

Kasvi- biomerkit

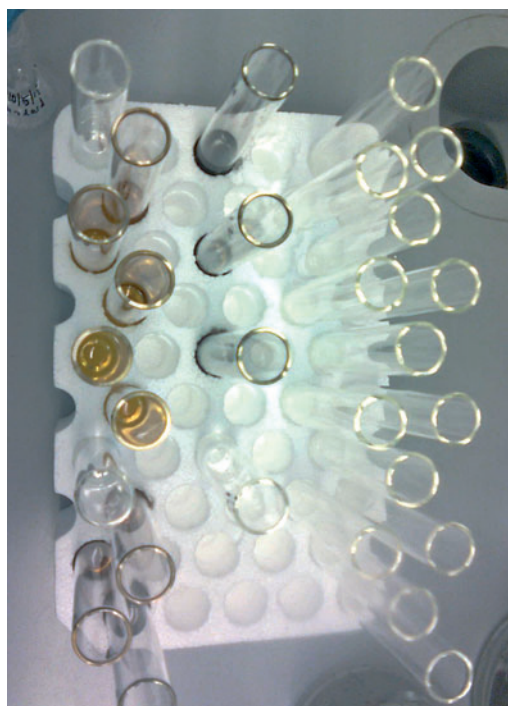
soiden paleo- ekologisessa tutkimuksessa

TIINA RONKAINEN

Pohjoisen pallonpuoliskon suot sitovat noin 30 prosenttia maapallon maaekosysteemien hiilestä ja kattavat noin 90 prosenttia koko maapallon suopinta-alasta (Gorham 1991, Yu 2011, Loisel *et al.* 2014). Turve maatuu hitaasti, ja siihen varastoituneet kasvijäänteet muodostavat tärkeän paleoekologisen arkiston, jonka avulla voidaan tutkia mm. ilmastohistoriaa sekä siihen liittyviä muutoksia suon hiilenkierrossa. Kemiallinen biomerkkimenetelmä on uusi ja lupaava paleoekologinen lähestymistapa, jota voidaan käyttää kasvilajien tunnistamiseen mikro- ja makrofossiilien rinnalla (esim. Ishiwatari *et al.* 2005, Jansen *et al.* 2006, Bingham *et al.* 2010).

Soiden paleoekologisen tutkimuksen menetelmiä

Suolla muodostuu turvetta koko ajan. Syynä tähän ovat hapettomat olot, jotka ovat seura-



usta suon vedenpinnan korkeasta tasosta. Turpeeseen varastoituu useiden eri organismien jäänteitä, joita voidaan käyttää tutkittavan suon menneiden olosuhteiden, ja laajemmin vaikka vallinneiden ilmasto-olojen, rekonstruimiseen. Esimerkiksi kuoriameebojen jäänteitä voidaan käyttää vallinneiden vedenpinnan muutosten ja kosteusolojen tutkimukseen (esim. Charman 1997, Charman *et al.* 2007). Siittepölyt puolestaan kertovat kasvillisuuden muutoksista hiukan laajemmassa alueellisessa mittakaavassa (Salonen *et al.* 2011). Turpeeseen varastoituneita hiilen ja hapen stabiileja isotooppeja voidaan käyttää muodostettaessa kuvaa vallinneista lämpötiloista ja sademääristä (esim. Xie *et al.* 2000, Kaislahti-Tillman *et al.* 2013).

Suon historian tutkimuksessa yleisimmin käytetty menetelmä on makrofossiilimenetelmä. Se perustuu turpeesta löytyvien kasvijäänteiden eli makrofossiilien tunnistamiseen

mikroskoopin avulla (esim. Väiliranta *et al.* 2007) ja antaa hyvin luotettavan kuvan suolla eri aikakausina vallinneesta kasvillisuudesta. Kun kasvillisuudessa havaitut muutokset yhdistetään eri syvyyksistä tehtyihin ajoituksiin, voidaan suolla havaittuja muutoksia vertailla muiden paleoekologisten aineistojen kanssa. Paleoekologista aineistoa voidaan myös yhdistää modernin suotutkimuksen tulosten kanssa. Tällainen tutkimus käsittää esimerkiksi hiilidynamiikan (esim. Juutinen *et al.* 2013, Tuittila *et al.* 2013), hydrologiset muutokset (esim. Väiliranta *et al.* 2007, 2012), lämpötilan muutokset (esim. Oksanen *et al.* 2001) ja suopalot (esim. Sillasoo *et al.* 2011).

