

Keidassoiden pienmuodot – kasvitiedettä ja geomorfologiaa

HEIKKI SEPPÄ

Maantieteen laitos, Luonnonmaantieteen laboratoriot, Helsingin yliopisto



Heikki Seppä (1994). Keidassoiden pienmuodot – kasvitiedettä ja geomorfologiaa (The hummock and hollow patterns of the peat bogs). Terra 106:3, pp. 193–203.

Ombrotrophic peat bogs are a very important part of the whole boreal biome. Not only are they botanically unique ecosystems, but they also form a distinct geomorphic entity. In a geomorphological sense they are very special ecosystems as they produce and form their landforms themselves. The geomorphological research of peat bogs can be divided into two different scales. This paper focuses on the small-scale hummock and hollow pattern, which is very typical to the Finnish peat bogs. Many different theories and models have been suggested to explain the origin and development of these features. Recently, a lot of emphasis has been placed on the biological processes, mainly to the differences in Sphagnum decay resistance. However, the perpendicular and symmetrical location of the hummocks points strongly to surface flow as a important factor in the initial stage of hummock formation. It is hence suggested that the surface flow creates the circumstances in which the biological differences of the peat-forming plants will lead to the increasing topographic difference between the hummocks and the hollows.

Heikki Seppä, Department of Geography, Laboratory of Physical Geography, PO Box 9 (Siltavuorenpenger 20 A) 00014 University of Helsinki.

Keidassuot ovat oleellinen osa koko sirkumboreaalista vyöhykettä ja aivan erityisesti Suomea, missä soiden osuus maapinta-alasta ennen tällä vuosisadalla tapahtunutta soiden metsäojitusta on ollut n. 10,4 milj. ha eli 31 % maapinta-alasta. Tällä perusteella keidassuot ovat merkittävä maisemallinen ja kasvistollinen tekijä ja niiden piirteet tärkeitä tutkimuskohteita.

Keidassoita on Suomessa koko maassa aivan pohjoisinta Lappia lukuun ottamatta, mutta varsinainen keidassuovyöhyke keskittyy Etelä-Suomeen. Vyöhykkeen pohjoisraja kulkee Itä-Suomessa n. 63 °N leveyspiirin mukaisesti, mutta kääntyy lännempänä Pohjanmaalla kohti pohjoista, jossa se ulottuu 64 °N leveyspiirin pohjoispuolelle (kuva 1). Keidassoiden pohjoispuolella on aapasoiden vyöhyke. On selvää, että keidassuovyöhykkeen vaihtuminen aapasuovyöhykkeeksi on vähittäinen ja rajan vetäminen on vaikeaa. Tästä huolimatta edellä kuvattu suoyhdistämyttypien raja on melko vanha ja vakiintunut.

Koska keidassuot ovat niin merkittävä maisematekijä Suomessa, ovat ne myös tärkeitä geomorfologisia tutkimuskohteita. Niiden morfologinen tutkimus voidaan jakaa kahteen eri luokkaan tutkimuskohteen mittakaavan mukaan: yhtäältä on tutkittu keidassoita morfologisina kokonaisuuksina (esim. Aario 1932; Eurola 1962; Korhola 1992), toisaalta on keskitytty niiden pinnalla

havaittavan pienemmän topografian eli pienmuotojen tutkimiseen (esim. Aartolahti 1965, 1967; Moore 1977, 1991). Suomen ja koko sirkumboreaalisen vyöhykkeen keidassoiden pintatopografiaa luonnehtii epätasaisuus. Usein epätasaisuudet muodostuvat selviksi pinnanmuodoiksi, jotka kuvioivat tunnusomaisesti keidassoiden pintoja. Suomessa on kehitetty termistö kuvaamaan sekä keidassoiden pinnanmuotoja että soiden eri pintoja sen mukaan, mikä on niiden suhde pohjaveden pinnan tasoon. Matalimmat, pohjaveden pinnan tasolla olevat suon osat ovat märkäpintoja, joista kohoavat vaihtelevan muotoiset ja kokoiset mäntäät. Hyvin usein mäntäät muodostuvat pitkiksi ja kapeiksi kermeiksi. Niiden väliin jäävät märkäpintaa olevat kuljut, jotka siten ovat muodoltaan myös pitkiä ja kapeita.

Keidassoiden pienmuodot, kermit ja kuljut, ovat siksi huomiota herättäviä ja arvoituksellisia muodostumia, että teorioita niiden synnystä on esitetty nykyaikaisen suotutkimuksen alusta alkaen. 1900-luvun alussa Suomessa tehdyt tutkimukset ja esitetyt mallit (esim. Cajander 1913; Tantu 1915; Auer 1920) ovat olleet hyvin keskeisessä asemassa koko myöhemmän tutkimuksen ajan. Vuosisadan kuluessa tutkimusaineistoa on tullut runsaasti lisää, mutta yksiselitteistä selitystä pienmuotojen synnylle ei ole kyetty antamaan. Tässä artikkelissa käsitellään ensin keidassoiden pi-

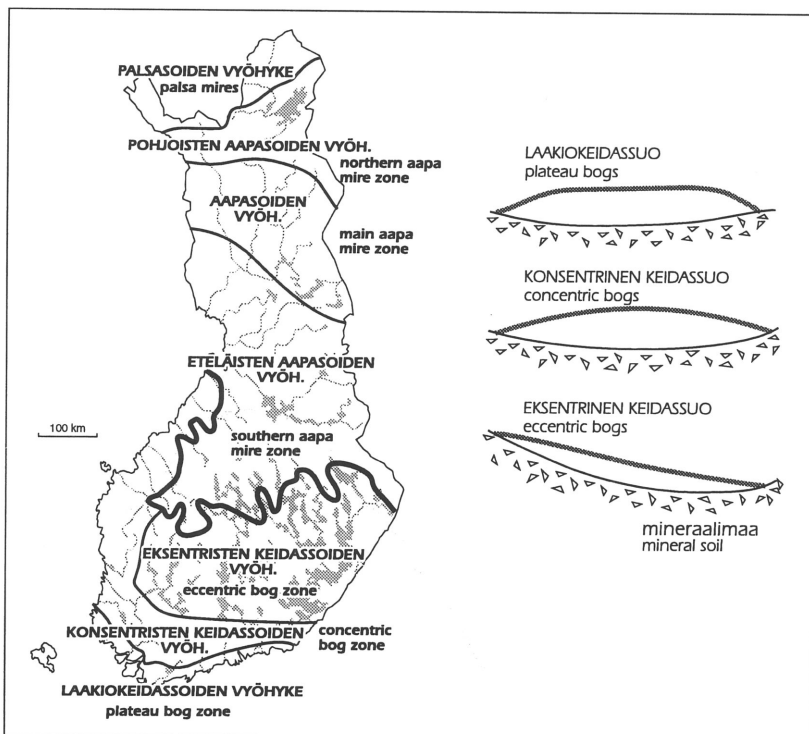
enmuotoja yleensä sekä niiden syntymalleihin liittyviä ongelmia sekä pyritään lopuksi osoittamaan, kuinka uusimmat tutkimustulokset yhdistettynä varhaisimpiin selitysmalleihin voivat johtaa keidasoiden pienmuotojen arvoituksen ratkaisuun. Keidasoiden erikoisen kasvitopografisen luonteen vuoksi artikkelissa käsitellään myös turpeen kerrostumiseen liittyviä perusprosesseja, sillä niiden ymmärtäminen on välttämätöntä pohdittaessa syitä keidasoiden pienmuotojen synnylle ja kehitykselle.

