Caltha palustris*, *Pseudobryum cinclidioides*) nevaisten ja/tai lettoisten avosoiden lajistoon kuvan yläosassa. Nevalajit sijoittuivat ääri-vasemmalle ja ylös (*Carex limosa*, *C. rostrata*,

C. lasiocarpa, *C. pauciflora*, *Sphagnum papillosum*), lettolajit vasemmalle yläpuoliskoon (*Tomentypnum nitens*, *Salix myrsinites*, *Campylium stellatum*, *Eriophorum latifolium*, *Scorpidium scorpioides*), keskelle (*Scorpidium revolvens* coll.) ja oikeaan ylälaitaan. *Meesia triquetra* sijoittui muista lettolajeista poiketen lähteisten-luhtaisten paikkojen lajien ryhmän tuntumaan lähelle ordinaatiokuvan vasenta alanurkkaa.

Ordinaation oikean ylälaidan lajiryhmään kuuluivat lettolajeista vaateliimmat, lettoisuuden lisäksi osin lähteisyyttäkin ilmentävät lajit *Equisetum scirpoides*, *E. variegatum*, *Carex capillaris* ja *Palustriella falcata* sekä keskusta-vaikutteisempi *C. capitata*. Samalla ordinaation alueella olivat peruslettosarat *Carex flava* ja *C. panicea* sekä lettonevatasollakin esiintyvät *Potentilla erecta* ja *Bartsia alpina*.

Näytealojen ryhmittely

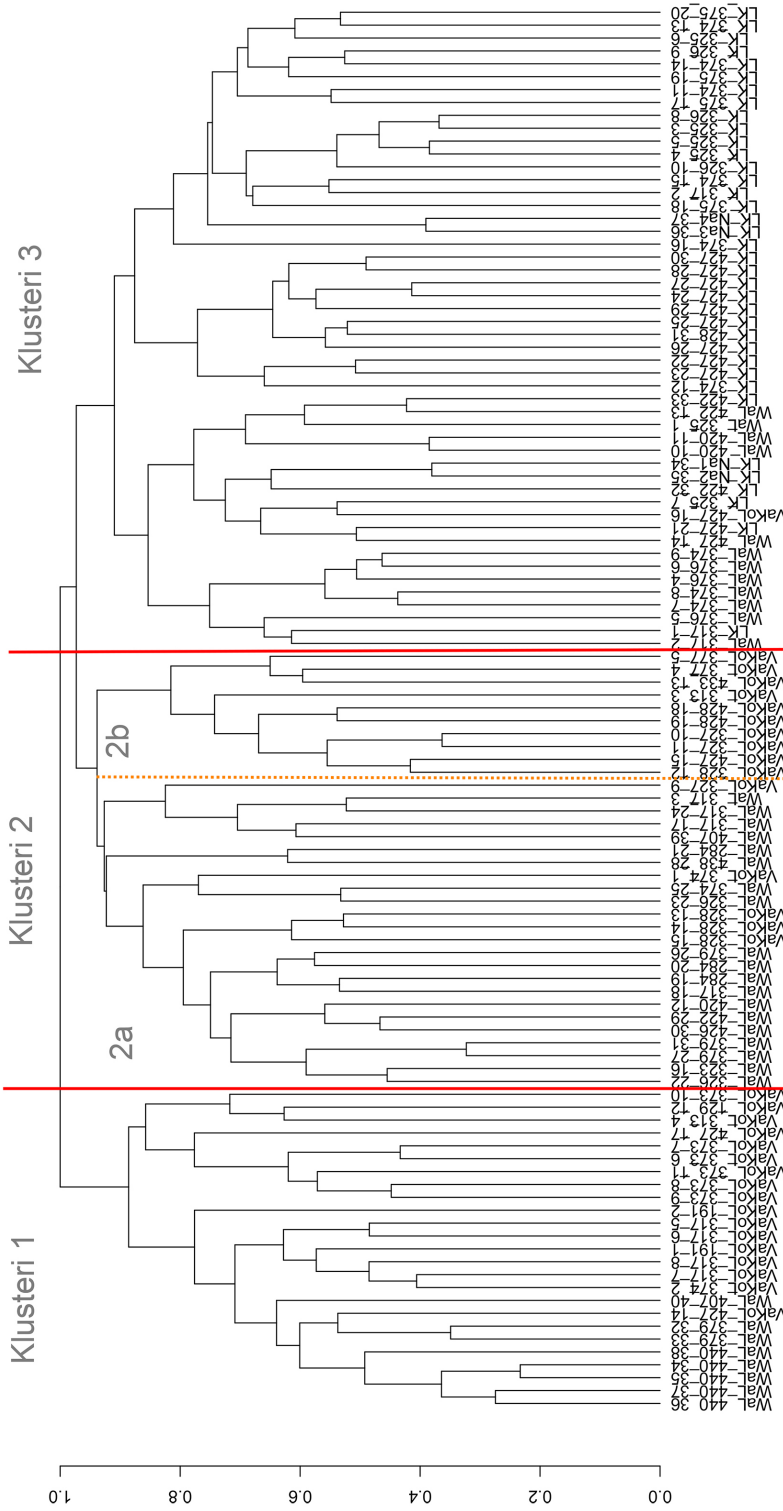
Luokittelu

Ennakolta kolmeen suotyyppiin (VäKoL, WaL, LK) luokiteltuja näytealoja klusterianalyysi jakoi uudella tavalla. Ensimmäisellä jakotasolla erottui muusta klusteri 1 (kuva 3), joka koostui ensisijaisesti alkuperäisistä VäKoL-aloista (17 alaa) sisältäen myös 7 WaL-alaa.

Toisella jakotasolla erottuivat toisistaan klusterit 2 ja 3. Klusteri 2 koostui lievästi suuremman määrän WaL-aloista (19 alaa) kuin VäKoL-aloista (15 alaa). Kolmannella jakotasolla erosivat alaklusterit 2a ja 2b. Alaklusteri 2a koostui pääosin WaL-aloista (19 alaa) sisältäen myös muutamia VäKoL-aloja (6 alaa). 2b koostui pelkästään VäKoL-aloista. Ääripäiden välissä oleva klusteri 2 koostui näytealoista, joiden lajikoostumus poikkesi klusterin 1 lajikoostumuksesta selvästi (2a) ja näytealoista, joiden lajikoostumus poikkesi klusterista 1 lievästi (2b). Klusteri 3 koostui ensisijaisesti LK-aloista (37 alaa), mukana oli myös 11 WaL-alaa ja yksi VäKoL-ala. (kuva 3, liite 1).

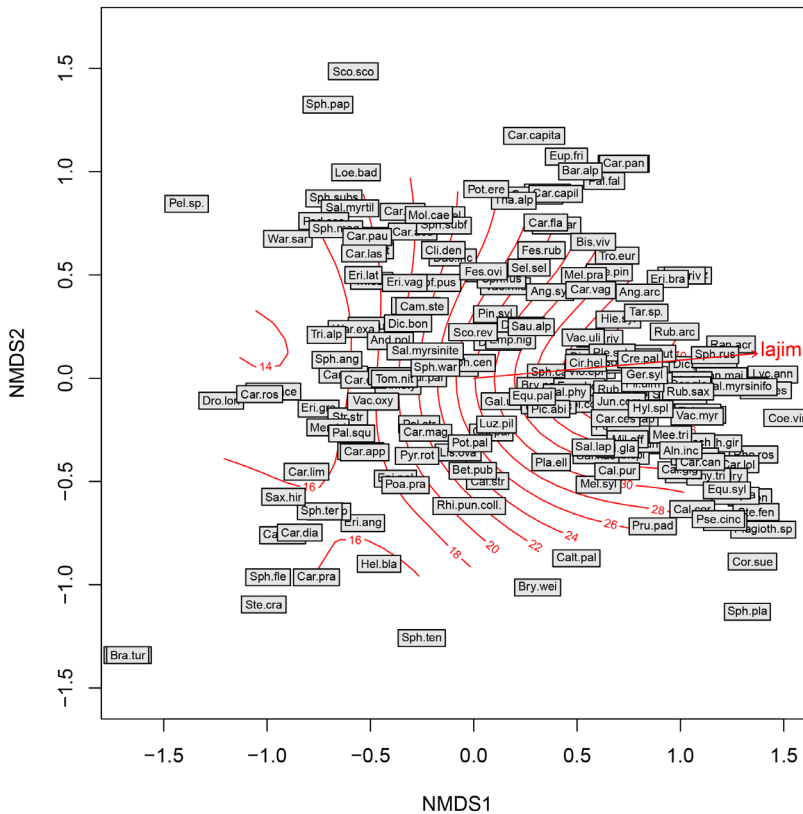
Orinaatio

Ordinaatiossa (kuva 2) klusterin 1 ja alaklusterin 2b näytealat asettuivat ykkösakselin suunnas-



Kuva 3. Klusteridendrogrammi. Dendrogrammi muodostettiin NMDS:n ykkösakselin mukaan. Kukin näyteala on nimetty alkuperäisen suotyypin, Ruuhijärven (1960) suon numeron ja kasvillisuusnäytealan numeron yhdistelmänä. 1 = *Saxifraga hirculus*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* kasvillisuus, 2 = *Carex lasiocarpa*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* kasvillisuus, 2a = *Eriophorum latifolium*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* kasvillisuus, 2b = *Betula pubescens*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* kasvillisuus, 3 = *Geranium sylvaticum*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* kasvillisuus.

Fig. 3. Cluster dendrogram. The dendrogram was formed, and the sites arranged by the first axis of NMDS-analysis. 1 = *Saxifraga hirculus*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation, 2 = *Carex lasiocarpa*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation, 2a = *Eriophorum latifolium*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation, 2b = *Betula pubescens*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation, 3 = *Geranium sylvaticum*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation.



Kuva 4. Lajien NMDS-ordinaatio. Lajien nimet on ilmaistu kolmen ensimmäisen suku- ja lajinimen kirjainten lyhenteinä. Aineistossa yleisempi laji on kuvassa päällimmäisenä silloin kun nimet menevät päällekkäin. Ordinaatiolle on laskettu sovitteena lajimäärän isokliinit ja gradientin suunta lineaarisen vektorin muodossa.

Fig. 4. Ordination of species. Species names are expressed by abbreviations of first three letter of the genus and species. When labels are overlapping, the more dominant species is placed on the top. Isoclines by species richness, and direction of the gradient as a linear vector are calculated for the ordination.

sa tiiviisti rinnakkain alkuperäisen VäKoL-suotyypin keskuksen ympärille. Alaklusterin 2a näytealat asettuivat kakkosakselin suunnassa (lettoisuuden ja nevaisuuden voimistuessa) 1 ja 2b-ryhmien näytealoja vastapäätä, osin alkupe- räisen WaL-suotyypin alueelle. Kolmosklusterin näytealat asettuivat alkuperäisen LK-suotyypin ja Warnstorfii-lettojen reunavaikutteisen osan (ReWaL) alueelle.