Tutkimusmenetelmien haasteet

Suosukcession alkuvaiheessa eli nevavaiheessa kuolleen kasvimateriaalin maatumisen on havaittu olevan nopeampaa kuin sukcession loppuvaiheessa, rämevaiheessa. Syynä tähän on ajateltu olevan vallitsevan nevakasvillisuuden (heinämäiset sarat) laatu, vallitseva mikrobisto ja sen aktiivisuus, sekä hajottajien paremmat happiolosuhteet (Moore *et al.* 2007, Strakova *et al.* 2011). Rämevaiheessa suon rahkasammalten ylläpitämä happamuus ja vedenpinnan vähäisempi vaihtelu rajoittavat maatumista tehokkaasti (Killops ja Killops 2008). Seurauksena hitaammasta maatumisesta rämevaiheen turve sisältää paljon kokonaisia kasvirakenteita, jotka on suhteellisen helppo tunnistaa mikroskoopin avulla.

Nevavaiheen turve ja kasvijäänteet voivat sitä vastoin olla hyvin pitkälle maatumineita, ja vallinneen kasvillisuuden rekonstruoiminen on siten haastavaa. Voisivatko kasvien kemialliset biomerkit auttaa historiallisten nevavaiheiden kasvien tunnistuksessa? Tähän kysymykseen pyrin vastaamaan väitöskirjatyössäni, joka toteutettiin dos. Minna Väilirannan saamalla Suomen Akatemian rahoituksella ja yhteistyössä Itä-Suomen yliopiston (professori Eeva-Stii-

na Tuittila) ja Durhamin yliopiston (tohtori Erin McClymont) kanssa.

Biomerkit tutkimusmenetelmänä

Biomerkkimenetelmä perustuu orgaaniseen kemiaan: hiiltä esiintyy kaikissa elollisissa organismeissa. Muiden alkuaineiden, kuten vedyn, hapen, rikin ja typen, kanssa hiili muodostaa laajan kirjon vahvoja kemiallisia yhdisteitä. Nämä yhdisteet ovat hyvin stabiileja ja resistenttejä hajoamiselle. Geokemiallisesti tärkeimmät kemialliset ryhmät ovat hiilihydraatit, proteiinit ja lipidit. Kasvit, kuten varvut ja puut, sisältävät myös suuria määriä ligniiniä joka on tärkein osa niiden kannattelevaa rakennetta (Killops ja Killops 2008). Biomerkkimenetelmän käyttö sedimenttien koostumuksen tutkimuksessa perustuu moderneille kasveille ja muille organismeille tyyppillisten yhdisteiden, biomerkkien, tunnistamiseen. Menetelmässä kartoitetaan ensin millaisista biomerkeistä oletetut sedimentoituneet kasvit tai muut organismit koostuvat, minkä jälkeen näitä yhdisteitä etsitään sedimentistä.

Biomerkkimenetelmää on käytetty laajasti sekä järvi- että merisedimenttien tutkimuksessa. Menetelmän avulla on tutkittu mm. orgaanisen materiaalin lähteitä, rekonstruoitu meriveden lämpötilaa ja historiallista kasvillisuutta (esim. Cranwell 1988, 1997, Meyers 2003, Eglinton ja Eglinton 2008, Vonk *et al.* 2008, Castañeda ja Schouten 2011, Rosell-Melé *et al.* 2014). Biomerkkimenetelmä sopii soiden tutkimukseen hyvin, sillä niihin varastoituu suuri määrä orgaanista ainesta, joka säilyy hapettomissa oloissa hyvin (Killops ja Killops 2008).

Kun biomerkkimenetelmää käytetään suoympäristössä, tehdään joukko ennako-oletuksia: 1. Jokaisella turpeesta löytyvällä kasvilajilla on juuri sille ominainen biomerkkijälki, 2. Yhdisteet pysyvät lähes muuttumattomina

hajotuksesta huolimatta, 3. Löydetyt biomerkit edustavat vallinnutta historiallista kasvillisuutta (Ficken *et al.* 1998, Bush ja McInerney 2013). Biomerkkimenetelmää käytetään harvoin ainoana menetelmänä soiden paleoekologisessa tutkimuksessa. Usein sen rinnalla käytetään esimerkiksi makrofossiili-, siitepöly- tai isotooppianalyysejä (esim. Xie *et al.* 2004, Zhou *et al.* 2010, Andersson ja Meyers 2012).