Kermien ja kuljujen muoto ja koko Suomessa

Pohjoisinta Lappia lukuun ottamatta Suomen kookkaat suoyhdistymät ovat joko keidassoita tai aapasaita, joilla molemmilla on melko samankaltainen pintatopografia. Kermit ja kuljut, joita tässä artikkelissa käsitellään, kuuluvat erityisesti avointen keidasoiden piirteisiin. Suomessa voidaan erottaa muutamia eri keidasoiden suurmuototyyppiä, joiden välillä on vastaavasti eroja kermien ja kuljujen koossa, muodossa ja suuntautuneisuudessa. Suomen etelärannikolla tavataan muutamia laakiokaitaiksi luokiteltavia keidassoita. Niillä on kapea laide, jyrkkä reunalaisuus ja laa-

ja, tasainen keskustasanne. Pienmuodot ovat heikosti kehittyneitä keskustasanteen keskiosissa, jossa vallitsee kosteahko märkä- ja välipinta. Keskustasanteen laidoilla kermit ja kuljut ovat selvemmin sijoittuneet konsentrisesti keskustasanteen muodon mukaisesti. Huomattava osa Etelä-Suomen keidassoista on konsentrisia keidassoita, joilla ei ole platoomaista keskustasannetta, vaan suolla voidaan erottaa joko keskellä tai laidalla sijaitseva korkein keskikohta. Konsentrisilla keidassoilla pienmuodot ovat järjestyneet konsentrisesti kehäksi suon korkeimman kohdan ympärille. Eksentrisillä keidassoilla, joita on varsinkin itäisen Suomen vaihtelevan topografian alueilla, koko suo viettää maaston kaltevuuden mukaisesti. Pienmuodot ovat suuntautuneet maaston ja suon kaltevuuden suhteen poikittaisesti (kuva 1).

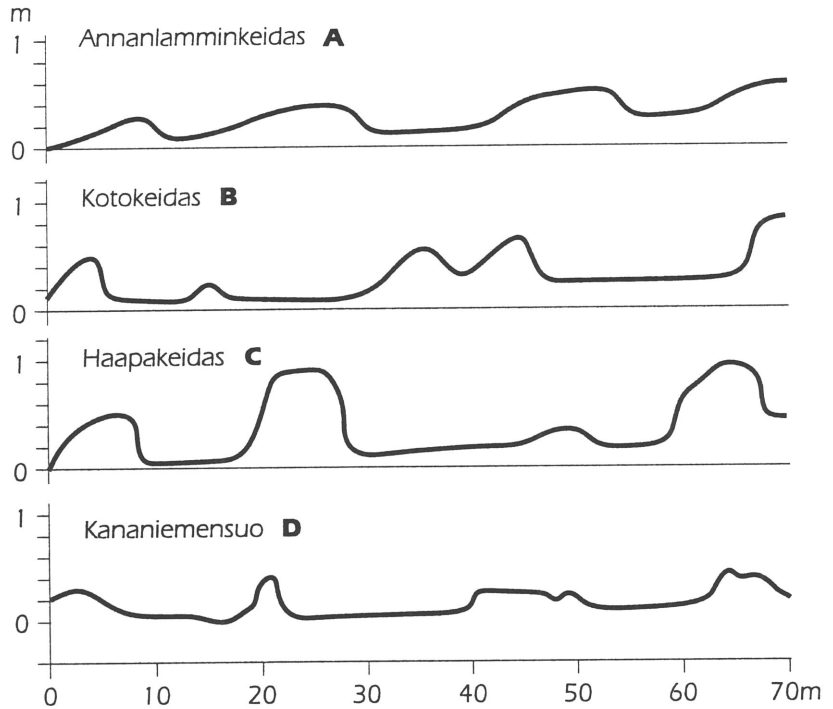
Etelä-Suomen keidassoilla, erityisesti laakiokaitailla, kermit ovat yleensä matalia, vain 15–35 cm korkeita ja loivarinteisiä. Ne ovat täällä useimmiten myös lyhyitä ja heikosti suuntautuneita, usein mätäsmäisiä. Myös kuljut ovat piehekköjä. Usein vallitsevana onkin selvän kermikuljutopografian asemesta välipinta, josta kohoa matalahkoja mättäitä. Poikkeuksena tästä ovat lähinnä keidasrämeet, joiden mäntyä kasvavat kermit erottuvat selvästi useimmiten lyhytkorsinevaa olevista kuljuista. Vastaavasti Pohjois-Sa-



Kuva 1. Suomen suovyöhykkeet (Ruuhijärvi 1983) ja keidasoiden kolme morfologista perustyyppiä (Aartolahti 1965).

Fig. 1. The mire zones of Finland (Ruuhijärvi 1983) and the morphological peat bog types (Aartolahti 1965).

Kuva 2. Pienmuotoprofiileja eri osista Suomea. A, B ja C ovat Pohjois-Satakunnan keidassoilta (Aartolahti 1965), D Pyhtään Kananiemensuolta Kymenlaaksosta (Markku Suoknuuti, julkaisematon). Pienmuotojen koko ja muoto vaihtelee Suomen eri alueilla.
 Fig. 2. The hummock and hollow profiles of different peat bogs in Finland. A, B and C are from northern Satakunta (Aartolahti 1965), D is from Kananiemensuo bog, Kymenlaakso (Markku Suoknuuti, unpublished). The hummock and hollow topography varies in different areas in Finland.



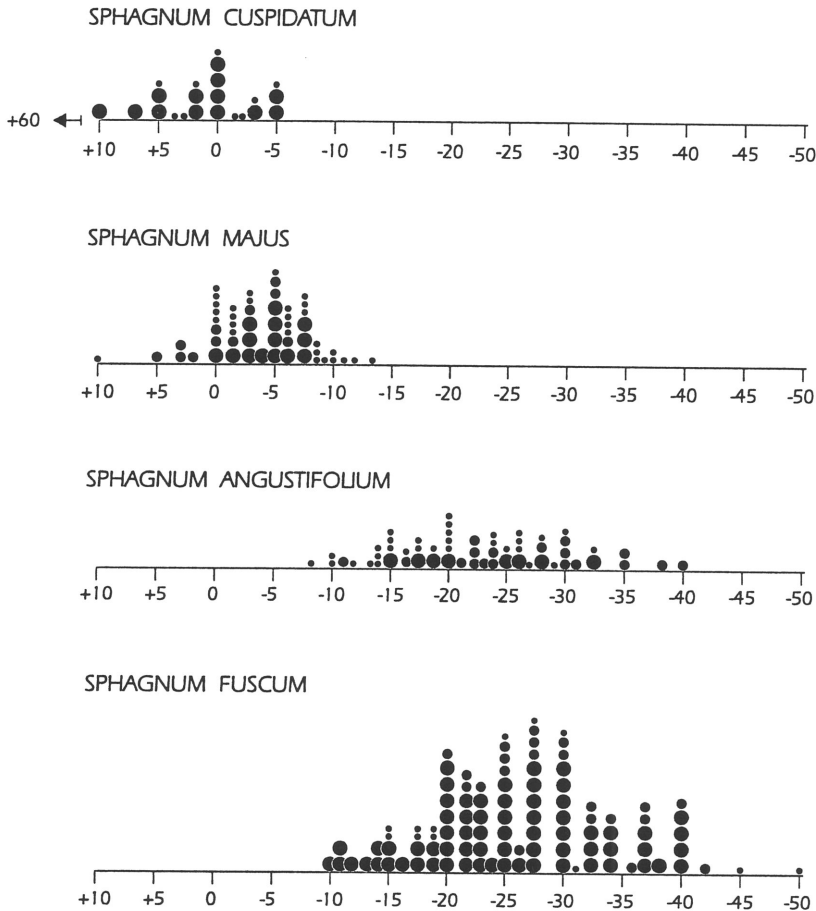
takunnassa ja Etelä-Pohjanmaalla kermiä ovat jopa 80–100 cm korkeita ja jyrkkäreunaisia. Ne ovat useita kymmeniä, toisinaan jopa satoja metrejä pitkiä. Kaltevalla alustalla varsinkin matalempien kermien proksimaalisivut ovat jyrkkiä ja distaalisivut loivia (kuva 2). Kuljut ovat laajempia kuin Etelä-Suomessa (Aartolahti 1966). Eriytyisen voimakkaina näiden alueiden pienmuodot ilmenevät kuljut veden alle peittävän kevättulvan aikana. Muutoinkin pienmuodot kehittyvät selvimmiksi kaikkein vetisimmillä soilla ja soiden osilla (Aartolahti 1965).