Vaikka puustotietoja ei aineistossa kattavasti ollutkaan, tiedetään, että suotyypin näyteala-ordinaatiokuvassa (kuvassa 2) vaakasuora (1 ak-

selin suuntainen) dimensio toi esiin vaihettuman matalakoivuudesta (VäKoL pääosin) ja avosuohabitaatista (WaL) kohti pääosin kuusen, osin hieskoivun vallitsemaa habitaattityyppiä (LK).

Klusteri 1 sijoittui ordinaatiossa (kuva 2) vähälajisimmalle alueelle, 2a ja 2b lievästi korkeamman lajimäärän alueelle ja klusteri 3 selvästi runsaslajisimmalle alueelle. Näytealojen ordinaatiokuvassa klusteri kolme erottui muista klusteriryhmistä karkeasti lajimääräisokliinia 25 lajia seuraten (vrt. klusterien tarkat lajimäärätiedot, taulukko 1).

Taulukko 1. Lajimäärän keskiarvo, keskihajonta sekä minimi- ja maksimiarvo kussakin klusterissa. 1 = *Saxifraga hirculus*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* kasvillisuus, 2 = *Carex lasiocarpa*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* kasvillisuus, 2a = *Eriophorum latifolium*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* kasvillisuus, 2b = *Betula pubescens*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* kasvillisuus, 3 = *Geranium sylvaticum*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* kasvillisuus.

Table 1. Mean, standard deviation, and minimum and maximum values of the species number in each cluster. 1 = *Saxifraga hirculus*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation, 2 = *Carex lasiocarpa*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation, 2a = *Eriophorum latifolium*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation, 2b = *Betula pubescens*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation, 3 = *Geranium sylvaticum*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation.

	Klusteri			
	1	2a	2b	3
Minimi	12	10	13	23
Keskiarvo	16,76	18,83	19,7	34,2
Maksimi	29	25	28	48
Keskihajonta	±3,69	±4,15	±5,5	±6,2

Klusterien lajimäärä ja lajisto

Klusteri 1 – Saxifraga hirculus–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii*-kasvillisuus

Klusteri edusti osin tai jopa pääosin puutonta kasvillisuutta (WaL-alat puuttomia, jotkut VäKoL-aloista ilmeisesti puuttomia). Keskimääräinen lajimäärä oli 16,7 (taulukko 1). Tunnuksomaisimmat lajit olivat indikaattorilajianalyysin mukaan *Saxifraga hirculus* (0.9553, 0.6800 ***), *Carex diandra* (0.9272, 0.4800 ***), ja *Paludella squarrosa* (0.7658, 0.8800 ***). Ensin mainittu esiintyi useimmin juuri klusterissa 1 ja alaklusterissa 2b, mutta ei täysin puuttunut alaklusterista 2a, josta taas *Carex diandra* täysin puuttui. *Paludella* oli ykkösklusterissa lähes konstantti joskus tuntuvinkin peittävyyskin (maks. Br-BI 4, mutta esiintyi kaikissa testiyksiköissä, harvimmin kuitenkin alaklusterissa 2b) (liite 1).

Heikosti tunnuksomaisia lajeja olivat *Sphagnum teres* (0.9686, 0.2400, **), *Cardamine pra-*

tensis (0.9412, 0.2000 ***), ja *Helodium blandowii* (0.8364, 0.3200 **). *Sphagnum teres* esiintyi kaikissa muissa testiyksiköissä vain yhdessä näytealassa kussakin yksikössä, *Cardamine pratensis* lähes rajoittui klusteriin 1 ja *Helodium blandowii* esiintyi kaikissa yksiköissä paitsi 2a:ssa vain poikkeuksellisesti. Spesifisiä lajeja kumpaakin tunnuksomaisen lajien ryhmää pienemmin *fidelity*-arvoin olivat alenevan *fidelity*-järjestyksessä *Rumex acetosa*, *Sphagnum flexuosum*, *Brachyhectium turgidum*, *Calla palustris*, *Triglochin palustris* ja *Utricularia intermedia* (liite 1).

Carex dioica oli yleisin tässä klusterissa (20/24), harvinaisin 2b:ssä (4/10) ja 3:ssa (31/50). *Dicranum bonjeanii* esiintyi tässä klusterissa (5/24), samoin kuin 2a:ssa (6/25) ja 3:ssa (10/50), mutta puuttui 2b:stä (0/10). *Stramineuron stramineum* oli yleisin tässä klusterissa (5/24) ja täysin puuttui vain 2b:stä (liite 1).

Klusteri 2 – Carex lasiocarpa–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii*-kasvillisuus

2a *Eriophorum latifolium*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii*-kasvillisuus

Alaklusteri edusti oletettavasti lähes täysin puutonta kasvillisuutta. Keskimääräinen lajimäärä oli 18,8 (taulukko 1). Koko klusterin 2 tunnuksomaisin laji *Carex lasiocarpa* esiintyi tässä alaklusterissa usein (17/25). Kaksi erotuslajia suhteessa alaklusteriin 2b olivat *Eriophorum latifolium* (11/25) ja *Selaginella selaginoides* (10/25). Lähes erotuslajeja olivat *Molinia caerulea* (8/25) ja *Carex pauciflora* (6/25). *Sphagnum magellanicum* (3/25) esiintyi aineistossa ainoastaan tässä alaklusterissa, kun taas siitä puuttui lajeja, jotka esiintyivät vähintään harvinaisina kaikissa muissa testiyksiköissä, myös 2b:ssä (mm. *Betula pubescens*, *Luzula pilosa*, *Salix phylicifolia*, *Plagiomnium ellipticum*) (liite 1).

2b *Betula pubescens*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii*-kasvillisuus

Alaklusteri edusti oletettavasti kokonaisuudessaan harvakseltaan koivupuustoista kasvillisuutta (VäKoL-aloja). Keskimääräinen lajimäärä oli 19,7 (taulukko 1). Koko klusterin 2 tunnuksomaisin laji *Carex lasiocarpa* tavattiin harvoin (1/10)

(taulukko 2), kun taas toiseksi tunnusomaisin laji *Carex chordorrhiza* esiintyi selvästi useammin (5/10) kuin 2a:ssa (7/25) ja 1:ssä (4/24). *Equisetum fluviatile* oli konstantti (10/10) ollen yleisempi kuin 1:ssä (16/24) ja 2a:ssa (15/25). Ykkösklusterin kolmanneksi tunnusomaisin laji *Paludella squarrosa* oli paljon harvinaisempi (2/10) ja niukempi (maks. Braun-Blanquet 1) kuin ykkösklusterissa. *Dicranum bonjeanii* puuttui vain tästä yksiköstä. Neljä erotuslajia 2a:sta olivat *Betula pubescens* (8/10), *Carex diandra*, joka täysin rajoittui ryhmään 2b (4/10) ja 1 (12/24), *Luzula pilosa* (6/10, 1:ssä harvoin, 3:ssa useammin) ja *Plagiomnium ellipticum* (4/10) (liite 1).

Lähes erotuslajeja 2a:sta olivat lisäksi *Pedicularis palustris* (6/10), joka täysin puuttui vain klusterista 3, *Poa pratensis* (4/10, 1:ssä 4/24) ja *Calamagrostis stricta* (4/10, 1:stä puuttui). Klusterin 3 kanssa yhteisiä olivat melko harvoin esiintyvät *Salix lapponum* (2/10), *Calamagrostis purpurea* (2/10), *Cirsium helenioides* (2/10) ja *Carex cespitosa* (2/10, 2a:ssa 1/25). *Carex appropinquata* (3/10) esiintyi ainoastaan (koko) klusterissa 2 (2a:ssa vain 2/25), mutta suuret peittävyudet (Braun-Blanquet 4) rajoittuivat alaklusteriin 2b. *Stellaria crassifolia* esiintyi satunnaisesti vain tässä alaklusterissa (2/10) ja klusterissa 1 (2/24), *Listera ovata* vastaavasti pelkästään tässä alaklusterissa (1/10) (liite 1).

Klusteri 3 – *Geranium sylvaticum*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii*-kasvillisuus

Klusteri edusti pääosin puustoista, *Picea abies* valtaista, pieneltä osin puutonta (WaL-alat) kasvillisuutta. Keskimääräinen lajimäärä oli 34,2 (taulukko 1). Tunnusomaisimmat lajit (21 lajia) (taulukko 2) olivat *Geranium sylvaticum* (1.0000, 0.8800 ***), *Rubus saxatilis* (1.0000, 0.3400 ***), *Vaccinium vitis-idaea* (0.9944, 0.6000 ***), *Crepis paludosa* (0.9820, 0.4800 ***), *Filipendula ulmaria* (0.9718, 0.5600 ***), *Hylocomium splendens* (0.9714, 0.6800 ***), *Parnassia palustris* (0.9677, 0.6800 ***), *Solidago virgaurea* (0.9498, 0.7200 ***), *Rubus chamaemorus* (0.9208, 0.4200 ***), *Empetrum hermaphroditum* (0.8974, 0.3600 ***), *Carex vaginata* (0.8970, 0.6800 ***), *Carex cespitosa* (0.8956, 0.5200

***), *Vaccinium uliginosum* (0.8893, 0.5400 ***), *Calamagrostis purpurea* (0.8850, 0.4800 ***), *Juniperus communis* (0.8744, 0.6600 ***), *Cirsium helenioides* (0.8369, 0.3600 **), *Saussurea alpina* (0.8189, 0.6000 ***), *Salix phylicifolia* (0.8056, 0.3400 **), *Plagiomnium ellipticum* (0.7959, 0.400 *) , *Pleurozium schreberi* (0.7914, 0.5600 ***) ja *Angelica sylvestris* (0.7254, 0.4400 ***)) (liite 1).

Heikosti tunnusomaisia lajeja oli 10 kpl, *Ledum palustre* (1.0000, 0.2600 **), *Alnus incana* (1.0000, 0.2400 ***), *Orthilia secunda* (1.0000, 0.2400 **), *Carex canescens* (1.0000, 0.2000 **), *Linnaea borealis* (1.0000, 0.2000**), *Vaccinium myrtillus* (1.0000, 0.2000 **), *Melampyrum pratense* (0.9373, 0.2400 ***), *Equisetum pratense* (0.9225, 0.2400 **), *Empetrum nigrum* (0.8718, 0.2400 *) ja *Salix lapponum* (0.7578, 0.2400).