Kasvien lipidit biogeokemiallisina biomerkkeinä

Kasvien sekä turpeen biomerkitutkimuksissa keskitytään usein kasvirakenteista uuttamalla irrotettuihin lipideihin. Lipidejä ovat rasvat, vahat, steroidit ja fosfolipidit. Nämä yhdisteet eivät liukene veteen mutta ovat erotettavissa liuottimilla kuten diklorometaanilla (DCM) ja metanolilla (MeOH) (Killops ja Killops 2008).

Kasveissa lipidejä esiintyy soluseinissä ja lehtien vahamaisissa yhdisteissä, varsissa, huu-lisoluissa, siitepölyssä, pihkassa ja hedelmissä. Vahamaiset yhdisteet muodostavat kasvien makromolekyyleille (esim. polysakkaridit, ligniinit, lipidit, proteiinit) kestäväen suojan ha-joamista ja yhdisteiden rikkoutumista vastaan. Vaikka vain noin 2 prosenttia kasvien biomassasta on lipidejä, turpeesta voidaan silti havaita melko suuriakin lipidipitoisuuksia (Bliss 1962). Ympäristötekijät kuten lämpötila, pH, maaperän kosteusolot ja hapettomuus vaikuttavat maaperän mikrobien aktiivisuuteen, ja niillä on suuri vaikutus siihen, miten hyvin ja miten muuttumattomina kasvien lipidit maaperässä säilyvät (Bull *et al.* 2000, Dungait *et al.* 2012).

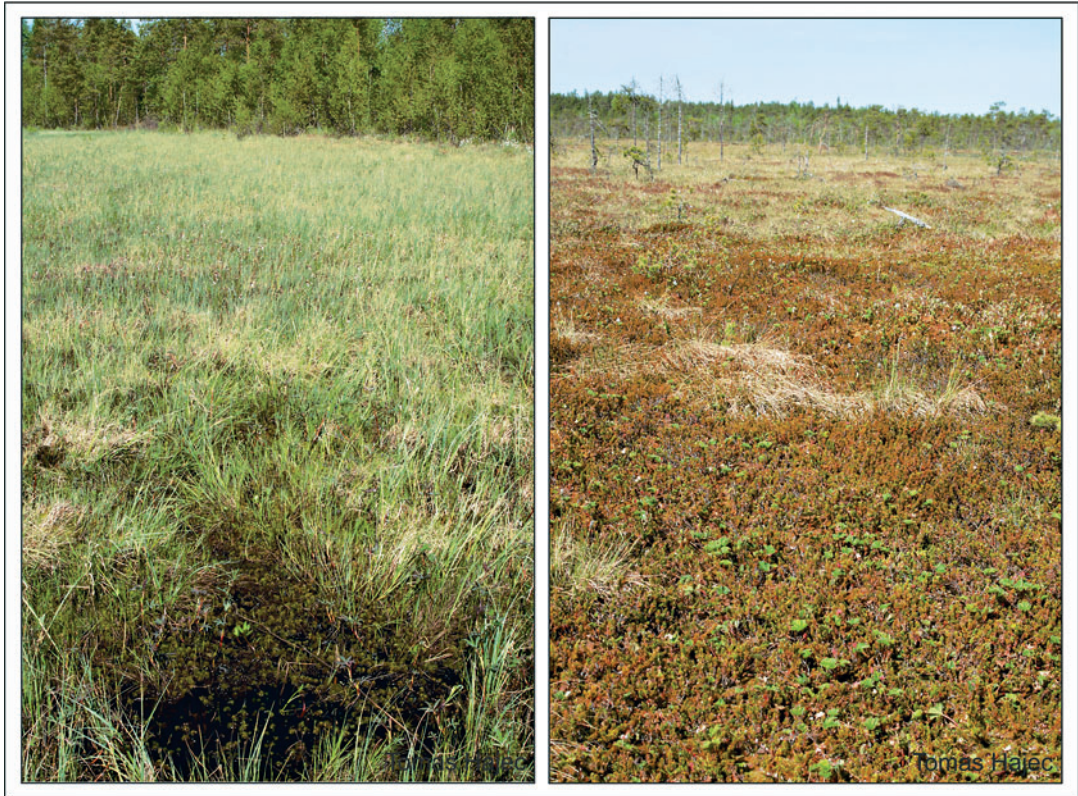
n-alkaanit, joita kasveissa muodostuu lähinnä lehtien ja varsien vahamaisiin osiin (Jansen *et al.* 2010), ovat yksi parhaiten geologisessa mittakaavassa säilyviä yhdisteitä. Näin