Pienmuodot kasvitopografisina pinnanmuotoina

Keidassoiden pinnanmuotojen tutkimuksen erikoispiirre on se, että tutkimuskohteet muodostuvat elävästä kasvillisuudesta ja kuolleesta kasvimaasta eli turpeesta. Tällaisina ne ovat lähes ainutlaatuisia pinnanmuotoja, joiden tutkiminen vaatii sekä normaalin geotieteellisen geomorfologian että kasvitieteen hallitsemista. Elolliseen luontoon liittyvien pinnanmuotojen tutkimusta kutsutaan biogeomorfologiaksi. Merkille pantavaa on, että biogeomorfologian uudessa oppikirjassa (Viles 1988) keidassoiden ja yleensä soiden asema biogeomorfologiassa jää suhteettoman vähäiselle huomiolle.

Keidassoilla biomassan tuotannosta vastaavat suurimmalta osin rahkasammalet, joten tuotanto keskittyy aivan suon ylimpään kerrokseen: tavallisesti rahkasammalet ovat eläviä enintään muutamia kymmeniä senttimetrejä pinnan alapuolella. Tärkeää on kuitenkin muistaa, että rahkasammalet ovat ekologisilta ominaisuuksiltaan hyvin erilaisia eikä niitä siitä syystä tulisi käsittää homogeenisena ryhmänä (Lindholm & Vasander 1990).

Keidassoiden pienmuotojen kannalta merkityksellistä on, että eri rahkasammallajien suhde pohjaveden tasoon vaihtelee suuresti. On todettu, että rahkasammalten kyky kestää kuivuutta selittyy suurimmilta osin sen mukaan, mikä on niiden kyky varastoida vettä capilaansa kostean vaiheen aikana (Wagner & Titus 1984; Rydin 1985). Koska kuivimmillakin paikoilla kasvavat mätäspinnan rahkasammallajit kestävät korkeaa veden pinnan tasoa ja voivat siten menestyä myös kuljupinnalla, täytyy rahkasammalten kasvumahdollisuuksia ohjaavien ekologisten tekijöiden olla erilaisia eri vertikaalitasoilla. Kuljupinnalla vallitsevat ne rahkasammallajit, jotka ovat vahvoja kilpailijoita, mutta joiden ekologinen toleranssi on heikko. Mätäspinnalla kasvavat lajit kestävät äärimmäisen karua kasvuoloja, mutteivät menesty märkäpinnoilla heikkojen ekologisten kilpailuedellytysten takia (Rydin 1985; Rydin & MacDonald 1985). Toisaalta märkä- ja välipintojenkin



Kuva 3. Neljän keidassoilla tavallisen rahkasammalten suhde pohjaveden pinnan tasoon Lumialan (1944) mukaan. *Sphagnum cuspidatum* ja *S. majus* ovat kuljulajeja, *S. fuscum* kermilaji. *S. angustifoliumilla* ei ole selvää vertikaalista optimitasoa. Kuvassa on esitetty myös lajien suhteellinen runsaus kullakin vertikaalitasolla. Iso ympyrä = 100–60 %, keskikokoinen ympyrä = 59–30 %, pieni ympyrä = 29–1 %.

Fig. 3. The vertical distribution of four common ombrotrophic *Sphagnum* species (Lumiala 1944). *S. cuspidatum* and *S. majus* grow in the hollows, *S. fuscum* in the hummocks. *S. angustifolium* has a wide distribution without clear optimum level. The circles show the cover percentage of each species at each vertical level. Large circle = 100–60 %, medium size circle = 59–30 %, small circle = 29–1 %.

lajeja saattaa paikoitellen kasvaa mättäillä mätäs-pintalajien keskellä: Rydinin (1985) mukaan tämä osoittaa, että märkä- ja välipintalajit kykenevät käyttämään mätäspintalajien vedenkuljetuskapasiteettia hyväkseen.

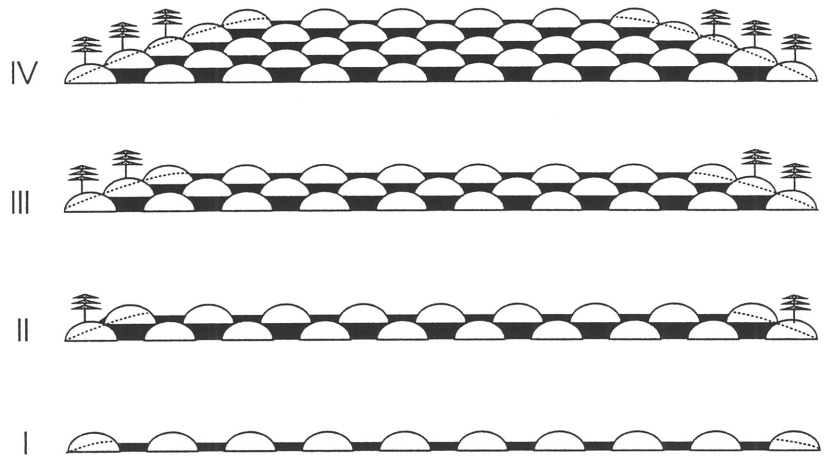
Kosteuden merkitystä suoekosysteemissä kuvaa se, että suokasvien suhde pohjaveden pinnan tasoon on yleensä hyvin tarkoin määritettävissä. Perusteellisessa tutkimuksessaan Lumiala (1944) tutki 54 suokasvin suhdetta pohjaveden tasoon. Aineistossa oli siten rahkasammalten lisäksi myös muita suokasveja. Rahkasammalista kuljurahkasammal (*Sphagnum cuspidatum*) osoittautui odotusten mukaisesti hygروفilisimmäksi: sen runsain esiintyminen osuu juuri pohjaveden pinnan tasoon. Myös muiden keidassoiden kuljuissa kasvavien rahkasammallajien, aaparahkasammalen (*S. lindbergii*) ja vajorahkasammalen (*S. majus*), vertikaaliset kasvualueet osoittautuivat olevan hyvin lähellä pohjaveden tasoa. Vastaavasti kermien ja mättäiden ehdoton valtalaji ruskorahka-

sammal (*S. fuscum*) keskittyy 20–30 cm pohjaveden pinnan tason yläpuolelle. Myös seinäsammal (*P. schreberi*) keskittyy korkeille ja kuiville pinoille. Kangasrahkasammalella (*S. flexuosum*), jorkasuurahkasammalella (*S. angustifolium*) ja punertavarahkasammalella (*S. magellanicum*) taas ei ole selvää optimia, vaan niiden vertikaalinen kasvualue ulottuu lähes pohjaveden tasosta yli 40 cm:n korkeuteen (kuva 3).

Lumialan aineisto ei niinkään paljasta sellaista, mikä ei olisi ilman mittauksia havaittavissa, mutta paitsi että se kvantifioi suokasvien suhdetta pohjaveden tasoon, se tarjoaa erinomaisen mahdollisuuden paleoekologisiin rekonstruktioihin turvestratigrafisten tutkimusten kautta: turpeesta voidaan mikroskooppisesti yrittää tunnistaa rahkasammalten jäänteitä ja rekonstruoida näin kasvillisuuden kehitystä tuhansia vuosia taaksepäin. Kun tunnetaan tarkoin rahkasammallajien suhde pohjaveden pinnan tasoon, voidaan rekonstruoidusta kasvivyhteisöstä päätellä luotettavasti, mil-

Kuva 4. Regeneraatiomallin mukainen esitys keidasuon pienmuotojen kehityksestä. Valkeat muodostumat ovat kermejä ja mustat kuljuja. Regeneraatiomallin mukaan kermien ja kuljujen kehitys on syklistä, ts. kulju muuttuu kehityksen myötä kermiksi ja palautuu jälleen kuljuksi (Eurola 1962, alkuperäinen kuva Kulczynski 1949).