Klusterille spesifisiä lajeja kumpaakin tunnusomaisten lajien ryhmää pienemmin *fidelity*-arvoin oli 79 lajia. Näihin kuuluivat mm. (alenevan *fidelity* järjestyksessä) *Equisetum variegatum*, *Carex capillaris*, *Trollius europaeus*, *Bartsia alpina*, *Carex globularis*, *Equisetum sylvaticum*, *Carex juncella*, *Carex loliacea*, *Pseudobrym cinclidioides*, *Meesia triquetra*, *Calliargon richardsonii*, *Convallaria majalis*, *Deschampsia cespitosa*, *Eriophorum brachyantherum*, *E. scheuzeri*, *Maianthemum bilofium*, *Philonotis fontana*, *Aneura pinquis*, *Carex capitata*, *Carex panicea*, *Equisetum scirpoides*, *Palustriella falcata* ja *Ranunculus acris*.

Tulosten tarkastelu

Lajistogradientit: ääripäät kytkeytyvät geoympäristöjen erilaisuuteen

Kaksiulotteinen ordinaatio paljasti gradienttirakenteen, jonka pääpiirteet olivat etenkin korpisuuden runsastumiseen liittyvä voimakas lajimäärän kasvu ja toisaalta luhtaisuuden ja lähteisyyden vaihtuminen nevaisuuteen ja lettoisuuteen, mikä tule esiin myös klusterianalyysin tuloksessa. Pelkänä kasvillisuuden vaihtelu suuntaana korpisuus on suo- ja metsäkasvillisuuden piirissä melko selkeästi erottuva vaihtelusuunta (*Bruchmoorigkeit*, Tuomikoski 1942; Ruuhijärvi 1960; Eurola 1962;

Hotanen 1989; Hotanen & Nousiainen 1990 jne.). Sen sijaan suomalainen ekohydrologinen tulkinta korpisuuden, luhtaisuuden ja lähteisyyden liittymisestä veden alkuperän lisäksi ravinnegradienttiin ('reunavaikutus eli lisäravinnevaikutus') (Eurola & Kaakinen 1978; Eurola ym. 1984, 1995, 2015) saattaa olla uuden tutkimuksen myötä osittain muuttumassa: vain luhtaisuus noista kolmesta näyttäisi Rehelin ym. (2019) mukaan suoraan kytkeytyvän ravinteisuuteen, samoin kuin mahdollisesti kuivempien habitaattien niittyisyys osassa rинnesoita (Havas 1961; Laitinen ym. 2021), vastaten Keski-Euroopan vuoristoisten alueiden *fen*-soilla kuvattua *fertility* gradienttia (Hajek ym. 2006). Nyt tutkitussa kokonaisuudessa niittyisyys häivähti näytealojen laskennallisen lajimäärähuipun kohdalla heikkona. Niittyisyydellä tarkoitetaan tässä kivennäismaan niityillä tyypillisesti esiintyviä heiniä ja ruohoja. Vastaavasti niittyisyys esiintyi myös Havaksen (1961) rinnesuoaineistossa (Laitinen ym. 2021).

Vaihtelusuuntaan lähteisyys/ luhtaisuus-nevaisuus/ lettoisuus sisältyy myös harvoin noteerattu suokasvillisuuden gradientti, vesitilanteen vakaas -gradientti (stabiili-epästabiili), mikä tulee yleensä selvemmin esiin rinnesoilla (Auer 1922; Havas 1961; Laitinen ym. 2021). Selkeää lähteisyyttä ilmentävät lajit ordinaatiokuvan (kuva 2) alaosassa (*Saxifraga hirculus*, *Paludella squarrosa*, *Helolium blandowii*, *Bryum weigelii*) kuvastavat vakaata vesitilannetta (Heikkilä ym. 2001), kun taas neva- ja lettolajeihin ordinaatiokuvan yläosassa sisältyy monta Havaksen (1961) *Molinia*-ryhmän lajia (*Trichophorum cespitosum*, *T. alpinum*, *Todiella pusilla*, *Selaginella selaginoides*, *Campylium stellatum*), jotka muodostavat klassisen esimerkin epävakaata vesitilannetta sietävistä lajeista voimakkaasti maatumella turpeella (Auer 1922; Laitinen 2008). *Carex lasiocarpa* liittyy edelliseen ryhmään (Jalas 1953; Laitinen 2008). Klusterissa 2 (erityisesti 2a) epävakaata vesitilannetta sietävät lajit esiintyvät vakaata vesitilannetta vaativien lajien rinnalla, jolloin mitään tämän analyysin kasvillisuusryhmää ei voi pitää vesitilanteen stabiilisuutta kuvastavan gradientin epävakaaseen ääripäähän kuuluvana (Laitinen 2008). Vain sen verran voi pelkän lajiston perusteella tulkita, että alaklusteri 2a (*Eriophorum latifolium*– *Tomentyponum nitens*–*Sphagnum*

warnstorffii kasvillisuus) ilmeisesti on klusteria 1 ja alaklusteria 2b (*Betula pubescens*–*Tomentyponum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* kasvillisuus) aavistuksen verran epästabiilimpi vesitilanteen vakauden suhteen (kuva 2).

Ordinaatiokuvissa vasemmalta alhaalta oikealle ylös suuntautuvan lajistovaihtelusuunnan ääripäät kuvastavat kahteen erilaiseen geologiseen ympäristöön liittyvää eri tavalla lajistossa ilmenevää pohjavesivaikutusta (kuva 2). Ordinaation vasemman alanurkan meso-eutrofiset/eutrofiset lajit (mm. *Carex diandra*, *Saxifraga hirculus* klusterien 1 ja 2b ordinaatioalueella, kuvat 2 ja 4) liittyvät paksuista kivennäismaakerroksista löyhän turpeen läpi jatkuvasti keskelle suota laajalle alueelle purkautuvaan pohjaveteen (Lahermo ym. 1977; Heikkilä ym. 2001). Ilmiö on tyypillinen joillekin osittain säilyneille Koillis-Puolan suurille soillekin (de Mars 1997), puhutaan läpivirtaussoista (*Durchströmungs-Moore*). Kyseessä on laaja-alainen hydrogeologinen kytkös, joka liittyy kokonaisuun pohjaveden muodostumis- ja purkautumissysteemeihin (Heikkilä ym. 2001; Laitinen ym. 2005). '*Carex diandra* -habitaatin' säilyminen luonnontilaisena edellyttää ensisijaisesti sitä, että pohjavettä jatkuvasti riittää muodostumisalueelta virtaamaan tarpeeksi suuret määrät keskelle suota olevalle laajalle purkautumisalueelle (S. Rehell, suullinen ilmoitus). Sen sijaan ordinaation oikean yläkulman lajiryhmä *Palustriella falcata*, *Carex capillaris*, *Equisetum scirpoides* (kuva 4) – jotka lajit esiintyivät hyvin harvinaisina Warnstorffii-letoista klusteriin 3 siirtyneissä näytealoissa (kuva 2) – pitää sisällään nyt tarkastellun lajiston ilmentämän trofiahuipun. On kyse kalkkilettotasosta tai lähes sellaisesta. *Poor-rich* tason huippu kytkeytyy tässä tapauksessa tihkuvaikutukseen suon reunan ohut- ja ehkä tiivisturpeisessa kalkkipitoisessa lettoympäristössä (Rehell ym. 2019). Edellä esitetyn mallinomaisten kuvauksen mukaan lajiston ja kasvillisuuden 'viistogradientti' vasemmalta alhaalta oikealle ylös liittyy paitsi veden kemiaan (*poor-rich* tasot) myös sen liikkeeseen, jolloin tarkasteluun tulevat kivennäismaan ja turpeen fysikaaliset ominaisuudet ja maaperän makro- ja mikrotason rakenteet (geologia). Veden liikkeestä ja turpeen rakenteesta lajistogradientteihin monipuolisesti linkitettyä, tarkkoihin havaintoihin ja

mittauksiin perustuvaa ekologista tutkimusta on tehty luonnontilaisilla soilla varsin vähän.

Suotyypit, habitaattityypit, Braun-Blanquet luokittelu

Klusterianalyysin ja ordinaation anti luokittelutuloksen tulkinnalle

Aiemmassa vastaavassa rimpisten koivulettojen ja lähityyppien kasvillisuusanalyysissä (Laitinen ym. 2021) klusteriluokittelun hierarkia nousi käyttökelpoisimmaksi tekijäksi tulkittaessa yksittäisten klusterien vastaavuuksia suotyyppeihin ja alatyyppeihin. Käsillä olevassa analyysissä sen sijaan klusterianalyysi pilkkoi alkuperäisiä Ruuhijärven (1960) suotyyppejä (VäKoL, WaL, LK) ja lisäksi ryhmitteli syntyneet luokat suotyyppiluokituksesta olennaisesti poikkeavaksi uudenlaiseksi hierarkkiseksi rakenteeksi (kuva 3). Ilmiötä selittää turvepohjaisen, eutrofisen *Sphagnum warnstorffii* -valtaisen kasvillisuuden monilajisuus, selvien valtalajien puute ja osin samankaltaisuus. Suotyyppien sijasta kuitenkin kasvillisuuskuvioiden suurtopografia (muodostumat) ja suotyyppien perinteiset ekologiset variantit (Ruuhijärvi 1960; Eurola & Kaakinen 1978; Eurola ym. 1984, 1995, 2015) osoittautuivat klusteriluokittelun tulkinnan kannalta antoisiksi. Relevantti tulkinta perinteisen botaanisen suotyyppijärjestelmän suhteen edellyttikin kolmen klusteriryhmän sijasta neljää ryhmää. Klusteriluokkien järjestys (1, 2a, 2b, 3) (kuva 2, liite 1) kuvastaa ryhmien ykkösakselin mukaista järjestystä, mikä heijastaa etenkin korpiisuuden puuttumista (klusteriluokat 1, 2a), alkavaa esiintymistä (2b) ja ekspansiivista runsastumista (3). Saman vaihtelusuunnan ja klusteriluokkien järjestyksen mukaisesti kasvaa myös lajimäärä (taulukko 1).

Toisin kuin klusterianalyysin hierarkkinen tulos, yksittäisten klusteriluokkien sijainti ordinaatiossa (kuva 2) toisiinsa nähden heijasti odotetulla tavalla kolmen tarkastellun suotyypin karkeita lajistollisia suhteita (Ruuhijärvi 1960). Suotyyppien suhteen osoittautuikin hedelmälliseksi kohdistaa tulkinnan pääpaino yksikköjen sijoittumiseen toisiinsa nähden ordinaatiossa ja hieman vähäisemmässä määrin klusterianalyysin esiin tuomiin ryhmien keskinäisiin hierarkiasuh-

teisiin. Klusterianalyysin ja ordinaation erilaiselta näytävä tulos osaltaan vahvistaa ennako-oletuksen 'Tomentyppnum nitens-Sphagnum warmstorffii kasvillisuuden' luokittelun vaikeudesta ja monitulkintaisuudesta.