ollen *n*-alkaaneilla on paljon potentiaalia juuri kasvijäänteiden tutkimisessa niin järvi- ja merisedimenteistä kuin turpeestakin (Bol *et al.* 1996). Biomerkitutkimuksessa pääpaino onkin ollut juuri *n*-alkaanien käytössä. Turpeen biomerkitutkimukset ovat keskittyneet vallinneen historiallisen kasvillisuuden sekä vallinneiden kosteusolojen rekonstruointiin. Kantava ajatus on ollut kahden soille tärkeän kasviryhmän erottamisessa toisistaan: lyhyet *n*-alkaanit *n*-C₂₃ ja *n*-C₂₅, kuvaavat kosteissa oloissa viihtyviä rahkasammalia, ja pidemmän hiiliketjun *n*-alkaanit *n*-C₂₇–*n*-C₃₃, puolestaan putkilokasveja ja kuivempia olosuhteita (esim. Ficken *et al.* 1998, Nott *et al.* 2000, Nichols *et al.* 2006, McClymont *et al.* 2008).

Biomerkkimenetelmää on käytetty lupaa-vin tuloksin soiden rämevaiheiden turpeen tutkimiseen (esim. Ishiwatari *et al.* 2005, Jansen *et al.* 2006, Bingham *et al.* 2010). ”Rämebiomerkkejä” on käytetty myös nevatuurpeen tutkimuksessa (Andersson *et al.* 2011, Routh *et al.* 2014). Nämä kaksi suovaihetta kuitenkin poikkeavat toisistaan selvästi sekä kasvillisuuden että ympäristöolosuhteidensa puolesta (kuva 1).

Biomerkit ja pitkälle maaton turve – toimiiko menetelmä?

Väitöskirjassani tarkastelin nevakasvillisuuden biomerkkejä ja sitä eroavatko ne rämekasvien biomerkeistä. Ensin pyrin kartoittamaan suolla kasvavien nevakasvien potentiaaliset biomerkit, sillä aikaisemmat tutkimukset ovat tarkastelleet pääasiassa rämekasvien biomerkkejä. Seuraava askel oli etsiä nevatuurpeesta kyseisiä biomerkkejä ja yrittää siten tunnistaa kasveja pitkälle maaton turpeesta sekä arvioida menetelmän toimivuutta. Tätä silmällä pitäen kartoitin turpeesta kasvijäänteet myös makrofossiilimenetelmällä. Tarkastelin biomerkkimenetelmän toimivuutta kasvien tunnistuk-



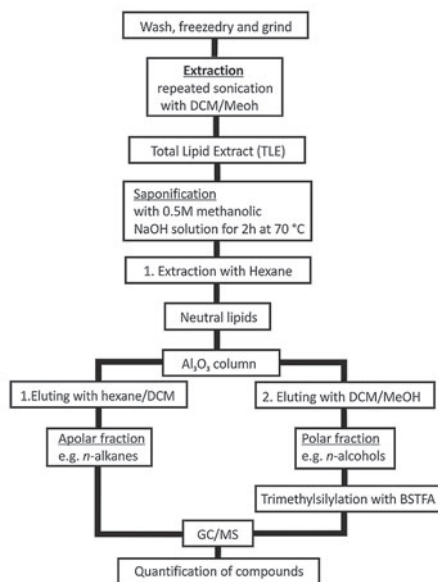
Kuva 1. Nevasuo ja rämesuo poikkeavat sekä kasvillisuutensa että hiilidynamiikkansa puolesta merkittävästi toisistaan.

Figure 1. Fen and bog vegetation and carbon dynamics differ significantly from each other.

Biomerkkimenetelmä

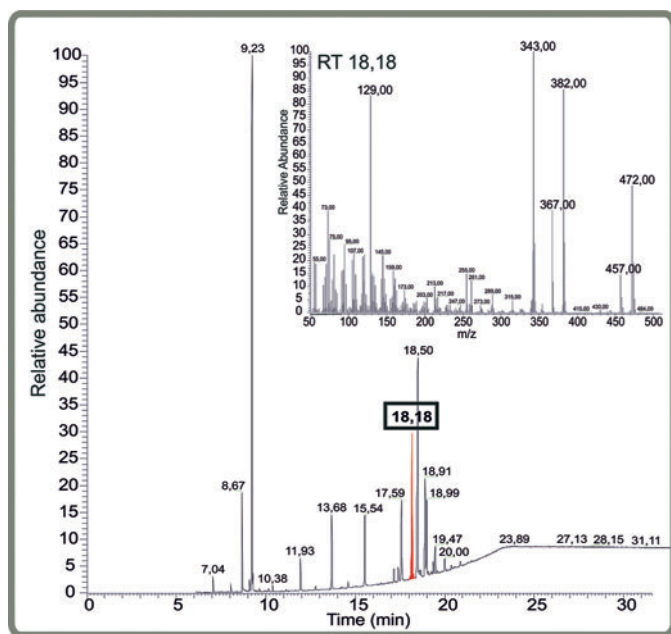
Biomerkkimenetelmä perustuu orgaaniseen kemiaan. Biomerkkien kartoittaminen kasvi- tai turvenäytteestä vaatii tarkan ja monivaiheisen laboratoriorupeataman (kuva 2). Näytteitä mm. liuotetaan moneen kertaan eri liuottimilla, jotta etsityt yhdisteet saadaan eroteltua näytteestä tarkemmin tutkittaviksi. Yhdisteet analysoidaan kaasukromatografimassaspektrometrillä. Lopputuotteena saadaan analysoitavaksi kaasukromatografikuvaaja, jossa jokainen kuvaajan piikki edustaa yhtä näytteestä löytynyttä yh-