Fig. 4. The regeneration of the peat bogs. The white forms are hummocks and the black forms are hollows. According to the regeneration model the development of these patterns is cyclic, i. e. a hollow will turn into a hummock and then become a hollow again (Eurola 1962, the original picture from Kulczynski 1949).



lainen kasvupaikka tutkimuskohteessa on aiemmin ollut. Selvää on, että tärkeimmässä asemassa tällaisessa tutkimuksessa ovat kuljurahkasammalen ja ruskorahkasammalen kaltaiset, kasvupaikoiltaan hyvin erilaiset rahkasammallajit.

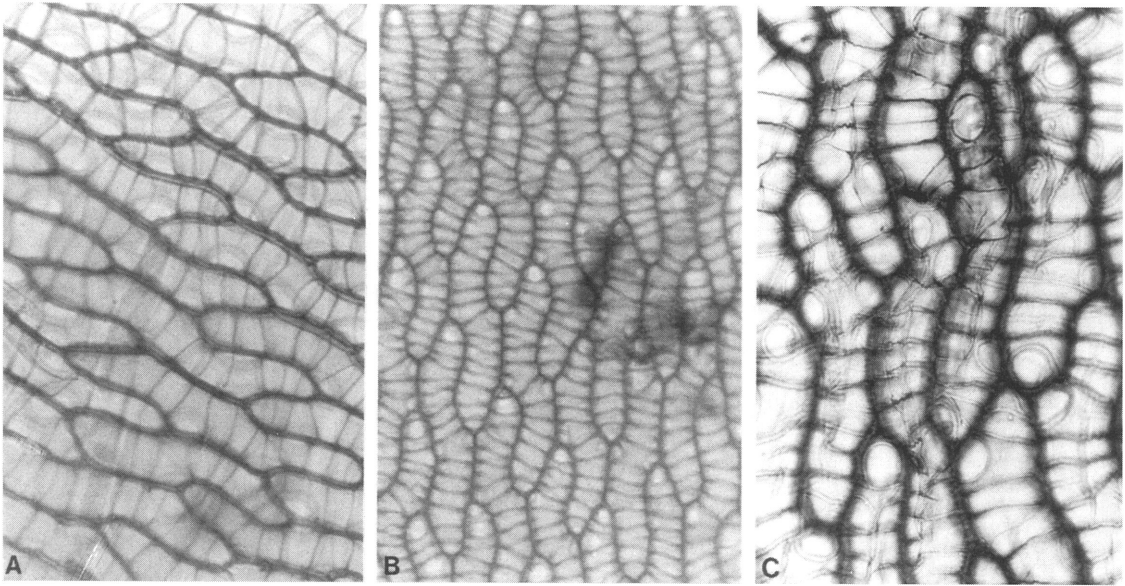
Rahkasammalten suhdetta pohjaveden tasoon on käytetty laajalti keidasoiden pienmuotojen synnyn ja kehityksen tutkimuksessa. Varsin tärkeäksi se on osoittautunut pienmuotojen pitkäaikaisen kehitysdynamiikan selvittämisessä. Useiden vuosikymmenien ajan oletettiin keidasoiden kermien ja kuljujen vaihtelevan paikkaa. Tämä perustuu olettamukseen, että kuljun kohdalla keidasuon paksuuskasvu olisi nopeampaa, joten ajan myötä kuljun pinta nousisi kermin yläpuolelle. Tällöin kermi muuttuisi kuljuksi ja kulju kermiksi (esim. v. Post & Sernander 1910). Tätä lähinnä Ruotsissa kehitettyä mallia kutsutaan regeneraatioksi (kuva 4).

Aluperin regeneraatio perustui lähinnä teoreettisiin oletuksiin, mutta sen tueksi esitettiin myös tutkimusaineistoa (Osvald 1949). Useita vuosia regeneraatiomalli oli vallitsevassa asemassa. Kuitenkin 1960-luvulla alkoi ilmestyä tutkimusaineistoa, joka oli ristiriidassa regeneraation kanssa. Walker & Walker (1961) tutkivat Irlannissa keidasoiden avoleikkauksia ja totesivat kuljut ja kermiit pysyviksi muodostumiksi. Aartolahti (1965) käytti menetelmänä kairauksia sekä kermien että kuljujen kohdalta. Selvittämällä kustakin näytteestä turpeen koostumuksen mikro-

skooppisen rahkasammalanalyysin (kuva 5) avulla, hän osoitti Lounais-Hämeen ja Satakunnan keidasoiden pienmuotojen olleet vakaita syntymisensä jälkeen. Mikroskooppisen rahkasammalanalyysin lisäksi Aartolahti (1965) tutki näytteistään myös siitepölyä ja sienihyönteiden esiintymisen.

Turvestratigrafisen evidenssin perusteella keidasoilla ei siis tapahdu kermien ja kuljujen regeneraatiota, vaan kermiit ja kuljut ovat pysyviä pinnanmuotoja. Tämä ei kuitenkaan sulje pois pienimuotoisemman vaihtelun mahdollisuutta. Kairattaessa kermien reunaosia voidaan usein havaita turvekerroksen pinnan alapuolella kuivan kermiturpeen muuttuvan vetiseksi kuljuturpeeksi, jossa esim. leväkön (*Scheuchzeria palustris*) makrojäänteet ovat yleisiä. Onkin luonnollista, että kermien reunoilla vähäisetkin pohjaveden pinnan vaihtelut vaikuttavat kasvuoloihin ja kerrostuvan turpeen laatuun.

Samoin on ilmeistä, että esim. ruskorahkasammalen kasvu korkeimmilla mättäillä tai kermeillä ajoittain lakkaa kasvupaikan kuivuuden takia. Kun kasvupaikka palautuu kostemmaksi, alkaa ruskorahkasammalen kasvu uudelleen. Tätä yhtä rahkasammallajia koskevaa kasvudynamiikkaa on kutsuttu lyhytsykliseksi regeneraatioksi tai fuscumregeneraatioksi (Tolonen 1987). Em. kaltaiset kasvuvaihtelut lienevät syynä turvekerrostuissa usein tavattaville ohuille maatumisraidolle.



Kuva 5. Mikroskooppikuvia rahkasammalten haaralehdistä, 200 x. A) *Sphagnum fuscum*, B) *S. balticum*, C) *S. papillosum*. Rahkasammalten haaralehdet maatuvat hyvin heikosti. Keidassoiden stratigrafian tutkimisessa yksityiskohtaisella turvetekijöiden analysiilla kyetään rekonstruoimaan pienmuotojen kehitys niiden syntyajoista lähtien.

Fig. 5. Three microscopical pictures of the *Sphagnum* branch leaves, 200 x. A) *Sphagnum fuscum*, B) *S. balticum*, C) *S. papillosum*. The *Sphagnum* branch leaves are very resistant to decomposition. The detailed analysis of the peat makes it possible to reconstruct the development of the peat bog patterns from their beginnings up to the present time.