Klusteriluokkien tulkinta makrotopografian ja suotyyppien suhteen

Objektiivisen kasvillisuusluokittelun tulos kolmen pääklusterin optiota tulkiten vaikuttaa ennen muuta pohjaveden purkautumisen voimakkuuden vaikuttamalta topografiavasteelta. Voidaan esittää karkea malli, jonka mukaan ykkösklusterin suurtopografiassa kupera pinta kuvastaa voimakasta pohjaveden purkautumista alta päin aiheuttaen paikallisen turpeen kasvun (Lahermo ym. 1977) ja kivennäismaan topografiasta riippumattoman suonpinnan loivasti kuperan muodon. Kakkosklusterin suurtopografiassa tasainen pinta kuvastaa vähäistä pohjaveden purkautumista ja kivennäismaan topografiasta melko riippumatonta suonpinnan muotoa. Kolmosklusteri poikkeaa kahdesta edellisestä suonpinnan suurtopografian kuvastaessa alla olevaa kivennäismaan topografiaa (viettävä kivennäismaan pinta, ohuehko turve ja siihen liittyvä lajisto, mm. korpiisuus).

Klusteri 1 edustaa osin puutonta, osin harvakseltaan koivua kasvavaa, kenttäkerrokseltaan matalakasvuista kasvillisuutta, jossa lähteisyys on vielä aavistuksen verran voimakkaampaa kuin Ruuhijärven (1960) alkuperäisessä kuivahkossa koivuletossa kokonaisuutena. Alkuperäistyyppien suhteen klusteri on välimuotoinen: näytealat ovat pääosin VäKoL-aloja, terästettynä huomattavalla joukolla WaL-aloja. Tämän kanssa yhdenmukaisesti indikaattorilajianalyysin avulla saaduista kolmesta tunnusomaisimmasta lajista kaksi (*Saxifraga hirculus*, *Carex diandra*) ovat (kuivahkojen) koivulettojen perinteisiä luonnehtijalajeja (Ruuhijärvi 1960; Takala 1965), kun taas kolmanneksi tunnusomainen laji (*Paludella squarrosa*) on Takalan (1965) mukaan lähes yhtä yleinen Warnstorffii-letoilla esiintyen lähdelettoihin kuuluvilla Paludella-letoilla (Ruuhijärvi 1960) valtalajina. Lähteisyyttä ja luhtaisuutta ilmentävä *Helodium blandowii* (Eurola ym. 2015), klusterin heikosti tunnusomainen laji, sen sijaan

keskittyy Takalan (1965) mukaan eri lettotyyp-
pien piirissä koivuletoille. Lisäksi klusterissa 1
esiintyvät kuivahkojen mikrohabitaattityyppien
Dicranum bonjeanii ja karuillekin lähteisille
paikoille tuleva *Straminergon stramineum* toisin
kuin 2b:ssä. Niin ikään etupäässä kuivahkojen
lettohabitaattityyppien piensara *Carex dioica* on
yleisin tässä klusterissa, kun taas suursaraisten,
vähän kosteampien habitaattityyppien *Carex*
chordorrhiza ja *Equisetum fluviatilekin* ovat
harvinaisempia kuin 2b:ssä. Luokitteluprosessissa
kasvillisuuden 'ykkösääripääksi' asettuikin sel-
lainen Ruuhijärven (1960) kuivan koivuleton ja
Warnstorffii-leton välimuoto, jossa on aavistuksen
verran myös eutrofisen lähdeleton piirrettä, ja
jossa laajan väli-rimpipintaisen koivulettokoko-
naisuuden perinteisten indikaattorien (Ruuhijärvi
1960) kirjo on hivenen kapeampi (*Saxifraga*
hirculus, *Carex diandra*, *Stellaria crassifolia*)
kuin 2b:ssä (edellisten lisäksi *Carex heleonastes*).
Luhtalajeja (Eurola ym. 2015) on erittäin vähän,
korpisuus puuttuu, mutta tavataan pari kuivahkon
lettopinnan lajia. Kokoavalta piirteeltä vaikuttaa
topografia. Kasvillisuus näyttäisi liittyvän suon
reunasta irrallaan oleviin loiviin kumpumaisiin
muodostumiin, joita pidetään pohjaveden pur-
kautumisesta johtuvan paikallisen turpeen kasvun
aikaansaamina (Lahermo ym. 1977). LETOT-
hankkeessa Suomen lettojen tämänhetkisen tilan
ja määrän selvittämiseksi, nähtiin tällaisia laakeita
kumpuja paljon. Kumpumainen (kupera) muoto
voi osaltaan olla johtamassa habitaatin 'kuivuuteen'
(ylävälipintaisuuteen).

Klusteri 2 osoittautui kaksijakoiseksi ja hii-
lyväksi ryhmäksi. Siksi sitä ei kokonaisuutena
tässä erityisesti tulkitakaan. Alaklusteri 2a paljolti
vastaa Ruuhijärven (1960) keskustavaikutteista
Warnstorffii-lettoa (*Sphagnum warnstorffianum*
Braunmooren der Moormitte Ruuhijärvi 1960)
(ks. Eurola ym. 2015), josta muutamat reunavai-
kutteiset lajit (*Betula pubescens*, *Luzula pilosa*,
Salix phylicifolia, *Plagiomnium ellipticum*)
puuttuvat esiintyen kaikissa muissa yksiköissä.
Alaklusteri 2a erosi lähteisestä klusterista 1
lajikoostumuksen perusteella selvästi: voikin
sanoa 2a:n edustavan klusterin 2 tyypillisempää
muotoa, jossa koko klusterille tunnusomaisin laji,
keskustavaikutteinen ja kausikuivuutta ja -tulvaa
sietävä *Carex lasiocarpa* (Jalas 1953), esiintyy

usein toisin kuin 2b:ssä. Samoin kausikuivuutta
sietävä *Selaginella selaginoides* (Havas 1961)
tavattiin harvakseltaan 2a:ssa toisin kuin 2b:ssä.
Keskustavaikutteinen Warnstorffii-letto edustaa
tyypillisessä tapauksessa aapasuon syrjäosan
(Laitinen ym. 2007) melko tasaista suurmuotoa,
jota voimakas pohjaveden purkautuminen ja
paikallinen turpeen kasvu sen myötä eivät ole
muovanneet kuperaksi.

Alaklusteri 2b edustaa lajiston indikaation
perustella ykkösklusteria ekologisesti vivahteik-
kaampaa, suonpinnantasoltaan osin aavistuksen
verran kosteampaa, kuitenkin vielä välipintaista
(*Sphagnum warnstorffii* -valtaista), mutta pinnan-
tasoltaan oletettavasti lievästi vaihtelevampaa
kasvillisuutta, joka on ykkösklusteriin verrattuna
lähempänä 'keskimääräistä koivulettokasvilli-
suutta' Ruuhijärven (1960) laajassa koivuletto-
kokonaisuudessa. Alaklusteria 2b voi pitää
klusterin 2 vähemmän tyypillisenä muotona,
jossa keskustavaikutteinen *Carex lasiocarpa*
vain satunnaisesti esiintyy ja josta kausikuivuutta
sietävä *Selaginella selaginoides* (Havas 1961)
puuttuu. 2b:llä onkin klusterin 1 kanssa yhteisiä
(ks. myös ordinaatiokuva, kuva 2), koivuletoille
osin tyypillisiksi katsottuja reunavaikutteisia la-
jeja (*Betula pubescens*, *Carex diandra*, *Stellaria*
crassifolia, *Luzula pilosa*, *Plagiomnium ellipti-
cum*). 2b kuitenkin poikkeaa klusterista 1 siten,
että (1) lettojen kuivahkojen mikrohabitaattityyp-
pien *Dicranum bonjeanii* puuttuu, (2) lähteisten
habitaattityyppien *Paludella squarrosa* on harvi-
naisempi ja *Straminergon stramineum* puuttuu,
(3) kuivahkojen lettohabitaattien ja lähteistenkin
paikkojen piensara *Carex dioica* on harvinais-
empi, (4) suursaramaiset *Carex chordorrhiza*
ja *Equisetum fluviatilekin* esiintyvät useammin,
(5) Takalan (1965) listan mukaan lettotyyp-
pien piirissä koivuletoille keskittyviä lajeja on useampi
(lisäksi *Carex heleonastes*, *Calamagrostis stricta*,
Carex appropinquata, *Listera ovata*), (6) tavataan
muutama luhtaisuutta ilmentävä yleislaji (Eurola
ym. 2015) (*Salix lapponum*, *Pedicularis palustris*,
Sphagnum riparium) ja (7) tavataan (harvoilla
aloilla) muutama korpisuutta ilmentävä laji (*Cir-
sium helenioides*, *Carex cespitosa*, *Calamagrostis*
purpurea ja *Luzula pilosa*). Alaklusteri 2b asettuu
tässä aineistossa ja tämän analyysin perusteella
Ruuhijärven (1960) kuivahkon koivuleton mä-

rempään päähän, vastaavasti kuin *Salix–Carex rostrata–Hamatocaulis vernicosus* klusteri (kl. 3) asettui toisessa analyysissä nk. rimpikoivuletoryhmän (Laitinen ym. 2021) kuivempaan tai suonpinnantasoiltaan vaihtelevampaan päähän. On huomattava, että Ruuhijärvi (1960) on kuvannut koivuleton kaikkienensa ennen muuta lähteiseksi ja luhtaiseksi. Luhtaisuus jää Ruuhijärven (1960) 'kuivissa koivuletoissa' eli koko tämän tutkimuksen koivuletojen aineisto-osuudessa hyvin vähäiseksi, mutta analyysissä se lievästi valikoituu enemmän 2b-alaklusteriin. Vähäinen korpisuuden häivähdys, koivuletoille vieras piirre, ei antane kuitenkaan tämän alaklusterin kohdalla (eikä yleisestikään) aihetta puhua vanhaan malliin koivulettokorvista (Laine ym. 2018). Pohjaveden purkautumisen (Lahermo ym. 1977) ollessa lievästi vähäisempää ja muiden vaihteluosuuksien osuuden lievästi tuntuvampaa, on oletettavaa, että 2b:n tapaisia kasvillisuuskuviota luonnehtii ykkösklusteria tasaisempi (ei laakean kumpumainen) suurmuoto ja osin siihenkin liittyen hiukan runsaampi märkyys.

Klusteri 3 muodosti aineiston ylivoimaisesti suurimman näytealaryhmän, jota leimaa korpisuus. Ekologisesti on huomionarvoista, että klusterin 1 tunnusomaisin laji *Saxifraga hirculus*, joka on noussut klassisissa koivulettokuvauksissa merkittävimmän tyyppilajin asemaan (Ruuhijärvi 1960; Takala 1965; Eurola & Kaakinen 1978; Eurola et al. 1984, 1995, 2015) puuttuu tyystin nyt kuvatuista testikasvillisuusryhmistä ainoastaan klusterista kolme. Sen sijaan Ruuhijärven (1960) reunavaikutteisilla Wanstorffii-letoilla, joita pienempi osa klusterin 3 näytealoista vastaa, tämä reunavaikutteinen laji ei lainkaan esiinny. Siten klusterin 3 reunavaikutus on erilaista kuin koivuletojen reunavaikutus, lähinnä korpisuutta (*Geranium sylvaticum*) ja ohutturpeisen letonreunan tiikkuvaikutusta (*Carex vaginata*, *Saussurea alpina*) ilmentävää.