distettä, biomerkkiä (kuva 3). Yhdisteen pitoisuus saadaan laskettua vertaamalla piikin pinta-alaa näytteeseen lisätyn verrokkiyhdisteen alaan sekä sen tiedettyyn pitoisuuteen. Yhdisteiden tunnistamista helpottaa massaspektrometrin tuottamat kuvaajat. Massaspektrometrikuvien avulla voidaan tutkia jokaisen näytteessä olevan yhdisteen molekyyliarakennetta, ja käyttää sitä yhdisteen tunnistamiseen. Kun näytteiden biomerkki on tunnistettu ja pitoisuudet laskettu, näytteitä voidaan verrata toisiinsa.



Kuva 2. Biomerkkimenetelmän laboratoriotyövaiheet. 1. Näytteet kuivataan ja jauhetaan, 2. Näytteen kaikki lipidiyhdisteet uutetaan irti liuottimien ja ionikylvytyksen avulla (TLE = total lipid extraction), 3. Näytteen lipideistä erotetaan vahamaiset yhdisteet happokylvyllä, 4. Näytteestä liuotetaan irti neutraalit lipidit heksaanilla, 4. Näytteestä erotellaan alumiinioksidin ja liuottimien avulla neutraalit lipidit polaarisiiin ja ei-polaarisiiin lipideihin, 5. Näytteet analysoidaan kaasukromatografi-massaspektrometrillä (GC-MS), 6. Yhdisteet määritetään.

Figure 2. Biomarker method laboratory work flow.



Kuva 3. Kaasukromatografikuvassa (alla) *Sphagnum ripariumin* lipidit. Massaspektrometrikuvassa (yllä) kampesteroli-yhdiste.

Figure 3. A GC chromatograph (below) of *Sphagnum riparium* lipids. Mass spectra (above) of campesterol.

nessä kaikissa suosuknesson vaiheissa tutkimala koko turveprofiilin suon pohjan nevvaiheesta pinnan ränevaiheeseen asti.

Tulokset osoittivat, että tutkimieni nevvakasvien biomerkkien välillä on eroja, joiden avulla rahkasammalet ja putkilokasvit voidaan erottaa toisistaan. Nevvakasvien kasvilajikohtai-

nen erottaminen toisistaan ei biomerkkien avulla kuitenkaan onnistunut (Ronkainen *et al.* 2013). Havaittiin myös, että nevan ja rämeen kasviryhmien biomerkkit ovat samankaltaisia toistensa kanssa. Eroja ei myöskään löytynyt tutkimieni boreaalisten ja arktisten kasvien biomerkkien välillä.

Tutkimistani turvenäytteistä löytyi kasvi-peräisiä biomerkkejä läpi turveprofiilien: pohjan pitkälle maatuneista nevasuokerroksista pinnan vähemmän maatuneisiin rämesuokeroksiin. Pitkälle maatuneiden nevavaiheen turvekerrosten kohdalla biomerkkimenetelmä ei tuottanut lisää informaatiota vallinneesta kasvillisuudesta verrattuna perinteisellä makrofossiilimenetelmällä saatuun tietoon (Ronkainen *et al.* 2014, 2015). Kun biomerkki- ja makrofossiilimenetelmin saadut aineistot analysoitiin samanaikaisesti monimuuttujamenetelmin, turpeen biomerkkien avulla pystyttiin erottamaan suuret muutokset vallinneesta kasvillisuudessa eli neva- ja rämesuovaiheet. Biomerkkien avulla myös rämesuon eri mikrohabitaatit, mätäs- ja rimpipinnat, erottuivat toisistaan.