Pienmuotojen synty: biottiset ja abiottiset prosessit

Keidassoiden pienmuotojen synty- ja kehitysmalleissa on painotettu sekä biottisia että abiottisia tekijöitä. Koska eri rahkasammalten kasvunopeudet ja kyky tuottaa biomassaa vaihtelevat, olisi yksi mahdollisuus selittää keidassoiden pienmuotojen kehitystä rahkasammalten ekologisten erojen perusteella: mikäli kermien kohdalla rahkasammalten kasvunopeus tai biomassan tuotanto olisivat merkittävästi suurempia kuin kuljuissa, selittäisi tämä kermien kohoamisen kuljuja korkeammiksi. Monet tutkimukset ovat kuitenkin kiistatta osoittaneet, etteivät em. tekijät selitä turpeen nopeampaa kerrostumista kermien kohdalla. Sellaisilla kuljulajeilla kuten vajorahkasammal ja kalvakkarahkasammal vuotuisiksi kasvunopeudeksi on Etelä-Suomessa mitattu 25–30 mm/v, kun se yleisimmällä kermilajilla ruskorahkasammalalla on vastaavalla alueella vain 6–18 mm/v (Lindholm & Vasander 1990). Biomassan tuottajana tiheästi kasvava ruskorahkasammal on huomattava, mutta toisaalta yhtä suuria arvoja on mitattu kuljuissa tavallisella vajorahkasammal-

la. Kuljurahkasammalten biomassaa ei tutkimuksessa mitattu (Lindholm & Vasander 1990).

Rahkasammalten varsien vuotuinen kasvunopeus ei keidassoiden oloissa kuvasta suoraan suon pinnan paksuuskasvua (thickness increment), sillä pinnan paksuuskasvuun vaikuttavat myös rahkasammalten talvinen kokoonpääntäminen ja mahdollinen kelluminen kaikkein kosteimmassa osassa (Lindholm & Vasander 1990). Olisi siten teoreettisesti mahdollista, että talven ilmasto-olot vähentäisivät kuljujen rahkasammalten nopeampaa kasvua, sillä talvella keidassoiden kuljuihin kasaantuu enemmän lunta kuin tuulelle alttiille kermeille. Talvinen lumi- ja jääpeite jättääkin jälkiä kuljujen löyhään rahkasammalkasvustoon: tätä vuotuista painumista on käytetty apuna määrittäessä keidassoiden pinnan kasvunopeutta (Pakarinen & Tolonen 1977). Tutkimukset, joissa rahkasammal-kerroksen vertikaalista kohoamista vähentävät tekijät on otettu huomioon, ovat kuitenkin osoittaneet, että myös todellinen pinnan paksuuskasvu on kuljujen rahkasammallajeilla nopeampaa kuin mättäiden rahkasammalilla. Etenkin ruskorahkasammalpatjojen paksuuskasvu on Suomessa hidasta (Lindholm & Vasander 1990).

On siis selvää, ettei rahkasammalien kasvukologiassa ole sellaisia ominaisuuksia tai lajien välisiä eroja, jotka selittäisivät keidassoiden pienmuotojen kehityksen. Tarkastelemalla pelkästään ekologiaa ja kasvudynamiikkaa päättyy pikemminkin regeneraatiota tukeviin johtopäätöksiin. Tästä syystä on tarkastelu ulotettava myös muihin keidassoiden kasvuun ja topografiaan vaikuttaviin tekijöihin, kuten hydrologiaan, regelatioilmiöihin ja erityisesti rahkasammaleiden maatumiseen.

Maatuminen on tekijä, joka viime kädessä määrää koko suon paksuuskasvun. Rahkasammalten kasvunopeutta ja keidassoiden pinnan paksuuskasvua koskevat mittaukset kattavat yleensä vain ohuen kerroksen suon pinnalla. Kuitenkin keidasuot ovat useimmiten monia metriä paksuja, ja biologinen tuotanto on rajoittunut hapelliseen kerrokseen suon pinnalla. Kerrosta kutsutaan akrotelmaksi. Sen alapuolella on suon pohjaan ulottuva hapeton kerros, katotelma. Näiden kahden kerroksen välinen raja, joka on käytännössä sama kuin pohjaveden pinnan taso, on erittäin tärkeä muutoskohta keidasuon turvepatjassa.

Useimmiten on oletettu, että maatuminen vaatii happea ja tapahtuu siten kokonaisuudessaan akrotelmassa. On kuitenkin myös esitetty, että katotelman anaerobinen maatuminen on merkittävää ja vaikuttaa suon paksuuskasvuun (Clymo 1984). Joka tapauksessa suurin osa turpeen hajoamisesta tapahtuu akrotelmassa (Clymo 1984; Johnson *et al.* 1990). Tätä käsitystä tukee mm. se, että paksujenkin turvekerrosten pohjaosissa saattaa kairatessa toisinaan tavata käytännöllisesti katsoen maatumatonta rahkaturvetta. Tällaisissa tapauksissa turve on kasvanut aivan pohjavedenpinnan tasossa, joten se on joutunut välittömästi katotelmaan, jossa maatumista ei ole tapahtunut. Jatkossa maatumisen tarkastelu keskittyy lähinnä akrotelmaan, sillä katotelman mahdollisesta maatumisesta tiedetään vielä liian vähän.

Akrotelman paksuus vaihtelee huomattavasti keidassoilla. Korkeimpien kermien kohdalla akrotelman paksuus voi olla 40–50 cm, kuljuissa akrotelman paksuus taas on lähellä 0:aa. Siten kermien rahkasammalet viiptyvät huomattavasti kauemmin akrotelmassa kuin kuljujen. Todellisuudessa erot eivät ole aivan näin suuria, sillä pohjaveden tason vaihtelut tasoittavat akrotelman paksuuseroja. Varsinkin keskikesällä, pitkään jatkuneen sateettoman kauden jälkeen, keidassoiden märkäpinnatkin kuivuvat. Sjors (1990) on korostanut pohjaveden pinnan vaihteluiden merkitystä keidassoiden turpeen maatumiseen vaikuttavana tekijänä. Kaikkein kuivimpina kesinä kuljujenkin turve kutistuu ja halkeilee syvältä, jolloin aerobinen maatuminen niidenkin kohdalla ulottuu sy-

välle. Toisaalta kosteina aikoina kermitkin voivat olla suurelta osin veden peitossa, joten aerobinen maatuminen on vähäistä. Sjorsin (1990) mukaan pohjaveden pinnan vaihtelut ovat suurempia kermien kohdalla, jossa turpeen huokos-tilavuus on pienempi.

Rahkasammalet eivät luonnollisesti muodosta kokonaan keidassoissa maatuvaa kasvimassaa, vaan mukana on myös aitosammalia ja putkilokasvien jäänteitä. Erot kasvisolukkojen rakenteessa ja kemiallisessa koostumuksessa johtavat kuitenkin siihen, että Suomen keidassoiden turve koostuu pääasiassa rahkasammalten jäänteistä ja saramaisten kasvien juurihuovastosta. Rahkasammalten hidas maatuminen johtuu niiden sisältämistä antibioottisista yhdisteistä, jotka heikentävät kasvimassaa hajoittavien mikrobien toimintaa (Tolonen 1973). Mikäli maatumisprosessi olisi uniformi koko akrotelman osalla, maatuisivat kermien rahkasammalet selvästi voimakkaammin kuin kuljujen. Näin kasvimassaa kerrostuisi nopeammin kuljujen kohdalla ja kuljun pinta nousisi vähitellen kermin pintaa korkeammalle. Juuri tämänkaltaiseen päättelyyn perustui regeneraation teoria.

Rahkasammalten maatumista tutkitaan useimmiten asettamalla rahkasammalnäyte erityiseen maatumisverkkoon ja seuraamalla punnitsemalla tai rahkasammalversoja mittaamalla maatumisen etenemistä ajan kuluessa. Varhaisimmissa tutkimuksissa tutkittiin esim. ruskorahkasammalten maatumista ruskorahkasammalkasvuston keskeillä (Clymo 1965). Tällöin havaittiin, että rahkasammalten maatuminen on nopeinta ensimmäisen vuoden kuluessa siitä, kun rahkasammalnäyte asetettiin maatumisverkkoon sammalkerroksen sisään. Myöhemmät tutkimukset ovat vahvistaneet tämän ilmiön (esim. Johnson & Damman 1991). Luonnollisena syynä tähän on, että akrotelman happipitoisuus on suurinta aivan sen pintaosassa.