Reunavaikutteisia Warnstorffii-lettoja (*Sphagnum warnstorffianum Braunmoore mit Randwirkung* Ruuhijärvi 1960) vastaavien näytealojen siirtyminen lettokorpien yhteyteen (kuva 2) korostaa sitä, että puuston ja aluskasvillisuuden vaihtelu eivät aina käy käsi kädessä. Käytännön tyypittely kuitenkin edellyttää valintaa, annetaanko ratkaiseva merkitys tietyllä sovinnaisen

luokittelun hierarkiatasolla puustolle vai lajikoostumukselle. Suurta kokonaisuutta painottavasta klusteriluokittelutuloksesta huolimatta katsomme, että puuston 'reunavaikutteinen Warnstorffii-letto' palvelee käytännön luokittelua paremmin puustoisesta lettokorvesta erotettuna. Variantin omaleimaisuutta ja luonnonsuojelullista merkitystä näyttäisi korostavan se, että (1) muutamit soilla melko harvinaiset lajit (*Equisetum hyemale*, ks. Kukko-oja ym. 1985) ja ravinteisuuden ylintä tasoa lähestyvät harvinaiset lajit (*Carex capillaris*, *Palustriella falcata*, *Carex capitata*) keskittyvät aineiston piirissä tänne, (2) sillä on Suomessa alueellista ja pinta-alallista merkitystä: Keräsen & Mäntylän (1997) mukaan Länsi-Kainuun Siikavaaran alueen kirjoletot ovat pääosin reunavaikutteisia. Lisäksi (3) kasvillisuus on topografisesti omaleimaista esiintyen hyvinkin jyrkillä rinteillä (Keränen & Mäntylä 1997). Reunavaikutteinen Warnstorffii-letto edustaa tutkitun kasvillisuuden piirissä niukempilajisen ja runsaslajisen ääripään vaihettuma-alueita ja osin gradientin runsaslajista osaa, mikä osaltaan viittaa siihen suuntaan, ettei erilainen näytealakoko puustoisien ja puuttoman kasvillisuuden välillä selitä kaikkea lajimäärän vaihtelua.

Puustoiset lettokorvet (*Braunmoorbrücher* Ruuhijärvi 1960), jotka Eurolan & Kaakisen (1978) ja Eurolan ym. (1984, 1995, 2015) luokittelussa viedään yhdistelmätyyppeihin, erottuvat karummista yhdistelmätyypeistä (NK, NR) ja varsinaisesta lettokasvillisuudesta ennen muuta suuren lajimäärän perusteella. Suurta lajimäärää selittää paitsi suurempi näytealakoko, myös suogradienttien (lettoisuus, lähteisyys, korpisuus), metsägradienttien (lehtoisuus, kangasmetsien lajit) ja vähäisessä määrin niittyisyyden (Havas 1961) lajimäärää lisäävä yhteisvaikutus. Lettokorpinäytealojen (LK) keskimääräinen lajimäärä nousee Ruuhijärven (1960) aineistossa jopa hivenen korkeammaksi (28–39 lajia) kuin saman aineiston lehtokorpinäytealojen (LhK) (31–35 lajia) (Laitinen ym. 2018) korostaen lettoisuuden (ja lähteisyyden) lajimäärää kasvattavaa vaikutusta. Reheviä boreaalaisia korpia (*swamp forests*) voidaan pitää eräänlaisina 'monimuotoisuuspesäkeinä' (*biodiversity hotspots*) vallitsevasti nuoria metsiä sisältävässä metsämaisemassa (esim. Hörnberg ym. 1998). Tällöin puhutaan koroste-

tusti puuston rakenteesta, vanhametsäpiirteistä, mikrohabitaateista, epifyyteistä (Kuusinen 1996) ja kaikkien eliöryhmien yhteisestä monimuotoisuudesta pelkän 'kasvillisuusmonimuotoisuuden' lisäksi. Topografisesti pohjoisborealiset letto-
korvet esim. Kuusamon Kitkanniemessä usein asettuvat loivien vaarojen rinteisiin, vieton suuntaisiin tuskin havaittaviin painanteisiin, joiden keskuksena on huurresammallähde ja ympärillä lettokorpea, joka vaihettuu kapean reunavaikutteisen lettorämeen kautta keskustavaikutteisiin lettorämeisiin (Kukko-oja ym. 1985).

Klusteriluokkien tulkinta koivulettokokonaisuuden ja kumpuheteiden ydinkasvillisuuden suhteen

Klusterianalyysin tulos antaa mahdollisuuden tulkita tutkittujen suotyypin (VäKoL, WaL, LK) rajaamaa kasvillisuusvaihtelualaa pääosin perinteisellä, mutta pieneltä osin uudella tavalla. Täysin ennako-oletusta vastaava tulos oli, että välipintakoivulettöjen ja Warnstorffii-lettojen raja ei ole selkeä. Myös lähdeleton raja näihin voi olla liukuva. Tosin juuri ravinteisen pään lähdelettojen eli varsinaisten lähdelettojen näytealat puuttuvat Ruuhijärven (1960) aineistosta. Tulos haastaa Ruuhijärven (1960) perustavaa laatua olevasta koivulettokuvauksesta sen käsityksen, että hänen luonnehtimansa 'melko kuiva koivuletto' edustaisi väli-rimpipintaisen koivulettokokonaisuuden (*Birkenbraunmoor* Ruuhijärvi 1960) tyypillisintä osaa.

Analyysin tulos sen sijaan viittaa tulkintamahdollisuuteen, jonka mukaan kohtalaiseen lähteisyyteen (*Paludella*) ja siihen liittyvään tiettyyn kuvion makrotopografiaan ('kumpuhetteet') voisi pääsääntöisesti liittyä oma kasvillisuusyksikkönsä, jota luonnehtii kenttäkerroksen matalakasvuisuus, ja jonka tapaista kasvillisuutta on aiemmin luokiteltu milloin koivuletoksi (jonkin koivulettoindikaattorin perusteella), milloin kirjoletoksi (*S. warnstorffii*-valtaisuuden perusteella) ja milloin lähdeletoksi (lähteisyyttä ilmentävien sammalten perusteella). Tulokinnassa omasta kasvillisuusyksiköstä on kuitenkin syytä olla varovainen. On myös muistettava, että tälläkin kohtaa kasvillisuusanalyysin luokittelutulos pilkkoo hyvin pientä kasvillisuusvaihtelualaa (vrt.

Hájek ym. 2006: *Sphagnum fens*), vaikkakin juuri 'kumpuheteiden ydinosan kasvillisuusyksikkö' erottuikin ensimmäisenä hierarkian ylimmällä tasolla eli 'parhaiten'.

Ajatus kumpuheteistä habitaattityypinä

Joissakin kumpuheteissä on laajat, osin varpuiset ja puustoiset reunukset, jotka ilmakuvanäkymässä rajaavat pisaran muotoiset kummut jyrkästi ympäröivästä aapasuon peruspinnasta (esim. Kemijärven Ahma-aapa, Sallan Sourunaapa, LETOT-hankkeen inventointi 2020). Kumpuhetteet kokonaisuutena ansaitsevat aapasoita koskevassa habitaattien uhanalaisuutta haaro-koivassa tiedonkeruussa oman lokeronsa. Hydrogeologista muodostumaa voitaneekin tarkastella ainakin habitaattityypinä (luontotyyppinä, tai yhdistelmänä), koska tietty lajistossa (ja siis itse kasvillisuudessa – luontotyyppienkin pääasiallinen perusta, Kaakinen ym. 2018) näkyvä ilmiö, lähteisyys, hallitsee koko muodostumaa sillä tavalla, että tuo ilmiö on muodostuman alun perin synnyttänyt, ja muodostumat ovat käymässä läpi omaa sukkessiotaan kummun kohotessa ja pohjaveden tulon jossakin vaiheessa tyrehtyessä johtaen lopulta mäntyvaltaisen varpukasvillisuuden valtaantäpääsyyn (Rehell, suullinen ilmoitus).

Klusteriluokittelun tulkinta Braun-Blanquet luokittelun suhteen

Braun-Blanquet luokittelun kannalta analyysin tulos antaa viitteitä siihen suuntaan, että kolmitahoisen (*Sphagno warnstorffii-Tomentypnion nitentis, Saxigrago-Tomentypnion, Braunmoorbrücher* Ruuhijärvi 1960) heterahkasammal-kultasammalvaltaisen kasvillisuuden tyypittelyssä saattaisi edelleen olla täydentävää merkitystä myös hydrologiseen gradienttiin liittyvillä tunnuslajeilla. Nimittäin viime aikoina *fens*-kasvillisuuden Braun-Blanquet luokittelussa on painotettu *poor-rich* gradientin ekologista taustamerkitystä ja mm. kritisoitu tuon gradientin suhteen liian laaja-alaista boreaalista Caricion lasiocarpae yhtymää (Peterka ym. 2017). Kuitenkin käsillä olevan testauksen ja hyvin suppean aineistorajauksen puitteissa *Carex lasiocarpa*

’ottaa yhden indikaattorilajin paikan’. *Carex lasiocarpan* indikaatio ei kuitenkaan näyttäisi koskevan Peterkan ym. (2017) luokittelussa esiin tullutta päägradienttia (*poor-rich*) ja siihen liittyvää luokitteluhierarkian alakeskitasoa (allianssit), vaan sellaisia seikkoja kuin suonpinnan tasaisuus (topogeeniset suot, mm. Wheeler & Proctor 1999) ja vesitilanteen epästabiilisuus (Laitinen 2008), jotka ovat kasvillisuusluokittelun alemman hierarkiatason mahdollisia ekologisia taustatekijöitä.