Biomerkkimenetelmä, kuten aiemmin mainitsin, toimii hyvin ränevaiheen kasvijään-teitä tutkittaessa, mutta nevavaiheen turvekerrosten kohdalla perinteisen makrofossiilimenetelmän avulla kyetään huomattavasti tarkempaan kasvien tunnistamiseen. Heikon lajintunnistuskyvyn vuoksi biomerkkimenetelmän avulla saatua aineistoa ei tulisi käyttää ainoana aineistona tutkittaessa kasvillisuuden historiallisia muutoksia soilla. Biomerkkimenetelmä toimii parhaiten lisäinformaation lähteenä esim. makrofossiilien rinnalla.

TIINA RONKAINEN

Ympäristömuutoksen tutkimusyksikkö
(ECRU)

Ympäristötieteiden laitos
PL 65 Helsingin yliopisto
tiina.m.ronkainen@gmail.com

Kirjoittaja on vuonna 2015 väitellyt Helsingin yliopiston tutkijatohtori, jonka erikoisalaa ovat soiden paleoekologia ja biogeokemia. Hänen väitöskirjansa on luettavissa verkossa osoitteessa <https://helda.helsinki.fi/handle/10138/153708>.

Summary:

Plant biomarkers as a proxy to study highly humified peat

Northern peatlands form a large storage of terrestrial carbon and provide an important palaeoecological archive to study past climate changes and associated carbon dynamics. Perhaps the most common method to study peatland histories is the plant macrofossil method. However, the highly decomposed peat material of the early succession stages, the fens, hampers the identification of the plant remains. Thus, current methods may only give a partial view of the past vegetation, lowering the accuracy of the carbon balance and climate estimates. A new promising method to study past plant assemblages from peat is the biomarker method. It has been previously used in bog peat environments.

In my doctoral study I assessed the applicability of the biomarker method to study past plant assemblages from highly decomposed fen peat. A set of living fen plants were studied for their biomarker composition. Biomarker analyses were then performed in parallel with macrofossil analyses to peat sections that were known to contain highly decomposed fen peat.

The biomarker analyses indicated that the *n*-alkanes, and their ratios, are useful in separating the two main fen plant groups: *Sphagnum* mosses and vascular plants. The results showed that biomarker composition of fen plants did not differ substantially from their bog counterparts. In the studied peat sections the biomarker method performed well in bog peat layers and poorly in the fen peat layers. As a result plant macrofossils proved to be better proxies of past vegetation assemblages and local environmental conditions throughout the peat sections. However, when macrofossil

and biomarker data were interpreted in parallel, the biomarkers reflected the major differences and changes in dominant plant groups and peatland moisture conditions.

In conclusion, the interpretation of biomarker data is challenging in fen environments. It appears that the biomarker method performs best as a complementary proxy when used in conjunction with e.g. macrofossils, and that the biomarker data should be interpreted cautiously throughout the peat section.