Soiden pienmuotojen kehityksen kannalta erittäin tärkeää on, että maatumiskokeet ovat osoittaneet, kuinka eri rahkasammallajien välillä on selviä eroja maatumisherkkyydessä. Johnson *et al.* (1990) ja Johnson & Damman (1991) asettivat maatumisverkoissa kermeistä ruskorahkasammalnäytteitä kuljuihin ja vastaavasti kuljuista kuljurahkasammalnäytteitä kermeihin. Maatumisverkkoja otettiin pois suosta 10 kk:n ja 22 kk:n kulluttua, minkä jälkeen punnitsemalla selvitettiin maatumisuuden määrä. Tulokset osoittivat, että kuljurahkasammal maatuu ruskorahkasammalta selvästi nopeammin sekä kuljuissa että kermeissä. Kuljun yläosassa (intermittently anoxic) 10 kk:n jälkeen kuljurahkasammalnäytteistä oli maatunut 16,9 % kun kuljuun siirretystä ruskorahkasammalnäytteistä oli maatunut vain 11,5 %. Ker-

meissä erot olivat vielä selvemmat, varsinkin kermien aerobisessa yläosassa.

Olisi tarpeellista testata myös muiden rahkasammallajien välisiä maatumisherkkyden eroja. Silti on jo todennäköistä, että suurin syy keidasoiden pienmuotojen kehitykseen on rahkasammalten erilaisessa kyvyssä kestää maatumista. Vaikka kuljuissa rahkasammalten paksuuskasvu on nopeampaa ja biomassan tuotanto suurempaa kuin kermissä, on todellinen turpeen nettokertymä suurempaa kermeissä, koska ruskorahkasammalten hidas maatumisen kompensoi paksuuskasvu- ja tuotantoerot. Näin suokasvillisuuden anatomiset ja biokemialliset erot selittävät ainakin osin keidasoiden pienmuotojen kehityksen.

Maatumiseroja on viime aikoina voimakkaasti korostettu keidasoiden pienmuotojen aiheuttajina ja selittäjinä, jolloin abioottisten tekijöiden merkitys on unohtunut kokonaan (Moore 1991). Huomion arvoista kuitenkin on, että keidasoiden pienmuodoissa on piirteitä, jotka eivät voi johtua pelkästään rahkasammallajien välisistä eroista. Ensinnäkin, pienmuotojen syntyminen lähes tasaiselle alustalle edellyttää jotakin abioottista tekijää, joka saa aikaan ensimmäiset kasviekologiset erot suon pinnalla. Toiseksi, erot rahkasammalten maatumisnopeudessa eivät myöskään selitä sitä helposti havaittavaa seikkaa, että kermiä ja kuljua ovat sijoittuneet keidassuon pinnalle symmetrisesti ja hyvin tasaisin välein, poikittaisesti suon kaltevuuteen nähden.

Pienmuotojen asettuminen poikittaisesti veden virtaussuuntaan nähden viittaa kiistatta veden virtauksen merkitykseen pienmuotojen synnyssä. Tätä on painotettu erityisesti aapasoiden jänteiden ja rimpien synnyn selityksissä. Jo vuosisadan alussa Suomessa esitettiin, että suon pinnalla valuva vesi kasaa lumisohjua, kasvosia ja turveta vallimaisiksi kasautumiksi suon pinnalle (Tanttu 1915; Auer 1920). Myöhemmin saman selityksen tueksi on saatu sekä havaintoihin että simulaatioihin perustuvaa aineistoa – tosin suurin osa havainnoista on tehty muilla alueilla kuin soilla (esim. Sakaguchi 1980). Swanson & Grigal (1988) simuloivat yksinkertaisen tietokoneohjelman avulla keidasoiden pienmuotojen kehitystä. Malli perustui olettamukseen, jonka mukaan soiden pinnalla on jo ennen pienmuotojen kehityksen alkua epätasaisuuksia. Epätasaisuudet patoavat suon pinnan kaltevuuteen nähden yläpuolelle vettä, jolloin todennäköisyys uuden kermien muodostumiselle on pienin juuri patoutuneen veden kohdalla. Näin toistuva veden patoutuminen johtaa kuljun syntyyn kermien yläpuolelle. Simulaation onnistuminen vaatii riittävän jyrkän pinnan kaltevuuden ja painottaa voimakkaasti pohjaveden pinnan merkitystä pienmuotojen synnyssä.

Tukea teorialle keidasoiden pienmuotojen synnystä virtaavan veden vaikutuksesta saadaan myös tarkastelemalla Etelä-Suomen keidasoiden piirteitä. Selvien pienmuotojen kehittyminen näyttää edellyttävän aina kaltevaa suon pintaa: laakiokeitaiden tasaisella keskustasanteella kermiä ovat matalia, lyhyitä ja epäselvästi suuntautuneita. Missä keidassuon pinta on vähänkin kalteva, siellä kermiä ja kuljua ovat asettuneet poikittaisesti suon kaltevuuteen ja siten veden virtaussuuntaan nähden. Toisaalta selvät pienmuodot puuttuvat keidasoiden jyrkimmin viettäviltiltä osilta, kuten reunaluisilta. Tähän saattaa olla syynä se, että pohjaveden pinta on reunaluisuuden kohdalla melko syvällä tai pinnalla liikkuvan veden virtausnopeus on liian suuri (Sakaguchi 1980). Myös Etelä-Suomessa tavallisilta pienehköiltä, kilpimäisiltä keidassoilta, joilla kasvaa melko kookasta mäntymetsää, pienmuodot puuttuvat tai ovat heikosti kehittyneitä. Niiden kohdalla syynä pienmuotojen puuttumiselle ei ole kaltevuuden puute vaan paksusta turvekerroksesta ja haihdunnasta johtuva suon pinnan kuivuus.

On siten ilmeistä, etteivät keidasoiden pienmuodot ole selitettävissä yhden tekijän avulla, vaan eri kehitysvaiheissa erilaiset prosessit ohjaavat pienmuotojen kehitystä. Todennäköistä on, että niiden alkuperäinen synty liittyy läheisesti abioottisiin tekijöihin: suon pinnalla liikkuva vesi johtaa suon kaltevuuteen ja siten veden virtaussuuntaan nähden poikittaisten, melko symmetristen kermien- ja kuljunalkujen syntyyn. Alkavan divergentin kehityksen (sensu Sjörs 1990) myötä kermien ja kuljujen ekologinen eroavaisuus kasvaa, jolloin suolle syntyy kosteuden ja ravinteisuuden suhteen erilaisia kasvupaikkoja. Ekologinen erilaistuminen johtaa selvästi erilaisten kasviyhteisöjen muodostumiseen, jolloin kasvisosiologien ja kasvianatomisten tekijöiden merkitys kasvaa ja ne puolestaan lisäävät kermien ja kuljujen välisiä eroja.

Pienmuotojen synty ja ilmastolliset olot

Keidasoiden turvestratigrafian perusteella on tehty ilmastollisia päätelmiä aivan turvestratigrafisen tutkimuksen alusta alkaen (esim. Blytt 1886; Sernander 1929). Varsinkin alkuaikoina turvestratigrafiset muutokset tulkittiin yksioikoisesti ilmastomuutoksista johtuviksi. Mm. kvartääritutkimuksessa kymmeniä vuosia vallitsevassa asemassa ollut Blytt-Sernanderin ilmastomalli perustui Skandinavian turvekerrostmallia tutkimalla saatuihin tuloksiin. Myöhemmin varsinkin Aarion (1932) tutkimukset vaikuttivat siihen, että myös

muita tekijöitä kuin ilmastomuutoksia alettiin ottaa huomioon turvestratigrafian tulkinnessa.