Näyteala-aineiston puutteet

Aineistollisesti tutkimus osoitti ensinnäkin Ruuhijärven (1960) klassisen aineiston suurta kansainvälistä arvoa. Tämä koskee erityisesti boreaalisia lettokorpija (*Braunmoorbrücher* Ruuhijärvi 1960), jotka ovat Braun-Blanquet systeemissä vielä luokittelematta. Toisaalta tutkimus toi esiin tiettyjen yhteisöjen ja alueiden näytealadokumentoinnin ja -analysoinnin puutteita. *Sphagnum warnstorffii* -valtaisen kasvillisuuden piirissä on liian vähän näytealoja kokonaisuuden karuimmasta ja keskustavaikutteisimmasta päästä, lettonevoilta (*Braunmoor-Weissmoore* Ruuhijärvi 1960), ja kokonaisuuden pohjavesivaikutteisimmasta päästä, lähdeletoilta (*Sphagnum warnstorffianum-reichen Paludella Braunmoore* Ruuhijärvi 1960), ne puuttuvat kokonaan. Koivulettokokonaisuudesta ilmeisesti puuttuvat näytealat karumpien alueiden välipintakoivuletoista, mm. välipintavaltaisesta *Hamatocaulis vernicosusta* sisältävästä koivulettokasvillisuudesta (Kaakinen ym. 2018). Alueellisesti lettokasvillisuuden näytealadokumentoinnissa on puutteita mm. Kiimingin lettoalueella Pohjois-Pohjanmaalla, josta kuitenkin on kattava kasvillisuuskartoitus kuviorajauksineen tehty 40 vuotta sitten (Kaakinen & Kukko-oja 1980).

Johtopäätökset

Suomalaiseen suotyypilluokitteluun verrattuna tämän tutkimuksen esiin tuomat aineistolliset testikasvillisuusyksiköt (klusterit, alaklusterit) olivat seuraavanlaisia. (1) Tuli esiin mahdollinen uusi, hyvin kapea-alainen kasvillisuusyksikkö, joka lajikoostumuksellisesti sijoittuu välipinta-koivulettöjen kuivimman ääripään, Warnstorffii-

lettojen keskustavaikutteisen variantin ja lähdelettojen tietämille, mutta josta Warnstorffii-lettojen reunavaikutteista varianttia luonnehtiva korpisuus puuttuu. Tällaiset lähdekummut kokonaisuutena tulisi noteerata myös omana habitaattityypinään. (2) Tasaista välipintakoivulettöä ’kapeni’ vastaamaan yksikkö, jonka kasvillisuus oli edellistä niukemmin lähteistä, hivenen märempää ja suonpinnantasoltaan ilmeisesti vaihtelevampaa, runsaammin suursaraista ja järvikortepitoista, osin aavistuksen verran luhtaisempaa. (3) Warnstorffii-leton keskustavaikutteista varianttia eli tyyppin perustapausta lähinnä vastasi oma yksikkönsä, ja (4) tuli esiin korpilajien esiintymisen myötä lajimäärältään muita yksikköjä suurempi testiyksikkö, joka rinnastui Warnstorffii-leton reunavaikutteiseen varianttiin ja lettokorpiin. Reunavaikutteinen Warnstorffii-letto on näin ollen lähempänä lettokorpija kuin (varsinaisia/ keskustavaikutteisia) Warnstorffii-lettoja. Tulos korostaa habitaattityypittelyyn nyt sisältyvää luokitteluepäsuhtaa, jossa ’välipintaletto’ (VäL) (Kaakinen ym. 2018) kattaa liian suuren vaihtelualan (CaL, WaL, lettokorpiin nyt luokittunut ReWaL) suhteessa siihen, että koivuletoista välipintakoivuletto noteerataan erikseen. Luokittelun tämän tyyppiset epäsuhdat – yksikköjen asettaminen epärelevanttiin hierarkkiseen asemaan suhteessa toisiinsa – ei ole vain luokittelun kauneusvirhe, vaan myös hämmentää habitaattityyppien inventointia maastossa etenkin niissä tapauksissa, joissa perusluokitteluyksiköiden (suotyypien) rajat jo sellaisenaan on kasvillisuusanalyysillä osoitettu häilyviksi. Aiempi analyysi (Laitinen ym. 2021) toi esiin vähän vastaavanlaisen luokitteluhierarkiaongelman kuirisammalrimpilettöjen ja rimpisten koivulettöjen tapauksessa.

Testin osoittamille kasvillisuusyksiköille tunnusomaisista lajeista piirtyi kuva, jonka mukaan (1) *Saxifraga hirculus*, *Carex diandra* ja *Paludella squarrosa* luonnehtivat lähdekumpuljen kasvillisuutta ja (2) *Carex diandra* on *Saxifraga hirculusta* spesifisempi koivulettolindikaattori (myös Laitinen ym. 2021), koska *Saxifraga hirculusta* voi poikkeuksellisesti olla myös keskustavaikutteisilla Warnstorffii-lettoilla. (3) *Carex lasiocarpa* on jonkinlainen keskustavaikutteisen Warnstorffii-leton indikaattori (poikkeuksellisesti välipinta-koivuletoillakin), ja (4) *Selaginella selaginoides*

osoittautuu erinomaiseksi indikaattorilajiksi, joka puuttuu lähdekummuilta ja koivuletoilta, esiintyy poikkeuksellisesti keskustavaikutteisilla Warnstorffii-lettoilla, saavuttaen optiminsa reuna-vaikutteisten Warnstorffii-lettojen tietämällä ja vielä aivan lievästi harvinaistuu kohti gradientin ääripäätä eli puustoisia lettokorpia. (5) *Geranium sylvaticum* erottelee selvimmin reuna-vaikutteisten Warnstorffii-lettojen ja lettokorpien muodostaman kokonaisuuden kaikesta muusta nyt tutkitusta kasvillisuudesta.

Kiitokset

Kiitämme Tapani Sallantausta ja hiljattain edesmennyttä Tapio Lindholmia ajatuksia herättäneestä keskustelusta Sallan Possoliaavalla syksyllä 2020, Eero Kaakista lettokasvillisuuden alueellisuutta koskevista kommentteista, kirjallisuusvihjeistä ja suotyypien sisäistä vaihtelua koskevista pohdinnoista, Tomáš Peterkaa keskustelusta boreaalista lettokorvista, Teemu Tahvanaista kommentteista koskien suotyypijärjestelmän ja B-BI järjestelmän rinnastamista, nimetöntä arvioijaa kirjoitusta osin uusillekin urille luotsanneesta kommentoinnista sekä Juha-Pekka Hotasta ammattitaitoisesta ja yksityiskohtaisesta kommentoinnista läpi kirjoituksen. Joel Nyberg on piirtänyt Ruuhijärven materiaalin pohjalta ja yleisten karttapohjien avulla tutkimusalueen pistekartan. Tutkimus sai rahoitusta ympäristöministeriön puutteellisesti tunnettujen lajien ja elinympäristöjen tutkimusrahoituksen (PUTTE) kautta. Omistamme tämän kirjoituksen Pohjois-Suomen tuotteliaimman kasvillisuus-inventoijan ja erinomaisen lettolajiston ja lettojen tuntijan Kari Kukko-ojan muistolle.

Kirjallisuus

Auer, V. 1922. Suotutkimuksia Kuusamon ja Kuolajärven vaara-alueilta. Comm. Inst. Quaest. Forest. Finl. 3: 1–71.

Bruelheide, H. & Chytrý, M. 2000. Towards unification of national vegetation classifications: a comparison of two methods for analysis of large data sets. *Journal of Vegetation Science* 11: 295–306. <https://doi.org/10.2307/3236810>.

De Cáceres, M. & Legendre, P. 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. *Ecology* 90(12): 3566–3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>

de Mars, H., Wassen, M.J. & Olde Venterink, H. 1997. Flooding and groundwater dynamics in fens in eastern Poland. *Journal of Vegetation Science* 8: 319–328. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.1997.tb02628.x8>

Dufrêne, M. & Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345–366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAA IST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAA IST]2.0.CO;2)

Eurola, S. 1962. Über die Regionale Eineilung der südfinnischen Moore. *Annales Botanici Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae 'Vanamo'* 33(2): 1–243.

Eurola, S. & Kaakinen, E. 1978. Suotyypipiipas. WSOY, Porvoo. 87 s. ISBN 951-0-08472-7

Eurola, S., Hicks, S. & Kaakinen, E. 1984. Key to Finnish mire types. Teoksessa: Moore, P. (toim.): *European mires*, s. 11–17. ISBN 978-0-12-505580-2

Eurola, S., Huttunen, A. & Kukko-oja, K. 1995. Suokasvillisuusopas. *Oulanka Reports* 14: 1–85.

Eurola, S., Kaakinen, E., Saari, V., Huttunen, A., Kukko-oja, K. & Salonen, V. 2015. Sata suotyyppeä. Opas Suomen suokasvillisuuden tuntemiseen. Thule instituutti, Oulangan tutkimusasema, Oulun yliopisto. 112 s. ISBN 978-952-62-0891-6

Hájek, M., Horsák, M., Hájková, P. & Ditě, D. 2006. Habitat type diversity of central European fens in relation to environmental gradients and an effort to standardize fen terminology in ecological studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8(2): 9–114. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2006.08.002>

Havas, P. 1961. Vegetation und Ökologie der ostfinnischen Hangmoore. *Annales Botanici Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae 'Vanamo'* 31: 1–188.

Heikkilä, H. 1987. The vegetation and ecology of mesotrophic and eutrophic fens in west-