Kirjallisuus

- Andersson, R.A., Kuhry, P., Meyers, P., Zebühr, Y., Crill, P. ja Mörth, M., 2011. Impacts of paleohydrological changes on n-alkane biomarker compositions of a Holocene peat sequence in the eastern European Russian arctic. *Organic Geochemistry* 42:1065–1075.
- Andersson, R.A. ja Meyers, P.A., 2012. Effect of climate change on delivery and degradation of lipid biomarkers in a Holocene peat sequence in the eastern European Russian arctic. *Organic Geochemistry* 53:63–72.
- Bingham, E.M., McClymont, E.L., Väiliranta, M., Mauquoy, D., Roberts, Z., Chambers, F.M., *et al.*, 2010. Conservative composition of n-alkane biomarkers in *Sphagnum* species: Implications for palaeoclimate reconstruction in ombrotrophic peat bogs. *Organic Geochemistry* 41:214–220.
- Bliss, L.C., 1962. Caloric and lipid content in alpine tundra plants. *Ecology* 4:753–757.
- Bol, R., Huang, Y., Meridith, J.A., Eglinton, G., Harkness, D.D. ja Ineson, P., 1996. The ¹⁴C age and residence time of organic matter and its lipid constituents in a stagnohumic gley soil. *European Journal of Soil Science*, 47:215–222.
- Bull, I.D., Bergen, P.F.V., Nott, C.J., Poulton, P.R. ja Evershed, R.P., 2000. Organic geochemical studies of soils from the Rothamsted classical experiments —V. The fate of lipids in different long-term experiments. *Organic Geochemistry* 31:389–408.
- Bush R. T. ja McInerney F. A., 2013. Leaf wax n-alkane distributions in and across modern plants: Implications for paleoecology and chemotaxonomy. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 117:161–179.
- Castañeda, I.S. ja Schouten, S., 2011. A review of molecular organic proxies for examining modern and ancient lacustrine environments. *Quaternary Science Reviews* 30:2851–2891.
- Charman, D.J., 1997. Modelling hydrological relationships of testate amoebae (protozoa: Rhizopoda) on New Zealand peatlands. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 27:465–483.
- Charman, D. J., Blundell, A., Alm, J., Bartlett, S., Begeot, C., Blaauw, M., *et al.*, 2007. A new European testate amoebae transfer function for palaeohydrological reconstruction on ombrotrophic peatlands. *Journal of Quaternary Science* 22:209–221.
- Cranwell, P.A., 1988. Lipid geochemistry of late Pleistocene lacustrine sediments from Burland, Cheshire, U.K. *Chemical Geology* 68:181–197.
- Dungait, J.A.J., Hopkins, D.W., Gregory, A.S. ja Whitmore, A.P., 2012. Soil organic matter turnover is governed by accessibility not recalcitrance. *Global Change Biology* 18:1781–1796.
- Eglinton, T. I. ja Eglinton G., 2008. Molecular proxies for paleoclimatology. *Earth and Planetary Science Letters* 275:1–16.
- Ficken, K.J., Barber, K.E. ja Eglinton, G., 1998. Lipid biomarker $\delta^{13}\text{C}$ and plant macrofossil stratigraphy of a Scottish montane peat bog over the last two millennia. *Organic Geochemistry* 28:217–237.
- Gorham, E., 1991. Northern peatlands: Role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. *Ecological Applications* 1:182–195.
- Ishiwatari, R., Yamamoto, S. ja Uemura, H., 2005. Lipid and lignin/cutin compounds in Lake Baikal sediments over the last 37 kyr: Implications for glacial-interglacial palaeoenvironmental change. *Organic Geochemistry* 36:327–347.
- Jansen, B., Nierop, K.G.J., Hageman, J.A., Cleef, A.M., ja Verstraten, J. M., 2006. The straight-chain lipid biomarker composition of plant species responsible for the dominant biomass production along two altitudinal transects in the Ecuadorian Andes. *Organic Geochemistry* 37:1514–1536.
- Juutinen, S., Väiliranta, M., Kuutti, V., Laine, A.M., Virtanen, T., Seppä, H., Weckström, J. ja Tuittila, E.-S., 2013. Short-term and long-term carbon dynamics in a northern peatland-stream-lake continuum: A catchment approach. *Journal of Geophysical Research G: Biogeosciences* 118:171–183.
- Kaislahti Tillman, P., Holzkämper, S., Andersen, T. J., Hugelius, G., Kuhry, P. ja Oksanen, P., 2013. Stable isotopes in *Sphagnum fuscum* peat as late-Holocene climate proxies in northeastern European Russia. *The Holocene* 23:1381–1390.
- Killops, S. ja Killops, V., 2008. Introduction to organic geochemistry. 2. painos, Blackwell, Oxford, UK, 363 s.
- Loisel, J., Yu, Z., Beilman, D.W., Camill, P., Alm, J., Amesbury, M.J., *et al.*, 2014. A database and synthesis of northern peatland soil properties and