Suuria eroja eri tutkijoiden tulkinnoissa on aiheuttanut suhtautuminen siihen, mitkä tekijät keidassuon kehityshistoriassa johtuvat suon luonnollisesta kehityksestä, mitkä taas reagoimisesta ilmastomuutoksiin. Mikäli keidassoiden pienmuotojen synty ja kehitys olisivat kokonaan biotisten tekijöiden kontrolloimaa, ei olisi perusteita tehdä pienmuotojen avulla päätelmiä ilmastoloista, vaan kyse olisi pelkästään suon luonnollisesta sukkessista. Keidassoiden pienmuotojen paleoklimatologinen käyttö onkin perustunut tästä syystä oletukseen, että ainakin pienmuotojen synty on suurelta osin ilmastollisten tekijöiden kontrolloimaa.

Kuten aina kvartääritutkimuksessa, keidassoiden stratigrafian käyttö ympäristömuutosten tulkinnessa edellyttää luotettavaa stratigrafisten muotosten ajoittamista. Vuosisadan alkupuolella ajoitus perustui pitkälti siitepölystratigrafisten muutoskohtien rinnastamiseen. Menetelmä oli kuitenkin melko epäluotettava ja työläs. Tästä syystä radiohiilimenetelmän tultua käyttöön alkoivat turvestratigrafiset tutkimukset saada uutta merkitystä. Silti pienmuotoja on ajoitettu yllättävän vähän. Suomessa Aartolahti (1967) valitsi neljältä lounaissuomalaiselta keidassuolta vanhimiksi oletettuja kermejä ja kuljuja ja ajoittasi sen jälkeen rahkasammalten lehtien mikroskoopitutkimuksella määrittämiensä kermien ja kuljujen pohjaturpeita. Ajoitustulokset osoittivat pienmuotojen kehityksen alkaneen 3 220 + 110, 3 170 + 105, 2090 + 105 ja 2090 + 105 BP. Siitepölyanalyysillä myös monella muulla suolla samalla alueella pienmuotojen synty konnektoititiin ajoitettiin 3200–3000 BP ja 2100 BP.

Havaitut pienmuotojen syntyä ovat melko samanaikaisia kuusen leviämisen ja yleistymisen kanssa Länsi-Suomessa ja laajemmin ns. subatlanttisen ilmaston huononemisen kanssa. Tämä on tulkittu merkiksi ilmaston muuttumisesta viileämmäksi ja kosteammaksi. Tämän kaltaisen ilmaston kehityksen voi olettaa nostavan pohjaveden pintaa ja lisäävän näin hydrologisten tekijöiden merkitystä. Aartolahden (1965, 1966) mukaan Länsi-Suomen keidassoiden pienmuodot ovatkin lähes poikkeuksetta syntyneet kuivien keidassoiden vettymisen kautta. Vahvistusta tälle tulkinneille on saatu muualtakin, sillä Kuusamon Liipasuolla aapasuon pintatopografian on todettu alkaneen kehittyä 2000–3000 BP (Seppälä & Koutaniemi 1985). Ilmeistä on, että hyvin suuri osa keidassoiden pienmuodoista on syntynyt viimeisen 5000 radiohiilivuoden aikana (Sjors 1990).

Keidassoiden pienmuotojen synnyn liittäminen ilmaston kehitykseen ei kuitenkaan ole yksinker-

taista. Ensinnäkin, kuten aiemmin on tullut selville, ilmasto-oloista riippumattomilla biologisilla tekijöillä, lähinnä eroilla eri rahkasammallajien maatumisnopeuksissa, on kiistatonta vaikutusta pienmuotojen kehityksessä. Toiseksi, myös pienmuotojen synty lähes tasaiselle suon pinnalle voidaan yhtä hyvin tulkita osaksi suon omaa, autogeenistä sukkessiota. Suomessa kaikki keidassuot ovat syntyessään minerogeenisiä. Minerogeenisen turpeen päälle ilmestyy luonnollisen kasvisukcession myötä rahkaturvetta, joka useimmiten ilmentää ombrotrofisten olojen tulleen vallinneiksi suolla. Kun rahkaturvekerros suon keskellä kasvaa riittävän paksuksi, alkaa keidassuo muuttua kuperaksi, jolloin hydrologiset edellytykset pienmuotojen synnylle ovat olemassa. Tämän kehitysvaiheen saavuttaminen vie useimmissa tapauksissa tuhansia vuosia suon synnystä.

Myös se, miksi pienmuodot ovat tietyillä alueilla syntyneet tietyinä ajankohtina, voidaan yksinkertaisesti selittää soiden syntyajankohdan avulla. Rannansiirtymisen vuoksi suurimmassa osassa Etelä-Suomea soiden kehitys on voinut alkaa vasta merestä paljastumisen jälkeen. Mikäli suot ovat syntyneet primäärisen soistumisen kautta, ovat samaan aikaan merestä kuroutuneet suot saaneet pienmuodotkin likimain samaan aikaan soiden oman luonnollisen kehityksen kautta. Jotta pienmuotojen syntyajankohtia voitaisiin luotettavasti liittää ilmasto muutoksiin, tulisi pienmuotojen syntyajankohtia ajoittaa eri osista Suomea eri ikäisiltä keidassoilta.

Keidassoiden pienmuodot ja ekologiset teorit

Ehdottomasti suurin osa suomalaisesta suotutkimuksesta on ollut empiirisesti painottunutta. Yhtenä suurena syynä tähän lienee suomalaisen suotutkimuksen cajanderilainen perinne: se on vuosikymmenien aikana osoittanut sopivuutensa soiden empiirisessä luokittelussa, mutta ei ole teoreettisesti erityisen inspiroiva. Toisin on esim. keskieuropalaisessa suokasvillisuustieteessä, joka saattaa suomalaisesta tuntua sekavalta, mutta jonka edut teoreettisen ekologian kannalta käyvät ilmi esim. eestiläisen suotutkimuksen traditiosta.

Keidassoilla on monia ekologisesti harvinaislaatuja ominaisuuksia, joiden ansiosta ne tarjoavat erinomaisen tilaisuuden verrata keskenään ekologisia teorioita ja luonnon todellista kehitystä. Hyvin säännöllisen pintatopografiansa takia pohjoiset keidas- ja aapasuot ovat poikkeuksellisen uniformeja ekosysteemejä boreaalisessa vyöhykkeessä (Glaser 1992). Kun lisäksi on mahdol-

lista saada varsin tarkkaa tietoa niiden kehityshistoriasta, tarjoavat keidas- ja aapasuot erinomaisen tilaisuuden verrata ekologisia teorioita ja luonnon todellista kehitystä keskenään.

Yleisen ekologian keskeisimpiä osia ovat teoriat sukkessiosta eli ekosysteemin kehityksestä (esim. Odum 1975). Teorioiden mukaan ekosysteemin kasvistollinen ja eläimistöllinen diversiteetti yleensä kasvaa sukkession myötä. Tämä ei kuitenkaan pidä paikkaansa keidassoiden kohdalla, sillä ombrotrofisen vaiheen saavuttaneen keidassuon kasvistollinen diversiteetti on hyvin vähäinen: erityisen selvää tämä on niissä lukuisissa tapauksissa, joissa ombrotrofista vaihetta on edeltänyt meso- tai jopa eutrofisen suokasvillisuuden aika. Tällöin keidassuvaihetta on usein edeltänyt vaihe, jolloin suolla on runsaasti erilaisia kasvupaikkoja ja vaateliaita kasvilajeja. Diversiteetti on suuri. Kun suo saavuttaa keidassuoasteen ja muuttuu ombrotrofiseksi, se muuttuu kasvistollisesti erittäin niukkalajiseksi, mutta samalla hyvin uniformiksi ja vakaaksi ekosysteemiksi. Ekosysteemi on siten kehittynyt lähes kaoottisesta vakaaksi. Tämä kehitys on muuten ekologian vallitsevien teorioiden mukainen, mutta diversiteetin voimakas väheneminen poikkeaa teoriasta. Kyseessä on siten yksi lukuisista tapauksista, joissa empiirinen ekologia ei sovi yhteen teoreettisen kanssa (Yodzis 1989). Toisaalta, mikäli suuri osa keidassoiden pienmuodoista on syntynyt kuiville rämeille pohjaveden tason nousun myötä (Aartolahti 1965), on nykyistä vaihetta edeltänyt vielä niukemman diversiteetin aika (ks. Sjors 1983, 1990).