- ern Finland. *Annales Botanici Fennici* 24: 155–175.
- Heikkilä, H., Kukko-oja, K., Laitinen, J., Rehell, S. & Sallantausta, T. 2001. Arvio Viinivaaranpohjavedenottohankkeen vaikutuksesta Olvassuon Natura-2000 -alueen luontoon. *Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja* 799: 1–55.
- Hörnberg G., Zackrisson O., Segerström I., Svensson B.V., Ohlson M. & Bradshaw R.H.W. 1998. Boreal swamp forests biodiversity “hotspots” in an impoverished forest landscape. *BioScience* 48: 795–802. <https://doi.org/10.2307/1313391>
- Hotanen, J.P. 1989. Korpikämmet ja karut korvet suomalaisessa luokitusjärjestelmässä. *Suo* 40: 21–30.
- Hotanen, J.P. & Nousiainen, H. 1990. Metsä- ja suokasvillisuuden numeerisen ryhmittelyn ja kasvupaikkatyyppien rinnastettavuus. *Folia Forestalia* 763: 1–54.
- Hämet-Ahti, L., Suominen, J., Ulvinen, T., Uotila, P. (toim.) 1998. *Retkeilykasvio*, 4. painos. Luonnontieteellinen keskusmuseo, Helsinki.
- Jalas, J. 1953. Rokua. Suunnittelun kansallispuiston kasvillisuus ja kasvisto. *Silva Fennica* 81: 1–97. <https://doi.org/10.14214/sf.a9102>
- Jiménez-Alfaro, B., Hájek, M., Ejrnaes, R., Rodwell, J., Pawlickowski, P., Weeda, E.J., Laitinen, J., Moen, A., Bergamini, A., Aunina, L., Sekulová, L., Tahvanainen, T., Gillet, F., Dítě, D., Hájková, P., Corriol, G., Kondelin, H. & Díaz, T.E. 2014. Biogeographic patterns of base-rich fen vegetation across Europe. *Applied Vegetation Science* 17(2): 367–380. <https://doi.org/10.1111/avsc.12065>
- Kaakinen, E. & Kukko-oja, K. 1981. Kiimingin lettoalue. Esimerkki esitetyn soidensuojelu-kohteen kasvipeitteen luonnonsuojelumerkityksen perusselvityksestä. Oulun yliopiston kasvitieteen laitoksen monisteita No. 15.
- Kaakinen, E., Kokko, A., Aapala, K., Autio, O., Eurola, S. †, Hotanen, J-P., Kondelin, H., Lindholm, T., Nousiainen, H., Rehell, S., Ruuhijärvi, R., Sallantausta, T., Salminen, P., Tahvanainen, T., Tuominen, S., Turunen, J., Vasander, H. & Virtanen, K. (toim.) 2018. Suomen luontotyyppien uhanalaisuus. Osa II – luontotyyppien kuvaukset. Suomen ympäristö 5/ 2018, s. 321–474. Saatavissa: <http://urn.fi/URN:ISBN:978-952-11-4819-4>
- Keränen, S. & Mäntylä, M. 1997. Siikavaaran luonnonsuojelualueen kasvillisuus ja kasvisto. *Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja*. Sarja A, No 79.
- Kukko-oja, K., Hanhela, P., Laitinen, J. & Kuoppamäki, T. 1985: Kuusamon Kitkanniemen alueen kasvipeitteen inventointi. *Komiteamietintö* 1985(53): 49–106. Helsinki.
- Kuusinen, M. 1996. Importance of spruce swamp forests for epiphyte diversity and flora on *Picea abies* in southern and middle boreal Finland. *Ecography* 19(1): 41–51. Saatavissa: <https://www.jstor.org/stable/3683088>
- Lahermo, P., Valovirta, V.E. & Särkioja, A. 1977. The geobotanical development of spring-fed mires in Finnish Lapland. *Geological Survey of Finland. Bulletin* 287: 1–44.
- Laine, J., Vasander, H., Hotanen, J-P., Nousiainen, H., Saarinen, M. & Penttilä, T. 2018. Suotyyppit ja turvekankaat – kasvupaikkaopas. Luke. Helsingin yliopisto. *Metsäkustannus*. 160 s. ISBN 987-952-338-063-3.
- Laitinen, J. 1988. Soklin karbonaatti-alueen kasvipeite ja sen luonnonsuojelumerkitykset. Fil. lis. tutkielma. Oulun yliopisto.
- Laitinen, J., Rehell, S. & Huttunen, A. 2005. Vegetation-related hydrotopographic and hydrologic classification for aapa mires (Hirvisuo, Finland). *Annales Botanici Fennici* 42(2): 107–121. <http://www.jstor.org/stable/23726854>
- Laitinen, J., Rehell, S., Huttunen, A., Tahvanainen, T., Heikkilä, R. & Lindholm, T. 2007. Mire systems of Finland – special view to aapa mires and their water flow pattern. *Suo* 58: 1–26.
- Laitinen, J. 2008. Vegetational and landscape level responses to water level fluctuations in Finnish, mid-boreal aapa mire-aro wetland environments. *Acta Universitatis Oulunensis* A 513: 1–68.
- Laitinen, J., Oksanen, J., Kaakinen, E., Parviainen, M., Küttilä, M. & Ruuhijärvi, R. 2017. Regional and vegetation-ecological patterns in northern boreal flark fens of Finnish Lapland: analysis from a classic material. *Annales Botanici Fennici* 54: 179–195. <https://doi.org/10.2307/1313391>

- org/10.5735/085.054.0327
- Laitinen, J., Kaakinen, E., Oksanen, J., Saarimaa, M. & Ruuhijärvi, R. 2018. Boreal *Picea abies* mires of Finland: Cajanderian site types and compositional gradients in relation to species richness. *Annales Botanici Fennici* 55: 105–120. <https://doi.org/10.5735/085.055.0113>
- Laitinen, J., Oksanen, J., Hotanen, J.-P., Kaakinen, E., Saarimaa, M. & Ruuhijärvi, R. 2019. Revised vegetation types in poor *Picea abies* mires (swamp forests) of Finland: ecological and geographical aspects. *Annales Botanici Fennici* 56: 379–394. <https://doi.org/10.5735/085.056.0424>
- Laitinen, J., Oksanen, J., Kaakinen, E., Peterka, T., Moen, A. & Tahvanainen, T. 2021. Gradients, species richness and communities in eastern Finnish sloping fens. *Annales Botanici Fennici* 58: 289–312. <https://doi.org/10.5735/085.058.0415>
- Laitinen, J., Oksanen, J., Muurinen, L., Kondelin, H. & Ruuhijärvi, R. 2021. Peräpohjolan rimpikoivulettöjen, lähityyppien ja keskusta-vaikutteisten rimpilettojen tunnuslajit ja lajimäärä: analyysi klassisesta aineistosta. *Suo* 72(1): 29–50.
- Murtagg, F. 1985. “Multidimensional Clustering Algorithms”, in *COMPSTAT Lectures 4*. Wuerzburg: Physica-Verlag (for algorithmic details of algorithms used).
- Peterka, T., Hájek, M., Jiroušek, M., Jiménez-Alfaro, B., Aunina, L., Bergamini, A., Dítě, D., Felbaba-Klushyna, L., Graf, U., Hájková, P., Hettenbergerová, E., Ivchenko, T.G., Jansen, F., Koroleva, N.E., Lapshina, E.D., Lazarević, P.M., Moen, A., Napreenko, M.G., Pawlikowski, P., Plesková, S., Sekulová, L., Smagin, V.A., Tahvanainen, T., Thiele, A., Bitá-Nicolae, C., Biurrun, I., Brisse, H., Čušterevska, R., De Bie, E., Ewald, J., Fitzpatrick, Ú., Front, X., Jandt, U., Kacki, Z., Kuzemko, A., Landucci, F., Moeslund, J.E., Pérez-Haase, A., Rašomavičius, V., Rodwell, J.S., Schaminée, J.H.J., Šilc, U., Stančić, Z. & Chytrý, M. 2017. Formalized classification of European fen vegetation at the alliance level. *Applied Vegetation Science* 20: 124–142. <https://doi.org/10.1111/avsc.12271>
- R Core Team 2012. R: A language and environment for statistical computing (version 3.6.2). R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Rehell, S., Laitinen, J., Oksanen, J. & Siira, O.-P. 2019. Mire margin to expanse gradient in part relates to nutrient gradient: evidence from successional mire basins, north Finland. *Mires and Peat* 24(23): 1–12. <https://doi.org/10.19189/MaP.2018.OMB.353>
- Ruuhijärvi, R. 1960. Über die Regionale Einteilung der Nordfinnischen Moore. *Annales Botanici Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae ‘Vanamo’* 31(1): 1–360.
- Sjörs, H. 1948: Myrvegetation i Bergslagen. — *Acta Phytogeographica Suecica* 21: 1–299. [Mire vegetation in Bergslagen, Sweden]. [In Swedish with English summary].
- 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. 2011. Abrupt ombrothophication of a boreal aapa mire triggered by hydrological disturbance in the catchment. *Journal of Ecology* 99(2): 404–415. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01778.x>
- Takala, K. 1965. Tervolan ja Kittilän koivuletoista. *Savotar V*: 679–79.
- Tuomikoski, R. 1942. Untersuchungen über die Vegetation der Bruchmoore in Ostfinland. I. Zur Methodik der pflanzensoziologischen Systematik. *Annales Botanici Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae ‘Vanamo’* 17: 1–203.
- Ulvinen, T., Syrjänen, K. & Anttila, S. (toim.) 2002. Suomen sammalet: levinneisyys, ekologia, uhanalaisuus. Suomen ympäristö 560.
- Wheeler B.D. & Proctor C.F. 1999. Ecological gradients, subdivisions and terminology of north-west European mires. *Journal of Ecology* 88: 187–203. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00455.x>
- Warton, D.I., Wright, S.T. & Wang, Y. 2012. Distance-based multivariate analyses confound location and dispersion effects. *Methods in Ecology & Evolution* 3: 89–101. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2011.00127.x>

Summary

Introduction

Rich fens belong to one of the most threatened habitats in Finland. Their three classifications across Finland or Europe include (1) floristic Finnish vegetation types (mire site types) used as basic vegetation units nationally, (2) Finnish habitat types used for evaluating the vulnerability of various rich fens nationally, and (3) the Braun-Blanquet units used for understanding continental scale classification and distribution of varying rich fen vegetation. All those classifications play a specific role for evaluating the vulnerability of the rich-fen variation locally, nationally and continentally.

We tested the classification of three Finnish mire site types, (1) drier rich *Betula pubescens* fens (in current B-BI system *Saxifrago-Tomentypnion* alliance), (2) Rich *Sphagnum warnstorffii* fens (*Sphagno warnstorffii-Tomentypnion nitentis*) and (3) rich *Picea abies* mires (*Braunmoorbrücher* Ruuhijärvi 1960, not classified in B-BI up to date). Studied mire site types represent *Sphagnum warnstorffii* rich vegetation in the form presented by the classic Finnish sample plot material (Ruuhijärvi 1960). In recent field surveys, a question has appeared, if types 1 and 2 are in fact 'too similar'. The possible problem derives from the fact that, in the Finnish mire site type classification, which is based on main mire vegetation units (site groups) and well-established compositional directions of variation (*Variationsrichtungen*), floristic differences between close-by mire site types may be very small. We made a material-based test classification and prefer studying problematic parts of classification with a carefully chosen sample-plot material including vegetation variation around the problem. Large-scale vegetation surveys then provide the overall view for the larger scale hierarchy within the classification. We ask, (1) what are the compositional gradients within the material, (2) what are the most characteristic and other characteristic species of objective test units (clusters, subclusters), and how the test-classification units deviate from the mire site types. (3) Additionally, we ask, if the test-classification provides ideas for commenting the Finnish habitat type classification and the Braun-Blanquet classification.

Material and methods

Material included a part of classic vegetation material of professor Rauno Ruuhijärvi (from 1960), over 100 plots from the mid-boreal Pohjanmaa aapa mire region and northern boreal Peräpohjola aapa mire region (Fig. 1). Tested site types with abbreviations include (1) *trocken Birkenbraunmoore* Ruuhijärvi 1960 (drier rich *Betula pubescens* fens) (VäKoL), (2) *Sphagnum warnstorffianum Braunmoore* Ruuhijärvi 1960 (rich *Sphagnum warnstorffii* fens) (WaL) and (3) *Braunmoorbrücher* Ruuhijärvi 1960 (rich *Picea abies* mires) (LK). An ecological variant of WaL, *Sphagnum warnstorffianum Braunmoore mit Randwirkung* Ruuhijärvi 1960 (mire margin variant of rich *Sphagnum warnstorffii* fen) (ReWaL) was included in WaL. The main part of rich *Sphagnum warnstorffii* fens belongs in the material of Ruuhijärvi (1960) into mire expanse variant of rich *Sphagnum warnstorffii* fens (*Sphagnum warnstorffianum Braunmoore der Moormitte*).