- The Holocene carbon and nitrogen accumulation". *The Holocene* 24:1028–1042.
- McClymont, E.L., Mauquoy, D., Yeloff, D., Broekens, P., Van Geel, B., Charman, D.J. ja Evershed R.P., 2008. The disappearance of *Sphagnum imbricatum* from Butterburn flow, UK. *The Holocene* 18:991–1002.
- Meyers, P.A., 2003. Applications of organic geochemistry to paleolimnological reconstructions: A summary of examples from the Laurentian Great Lakes. *Organic Geochemistry* 34:261–289.
- Moore, T.R., Bubier, J.L. ja Bledzki, L., 2007. Litter decomposition in temperate peatland ecosystems: The effect of substrate and site. *Ecosystems* 10:949–963.
- Nichols, J.E., Booth, R.K., Jackson, S.T., Pendall, E.G. ja Huang, Y., 2006. Paleohydrologic reconstruction based on n-alkane distributions in ombrotrophic peat. *Organic Geochemistry* 37:1505–1513.
- Nott, C.J., Xie, S., Avsejs, L.A., Maddy, D., Chambers, F.M. ja Evershed R.P., 2000. n-Alkane distributions in ombrotrophic mires as indicators of vegetation change related to climatic variation. *Organic Geochemistry* 31:231–235.
- Oksanen, P.O., Kuhry, P. ja Alekseeva, R.N., 2001. Holocene development of the Rogovaya River peat plateau, European Russian Arctic. *The Holocene* 11:25–40.
- Ronkainen, T., McClymont, E., Väiliranta, M. ja Tuittila, E.-S., 2013. Sterol and n-alkane composition of modern fen plants – potential application for palaeoecological analyses. *Organic Geochemistry* 59:1–9.
- Ronkainen, T., McClymont, E., Tuittila, E.-S. ja Väiliranta, M., 2014. Plant macrofossil and biomarker evidence of fen-bog transition and associated major changes in vegetation. *The Holocene* 24:828–841.
- Ronkainen, T., Väiliranta, M., McClymont, E., Tuittila, E.-S., Salonen, S., Fontana, S., Biasi, C. ja Kaverin, D., 2015. A combined biogeochemical and paleobotanical approach to study permafrost environments and past dynamics. *Journal of Quaternary Science* 30:189–200.
- Rosell-Melé, A., Martínez-García, A. ja McClymont, E.L., 2014. Persistent warmth across the Benguela upwelling system during the Pliocene epoch. *Earth and Planetary Science Letters* 386:10–20.
- Routh, J., Hugelius, G., Kuhry, P., Filley, T., Kaislahti Tillman P., *et al.*, 2014. Multi-proxy study of soil organic matter dynamics in permafrost peat deposits reveal vulnerability to climate change in the European Russian Arctic. *Chemical Geology* 368:104–117.
- Salonen, J.S., Seppä, H., Väiliranta, M., Jones, V.J., Self A., Heikkilä, M., *et al.*, 2011. The Holocene thermal maximum and late-Holocene cooling in the tundra of NE European Russia. *Quaternary Research* 75:501–511.
- Sillasoo, U., Väiliranta, M. ja Tuittila, E.-S., 2011. Fire history and vegetation recovery in two raised bogs at the Baltic Sea. *Journal of Vegetation Science* 22:1084–1093.
- Strakova, P., Niemi, R. M., Freeman, C., Peltoniemi, K., Toberman, H., Heiskanen, I., *et al.*, 2011. Litter type affects the activity of aerobic decomposers in a boreal peatland more than site nutrient and water table regimes. *Biogeosciences* 8:2741–2755.
- Tuittila, E.-S., Juutinen, S., Frohling, S., Väiliranta, M., Miettinen, A., Laine, A., *et al.*, 2013. Wetland chronosequence as a model of peatland development: Vegetation succession, peat and carbon accumulation. *The Holocene* 23:25–35.
- Vonk, J.E., van Dongen B.E. ja Gustafsson, Ö., 2008. Lipid biomarker investigation of the origin and diagenetic state of sub-arctic terrestrial organic matter presently exported into the northern Bothnian Bay. *Marine Chemistry* 112:1–10.
- Väiliranta, M., Korhola, A., Sarmaja-Korjonen, K., Seppä, H., Tuittila, E.-S., Laine, J., *et al.*, 2007. High resolution reconstruction of wetness dynamics in a southern boreal raised bog during the late Holocene. *The Holocene* 17:1093–1107.
- Väiliranta, M., Blundell, A., Charman, D.J., Karofeld, E., Korhola, A., Sillasoo, Ü., *et al.*, 2012. Reconstructing peatland water tables using transfer functions for plant macrofossils and testate amoebae: A methodological comparison. *Quaternary International* 268:34–43.
- Yu, Z., 2011. Holocene carbon flux histories of the world's peatlands: Global carbon-cycle implications. *The Holocene* 21:761–774.
- Xie, S., Nott, C.J., Avsejs, L.A., Volders, F., Maddy, D., Chambers, F.M., *et al.*, 2000. Palaeoclimate records in compound-specific δD values of a lipid biomarker in ombrotrophic peat. *Organic Geochemistry* 31:1053–1057.
- Xie, S., Nott, C.J., Avsejs, L.A., Maddy D., Chambers, F.M. ja Evershed R.P., 2004. Molecular and isotopic stratigraphy in an ombrotrophic mire for paleoclimate reconstruction. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 68: 2849–2862.
- Zhou, W., Zheng, Y., Meyers, P.A., Jull, A.J.T. ja Xie, S., 2010. Postglacial climate-change record in biomarker lipid compositions of the Hani peat sequence, northeastern China. *Earth and Planetary Science Letters* 294:37–46.