Merkittävää myös on, että keidassoiden kehitys kohti niukkaravinteisuutta ja vähäistä diversiteettiä on luonnollinen autogeeninen prosessi, ei ulkoisista, allogeenisista tekijöistä johtuvaa. Kun suo saavuttaa keidassuon asteen, se muuttuu erittäin vakaaksi, muuttumattomaksi ekosysteemiksi. Stratigrafiset tutkimukset osoittavat keidassoiden olleen tuhansien vuosien ajan lähes stabiileja turvekerroksen paksunemisesta huolimatta. Soiden autogeeniset prosessit pyrkivät näin säilyttämään ja lisäämään soiden pinnan uniformisuutta ja pienmuototopografian muuttumattomuutta.

Teoreettisesti mielenkiintoista on pohtia keidassoiden kehitystä pitkälle tulevaisuuteen. Keidassoiden turvepatjojen paksuus lisääntyy jatkuvasti. On täysin mahdollista, jopa luonnollista, että paksuuskasvulla on tietty raja, jolloin pohjaveden pinta jää niin kauas suon pinnasta, ettei suokasvillisuus enää kykene tuottamaan lisää turvetta. Viimeistään tässä vaiheessa keidassuo on saavuttanut kliimaksasteen. Tällaiseen kehitykseen viittaa Aarion (1932) mukaan se, että pai-

koin hyvin korkeat kermit ovat pinnalta voimakkaasti jäkälöityneet eikä niissä voi havaita rahkasammalkerroksen paksunemista. Toisaalta on esitetty (Ruuhijärvi 1980), että myös pinnalta erodoituneet ja allikoituneet keidassuot ovat usein saavuttaneet korkeuskasvunsa lakipisteen.

KIRJALLISUUS

- Aario, L. (1932). Pflanzentopografische und paläogeographische Mooruntersuchungen in N-Satakunta. *Fennia* 55, 1–179.
- Aartolahti, T. (1965). Oberflächenformen von Hochmooren und ihre Entwicklung in Südwest-Häme und Nord-Satakunta. *Fennia* 93, 1–268.
- Aartolahti, T. (1966). Keidassoiden pinnanmuodoista ja niiden kehityksestä. *Suo* 2, 2–7.
- Aartolahti, T. (1967). On the dating of the genesis of peat banks and hollows in the raised bogs of southwestern Finland. *Bulletin Commission Geologique Finlande* 229, 71–86.
- Blytt, A. (1886). On variations of climate in the course of time. *Christiania Videnskabs – Selskaps Forhandlingar* 1883, 5.
- Cajander, L.K. (1913). Studien über die Moore Finnlands. *Acta Forestalia Fennica* 2.
- Clymo, R.S. (1965). Experiments on breakdown of Sphagnum in two bogs. *Journal of Ecology* 69, 897–918.
- Clymo, R.S. (1984). The limits to peat bog growth. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 303, 605–654.
- Eurola, S. (1962). Über die regionale Einteilung der Südfinnischen Moore. *Annales Botanici Societas »Vanamo«* 33, 1–243.
- Glaser, P.H. (1992). Ecological Development of Patterned Peatlands. *Teoksessa* Wright Jr., H.E., B.A. Coffin & N.E. Aaseng (eds.): *The patterned peatlands of Minnesota*, 27–42. University of Minnesota Press, Minneapolis.
- Johnson, L. & A. Damman (1991). Species-controlled Sphagnum decay on a South Swedish raised bog. *Oikos* 62, 234–242.
- Johnson, L., A.W. Damman & N. Malmer (1990). Sphagnum macrostructure as an indicator of decay and compaction in peat cores from an ombrotrophic South Swedish peat-bog. *Journal of Ecology* 78, 633–647.
- Korhola, A. (1992). Mire induction, ecosystem dynamics and lateral extension on raised bogs in the southern coastal area of Finland. *Fennia* 170, 25–94.
- Lindholm, T. & H. Vasander (1990). Production of eight species of Sphagnum at Suurisuo mire, southern Finland. *Annales Botanici Fennici* 27, 145–157.
- Lumiala, O.V. (1944). Über die Beziehung einiger Moorpflanzen zu der Grundwasserhöhe. *Bulletin Commission Geologique Finlande* 132, 147–164.
- Moore, P.D. (1977). Stratigraphy and pollen analysis of Claishmoss, north-west Scotland: significance for the origin of surfaceneeds and forest history. *Journal of Ecology*, 65, 375–397.

- Moore, P.D. (1991). Ups and downs in peatland. *Nature* 353, 299–300.
- Odum, E.P. (1975). *Ecology*. 167 s. Holt International Edition, London.
- Osvald, H. (1949). Notes of the vegetation of British and Irish mosses. *Acta Phytogeographica Suecica* 26, 1.
- Pakarinen, P. & K. Tolonen (1977). Nutrients contents of Sphagnum mosses on relation to bog water chemistry in northern Finland. *Lindbergia* 4, 27–33.
- von Post, L. & R. Sernander (1910). Pflanzen-physiologische Studien auf Torfmooren in Närke. *XI International Geological Congress* 1, 14.
- Ruuhijärvi, R. (1980). Suoluontoa pohjoisesta etelään. *Teoksessa* Havas P. (toim.). *Suomen luonto*, osa 3, suot, 123–264. Kirjayhtymä, Helsinki.
- Ruuhijärvi, R. (1983). The Finnish mire types and their regional distribution. *Teoksessa* Gore, A.P. (ed.): *Mires: Swamps, bog, fen and moor. Ecosystems of the world* 4A, 47–66. Elsevier, Amsterdam.
- Rydin, H. (1985). Effect of water on desiccation of Sphagnum in relation to surrounding Sphanga. *Oikos* 45, 374–379.
- Rydin, H. & A.J.S. MacDonald (1985). Tolerance of Sphagnum to water level. *Journal of Bryology* 13.
- Seppälä, M. & L. Koutaniemi (1985). Formation of a string and pool topography as expressed by morphology, stratigraphy and current processes on a mire in Kuusamo, Finland. *Boreas* 14, 287–309.
- Sernander, R. (1929). The warm postglacial period and the postglacial climatic deterioration on Northern Europe. *Proceedings of the International Congress of Plant Sciences* 1: 663–666.
- Sjörs, H. (1983). Mires of Sweden. *Teoksessa* Gore, A.J.P. (ed.): *Mires: swamp, Bog, Fen and Moor. Ecosystems of the world* 4 B, 69–94.
- Sjörs, H. (1990). Divergent succession in mires, a comparative study. *Aquilo ser. Botanica* 28, 67–77.
- Tolonen, K. (1973). Soiden kasvunopeuden ja kasvutavan vaihteluista jääkauden jälkeisenä aikana. *Suo* 24, 83–88.
- Tolonen, K. (1987). Natural history of raised bogs and forest vegetation in the Lammi area, southern Finland, studied by stratigraphical methods. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae* A3 144, 1–46.
- Wagner, D., & J.E. Titus (1984). Comparative desiccation tolerance of two Sphagnum mosses. *Oecologia* 62, 182–187.
- Yodzis, P. (1989). *Introduction to theoretical ecology*. 384 s. Harper & Row, New York.