We used hierarchical cluster analysis for a test classification independent of any classifications *a priori*. NMDS-ordination was used for interpreting compositional gradients and for showing the locations of sample plots in clusters related to original mire site types. Indicator species analysis was used for three (main) clusters, while differential species (derived directly from the vegetation table) were presented for two subclusters representing the hierarchy at the lowest level.

Results

Species ordination showed that the horizontal dimension of species occurrences in the NMDS-ordination graph (Fig. 4) reflected the increase in mesic heat forest species (*Hylocomium splendens*)

and herb-rich heath forest species (*Geranium sylvaticum*), referring to species typical of boreal *Picea abies* mires (*Bruchmoore* Ruuhijärvi 1960). Species richness increased along that gradient. Vertical dimension reflected a gradient from species indicating ground-water influence (*Quelligkeit*) (*Saxifraga hirculus*, *Bryum weigelii*) or additionally surface-water influence (*Sumpfigkeit*) (*Carex diandra*) to species of poor fens (*Weissmoore*) (*Carex lasiocarpa*) and rich fens (*Braunmoore*) (*Tomentypnum nitens*). All the directions of variation (*Variationsrichtungen* Ruuhijärvi 1960) except mire surface level (compositional gradient related to mean water level) were represented in that main result. Vegetation largely represents surface level characterized by *Sphagnum warnstorffii* and *Tomentypnum nitens* (higher lawn).

Cluster analysis divided the sample plots in a way different from that of site types (Fig. 3). Cluster 1, *Saxifraga hirculus*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation (average number of species 16.7, Table 1), first differed from the rest of the material with *Saxifraga hirculus*, *Carex diandra* and *Paludella squarrosa* as the most characteristic species (Appendix 1). *Dicranum bonjeanii* was occasionally present but not in subcluster 2b. *Carex dioica* was more frequent than in 2b.

At the second level of hierarchy, cluster 2, *Carex lasiocarpa*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation, with *Carex lasiocarpa* and *Carex chordorrhiza* as the most characteristic species, and cluster 3, *Geranium sylvaticum*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation, with *Geranium sylvaticum* as the most characteristic species, formed groups of their own.

At the third and last level of hierarchy used now, subcluster 2a, *Eriophorum latifolium*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation (average number of species 18.8), with *Eriophorum latifolium* and *Selaginella selaginoides* as differential species, and subcluster 2b, *Betula pubescens*–*Tomentypnum nitens*–*Sphagnum warnstorffii* vegetation (average number of species 19.7) with *Betula pubescens*, *Carex diandra*, *Luzula pilosa* and *Plagiomnium ellipticum* as differential species, formed groups of their own. *Carex chordorrhiza* and *Equisetum fluviatile* were more frequent in 2b than in cluster 1 (Appendix 1).

Ordination of sample plots (Fig. 2) revealed a vegetation pattern reflecting supposed mutual relationships of traditional mire site types. Plots of cluster 1 and subcluster 2b largely occupied the distribution of drier rich *Betula pubescens* fens (VäKoL) in the ordination (Fig. 2). Plots of cluster 2a partly occupied the distribution of rich *Sphagnum warnstorffii* fens (WaL), and plots of cluster 3 largely occupied the distribution of rich *Picea abies* mires (LK) in the ordination.

Discussion

Compositional gradients, specifically their extreme ends in the ordination, could be partly interpreted in terms of diversity in geological environments. Firstly, the main gradient end with the largest number of species – having a lot of *Bruchmoor* species or species of *Picea abies* mires – additionally includes some species of meadows (grasslands). Meadow herbs and grasses refer to the fertility gradient of fens as defined in Central Europe. Secondly, the gradient end with species of poor fens and rich fens includes some species associated with the unstable water regime as previously recognized in eastern Finnish sloping fens (*Molinia caerulea*, *Trichophorum cespitosum*, *Selaginella selaginoides*, *Campylium stellatum*). Thirdly, the gradient end with groundwater influence (*Quelligkeit*) linked with surface water influence (*Sumpfigkeit*) (*Carex diandra*, *Stellaria crassifolia*, *Sphagnum teres*, *Helodium blandowii* and other species of *Birkenbraunmoore* Ruuhijärvi 1960) associates with an environment with continuously upwelling groundwater through a permeable peat layer (*Durchströmungs-Moore*). As a contrast, gradient end with compositionally different *Quelligkeit* is linked with seepage at the extreme-rich fen margins (*Palustriella falcata*, *Carex capillaris*, *Equisetum scirpoides*).

A striking feature in the result for testing the mire site types (VäKoL, WaL, LK) was that the test units (clusters, subclusters), besides that they largely deviated from original mire site types, also formed a hierarchical structure essentially deviating from that supposed for the mire site types and their

ecological variants (Fig. 3). Instead, mutual locations of clusters with subclusters in the ordination (Fig. 2) showed a pattern reflecting expected features of the mire site type classification. Two-fold result validates the expectation about the difficulty of the classification of *Sphagnum warnstorffii* rich vegetation.

The result with three main clusters primarily seems a topographic response of the amount of discharging groundwater. Macro-topographic formation related to cluster 1 reflects strong discharge of groundwater causing a gentle mound composed of peat. In the macro-topography of cluster 2, the relatively flat surface reflects minor discharge of groundwater. Cluster 3 deviates from the two former clusters, as the macro-topography of the peat surface follows the surface topography of the mineral ground below the peat. It is question mainly of relatively thin-peated sites on sloping ground.

Cluster 1 seems an intermediate between drier rich *Betula pubescens* fens (VäKoL) and rich *Sphagnum warnstorffii* fens (WaL) with a low-grown vascular-plant layer (in subcluster 2b not so) and with relatively considerable proportion of mosses indicating groundwater influence. Most characteristic species are either classic indicators of rich birch fens (*Saxifraga hirculus*, *Carex diandra*) or species characteristic of boreal spring fens (*Paludella squarrosa*). *Helodium blandowii* is weakly characteristic species, and species of relatively dry rich-fen microhabitat types (*Carex dioica*, *Dicranum bonjeanii*) are present (in subcluster 2b not).

Subcluster 2a represents mire expanse variant of rich *Sphagnum warnstorffii* fens (WaL) with certain mire margin species absent (*Betula pubescens*, *Luzula pilosa*, *Salix phylicifolia*, *Plagiomnium ellipticum*) but present in all the other clusters. *Carex lasiocarpa*, a mire expanse species, which tolerates seasonal drought and flood, and which is the most characteristic species of the whole cluster 2, is frequent in 2a but rare in 2b.

Subcluster 2b represents drier rich *Betula pubescens* fens (VäKoL) in a reduced form (with a smaller number of plots) related to the original group of plots in VäKoL (*trocken Birkenbraunmoore* Ruuhijärvi 1960). It is question of slightly wetter and evidently topographically more variable habitat type than that in cluster 1. Traditional indicators of *Betula pubescens* fens are more frequent than in cluster 1, including additionally *Carex heleonastes*, e.g.

Cluster 3 represents a combination of mire margin variant of rich *Sphagnum warnstorffii* fens (ReWaL) and rich *Picea abies* mires (LK). *Saxifraga hirculus* is totally absent only from this cluster, which indicates that mire margin species of this cluster are ecologically different from those of clusters 1 (spring mounds) and 2b (rich *Betula pubescens* fens) representing mire margin species associated with seepage at rich fen margins (*Carex vaginata*, *Saussurea alpina*) and mire margin species associated with mineral-soil influence associated with a *Picea abies* stand (*Bruchmoorigkeit*, Ruuhijärvi 1960). Transition of plots of mire margin variant of *Sphagnum warnstorffii* fens (ReWaL) among the plots of rich *Picea abies* mires (LK) in the analysis indicates that compositional change in vegetation and tree-layer are necessarily no co-located. Despite the large unit cluster 3, treeless mire margin variant of rich *Sphagnum warnstorffii* fens serves well in the practical Finnish site type classification in the form separated from the treed vegetation of rich *Picea abies* mires. Boreal *Picea abies* mires (swamp forests in Scandinavia) are sometimes characterized as general biodiversity hotspots in their environments based on the structure of the tree stand (often old growth). Thus, characterization considers the biodiversity of all the organisms, not exclusively the 'vegetation biodiversity' treated in our article.

Our cluster result challenges the opinion that drier rich *Betula pubescens* fens (VäKoL) represents the most distinctive part (the 'core') of the large group of rich *Betula pubescens* fens (*Birkenbraunmoore* Ruuhijärvi 1960). Instead, we suggest that a special vegetation unit in the Finnish site type classification, not considered previously, may be associated with the mounds, related to cluster 1. One must, however, evaluate this interpretation with caution, because different options in cluster analysis result in different schemes in vegetation classification.

Spring mounds related to cluster 1 may have a peripheral forest clearly visible in air photos. We suggest the formation as a while as a new habitat type for that classification.

Finally, the classification-result supports a position of boreal *Carex lasiocarpa* as a potential

characteristic species at the lowest levels of hierarchy perhaps also in the current Braun-Blanquet fen-classification. It is not, however, question of an indicator value related to the main gradient between alliances (poor–rich gradient) but a minor hydrological gradient or condition related to flat sites (‘topogenic mires’) and an ability to stand seasonal drought and seasonal flood on flat peatland sites.

Conclusions

Related to Finnish mire site types and habitat type types, the test-clusters and subclusters provided a new potential vegetation unit and a new habitat type (spring mounds), a narrowed unit for drier rich *Betula pubescens* fens, a unit corresponding to the main part of rich *Sphagnum warnstorffii* fens and a combination of rich *Picea abies* mires and the minor part of treeless rich *Sphagnum warnstorffii* fens (mire margin variant of it). The latter variant, accordingly, stands closer to rich *Picea abies* mires than rich *Sphagnum warnstorffii* fens. *Saxi-graga hirculus*, *Carex diandra* and *Paludella squarrosa* characterize spring mounds. *Carex diandra* is more specific indicator for rich *Betula pubescens* fens than *Saxi-graga hirculus*. *Selaginella selaginoides* is lacking in spring mounds and in rich *Betula pubescens* fens. *Geranium sylvaticum* indicates the combination of rich *Picea abies* mires and the minor part of treeless rich *Sphagnum warnstorffii* fens (mire margin variant). We stress the great international value of classic vegetation sample-plot material of professor Rauno Ruuhijärvi, especially that of rich *Picea abies* mires (*Braunmoorbrücher* Ruuhijärvi 1960), which are still unclassified in the Braun-Blanquet system.

(Received 22.2.2021, Accepted 1.2.2022)

